
Vorwort des Sprechers des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie der Pflanzen (Ökophysiologie der Pflanzen) der Gesellschaft für Ökologie

Gemäß zahlreicher Überlegungen während der Gründungsphase des Arbeitskreises wurden auch im Vorfeld des 2. Arbeitstreffens am Institut für Ökologie der TU-Berlin vom 2. - 4. Mai 1997 Fragen nach Standortbestimmung und zukunftsweisenden Aufgabenstellungen einer modernen Ökophysiologie der Pflanzen eingehend diskutiert. Im Verlauf des Treffens wurden diese Gedanken ausgehend von der allgemeinen Überlegung aufgegriffen, daß diese Fachdisziplin eine Brücke schlagen möge zwischen Physiologie mit ihren zum Teil molekularbiologischen Arbeitsweisen auf der einen Seite und standortbezogener Pflanzenökologie bis hin zur Vegetationskunde und Landschaftsökologie auf der anderen. Diese Brücke sollte stets nur mit Hilfe von Ergebnissen aus wohldurchdachten und sorgfältig durchgeführten Experimenten beschriftet werden können. Diese Diskussion wurde dann am Ende des Treffens auch im Hinblick auf Arbeitsthemen für die weiteren, bereits geplanten Zusammenkünfte bis zu einem guten, wenn auch naturgemäß nur vorläufigen Ende geführt. Sie sollte stets erneuert werden.

Zahlreiche Gedanken kreisten im Vorfeld auch um die Frage, haben die ökophysiologisch arbeitenden Mitglieder der Gesellschaft für Ökologie in der Vergangenheit neue Entwicklungen schnell genug erkannt, geprüft und sich zu eigen gemacht. Beispiele aus dem Arbeitsgebiet „Gaswechsellmessungen an Pflanzen“ zeigen, daß dies aus Sicht des Arbeitskreis-Sprechers nicht immer so sehr der Fall gewesen ist, wie es wünschenswert gewesen wäre. Zu Beginn der 70er Jahre war im Kreis der mit Pflanzen arbeitenden Ökophysiologen in den USA längst verbreitet, daß man die Wirkung des Lichtes auf die CO₂-Aufnahme von Pflanzen am besten doch an Messungen von Quanten oder besser Photonen eines Wellenlängenbereiches festmacht, der für die Photosynthese relevant ist und man hat dies auch umgehend getan. In Mitteleuropa wurde dies jedoch erst zehn Jahre später aufgegriffen.

Ein weiteres Beispiel aus dem sich auch während des diesjährigen Treffens Anstöße zu Diskussionen ergaben: Bereits 1980/81 ist von australischen Kollegen ein Modell entwickelt worden, das erlaubt, die blattinterne CO₂-Konzentration (C_i) zu berechnen und auch ermöglicht, auf der Blattebene und für ganze Pflanzen gewonnene Meßergebnisse mit physiologischen Vorgängen in der Zelle zu verknüpfen. Ein solches „Werkzeug“ erfüllt die Idealvorstellung vieler Mitglieder des Arbeitskreises von der wesentlichen Aufgabe einer Ökophysiologie der Pflanzen, nämlich unterschiedliche Untersuchungsebenen, die auch ganz verschiedene Methoden bedingen, für ein umfassendes Verständnis auch von Reaktionen von Pflanzen am Standort miteinander zu verbinden. Man hat den Eindruck, daß die Kenntnis über dieses Bündel von Modellen erst jetzt - nach 10 - 15 Jahren - zu uns „durchsickert“. Mit Sicherheit könnten noch viele weitere Beispiele aus anderen Forschungsschwerpunkten der z. Zt. 85 Mitglieder des Arbeitskreises angeführt werden. Es sollte demnach eine der wesentlichen Aufgaben des Arbeitskreises sein, neue Entwicklungen schneller als bisher zu prüfen und eher zu übernehmen. Zweifelsfrei wäre damit der darauf zu

erfolgende Schritt hin zu einer echten Innovation schon deutlich erleichtert. Die nächste und von allen unbestritten wichtigste Aufgabe des Arbeitskreises wäre dann, neue Schwerpunkte für die zukünftige Arbeit zu finden.

Auch von außen wurden Wünsche an den Arbeitskreis herangetragen: Kürzlich erreichte mich eine E-mail eines Journalisten: Er habe gehört, daß sich unser Kreis z.B. mit Wirkungen von Klimafaktoren wie Temperatur und Niederschläge auf Pflanzen beschäftigen würde. Dies wäre doch nicht besonders spektakulär, weil dies ja schon viele seit langem täten. Die Öffentlichkeit wäre doch eher an etwas Außerordentlichem, nämlich an Wirkungen von „paranormalen“ Kräften auf Pflanzen interessiert. Und er lieferte auch gleich eine Liste von Themen mit:

- Können Pflanzen atmosphärische Ionenstürme wahrnehmen?
- Können Pflanzen zur Wettervorhersage herangezogen werden?
- Wie wirkt Föhn auf Pflanzen?
- Welche dramatischen Wirkungen des „El Niño“ gibt es auf Pflanzen?
- Wie beeinflusst der Mond die Pflanzen?
- Welchen Einfluß hat der Geomagnetismus auf Pflanzen?
- Wirkt eine Sonnenfinsternis auf Pflanzen?
- Wie wirken schwache elektromagnetische Felder auf Pflanzen?

Das eine oder andere dieser skurrilen Themen mag gewisse interessante Aspekte bieten, jedoch ergeben sich daraus wohl noch keine wirklich neuen richtungsweisenden Impulse für zukünftige Arbeiten. Viele Mitglieder des Arbeitskreises sind der Meinung, daß man auch in den kommenden Jahren bei dem anfänglich diskutierten Problemkreis bleiben sollte:

„Übertragbarkeit ökophysiologischer Meßergebnisse auf ganze Pflanzen und Pflanzenbestände“.

Dieser Leitlinie sollte man nicht nur in einer Richtung sozusagen von „unten nach oben“, d. h. von Vorgängen auf molekularer Ebene bis hinauf zu Pflanzenbeständen folgen, sondern selbstverständlich auch in umgekehrter Richtung. Anders ausgedrückt, man solle das „Herauf- und Herunterskalieren (upscaling and downscaling)“ einfordern. Man kann nun zu bedenken geben, daß eine solche Vorgehensweise nicht neu sei, da sie schon immer eine dem ökologischen mit mathematischen Methoden arbeitenden Modellbau als Aufgabe zugewiesen worden sei. Aus der Arbeit mit solchen Modellen ist jedoch deutlich geworden, daß gerade an der „Übergangsstelle“ zwischen physiologischen Vorgängen in der Zelle und Reaktionen des ganzen Blattes, an den „Übergangsstellen“ zwischen den verschiedenen Pflanzenorganen bis hin zur Reaktion der ganzen Pflanze als Summe der Reaktionen ihrer einzelnen Bestandteile gerade experimentell noch viele Kenntnisse erarbeitet werden müssen. Der zweite Sprung von der einen auf die andere Ebene ergibt sich zwischen Pflanze und Ökosystem. Wie wirken Umweltfaktoren z.B. auf die Stoffflußraten an diesem Rand der „Untersuchungsebene Pflanze“? Aspekte solcher und ähnlicher Fragestellungen könnten, motiviert durch die Erkenntnis, daß unser bisheriges Wissen gerade hier noch besonders lückenhaft ist, vorrangig bearbeitet werden.

Für autökologische Untersuchungen hat sich nicht nur für das Berliner Treffen das Rahmenthema angeboten: „Welche Mechanismen bedingen die Verteilung von Stoffen in der Pflanze und wie wirken äußere Faktoren darauf?“ Auch für dieses Thema gilt, daß es nicht neu ist. Jedoch teilen viele Mitglieder des Arbeitskreises die Meinung, daß gerade dazu nach wie vor noch besonders wenige gesicherte Erkenntnisse vorliegen.

Diese Überlegungen lieferten den Hintergrund für die thematische Struktur des Vortragsprogrammes und die Ordnung der Posterbeiträge zum 2. Arbeitstreffen und führten zur Formulierung des Rahmenthemas „Stoffverlagerung in Pflanzen und von Pflanzen zum Ökosystem“ für 17 Vorträge und 16 Poster in den Sektionen:

1. Zur ökologischen Bedeutung von Gaswechselfmessungen
2. Gaswechsel und Wachstum
3. Kohlenstoffallokation
4. Stickstoff- und Schwefelallokation
5. Aufnahme und Verteilung seltener Elemente
6. Nährstoffdynamik
7. Modelle zur Beschreibung von Stoffflüssen

Es gelang dank des Einsatzes der Diskussionsleiter, lebhaftes Interesse auch für die Poster zu wecken. Als besonders anregend für die Diskussionen in den Pausen und für die Abschlußdiskussion am 2. Tag erwiesen sich die Einführungsvorträge „Wachstum steuert die Photosynthese (meist) und nicht umgekehrt - warum?“ und „A/C_i-Kurven: Ein Sündenbabel der Gaswechselanalyse“. Ich danke allen herzlich, die durch ihre Mitarbeit und ihre Beiträge zum Gelingen des Treffens beigetragen haben und hoffe sehr, daß alle Teilnehmer wesentliche Impulse für ihre zukünftige Arbeit erhalten haben.

Berlin, den 2. Dezember 1997

Dieter Overdieck

An dieser Stelle möchte auch ich mich für das sehr große Interesse an dem Arbeitskreis „Experimentelle Ökologie der Pflanzen“ der GfÖ bedanken. Zum zweiten Treffen des 1995 in Dresden gegründeten Arbeitskreises sind etwa 80 Teilnehmer/Innen nach Berlin angereist. Während dieses Treffens empfand ich die große Diskussionsbereitschaft der ökophysiologisch interessierten Teilnehmer/Innen besonders angenehm. Sie spiegelt das große Potential an fachlicher Kompetenz in der Gesellschaft für Ökologie wider. Diskussionen über ökophysiologische Themen innerhalb der Gesellschaft für Ökologie zu fördern und weiterzuentwickeln und mögliche Schnittstellen zu anderen Fachgebieten in der Ökologie herauszuarbeiten, ist sicherlich ein Ziel des neu gegründeten Arbeitskreises. Dem Ziel eines langfristig funktionierenden Arbeitskreises der Gesellschaft für Ökologie, der sich mit fachlicher Kompetenz den neu gestellten Aufgaben in der Ökophysiologischen Forschung stellt und ebenfalls ein nützliches Instrument der GfÖ als Bindeglied zwischen Wissenschaft und Gesellschaft darstellt, hoffe ich durch die Ausrichtung des Treffens in Berlin ein wenig näher gekommen zu sein.

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen Teilnehmern/Innen für ihren Beitrag in Form eines Vortrages, eines Posters oder aber eines Diskussionsbeitrages während des diesjährigen Treffens in Berlin bedanken, insbesondere bei denjenigen Personen die Veröffentlichungen der Beiträge zum 2. Arbeitstreffen „Experimentelle Ökologie der Pflanzen“ direkt und indirekt unterstützt haben, allen voran den Autoren der hier publizierten Manuskripte.

Unser besonderer Dank gilt der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, in deren Räumen das diesjährige Arbeitskreistreffen stattfand, für die große Gastfreundschaft und die organisatorische Hilfe.

Allen ungenannten Personen, die durch Ihren uneigennütigen Einsatz zum Gelingen dieses Arbeitskreistreffens in Berlin beigetragen haben, sei herzlich gedankt. Frau Anja Duns-Tietz, die maßgeblich an der Erstellung des vorliegenden Bandes beteiligt war, gilt mein besonderer Dank.

Ich freue mich auf die zukünftigen Arbeitskreistreffen 1998 in Bielefeld und im darauffolgenden Jahr in Basel.

Berlin, den 3. Dezember 1997

Manfred Forstreuter

Inhalt

Sektion 1: Zur ökologischen Bedeutung von Gaswechsellmessungen I

- Wachstum steuert die Photosynthese (meist) und nicht umgekehrt - warum?** 1
CHRISTIAN KÖRNER

Sektion 2: Gaswechsel und Wachstum

- CO₂-Gaswechsel von Achsenorganen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*)** 7
WOLF H. STEINBORN, CHRISTIANE ESCHENBACH, WERNER L. KUTSCH & LUDGER KAPPEN

- Photosyntheserate und pflanzeninterne Biomasseverlagerung bei Weidelgras (*Lolium perenne*) in Abhängigkeit von der Stickstoff- und CO₂-Versorgung** 23
REMIGIUS MANDERSCHIED, ULRICH SCHENK, STEFAN BURKART, SUSANNE OBENAUF & HANS JOACHIM WEIGEL

- Wirkung von Ozon auf die Lignindifferenzierung von Fichtenstomata und deren Auswirkung auf den Gaswechsel und Wasserfluß in diesjährigen Trieben** 33
BERNHARD GÖTZ & WERNER KOCH

- Bestandesgaswechsel von Sommerweizen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen und Trockenstress** 51
STEFAN BURKART, REMIGIUS MANDERSCHIED & HANS-JOACHIM WEIGEL

- Parameterization of a leaf gas-exchange model for *Fagus sylvatica* L. using microcosms grown under ambient and elevated CO₂** 61
JÖRN STRASSEMAYER & MANFRED FORSTREUTER

Sektion 3: Kohlenstoffallokation

- Die Bedeutung von Kohlenhydratreserven im Halm für den Ertrag von Sommerweizen unter erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen** 73
OMMO E. OMMEN, REMIGIUS MANDERSCHIED & HANS-JOACHIM WEIGEL

Sektion 4: Stickstoffallokation

- Ansätze zur Abgrenzung der N-Speichernutzung gegen externe N-Aufnahme für das Wachstum laubabwerfender Bäume unter Freilandbedingungen** 83
PETER MARMANN & HERMANN HEILMEIER

- Nitratatmung - Ein Beitrag zur Verbesserung der Energiebilanz anaerob wachsender Pflanzen?** 93
PETER JANIESCH, EWALD MÜLLER & IMKE BUSSE

Sektion 5: Aufnahme und Verteilung seltener Elemente

Metal contents in fern leaves and roots and in the associated soils	101
BEATRICE VAN SAAN & WILLY WERNER	

Sektion 6: Nährstoffdynamik

Wachstum und Nährstoffverteilung in <i>Carex acutiformis</i> auf unterschiedlich mineralisiertem Niedermoortorf nach Wiedervernässung	111
MARIAN KAZDA	

Veränderungen im Stickstoffhaushalt von Wildgräsern der „Unteren Havelaue“ in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit	121
AXEL GZIK	

Nährstoffdynamik in Weizenbeständen unter veränderter CO₂-Versorgung	129
ANDREAS FANGMEIER	

Der Einfluß unterschiedlicher Vernässungsvarianten in einem Niedermoor auf den Abbau von Pflanzenwurzeln	147
MAJA HARTMANN	

Effects of <i>Polytrichum piliferum</i> Hedw. on germination and establishment of phanerogamic species on inland dunes	155
ANDREA BECHTEL, MATTHIAS RÖTTGERMANN, THOMAS STEINLEIN & WOLFRAM BEYSCHLAG	

Quantifizierung der möglichen Stoffausträge aus einem Erlenbruchwald in ein kleines Fließgewässer	159
LILIAN BUSSE & GÜNTER GUNKEL	

Sektion 7: Modelle zur Beschreibung von Stoffflüssen

Bestimmung der Kronendachtranspiration von Waldbeständen unterschiedlicher Struktur: Xylemsaftflußmessung und Modellierung	163
BARBARA KÖSTNER, EVA M. FALGE, MARTINA ALSHEIMER & JOHN D. TENHUNEN	

Die Vorhersage des Verhaltens von Ökosystemen unter veränderten Umweltbedingungen: Von meßbaren ökophysiologischen Prozessen zu regionalen Modellen	177
BERTRAM OSTENDORF	

Diskussionsbeiträge und Fazit	187
--------------------------------------	-----

Wachstum steuert die Photosynthese (meist) und nicht umgekehrt - warum?

Christian Körner

Synopsis

This is a brief account of our current understanding of plant growth determinants and a critique of the biased analytical approaches seen in the literature. Since growth processes *per se* are more sensitive to most environmental perturbations than photosynthesis (except in the case of light limitation) growth analysis deserves a wider appreciation. When funds are or become short there seems to be no scientific justification to study leaf gas exchange first and ignore the rest which often can be investigated with humble devices.

Keywords

growth analysis, dry matter allocation, respiration, investment, cost-benefit, functional duration, CO₂ exchange.

Wachstumsanalyse, Trockensubstanz-Allokation, Atmung, Kosten-Nutzen, Funktionsdauer, CO₂-Gaswechsel.

Einleitung

Stellt der Titel dieses Referates nicht etwas auf den Kopf, was wir seit mehr als einem Jahrhundert als das solide Fundament der Pflanzenbiologie erachten? In dieser kurzen Zusammenfassung möchte ich kurz die Gründe für diesen provokanten Titel und die zumindest teilweise Berechtigung dieser Aussage darlegen. Die Sachverhalte sind übrigens keineswegs neu (vergl. z.B. MONSI & MURATA 1970, WOOLHOUSE 1981, MOONEY & WINNER 1991). Es wäre von großem Wert, wenn gerade jetzt, wo durch die Forschung zum CO₂-Thema wieder vermehrt Wachstumsfragen diskutiert werden, eine breitere Sicht der Dinge Platz greifen würde. Eine Literaturzusammenstellung zu diesem Thema findet sich auch in KÖRNER & PELAEZ-RIEDL (1989) und KÖRNER (1991).

Worum geht es? Der Erfolg einer Pflanze bei der Besiedlung eines Lebensraumes hängt letztlich von ihrer Fähigkeit ab eine beständige Population aufzubauen und zu erhalten. Dies setzt drei Leistungen der Pflanze voraus: (1) Überleben standorttypischer Streßsituationen (Resistenz), (2) Wachstum und (3) erfolgreiche Reproduktion. Ist das "Resistenzfilter" passiert, erhöht starkes Wachstum sehr häufig (aber nicht immer) die Chance zu überleben und erfolgreiche Nachkommen (auch klonale Verbreitungseinheiten) zu erzeugen. Deshalb wird dem Verständnis des Wachstums eine prioritäre Rolle in der Pflanzenökologie eingeräumt. Bis hierher dürfte weitgehend Konsens herrschen. Die Prioritätensetzung in der Erforschung der Wachstumslimitierung entwickelte sich jedoch aus historischen Gründen sehr einseitig. Die Sachverhalte sind dabei völlig trivial, gerade deshalb ist diese Entwicklung so

unverständlich. In diesem Beitrag geht es um das Wiedergewinnen einer balancierteren Sichtweise. Die dabei wichtigsten fünf Aspekte sind im folgenden kurz skizziert.

1 Einnahmen und Ausgaben sind gleich wichtig

Das Wachstum einer Pflanze ist letztlich die in der Trockensubstanz zum Ausdruck kommende Bilanz aus Einnahmen und Ausgaben, also der Summe der Kohlenstoffassimilation minus der Summe aller respiratorischer und anderer Verluste. Obwohl diese beiden Prozesse völlig gleichrangig an der Bilanz beteiligt sind, geht es in 90 % aller Forschungsansätze um die Einnahmenseite, so als ob die Ausgabenseite eine mit der Photosynthese linear korrelierte Größe wäre, was sie keineswegs ist. Dies ist die erste unverständliche Asymmetrie im Wissenschaftsverständnis. Sie wiegt um so schwerer, da bekannt ist, daß die Atmung vielfach empfindlicher auf Umweltveränderungen reagiert als die Photosynthese und zudem, durch die Vielfalt der betroffenen Organe, viel schwieriger vorherzusagen ist als die CO₂-Assimilation eines grünen Blattes. Eine bloße Einnahmenrechnung ist ökologisch sehr beschränkt nützlich.

2 Einnahmen ergeben sich aus Leistung mal Leistungsdauer

Die Einnahmenseite selbst wird heute vielfach mit der photosynthetischen Leistung der Blätter gleichgesetzt. Welcher Blätter? Über welchen Zeitraum? Hier beginnt das nächste Problem. Die Einnahmen die ein Blatt "erwirtschaftet" ergeben sich aus der Bilanz aus der Lebensleistung an photosynthetischer CO₂-Bindung minus den Konstruktionskosten des Blattes nach Abzug von Substanzrückverlagerungen vor dem Blatttod. Die Kostenseite vernachlässigt, ist der Ertrag das Produkt von Leistung mal Leistungsdauer, - beide in ihrer Bedeutung völlig gleichrangig, aber wer mißt schon die Lebensdauer von Blättern? Dies ist eine in der Tat kuriose Situation. Während Strahlungsverhältnisse und Blattproteingehalt pro Blattfläche (Stickstoffgehalt) eine relativ gute Vorhersage der Photosyntheserate ermöglichen, wird diese mit großem Aufwand gemessen ohne daß die Blattfunktionsdauer, also Amortisationsüberlegungen einbezogen werden. Man findet in der Literatur jede Menge an Daten zur Blattphotosynthese, aber nur sehr spärliche Angaben über die Lebensdauer der Blätter, obwohl letztere ohne technischen Aufwand leicht bestimmbar wäre (z.B. DIEMER et al. 1992). REICH (1993) zeigte eindrucksvoll den "tradeoff" zwischen Kosten, Funktionsdauer und Leistung von Blättern auf.

3 Einnahmen auf Blattniveau haben keinen Vorhersagewert für die Einnahmen der Pflanze

In der Wirtschaft, ist die Leistungsbilanz einer Firma nicht aus dem Eifer eines einzigen Mitarbeiters oder der Zahl der Mitarbeiter in der Produktionsabteilung ableitbar. Trotz dieser Selbstverständlichkeit, die durchaus auf das System Pflanze übertragbar ist, ist die botanische Literatur bis zurück ins letzte Jahrhundert voll von Überlegungen zur pflanzlichen Produktivität und zum Erfolg von Pflanzen auf der Basis von Blattphotosynthesedaten. Bei Vergleichen zwischen unterschiedlich behandelten oder exponierten Individuen oder zwischen Arten oder Sorten, aber auch im saisonalen Vergleich wird unausgesprochen (!) angenommen, daß sich das Verhältnis zwischen autotrophen und heterotrophen Teilen der Pflanze nicht ändert, und daß sich auch das

Verhältnis der diversen, verschieden aktiven heterotrophen (also nicht assimilierenden) Organe zueinander nicht ändert, obwohl bekannt ist, daß dies nicht so ist. Bei krautigen Pflanzen, Gräsern, Kleinsträuchern und Baumsämlingen wären auch diese Wachstumsdeterminanten mit Waage und Trockenschrank relativ einfach ermittelbar. Sie sind mindestens ebenso bedeutsam wie der blattflächenbezogene CO₂-Gewinn. Warum mißt kaum jemand solche Größen? Warum macht man Forscher aus armen Ländern (wohl unbeabsichtigt) glauben, sie sollten sich mit Glitzermaschinen eindecken, um mal ordentlich forschen zu können, wenn sie ebenso wertvolle Forschung zum Verständnis des Pflanzenwachstums mit viel einfacheren Mitteln leisten könnten? Heute müssen wir uns von den Förstern sagen lassen, daß Bäume, die ihre halbe Nadeltracht verloren haben, gleich oder besser wachsen als so mancher voll benadelte Baum. Haben wir das Lichtklima in der Krone vergessen? Die "Lebensrendite" der Nadeln? Es sollte zu denken geben, daß mit zunehmender Domestizierung des Weizens dessen Photosynthesekapazität sank obwohl der Ertrag stieg (WARDLAW 1990).

4 Die Investitionspolitik lenkt die Assimilatströme und bestimmt den Gewinn

Wo und in welcher Form die Kohlenstoffassimilate investiert werden, bestimmt das Wachstum. Eine Reinvestition in neue Blattfläche erzeugt Zinseszins (tägliche Verzinsung!). Eine Investition in grüne Stengel mag bilanzmässig neutral sein, während Speicherorgane niedrige und Feinwurzeln hohe Kosten (vor allem Betriebsausgaben durch Atmung) zur Folge haben. Es ist klar, daß solche "Entscheide" nicht "frei" sind und vor allem drei Triebkräften unterliegen: (1) dem Bauplan, also dem ererbten Morphotyp, (2) dem Entwicklungsplan, also der Änderung des Morphotyps im Laufe des Lebens, und (3) Umweltfaktoren. Seit vielen Jahren ist bekannt, daß die Assimilatströme innerhalb der bauplan- und entwicklungsbedingten Grenzen vom Ressourcenangebot gelenkt werden (BROWER 1963, LAMBERS 1983, HUNT & al. 1995). Viel Licht - wenig Blätter, wenig Licht - viele Blätter, hohes Stickstoffangebot - große Blatt- und kleine Wurzelmasse und so fort. Durch das Ausmaß von Kohlenstoffinvestitionen in Blätter kann die Pflanze mehr oder weniger Kohlenstoff erwerben, sie steuert damit den photosynthetischen Ertrag der Gesamtpflanze ohne notwendigerweise die spezifische Photosyntheseleistung zu verändern. Neben dem Licht sind Wasser- und Nährstoffangebot die wichtigsten das Wachstum determinierenden Größen. Sie bestimmen wieviel Photosynthese sich die gesamte Pflanze "leisten kann" oder wieviel Assimilate überhaupt "investierbar" sind. Dies ist das Bild einer vom Bedarf gesteuerten Assimilataufbringung, was im Gegensatz zur gängigen Vorstellung steht, nämlich, daß das Angebot, also die Photosyntheseleistung das Wachstum bestimmt. Letzteres ist nur der Fall, wenn andere Wachstumsfaktoren nicht limitierend sind, was es eigentlich nur in der Intensivlandwirtschaft gibt oder im tiefen Schatten wo die CO₂-Bindung zur alleinigen determinierenden Komponente wird.

5 Wenn Schlüsselprozesse des Wachstums selbst limitierend werden

Ressourcenknappheit ist eine der möglichen Ursachen für eine Steuerung der Photosynthese durch das Wachstum. Es gibt aber auch Lebenssituationen, in denen jene Prozesse selbst limitieren, die bei der Umsetzung von Assimilaten in Strukturwachstum beteiligt sind: Zellteilung, Zellstreckung und Zelldifferenzierung.

Sofern überhaupt genügend Meristeme vorhanden und aktiv sind (Entwicklungssteuerung), kann zum Beispiel niedrige Temperatur die Proteinsynthese und die Synthese von Zellwandkomponenten im Zuge der Zelldifferenzierung so stark hemmen, daß die Produktion neuer undifferenzierter Zellen zurückgefahren werden muß, da sonst das Gewebe zerfallen würde. Fein regulierte Rückkoppelungsprozesse in den Meristemen sorgen dafür, daß hier die Entwicklung koordiniert abläuft. Es kann aber auch der Zellzyklus selbst zu langsam werden. In kalten Lebensräumen oder während kühler Perioden sind dies die dominierenden Wachstumsdeterminanten (WOOLHOUSE 1981, KÖRNER & RIEDL-PELAEZ 1989, CREBER & al 1991). Auch hier ist die Photosynthese der "getriebene" und nicht der "treibende" Prozeß. Es gibt kaum Umweltbedingungen (außer Lichtmangel), die die Blattphotosynthese mehr limitieren als irgendeinen anderen Wachstumsprozeß. In erster Näherung dürfen wir annehmen, daß die Blattphotosynthese auf Wassermangel, Nährstoffmangel und Wärmemangel wesentlich weniger empfindlich ist als das Wachstum selbst. In der Nutzpflanzenzüchtung ist das seit langem bekannt (WOOLHOUSE 1981). Am Beispiel von Gebirgspflanzen, die trotz hoher Photosyntheseleistung langsam wachsen und klein bleiben, ist diese Diskrepanz zwischen Blattleistung und Pflanzenleistung offensichtlich (KÖRNER & LARCHER 1988). Trotz höherer Photosyntheseleistung von C_4 gegenüber C_3 -Pflanzen ist deren landwirtschaftlicher Ertrag keineswegs höher (SNAYDON 1991). Durch kompensatorisches Wachstum können zwar Wasser- und Nährstoffmangel vorübergehend reduziert werden, aber dem sind auf Ökosystemebene natürliche Grenzen gesetzt, wie auch die Forschungsarbeiten mit erhöhtem CO_2 illustrieren, sofern dabei nicht künstlich die Ressourcenlimitierung aufgehoben wird (KÖRNER 1996). Endliche Ressourcen, wie etwa das Phosphatangebot, können nur über eine gewisse Zeit durch bessere Ausnützung des Angebotes genutzt werden.

Fazit

Was also zu bedenken wäre....

Mit dem hier etwas plakativen und damit stark vereinfachten Bild soll die Unsinnigkeit des Primats der Photosyntheseforschung in der ökologischen Wachstumsanalyse und der experimentellen Ökologie ganz allgemein hervorgehoben werden. Ohne begleitende Analysen der anderen Wachstumsfaktoren fehlt eine wissenschaftliche Rechtfertigung für das Auswählen gerade dieser einen Komponente des Pflanzenwachstums. Auch für sich allein genommen haben etliche dieser anderen, "simpleren" Komponenten keinen geringeren Erklärungswert. Blattphotosyntheseraten sind in vielen Fällen überhaupt nicht wachstumsbestimmend. Die Möglichkeit Photosynthese ziemlich genau 250 Jahre nach ihrer Entdeckung durch PRIESTLY endlich exakt auch im Feld messen zu können, hat seit der Einführung des Infrarot-Gasanalyasators eine verständliche Faszination ausgeübt. Generationen von Forschern haben mit diesem Instrumentarium inzwischen ein überaus umfassendes Bild der Umweltbedingtheit der pflanzlichen Photosynthese auf Blattniveau aufgezeigt. Ketzerisch könnte man sagen, parallel mit der zunehmenden Perfektionierung der Meßsysteme ist der Erkenntniswert der gewonnenen Information gesunken. Es wird Zeit, daß die Erforschung anderer Aspekte des Pflanzenwachstum nachzieht und wenigstens ähnliche Aufmerksamkeit erhält! Die zentrale Rolle des photosynthetischen CO_2 -Erwerbs soll hier überhaupt nicht in Frage gestellt werden. Ohne Photosynthese geht natürlich gar nichts - aber ohne Wachstum geht auch nichts.

Zum Abschluß ein bemerkenswertes Zitat über Forschungsarbeiten zu diesem Thema in Würzburg vor fast 140 Jahren. Damals schätzte man die photosynthetische Aktivität von Blättern durch Beobachtung der Intensität der Gasblasenbildung unter Wasser ab. Auch war damals schon bekannt, daß die Photosyntheseleistung zeitweilig dem Assimilatbedarf bzw. der Geschwindigkeit des Assimilatexports davonläuft und zur Bildung von Assimilationsstärke führt, die man mit Jod-Jodkali nachweisen konnte. Gregor KRAUS (1864) stellte überaus moderne Überlegungen zur Frage an, welcher der beiden Prozesse stärker durch niedrige Temperaturen beeinflusst wird: die Photosynthese oder die Assimilatverwendung. Eiswürfel, in sein Wasserbad geworfen, gaben ihm die Antwort: Nie die Photosynthese.

Literatur

- BROUWER, R., 1963: Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *JB IBS Wageningen* 31-39.
- CREBER, H.M.C., M.S. DAVIES & D. FRANCIS, 1993: Effects of temperature on cell division in root meristems of natural populations of *Dactylis glomerata* of contrasting latitudinal origins. *Envir. and Exp. Bot.* 33: 433-442.
- DIEMER, M., Ch. KÖRNER & S. PROCK, 1992: Leaf life spans in wild perennial herbaceous plants: a survey and attempts at a functional interpretation. *Oecologia* 89: 10-16.
- HUNT, R., D.W. HAND, M.A. HANNAH & A.M. Neal, 1995: Temporal and nutritional influences on the response to elevated CO₂ in selected British grasses. *Ann. Bot.* 75: 207-216.
- KÖRNER, C. & W. LARCHER, 1988: Plant life in cold climates. In: LONG, S.F., WOODWARD, F.I. (eds), *Plants and temperature*. Symp. Soc. Exp. Biol. 42: 25-57, The Company of Biol. Ltd., Cambridge.
- KÖRNER, C. & S. PELAEZ MENENDEZ-Riedl, 1989: The significance of developmental aspects in plant growth analysis. In: Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H., Pons, T.L. (eds), *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Acad. Publ., The Hague, The Netherlands 141-157.
- KÖRNER, Ch., 1991: Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Funct. Ecol.* 5: 162-173.
- KÖRNER, Ch., 1996: The response of complex multispecies systems to elevated CO₂. In: STEFFEN, W.L., WALKER, B.H. (eds), *Vegetation dynamics and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, 20-42.
- KRAUS, G., 1864: Beobachtungen über den Einfluss des Lichts und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. *Jb. Wiss. Bot.* 7: 511-531.
- LAMBERS, H., 1983: The functional equilibrium, nibbling on the edges of a paradigm. *Neth. J. Agric. Sci.* 31: 305-311.
- MONSI, M. & Y. MURATA, 1970: Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter. In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proc. of the IBP/PP Technical Meeting, Trebon, 14-21 Sept. 1969. Centre for Agricult Publ. and Documentation, Wageningen, NL .

- MOONEY, H.A. & W.E. WINNER, 1991: Partitioning responses of plants to stress. In: MOONEY, H.A., WINNER, W.E., PELL, E.J., CHU, E. (eds), Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, New York: 129-141.
- REICH, B.P., 1993: Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: `the blind men and the elephant retold`. *Funct. Ecol.* 7: 721-725.
- SNAYDON, R.W., 1991: The productivity of C₃ and C₄ plants: a reassessment. *Funct. Ecol.* 5: 321-330.
- WARDLAW, I.F., 1990: Tansley Review No. 27. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341-381.
- WOOLHOUSE, H.W., 1981: Crop physiology in relation to agricultural production: the genetic link. In: JOHNSON, C.B., Physiological processes limiting plant productivity. Butterworths, London: 1-21.

Adresse des Autors:

Prof. Dr. Christian Körner
Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
CH - 4056 Basel

CO₂-Gaswechsel von Achsenorganen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*)

Wolf H. Steinborn, Christiane Eschenbach, Werner L. Kutsch & Ludger Kappen

Synopsis

CO₂ exchange in branches and stem of black alder (*Alnus glutinosa*)

Corticular respiration and photosynthesis of branches and trunk of adult black alder trees (*Alnus glutinosa*) growing at the banks of Lake Belau in Northern Germany were investigated. By in situ gas exchange measurements on representative segments of the woody organs the dependence of respiration on temperature is shown for periods of several days and in various seasons throughout the year.

The CO₂ exchange of the different branches varied strongly. Therefore, two respiration types were distinguished according to their diameters (above/below 2,5 cm). The dependence of respiration on temperature was modelled in order to characterize the types. Branches showed a substantial photosynthetic activity even at an age of 10 to 13 years. Corticular photosynthesis was calculated by comparing dark and light respiration. Up to 45% of the CO₂ of the branch respiration was found to be reassimilated. But on the whole tree basis branch photosynthesis plays a minor role for the carbon balance.

Based on these results a rough estimation of the total respiratory losses of a tree within a year was put forward: about 6% of the net annual carbon assimilation are respired by branches and trunk.

Keywords

branch respiration, branch photosynthesis, *Alnus glutinosa*, carbon balance

Einleitung

Bäume als Phanerophyten haben durch ihre Struktur einen Vorteil in der Lichtkonkurrenz mit anderen Lebensformen. Im Kontext zum Thema des Arbeitstreffens „Stoffverlagerungen in Pflanzen und von Pflanzen zum Ökosystem“ stellt sich die Frage, wie groß die respiratorischen Kosten sind, die ein Baum für den Erhalt seines Konkurrenzvorteils aufbringen muß.

Die vorgestellte Arbeit trägt zu einer Gesamtuntersuchung des Kohlenstoffhaushaltes eines Erlenbruchs im Bereich der Bornhöveder Seenkette bei. Die Biomasseproduktion im Erlenbruch wird im wesentlichen von der namensgebenden Art bewerkstelligt (ESCHENBACH 1995). In den Jahren 1990-1995 wurden verschiedene Untersuchungen durchgeführt, die zu einem näheren Verständnis der Kohlenstoff-Bilanz führten. Die Bilanz ergibt sich prinzipiell aus dem durch Photosynthese assimilierten Kohlenstoff und aus verschiedenen Wegen der Kohlenstoff-Abgabe. Einen großen Anteil an den Kohlenstoffverlusten eines Baumes hat die Achsenrespiration (TRANQUILLINI 1992).

Diese Größe wurde selten erhoben, weshalb es immer schwierig war, Kohlenstoff-Bilanzen auf Individuen-, Bestandes- oder Ökosystemebene aufzustellen.

Untersuchungsgebiet

Die Bornhöveder Seenkette, der 52 km² große Hauptforschungsraum des Projektzentrums für Ökosystemforschung der CAU, liegt in der Nähe der schleswig-holsteinischen Landeshauptstadt Kiel im Landkreis Plön (54°06'N und 10°15'O, 29 m über NN). Der Großteil der Untersuchungen findet in einem 40 ha großen Schwerpunktraum statt, der am südlichen Westufer des Belauer Sees liegt. Die Landschaft des Schwerpunktraumes setzt sich aus landwirtschaftlich genutzten Flächen (Grünland, Äcker, Knicks), anthropogen überformten Wäldern (Buchenwald, Fichtenforst, hangnaher Erlenwald) und naturnahen Bereichen (Erlenbruch, Seeufervegetation) zusammen (LEITUNGSGREMIUM 1992).

Material

Das Verbreitungsgebiet der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., Fam. Betulaceae) erstreckt sich über ganz Europa. Innerhalb dieses großen Areals besiedelt sie insbesondere Flußauen und Erlenbruchwälder, wo sie dank besonderer physiologischer Anpassungen häufig das dominierende Gehölz ist. Die Äste sind durch ein auffallend dünnes Periderm gekennzeichnet. Erst der Stamm und stammähnliche Äste besitzen eine dunkelgraue bis schwärzliche Borke, die von Längs- und Querrissen zerklüftet ist.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit fanden in einem Erlenbruchwald am Westufer des Belauer Sees statt. Dieser Wald ist etwa 2 km lang und bedeckt einen etwa 30 m breiten Streifen am Ufer. *Alnus glutinosa* erreicht hier eine Deckung von 50-70 %. Floristisch und standörtlich handelt es sich um einen Erlenbruchwald (*Carici elongatae-Alnetum typicum*).

An drei 50-jährigen Bäumen aus dem gelegentlich überfluteten Randbereich des Belauer Sees wurden Äste verschiedener Altersklassen (5 - 23 Jahre alt, Durchmesser 1,5 - 5 cm), Wuchshöhen und -richtungen untersucht. Die Bäume hatten Stammumfänge von 85 - 95 cm und waren 16 - 17,5 m hoch.

Methoden

Von einem 18 m hohen, begehbaren Meßturm waren zahlreiche Äste erreichbar. Die Gaswechselanlage befand sich in einem Bauwagen, der direkt neben dem Meßturm im Wald stand. Neben quantitativen CO₂-Gaswechselfmessungen wurden als Bezugsgrößen Temperatur und Licht sowie einige biometrische Parameter erfaßt.

Gaswechselfmessungen

Zur Bestimmung der Respirationsraten wurde eine Gaswechselanlage der Firma Walz (Effeltrich) eingesetzt. Sie ermöglicht eine nahezu kontinuierliche Messung und PC-gesteuerte Aufzeichnung der Meßwerte, so daß über lange Zeiträume in kurzen Meßintervallen (8 Messungen pro Stunde) Daten aufgenommen werden können (von STAMM 1986, ESCHENBACH 1995).

Die luftdicht verschließbaren Meßkammern sind über PVC-Schläuche mit der Analyseeinheit verbunden. Diese besteht aus einem Infrarotgasanalysator (BINOS, Fisher-Rosemount, Hanau), aus Pump- und Regelungseinheiten und einem PC. Die Messungen erfolgten im offenen System. Es wurde mit Pumpen Außenluft aus einem Ausgleichsgefäß angesaugt, die dann durch die Meßkammern und den CO₂-Analysator strömte. Die Anlage ist für den parallelen Betrieb von drei Meßkammern ausgerichtet.

Es wurden zylindrische Kammern von 46 bzw. 38 cm Länge und 15 cm Durchmesser gebaut, die rasch montiert und verschiedenen Astdurchmessern angepaßt werden konnten. Für die tragenden Teile wurden Aluminium und Montageband aus verzinktem Eisenblech verwendet. Das Außenmaterial bestand aus Plexiglas für die Seitenteile und einer starken PVC-Folie (Abb. 1). Zur Montage wurden die Kammern längs aufgeklappt und um den Ast gelegt. Die geteilten Seitenscheiben besitzen eine dem Astdurchmesser angepaßte kreisförmige Öffnung. Die nach innen gerichteten Teile des Rahmens sind flexible Metallbänder, die am Ast mit Kabelbindern festgezurrst werden. Als Dichtungsmaterial wurde Terostat IX (Fa. Teroson) verwendet. Die Lichtabschirmung der Kammern im photosynthetisch aktiven Bereich von 300 - 700 nm betrug 20 %.

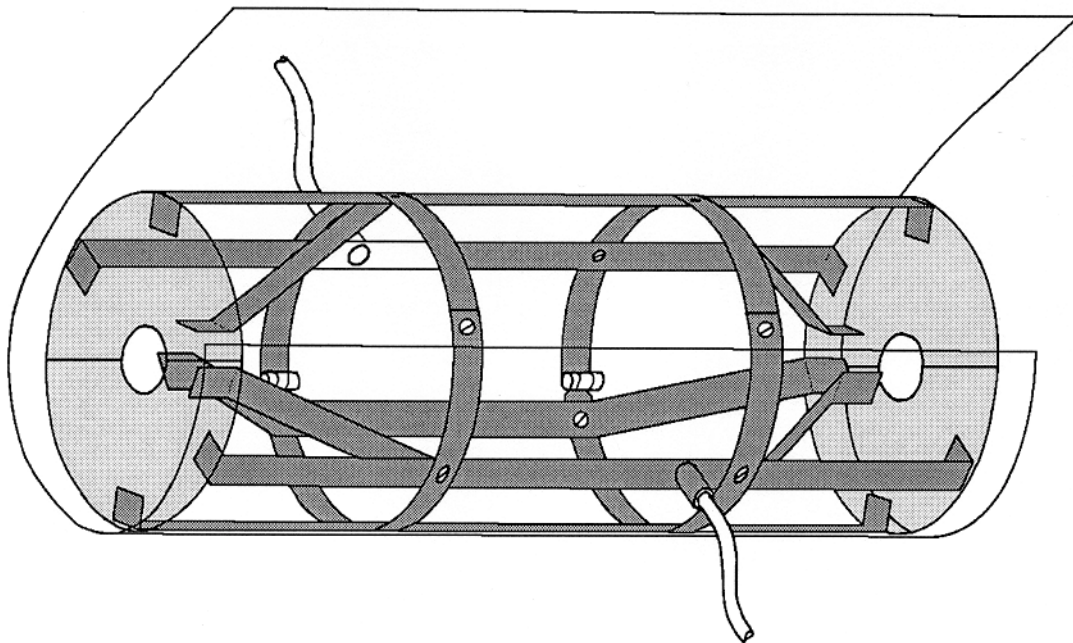


Abb. 1: Meßkammer mit geöffneter Wand und verschraubtem Rahmen. Seitlich die geteilten Plexiglasböden. Ein- und Ausstromöffnungen mit Schlauchenden.

Fig. 1: Gas exchange chamber with opened cover and closed frame. On the left and right hand side split plastic panes. Inlet and outlet with pipe endings.

Die Berechnung der Gaswechseldaten erfolgte wie bei ESCHENBACH (1995) und von STAMM (1992) in Anlehnung an BALL & al. (1987). Die Respirationsrate errechnet sich danach aus der CO₂-Konzentrationsdifferenz in ppm und der Durchflußrate. Eine Druckkorrektur mit dem aktuellen Barometerstand unterblieb.

$$R = \frac{DF}{22,4 \times 60} \times \Delta CO_2 \quad (1)$$

R: Respirationsrate [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$]

DF: Durchfluß [l min^{-1}]

ΔCO_2 : CO₂-Konzentrationsdifferenz [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$]

Die Messungen fanden von Anfang Mai 1995 bis Ende Januar 1996 an 12 verschiedenen Ästen statt, je in drei parallelen Kammern gleichzeitig. Daneben wurde im September an einem ca. 35-jährigen Stammabschnitt (Durchmesser 10 cm) gemessen. Insgesamt wurden 359 Tagesgänge ausgewertet. Vor jedem Versuch wurden auf den Ästen wachsende Epiphyten mit einer Bürste entfernt.

Temperaturmessungen

An den untersuchten Ästen wurden Temperatursensoren in und neben den Meßkammern angebracht. Zur Messung von Ast- und Lufttemperatur kamen PT100-Sensoren (Fa. Driesen & Kern, Bad Bramstedt) zum Einsatz. Die abgeflachten Temperatur-Sensoren wurden nicht ins Gewebe eingebracht, sondern an der Oberfläche (auf der Astunterseite) befestigt, um eine verletzungsbedingte Erhöhung der Atmung auszuschließen. Zwischen dem Bereich der stärksten Respiration, dem Kambium, und der Astoberfläche waren keine erheblichen Temperaturgradienten zu erwarten, da auch bei den ältesten untersuchten Ästen die Rinde nur etwa 3 mm stark ist.

Lichtmessungen

Zur Messung der Einstrahlung dienten PAR-Sensoren (LI-COR-190SB-Quantumsensoren, Fa. LI-COR, Nebraska). Dieser Sensortyp erfaßt den photosynthetisch aktiven Bereich (400 - 700 nm) aus dem Spektrum der Globalstrahlung. Gemessen wird die Quantenstromdichte in $\mu\text{mol Photonen pro m}^2 \text{ pro s}$.

Chlorophyllbestimmungen

In Anlehnung an ESCHENBACH (1995) wurden photometrische Chlorophyllbestimmungen durchgeführt. Probenmaterial war jeweils das gesamte Phloem eines 1 - 4 cm langen Astabschnittes. Die Berechnung der Konzentration erfolgte nach den Formeln von ZIEGLER & EGGLE (1965):

$$\text{Chl(a)} = 11,78 \times (\text{Ext}_{664} - \text{Ext}_{750}) - 2,29 \times (\text{Ext}_{647} - \text{Ext}_{750}) \quad (2)$$

$$\text{Chl(b)} = 20,05 \times (\text{Ext}_{647} - \text{Ext}_{750}) - 4,77 \times (\text{Ext}_{664} - \text{Ext}_{750}) \quad (3)$$

In den Gewebeextrakten befanden sich Verunreinigungen, die z.T. zum Abbau des Chlorophylls führen können. Daher wurde anstelle des von ESCHENBACH (1995) für Blattuntersuchungen verwendeten Tris-Puffers eine 0,2 molare CaCO₃-Lösung eingesetzt. So konnte eine Versauerung der Proben besser verhindert werden.

Ergebnisse

Die Äste von *Alnus glutinosa* unterschieden sich hinsichtlich ihres Gaswechsels sehr deutlich. Eine genauere Analyse der Gaswechseldaten ließ die Einteilung in zwei charakteristische Typen zu, die anhand zweier typischer Vertreter vorgestellt werden. Es handelt sich um zwei unmittelbar benachbarte Äste desselben Baumes, die in ca. 8 m Höhe inserierten. Der eine - künftig als Ast 1 bezeichnet - war 8 Jahre alt und hatte, wie spätere Analysen ergaben, große Mengen Chlorophyll in der Rinde. Der andere, Ast 2, war einer der größten und ältesten Äste des Baumes (Tab. 1).

Tab. 1: Kenndaten zu Ast 1 und Ast 2. Chlorophyllgehalt von Blättern als Vergleich.

Tab.1: Data characterising branch 1 and branch 2. Content of chlorophyll in leaves in comparison to branches.

	Ast 1	Ast 2	Blätter
Alter	8	23	
Basis-Durchm. [cm]	2,2	4,5	
Länge [cm]	160	410	
Blattzahl	620	860	
Chlorophyllgehalt der Rinde [mg m ⁻²]	884	408	476*
mittlerer Durchmesser in der Meßkammer [cm]	1,64	3,37	
Länge der Meßkammer [cm]	38	46	
Astoberfläche in der Kammer [cm ²]	196	497	

* ESCHENBACH 1995

Tagesgänge des CO₂-Gaswechsels

Die gemessenen Respirationsraten werden jeweils auf die Astoberfläche bezogen. Dieser Flächenbezug ist sinnvoll, weil die aktivsten Gewebe in der Nähe der Astoberfläche liegen (LARCHER 1994). Daher ist die Respiration eher mit der Oberfläche als mit dem Gewicht korreliert. Je größer der Astdurchmesser, desto enger ist dieser Zusammenhang. Nur bei sehr dünnen Achsen ist das Astgewicht stärker mit der Respiration korreliert (SPRUGEL & BENECKE 1990).

Die beiden Äste werden durch Tagesgänge des Gaswechsels charakterisiert (Abb. 2). Am 3.8.1995 waren die Meßkammern mit Aluminiumfolie verdunkelt. Unter diesen Bedingungen folgten beide Gaswechselkurven der Temperaturkurve, wenngleich die Äste sich in ihrer Atmungsleistung ganz erheblich unterschieden. Im Licht trat noch ein weiterer Unterschied hinzu: Bei Ast 1 nahm am 14.8.1995 die gemessene Respiration tagsüber erheblich ab und zeigte folglich keinen Zusammenhang mit dem Temperaturverlauf mehr. Bei Ast 2 war die gemessene CO₂-Abgabe dagegen nur wenig niedriger als am 3.8.1995. Offensichtlich konnte insbesondere der jüngere Ast 1 einen erheblichen Teil seiner Atmungsverluste durch Photosynthese ausgleichen. Im Winter traten gelegentlich sogar CO₂-Gewinne auf (Abb. 2; 30.11.1995).

Die gemessenen Gaswechselwerte des Astes 1 wiesen stärkere Schwankungen auf als bei Ast 2, weil sie auf eine erheblich kleinere Fläche bezogen wurden (Tab. 1) und somit die CO₂-Kurven höher aufgelöst wurden.

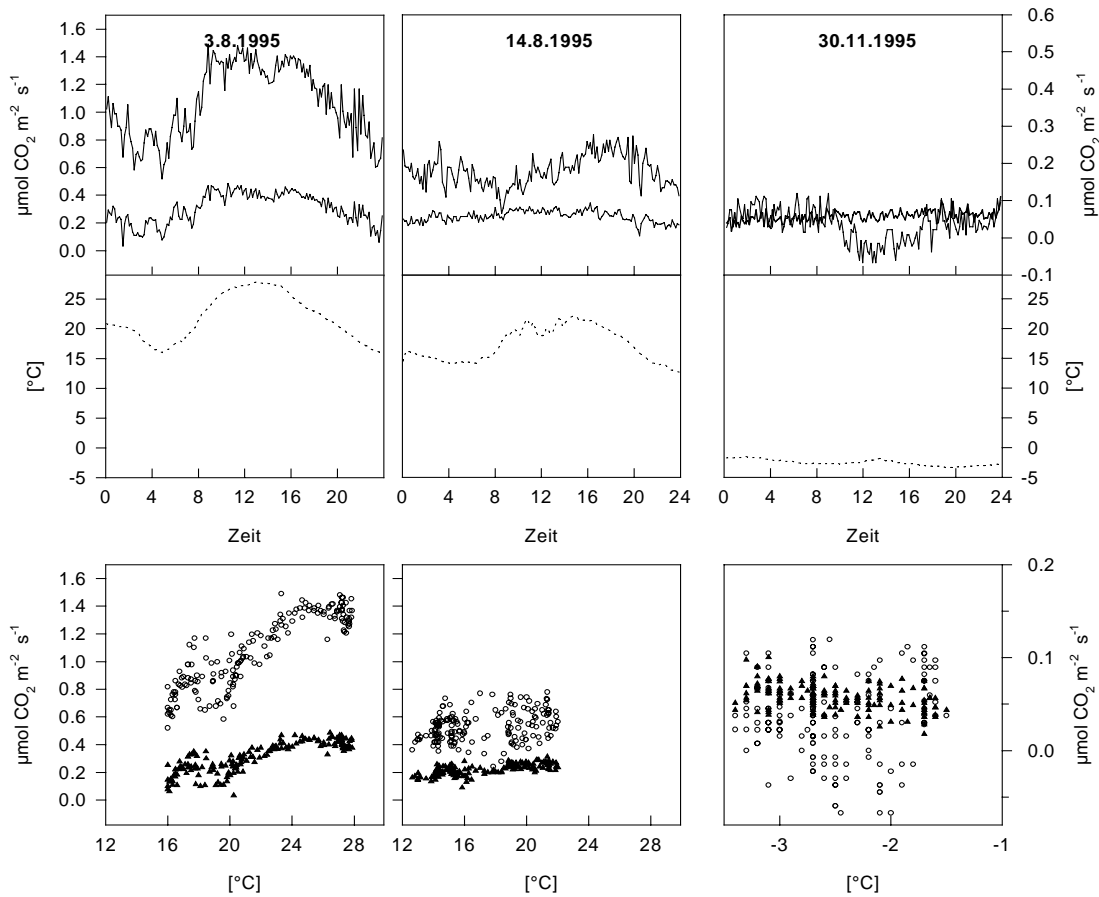


Abb. 2: Oben: Respiration von Ast 1 (obere Linie) und Ast 2 (untere Linie) am 3.8. (verdunkelte Meßkammern), 14.8. und 30.11.1995 (im Tageslicht). Mitte: Temperatur im Tagesgang. Unten: Respiration, aufgetragen gegen die Temperatur. Kreise: Ast 1; Dreiecke: Ast 2. Man beachte die abweichende Skalierung der Achsen am 30.11.

Fig. 2: Top: Diurnal course of respiration of branch 1 (line on top) and branch 2 (line below) on 3.8. (dark chambers), 14.8. and 30.11.1995 (in daylight). Middle: Diurnal course of branch temperature. Below: Respiration as related to temperature. Circles: Branch 1; Triangles: branch 2.

Die Lichtabhängigkeit der Astphotosynthese wurde an Ast 31¹ im November mit einer temperierbaren Küvette untersucht. So konnten Messungen bei gleichbleibender Temperatur durchgeführt werden. Die Quantenfluxdaten stammen von einem Licht-Sensor, der über dem Bestand am Turm montiert war. ESCHENBACH (1995) hat am selben Baum die Abschwächung der Einstrahlung in Abhängigkeit von der Kronentiefe modelliert. Danach erreichten den untersuchten Ast im November etwa 25% der

¹ Dieser 10-jährige Ast hatte einen Durchmesser von 1,5 cm und enthielt 538 mg Chlorophyll pro m² Astoberfläche.

Freilandstrahlung. Wegen der zusätzlichen Abschirmung durch die Meßkammer wurden die gemessenen Lichtwerte mit dem Faktor 0,20 verkleinert.

Bei einer Kammertemperatur von 20°C steigt die Bruttphotosynthese des Astes mit zunehmender Lichtstärke deutlicher an als bei 10°C (Abb. 3). Die Lichtkompensationspunkte liegen bei 70 bzw. 80 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (10 bzw. 20°C). Eine positive CO₂-Bilanz wird nur ausnahmsweise erreicht, da der Sättigungspunkt der Photosynthese in der Nähe des Kompensationspunktes liegt.

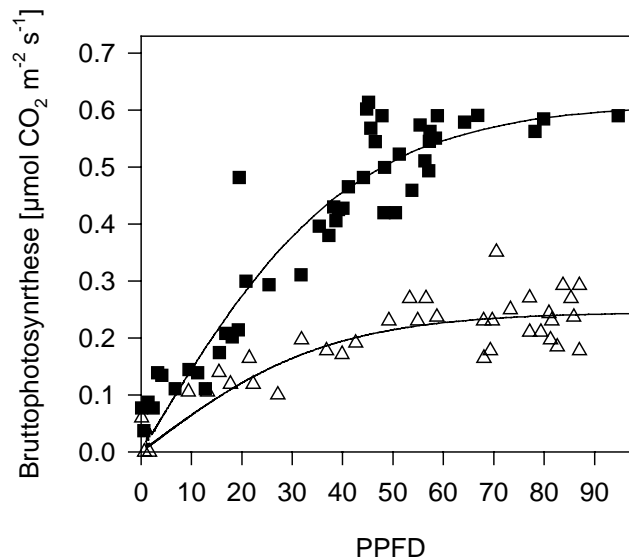


Abb. 3: Bruttphotosyntheseraten des Astes 31 im November 1995 bei konstanten Kammertemperaturen in Abhängigkeit vom Licht. Quadrate: 20°C; Dreiecke: 10°C.

Fig. 3: Gross photosynthesis of branch 31 under constant temperature conditions in the chamber as related to light. Squares: 20°C; triangles: 10°C.

Quantifizierung der Astphotosynthese

Die enge Korrelation zwischen Temperatur und Atmung im Dunkeln (am 3.8. bzw. am 14.8. nachts, Abb. 2) entsprach den Erwartungen und konnte für die Modellierung verwendet werden. Im Licht wurde eine Bilanz zwischen CO₂-Abgabe durch Atmung und der CO₂-Assimilation gemessen.

Die Atmung konnte auf der Basis der nachts (0⁰⁰ - 3⁰⁰ und 22⁰⁰ - 0⁰⁰ Uhr) gemessenen Temperatur- und Respirationswerte als exponentielle Regression erfaßt werden (Abb. 4, links). Mit dieser Formel und den aktuell gemessenen Asttemperaturen wurden dann die Gaswechselwerte für den gesamten Tag, also für Licht- und Dunkelphase, berechnet. Die Differenz zwischen der am Tag gemessenen und der berechneten Respiration wird als Maß für die photosynthetische Refixierung von CO₂ (SPRUGEL & BENECKE 1990) aufgefaßt (Abb. 4, rechts).

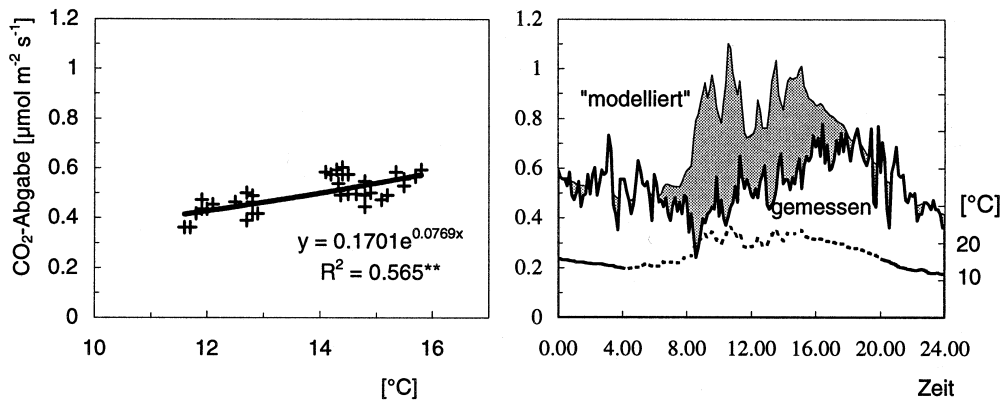


Abb 4: Gaswechsel des Astes 1 am 14.8.1995. Links: nächtliche Respiration (0.00 - 3.00 Uhr und 22.00 - 0.00 Uhr), aufgetragen gegen die Temperatur. Rechts: gemessene und modellierte Respiration im Tagesgang. Dicke Linie: gemessene CO₂-Abgabe; dünne Linie: berechnete Respiration, bestimmt mit der Nachtatmung, der Asttemperatur und der exponentiellen Regression; graue Fläche: Nettophotosynthese; punktierte Linie: Asttemperatur.

Fig. 4: Respiration of branch 1 on 14.8.1995. Left: dark respiration (0.00 - 3.00 and 22.00 - 0.00), as related to temperature. Right: diurnal course of measured and modelled respiration, the latter predicted from dark respiration and branch temperature. Daytime difference between measured and calculated respiration is taken as a measure of photosynthetic refixation of respiratory CO₂. Thick line: measured respiration; thin line: calculated respiration; dotted line: branch temperature.

Tab. 2: Tagessummen der Respiration des Astes 1 am 14.8. und 30.11.1995 Gemessene und modellierte Werte. Korrelationskoeffizienten und die sich ergebenden Bruttophotosyntheseraten.

Tab. 2: Daily sums of respiration of branch 1 (14.8.1995 and 30.11.1995). Measured and modelled values. Correlation coefficient and gross photosynthesis.

	14.08.1995		30.11.1995	
	[mmol CO ₂ m ⁻² d ⁻¹]	R ²	[mmol CO ₂ m ⁻² d ⁻¹]	R ²
Netto-Respiration (gemessen)	46		2,9	
Brutto-Respiration berechnet	57	0,57**	4,4	0,2*
Differenz (CO ₂ -Assimilation)	11 (=19%)		1,5 (=34%)	

Die Berechnungen ergeben für den 14.8. eine Refixierung von 19 % und für den 30.11. von 34 % (Tab. 2).

In gleicher Weise konnte die Photosyntheserate auch für längere Zeiträume berechnet werden (Tab. 3). Messungen, die an 10 Ästen und am Stamm während der Vegetationsperiode durchgeführt wurden, ergaben, daß je nach Ast zwischen 0 und

30% der Respiration durch Photosynthese kompensiert wurden. Hohe Photosyntheseraten fanden sich nur bei Ästen unter 2 cm Durchmesser. Als Datengrundlage dienten alle Tagesgänge, die in den angegebenen Monaten von den jeweiligen Ästen zur Verfügung standen. Die Berechnungen wurden also mit den Nachtwerten mehrerer Tage durchgeführt.

Tab. 3: CO₂-Fixierung verschiedener Äste (Nr. 1-36) und des Stammes. Mittlere Respiration und Bruttphotosynthese in mmol CO₂ m⁻² d⁻¹. Prozentzahlen: Anteil der CO₂-Fixierung an der aus den Nachtwerten hochgerechneten Gesamtrespiration. Anzahl der zugrundeliegenden Tagesgänge. Die Astnummern wurden von unten nach oben vergeben, Ast 1 und 2 inserieren am unteren Ende der Krone, Ast 36 dagegen in Wipfelnähe.

Tab. 3: CO₂ -fixation of different branches (Nr. 1-36) and of the trunk. Average respiration and gross photosynthesis in mmol CO₂ m⁻² d⁻¹. In percent: share of CO₂ fixation in total respiration. Number of diurnal courses underlying the calculation of total respiration. Branches are numbered from bottom to top. Branch 1 and 2 at the bottom of the crown, branch 36 near the top.

Ast Nr.:	Stamm	Ast 1	Ast 2	9	13	17	18	19	24	30	31	36
Astalter:	ca. 35	8	23			15	13				10	
Durchmesser [cm]:	9,2	1,64	3,37	2,21	2,5	2,15	1,64	2,24	2,67	2,37	1,52	1,58
Monat:	9	8	7	8	9	9	10	9	9	10	9	9
Anzahl Tagesgänge:	6	22	6	12	8	11	7	10	7	16	9	8
gemessene Respiration:	46,7	74,6	23,8	51,0	25,1	52,7	29,8	48,5	42,5	37,8	11,9	17,3
modellierte Respiration:	47,3	88,3	25,6	46,0	27,6	51,0	36,8	52,5	42,6	40,0	22,3	24,1
CO ₂ -Assimilation:	0,6	13,7	1,8	(-4,9)	2,5	-1,7	7,0	4,0	0,1	2,2	10,4	6,8
Netto-Photosynthese [%] der modellierten Resp.:	1,4	18,8	8	(-10,7)	9,1	-3,3	19,1	7,5	0,3	5,5	46,5	28,3

Respiration im Jahrgang

Abb. 5 zeigt die Respiration des Astes 2 während verschiedener Jahreszeiten. Dargestellt sind die Mittelwerte der nächtlichen Respiration (gemittelt aus den Daten von 0⁰⁰ bis 3⁰⁰ und 22⁰⁰ - 0⁰⁰ eines jeden Tages), aufgetragen gegen die zugehörigen Temperaturmittel. Daten aus verschiedenen Monaten sind durch verschiedene Symbole gekennzeichnet. Auch im Jahrgang war die Beziehung zwischen Temperatur und Respiration unverändert. Es waren keine Abweichungen im Verlauf der Kurven erkennbar, die auf saisonale Veränderungen der Atmungsrate hinweisen.

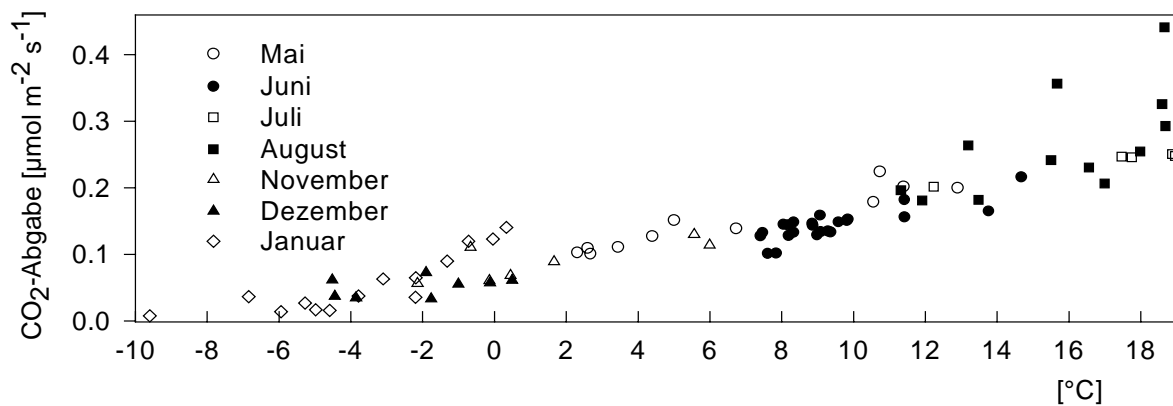


Abb. 5: Mittelwerte der nächtlichen Respiration des Astes 2, aufgetragen gegen die entsprechenden Nachttemperaturen, gemessen über den gesamten Versuchszeitraum von Mai 1995 bis Januar 1996.

Fig. 5: Daily mean values of night-time respiration of branch 2, as related to the corresponding night-time temperatures. All measured values from May 1995 until January 1996.

Einteilung von Asttypen nach ihrem CO₂-Gaswechsel

Die untersuchten Äste wiesen starke Unterschiede hinsichtlich ihrer CO₂-Abgabe auf, und zwar auch unter gleichen Temperaturbedingungen. In Abbildung 6a und 6b ist die mittlere nächtliche Respiration aller Äste dargestellt. Die Äste wurden in zwei Gruppen unterteilt: nämlich solche mit Durchmessern unter 2,5 cm (Tab. 3), die durch eine höhere Atmung gekennzeichnet sind (Abb. 6a: Typ 1) und solche mit Durchmessern über 2,5 cm mit geringerer Atmung (Abb. 6b: Typ 2).

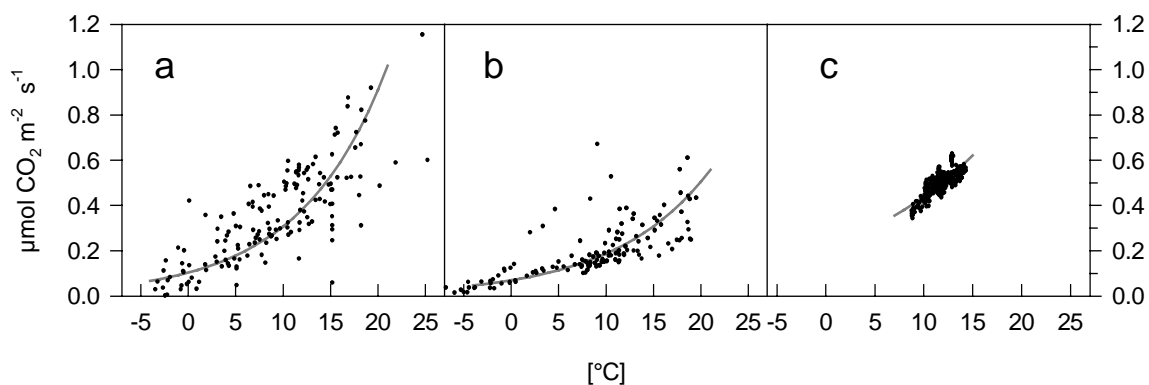


Abb. 6 Tagesmittelwerte der nächtlichen Respiration aller Äste, aufgetragen gegen die mittlere Temperatur desselben Zeitraumes. a: Äste unter 2,5 cm Durchmesser (Typ 1). b: Äste mit 2,5 - 5 cm Durchmesser (Typ 2). c: Stamm (alle Meßwerte aus 6 Tagesgängen).

Fig. 6: Daily mean values of night-time respiration of all branches, as related to the corresponding temperatures. a: branches under 2,5 cm diameter (type 1). b: branches over 2,5 - 5 cm diameter (type 2). c: trunk (all values measured during 6 days in September).

Innerhalb dieser Typen braucht zwischen verschiedenen Ästen und Monaten nicht unterschieden zu werden. Abbildung 6c zeigt alle nachts am Stamm gemessenen Werte. Es fällt auf, daß der Stamm bei dem gewählten Flächenbezug der Daten ähnliche Raten aufwies wie Typ 1.

Aus den Mittelwerten der nächtlichen Respiration konnten für die Typen mit einer Regressionsanalyse Temperaturmodelle in Form einfacher Exponentialfunktionen berechnet werden. Von den verschiedenen Ästen einer Klasse stand eine unterschiedliche Zahl von Tagesgängen zur Verfügung (Tab. 4).

Tab. 4: Anzahl der ausgewerteten Tagesgänge der einzelnen untersuchten Astabschnitte. Ast Nr. 2, 2a, 13 und 24 gehören zu Typ 2, die anderen zu Typ 1.

Tab. 4: Number of diurnal courses collected for the different branches. Branches Nr. 2, 2a, 13 and 24 belong to type 2, the others to type 1.

Objekt/Ast Nr.:	Stamm	1	2	2a	9	13	17	18	19	24	30	31	36
Tagesgänge:	6	70	77	11	12	43	11	51	22	7	27	14	8

Damit die Äste trotzdem mit gleichem Gewicht in die Regressionsanalyse eingehen konnten, wurden die Daten der seltener untersuchten Äste vervielfältigt, bis von jedem Ast die gleiche Anzahl von Werten vorlag. Dies geschah, indem das kleinste gemeinsame Vielfache der Tagesgänge bestimmt wurde. So ergab sich für jeden Ast ein Faktor, mit dem die Werte im Tabellenblatt vervielfältigt wurden. Da am Stamm nur wenige Daten vorlagen, konnte die Regressionsanalyse mit den tatsächlich gemessenen Werten durchgeführt werden. Die Funktionen lauten:

$$\text{Typ 1: } R = 0.1035 e^{0,1088T} \quad R^2 = 0,47^{***} \quad (4)$$

$$\text{Typ 2: } R = 0.0695 e^{0,0,0992T} \quad R^2 = 0,73^{***} \quad (5)$$

$$\text{Stamm: } R = 0.2182 e^{0.0698T} \quad R^2 = 0,69^{***} (R \text{ in } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}, T \text{ in } ^\circ\text{C})^2 \quad (6)$$

Bei der Einteilung der Äste in Typen sollte auch die Photosyntheseaktivität berücksichtigt werden. Wie aus Tab. 3 ersichtlich, wurde nur bei dünnen Ästen eine erhebliche CO₂-Fixierung festgestellt. Daher wurde für den Typ 1 ein Subtyp 1a definiert, dem die Äste mit weniger als 2 cm Durchmesser angehören. Die Photosyntheseleistung der Äste während eines ganzen Jahres konnte mit den vorliegenden Daten nur geschätzt werden. Aufgrund der Berechnung der CO₂-Fixierung für kürzere Zeiträume (Tab. 3) wurde angenommen, daß die dünnen Äste im Jahresmittel etwa 30% des veratmeten CO₂ durch Photosynthese zurückgewannen.

² Die Sternchen zeigen an, ob der Korrelationskoeffizient R² bei der vorliegenden Anzahl an Werten auf einen signifikanten Zusammenhang hinweist. Dafür werden Signifikanzniveaus definiert, die angeben, wie hoch die Wahrscheinlichkeit P ist, daß die Daten durch Zufallsprozesse entstanden sind. Im allgemeinen bezeichnet man ein P > 0,05 als statistisch nicht signifikant (ns). Für P < 0,05 (Irrtumswahrscheinlichkeit kleiner als 5%) gibt man drei Signifikanzstufen an. Zur Kennzeichnung wird eine dreistufige Sternsymbolik benutzt (SACHS 1984):

* für 0,05 > P > 0,01 ** für 0,01 > P < 0,001 *** für P < 0,001

Dieser Wert entspricht dem Mittelwert der berechneten Fixierungsraten für die Äste des Typ 1a. Dieser Mittelwert faßt nur Daten zusammen, die während der Vegetationsperiode - dem Zeitraum der stärksten Respiration - erhoben wurden.

Hochrechnung der Respiration eines Baumes

Es wird nun der Versuch unternommen, mit einer Hochrechnung die Respiration eines ganzen Baumes innerhalb eines Jahres abzuschätzen. Dazu wurden in die Temperaturmodelle Lufttemperaturdaten eingesetzt, die während des Untersuchungszeitraumes am Meßort in ca. 8 m Höhe erhoben wurden. Für die Berechnung wurden keine Asttemperaturen verwendet, weil die Messungen zeigten, daß die Lufttemperaturen die mittleren Temperaturverhältnisse am ganzen Baum eher wiedergaben als die stark streuenden Werte, die bei einzelnen Ästen gemessen wurden. Gerechnet wurde mit Stunden-Mittelwerten. Die Ergebnisse dieser Berechnungen wurden dann auf die biometrischen Daten bezogen, die von ESCHENBACH (1995) an einer 1992 gefällten Erle erhoben wurden. Dieser Baum war 53 Jahre alt und 18 m hoch. Die oberirdischen Achsenorgane wurden für die Berechnung in die beschriebenen Typen unterteilt: Neben dem Stamm waren dies die Äste über 2,5 cm Durchmesser (Typ 2), Äste von 2,0 bis 2,5 cm Durchmesser (Typ 1) sowie die Äste und Zweige mit geringerem Durchmesser (Typ 1a).

Mit den vorliegenden Daten konnte nur eine Schätzung vorgenommen werden, da nur an repräsentativen Ästen gemessen wurde und zudem auch die Zeitreihe nicht vollständig erfaßt worden ist. So lagen von den Monaten Februar, März und April keine Daten vor. Die Ergebnisse wurden auf kleine Äste und Zweige unter 1,5 cm Durchmesser übertragen, obwohl nur an größeren Ästen gemessen wurde. Es wurde angenommen, daß die sehr dünnen Achsen dem Typ 1a angehören.

Für Stamm und Äste über 2,5 cm lagen sowohl Daten zur Oberfläche als auch zur Masse vor. Von den jüngeren Ästen wurde hingegen nur das Trockengewicht bestimmt (ESCHENBACH 1995). Daher war es für Typ 1 erforderlich, die Gleichung (4) umzustellen, so daß sie die Respiration nicht in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sondern in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ TG}$ angibt. Diese Umstellung ist methodisch zulässig, da bei jüngeren Achsen die Respiration proportional mit dem Astgewicht zunimmt. Erst bei älteren Ästen mit größeren Durchmessern ist die Respiration eher mit der Größe der Austauschfläche korreliert. Dies liegt am verlängerten Diffusionsweg und dem weniger aktiven Gewebe der älteren Jahresringe.

Die Gleichung für Typ 1a lautet dann:

$$R = 0.044 e^{0,1224T} \quad (4a)$$

Tab. 5 zeigt die Verteilung der oberirdischen Biomasse und Zuordnung auf die verschiedenen Respirationstypen. Entsprechend ihrem Anteil wurde die Respiration der Komponenten berechnet. Mit den Gleichungen (4a), (5) und (6) ergaben sich für die verschiedenen Typen die angegebenen Jahressummen der Respiration.

Tab. 5: Verteilung der gesamten oberirdischen Achsen-Biomasse auf die verschiedenen Respirationstypen und Jahressumme der Respiration.
Tab. 5: Distribution of the total above-ground wooden biomass on the different types of respiration. Annual sums of respiration.

	Stamm	Typ 2	Typ 1	Typ 1a	
Gewicht [kg]	211	13,8	5,1	14,6	244,4
Oberfläche [m ²]	9	3			
Jahressumme R [mol]	122,5	19,2	28,4	82,2	252,3
Photosyntheserate [%]	0	0	0	30	
Jahressumme R [mol] abzüglich Photosynthese	122,5	19,2	28,4	57,5	227,6
Jahressumme R [kg C]	1,47	0,23	0,34	0,69	2,73
Jahressumme R [t C ha ⁻¹]	0,67	0,10	0,16	0,31	1,24

Unter Berücksichtigung der Astphotosynthese hätte ein Baum wie die 1992 gefällte Erle unter den Temperaturbedingungen des Jahres 1995 etwa 2,7 kg C über die verholzten oberirdischen Organe abgegeben. Dies entspricht etwa 6% der Jahres-Nettophotosynthese, die von ESCHENBACH (1995) für das Jahr 1992 mit 21 t C ha⁻¹ angegeben wurde.

Diskussion

Daten zur Atmung verholzter Achsen lagen für *Alnus glutinosa* bislang nicht vor. Die Ergebnisse können daher nur mit Untersuchungen an anderen Arten verglichen werden. TRANQUILLINI & SCHÜTZ (1970) fanden im Labor an Astabschnitten von *Alnus viridis* bei Temperaturen zwischen 15 und 20 °C Raten von 0,5 bis 0,8 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹.

Unterschiede in der Respiration bei Ästen verschiedenen Durchmessers wurden schon früh erkannt (NEGISI 1977). Es ist jedoch schwierig, diese Unterschiede an einer bestimmten Ursache festzumachen. Eine höhere Respiration jüngerer Achsen kann am höheren relativen Anteil lebender Zellen liegen (RYAN & al. 1994). Auch verschiedene Zuwachsraten können unterschiedliche Respirationsraten bewirken (NEGISI 1977). Allerdings waren bei den untersuchten Ästen die Zuwächse 1995 sehr ähnlich und zugleich niedrig (0,2 - 1 mm). Ein wichtiger Grund ist das veränderliche Verhältnis von Oberfläche und Volumen, weshalb bei dünneren Ästen die aktiven Gewebe näher an der Oberfläche liegen.

Am Stamm ist die Respiration deutlich höher als an den älteren Ästen. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die lebende Rinde beim Stamm mächtiger ist (1 cm im Gegensatz zu 0,2 cm bei Typ 2) und somit eine dickere Schicht physiologisch aktiven Gewebes die Achse umgibt. Ähnliche Raten wie bei *Alnus* fanden HAGIHARI & HOZUMI (1991) bei *Chamaecyparis obtusa*: bei 8,5 °C lag die Stammrespiration bei 0,5 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹. Andere Baumarten weisen zum Teil eine stärkere Stammaatmung auf: HAVRANEK (1985) fand bei *Larix decidua* bei 10 °C Raten

um 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und KAKUBARI (1988) beobachtete bei *Fagus sylvatica* bei 10 bis 26°C Raten von 0,2 bis 2,2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Die Existenz von diurnalen Schwankungen der CO₂-Abgabe in Form einer verringerten Respiration am Tage wird in der Literatur zum Teil bestätigt, zum Teil aber auch verneint: Zum Beispiel haben WIBBE & al. (1994) bei ihren Untersuchungen an einem 3-jährigen Apfelbaum während zwei aufeinanderfolgenden Wintern am Tage und in der Nacht identische Respirationsraten festgestellt. Auch ZABUGA & ZABUGA (1987) fanden am Stamm von *Pinus sylvestris* keine Abweichung des Respirationsverhaltens am Tage. KAKUBARI (1989) beobachtete dagegen bei Stämmen von *Quercus acutissima* (17 cm Durchmesser) an trockenen und heißen Sommertagen eine „daytime depression“ in der CO₂-Kurve, die er mit Veränderungen im Wassertransport bzw. mit Wasserstreß in Verbindung bringt (NEGISI 1977).

Bei der Schwarzerle beruhen diese diurnalen Schwankungen auf der Photosynthese des Rindengewebes. Mehrere Autoren untersuchten gezielt diese Photosyntheseaktivität verholzter Achsen (GANSERT 1994, SPRUGEL & BENECKE 1990, LINDER & TROENG 1981, FOOTE & SCHAEDELE 1976, PEARSON & LAWRENCE 1958). Alle fanden an bis zu 12-jährigen Ästen verschiedener Baumarten CO₂-Fixierungsraten, die bis zu 90 % der Atmungsrate betragen (z.B. 5-jährige *Populus tremuloides* bei 5-10° im Winter, FOOTE & SCHAEDELE, 1976). Die Untersuchungen von FOOTE & SCHAEDELE (1976) ergaben für die gesamte oberirdische Biomasse von 5-7-jährigen Pappeln eine Refixierungsrate von 16-18 %. Bei *Pinus sylvestris* nahm die Refixierungsrate von 45 % (2-jähriger Ast) auf 5 % (12-jähriger Ast) ab (LINDER & TROENG 1981). GANSERT (1994) fand bei 10-jährigen Buchen in der Jahresbilanz eine CO₂-Fixierungsrate von 24%. Auch bei *Alnus glutinosa* erreichten die Äste je nach Alter Fixierungsraten von 0 bis 45 % (Tab. 3). Wie bei KÜNSTLE & MITSCHERLICH (1976, gemessen an 1-jährigen Kiefern- und Buchentrieben) traten Nettphotosyntheseraten nur selten auf.

Auch auf biochemischem Wege wurde die CO₂-Assimilation von Achsenorganen nachgewiesen (LANGENFELD-HEYSER 1989, Markierungsversuche mit ¹⁴CO₂ an Stämmen von jungen Fichten).

Der prozentuale Anteil an der Brutto-Photosynthese, der durch die Achsenrespiration verloren geht, wurde z.B. von TRANQUILLINI & SCHÜTZ (1970) an *Larix decidua* (66 Jahre) und *Pinus cembra* (76 Jahre) bestimmt. Sie geben für *Pinus* 18,5 % und für *Larix* 12 % an. Etwas niedriger sind die Werte von JAKSCHINA (TRANQUILLINI & SCHÜTZ 1970) für *Quercus robur* (40 Jahre alter Baum, 6-16%). Die von GANSERT (1994) untersuchten jungen Buchen veratmen mit Stamm und Ästen 13-20 % der Jahres-Nettoassimilation. Adulte Buchen wenden für die die Wurzel- und Stammatmung zusammen ca. 30 % der Nettoassimilation auf (SCHULZE 1970). Im Vergleich zu anderen Baumarten muß die Schwarzerle mit 6 % nur einen geringen Teil der Nettoassimilation für die Respiration von Stamm und Ästen aufbringen.

Literatur

- BALL, J.T., WOODROW, L.E. & J.A. BERRY, 1987: A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. - In: J. BIGGENS (ed.): Proceedings 7th Int. Conference on Photosynthesis. - M. Nijhoff, Dordrecht: 221-224.
- ESCHENBACH, C., 1995: Zur Physiologie und Ökologie der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*). - Diss. Univ. Kiel: 197 S.

- FOOTE, C.K. & M. SCHAEDELE, 1976: Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx. - *Plant Physiology* 58: 651-655.
- GANSERT, D., 1994: Die Wurzel- und Sproßrespiration junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) in einem montanen Moder-Buchenwald. - Diss. Univ. Göttingen. 164 S.
- HAGIHARI, A. & K. HOZUMI, 1991: Respiration. - In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed): *Physiology of Trees*. - John Wiley & Sons Inc., New York: 87-110.
- HAVRANEK, W.H., 1985: Gas exchange and dry matter allocation in larch at the alpine timberline on Mount Patscherkofel. - In: TURNER, H. & W. TRANQUILLINI (eds): *Establishment and Tending of Subalpine Forest: Research and Management*. - Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 270: 135-142.
- KAKUBARI, Y., 1988: Diurnal and seasonal fluctuations in the bark respiration of standing *Fagus sylvatica* trees at Solling, West Germany. - *Journal of the Japanese Forestry Society*. 46: 529-531.
- KAKUBARI, Y., 1989: Diurnal and seasonal fluctuations in the bark respiration of standing *Quercus acutissima* trees in Nakaizu, Japan. - *Annales des sciences forestières*. 46: 529-531.
- KÜNSTLE, E. & G. MITSCHERLICH, 1976: Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. III. Teil: Atmung. - *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 147, 9: 169-177.
- LANGENFELD-HEYSER, R., 1989: CO₂ fixation in stem slices of *Picea abies* (L.) Karst: microautoradiographic studies. - *Trees* 3: 24-32.
- LARCHER, W., 1994: *Ökophysiologie der Pflanzen*. - UTB Verlag, Stuttgart: 394 S.
- LEITUNGSGREMIUM DES "ÖKOSYSTEMFORSCHUNGSPROJEKTES BORNHÖVEDER SEENKETTE" UND VORSTAND DES "VEREINS ZUR FÖRDERUNG DER ÖKOSYSTEMFORSCHUNG ZU KIEL E.V." (eds.), 1992: *Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette*. - Abschlußbericht zur ersten Projektphase 1988-1991.
- LINDER, S. & E. TROENG, 1981: The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year-old scots pine (*Pinus sylvestris* L.). - *Mitteilungen der Forstl. Bundesversuchsanstalt* 142: 125-139.
- NEGISI, K., 1977: Respiration in forest trees. - In: SHIDEI, T. & T. KIRA (eds): *Primary productivity of japanese forests*. - *Productivity of terrestrial communities*. Vol. 16. - Univ. Tokyo: 86-99.
- PEARSON, L.C. & D.B. LAWRENCE, 1958: Photosynthesis in aspen bark. - *American Journal of Botany* 45: 383-387.
- RYAN, M.G., LINDER, S., VOSE, J.M. & R.M. HUBBARD, 1994: Dark respiration of pines. - *Ecological Bull.* 43: 50-63.
- SACHS, L., 1984: *Angewandte Statistik*. 6. Auflage. - Springer-Verlag, Berlin. 552 S.
- SCHULZE, E. D., 1970: Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. - *Flora* 159: 177-232.
- SPRUGEL, D.G. & U. BENECKE, 1990: Measuring woody-tissue respiration and photosynthesis. - In: LASSOIE, J.P. & T.M. HINCKLEY (eds): *Techniques and approaches in forest ecophysiology*. Vol.1. - CRC, Boston: 329-355.

- TRANQUILLINI, W., 1992: Atmung und CO₂-Bilanz. - In: LYR, H., FIEDLER, H. & W. TRANQUILLINI (eds): Physiologie und Ökologie der Gehölze. - Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart: 238 - 255.
- TRANQUILLINI, W. & W. SCHÜTZ, 1970: Über die Rindenatmung einiger Bäume an der Waldgrenze. - Centralblatt Ges. Forstwesen 87,1: 42-60.
- VON STAMM, S., 1992: Untersuchungen zur Primärproduktion von *Corylus avellana* an einem Knickstandort in Schleswig-Holstein und Erstellung eines Produktionsmodells. - EcoSys Suppl. Bd. 3, 166 S.
- ZABUGA, V.F. & G.A. ZABUGA, 1987: Ecological and physiological peculiarities of stem respiration in *Pinus sylvestris*. - Lesovedenie 6: 46-53.
- ZIEGLER, R. & K. EGLE, 1965: Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I: Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. - Beiträge zur Biologie der Pflanzen 41: 11-37.

Adresse der Autoren:

Dipl. Biol. Wolf Steinborn
Dr. Christiane Eschenbach
Dr. Werner Kutsch
Prof. Dr. Ludger Kappen
Ökologie-Zentrum der Universität Kiel
Schauenburger Str. 112
24118 Kiel

Photosyntheserate und pflanzeninterne Biomasseverlagerung bei Weidelgras (*Lolium perenne*) in Abhängigkeit von der Stickstoff- und CO₂-Versorgung

Remigius Manderscheid, Ulrich Schenk, Stefan Burkart, Susanne Obenauf & Hans Joachim Weigel

Synopsis

Effect of CO₂ enrichment and N supply on photosynthesis and dry matter partitioning of perennial ryegrass (*Lolium perenne*)

Simulated swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L. cv. Parcour) were exposed season-long (May- October) to ambient (388 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) and elevated (468 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 548 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 704 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) CO₂ concentrations in open-top chambers and treated with four nitrogen levels (110, 210, 310, 700 kg N ha⁻¹ season⁻¹). Stands were cut regularly and dry matter weights were determined and nitrogen content was measured. At the end of the season, the light saturated rate of photosynthesis of the mature second leaf of the stem was measured at normal CO₂ concentration (380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) to test whether long-term CO₂ enrichment results in a down-regulation of photosynthesis. At final harvest, biomass and nitrogen contents of stubbles and roots and root length density were determined to investigate the interaction of nutrient supply and CO₂ enrichment on partitioning of dry matter.

CO₂ enrichment did not affect light saturated rate of photosynthesis measured at 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. The effect of CO₂ enrichment on the accumulated above ground biomass and tiller number increased with increasing N supply. CO₂ enrichment increased root biomass and root length density, while N-fertilization caused a decrease of these root parameters. CO₂ enrichment resulted in an increase in stubble biomass and a decrease in stubble nitrogen concentration. Root nitrogen concentrations were also decreased, but this could be attributed to changes in root biomass. There was a significant correlation between root fraction of total plant biomass and nitrogen concentration of the total plant, which was not changed by CO₂ enrichment, indicating that biomass partitioning between shoot and root is controlled by internal N status of the plant.

Keywords

Lolium perenne, atmospheric CO₂ concentration, nitrogen supply, photosynthesis, growth, root:shoot ratio

Lolium perenne, atmosphärische CO₂-Konzentration, Stickstoff-Düngung, Photosyntheserate, Wachstum, Sproß/Wurzelverhältnis

1 Einleitung

Es ist bekannt, daß der Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration zu einer Stimulation der Photosyntheserate und des Wachstums von C₃-Pflanzen führt (POORTER, 1993). Dies wurde auch für typische Grünlandarten wie Deutsches Weidelgras (*Lolium perenne*) gefunden (OVERDIECK & al. 1984; HEBEISEN & al. 1997). Unklar ist jedoch noch, ob eine langfristige Erhöhung der CO₂-Konzentration zu einer Reduktion der Photosynthesekapazität führt infolge unzureichender Senkenstärke (STITT 1991). Ein weiterer Aspekt ist der Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Assimilatverteilung zwischen Sproß und Wurzel. Nach LEVIN & al. (1989) wird das Sproß/Wurzelverhältnis von der Stickstoffkonzentration der Pflanze bestimmt. Eigene Untersuchungen in Klimakammern bei normaler und erhöhter CO₂-Konzentration haben gezeigt, daß diese enge Beziehung zwischen dem Sproß/Wurzelverhältnis und dem N-Status der Pflanze auch unter erhöhten CO₂-Konzentrationen seine Gültigkeit beibehält (SCHENK & al. 1996).

Ziel der Untersuchung war es zu prüfen, ob 1) eine langfristige CO₂-Anreicherung beim Deutschem Weidelgras zu einer Reduktion der Photosyntheserate führt, und 2) inwieweit die in Klimakammern ermittelte enge und von der CO₂-Konzentration unabhängige Relation zwischen der N-Konzentration der Pflanze und der Assimilatverteilung zwischen Sproß und Wurzel (SCHENK & al. 1996) auch unter Freilandbedingungen gilt. Ein weiteres Ziel war eine genauere Analyse des Wurzelwachstums durch die Erfassung der Wurzellängendichte zusätzlich zur Wurzelbiomasse.

2 Material und Methoden

Die Aussaat von Deutschem Weidelgras (*Lolium perenne* L., Sorte Parcour) erfolgte Anfang April im Gewächshaus in Rohrtöpfe (40 cm x 10 cm, Saatedichte: 14 Pflanzen pro dm²), die mit einer Parabraunerde (lehmgiger Sand, pH 6.5-7) gefüllt waren. Anfang Mai wurden 40 Töpfe in je eine Open-top-Kammer transferiert und so zusammengestellt, daß jeweils 10 Töpfe einen Bestand mit einer Grundfläche von ca. 0,2 m² bildeten, der durch seitliche Schattierungsgewebe abgegrenzt war. Die Schattierung wurde der Bestandeshöhe angepaßt. Die Pflanzen wurden von Mai bis Oktober in den Open-top-Kammern bei unterschiedlichen atmosphärischen CO₂-Konzentrationen (ca. 388, 468, 546 und 704 µmol mol⁻¹) angezogen (WEIGEL & al. 1992). Für jede CO₂-Konzentration gab es zwei Kammerwiederholungen. Innerhalb einer Kammer wurden die vier Modellbestände mit unterschiedlichen Stickstoffmengen gedüngt. Die Düngung erfolgte in Form von Ammoniumnitrat nach der Aussaat und nach jedem Schnitt. Der Gesamtaufwand betrug 110, 210, 310 und 700 kg ha⁻¹. Es wurde stets auf eine ausreichende Versorgung mit Wasser und den übrigen Nährstoffe geachtet, indem diese entsprechend dem Entzug nach jedem Schnitt wieder zugesetzt wurden. Die entzogene Nährstoffmenge wurde berechnet als Produkt der geerntete Trockenmasse und der kritischen Blattkonzentration (SMITH & al. 1985).

Die Grasbestände wurde regelmäßig auf eine Höhe von 5 cm zurückgeschnitten (nach ca. 2-4 Wochen), wenn drei Blätter pro Halm vorhanden waren. Nach jedem Schnitt wurde die Bestockung und die oberirdische Biomasse erfaßt. Am Versuchsende wurden zusätzlich die Stoppelbiomasse, die Wurzelbiomasse und die Wurzellängendichte nach TENANT (1975) gemessen. Alle Biomassefraktionen wurden mit einem automatischen N-Analysator (Gerhardt Vapodest 5) auf den Gesamtstickstoff untersucht (nach KJELDAHL).

Während der letzten Aufwuchsperiode im Oktober wurde die lichtgesättigte Photosyntheserate am ausgewachsenen zweiten Blatt unter konstanten Klimabedingungen (22°C , $1000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und einer CO_2 -Konzentration von ca. $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ mit einem Porometer gemessen. Anschließend wurde von diesen Blättern der Chlorophyllgehalt (ZIEGLER & EGGLE 1965) analysiert.

3 Ergebnisse

3.1 Photosyntheserate und Chlorophyllgehalt

Die ca. halbjährliche CO_2 -Anreicherung führte unabhängig von der N-Düngung zu einer leichten Reduktion des Chlorophyllgehalts pro Blattfläche (Tab. 1). Bei der niedrigsten N-Stufe war ein geringer Abfall der Photosyntheserate pro Blattfläche zu verzeichnen, der jedoch bei Bezug der Photosyntheserate auf die Chlorophyllkonzentration nicht festzustellen war. Die N-Düngung bewirkte eine Erhöhung des Chlorophyllgehalts sowie der Photosyntheserate.

Tab. 1: Wirkung von N-Düngung ($110 \text{ kg ha}^{-1}/700 \text{ kg ha}^{-1}$) und CO_2 -Anreicherung ($388 \mu\text{mol mol}^{-1}/704 \mu\text{mol mol}^{-1}$) auf den Chlorophyllgehalt und die Photosyntheserate des zweiten ausgewachsenen Blattes am Halm von Weidelgras. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler ($n=6$). V: Verhältnis der Meßwerte bei 704 und $388 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$

Tab. 1: Effect of nitrogen supply ($110 \text{ kg ha}^{-1}/700 \text{ kg ha}^{-1}$) and CO_2 enrichment ($388 \mu\text{mol mol}^{-1}/704 \mu\text{mol mol}^{-1}$) on chlorophyll content and photosynthetic rate of the second mature leaf of ryegrass. Rate of photosynthesis was measured in controlled environment (22°C , $1000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and at $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Values represent means \pm standard error ($n=6$). V: ratio of the values at high and low CO_2

Blattmeßgröße	N-Düng. (kg ha^{-1})	Kontrolle ($388 \mu\text{mol mol}^{-1}$)	+ CO_2 ($704 \mu\text{mol mol}^{-1}$)	V
Chlorophyllgehalt (g m^{-2})	110	0.809 ± 0.094	0.722 ± 0.047	-11%
	700	0.963 ± 0.066	0.853 ± 0.038	-11%
Photosyntheserate pro Blattfläche ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	110	7.13 ± 0.39	6.43 ± 0.41	-10%
	700	13.5 ± 1.00	14.1 ± 0.78	+ 4%
Photosyntheserate pro Chlorophyll ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$)	110	9.50 ± 1.38	9.19 ± 1.10	- 3%
	700	14.5 ± 1.81	16.5 ± 0.44	+14%

3.2 Trockenmasseanteile und Stickstoffgehalte von Sproß und Wurzel

Die oberirdische Biomasse aufsummiert über die ganze Vegetationsperiode hing von der N-Düngung und der atmosphärischen CO_2 -Konzentration ab (Abb. 1). Die Zunahme der oberirdischen Biomasse durch den CO_2 -Anstieg von $388 \mu\text{mol mol}^{-1}$ auf $704 \mu\text{mol mol}^{-1}$ reichte von 10% bei der untersten N-Stufe bis zu 44% bei der höchsten Stufe.

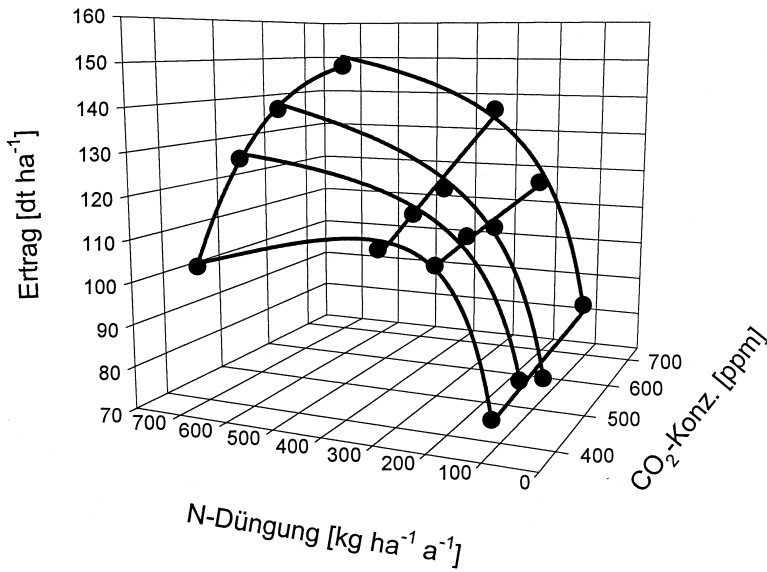


Abb. 1:
Auswirkungen steigender CO₂-Konzentrationen und steigender N-Düngung auf den Ertrag von Weidelgras aufsummiert über eine ganze Vegetationsperiode von Mai bis Oktober.

Fig. 1: Effect of CO₂ enrichment and N supply on accumulated dry matter yield of ryegrass over the whole vegetation period from May until October.

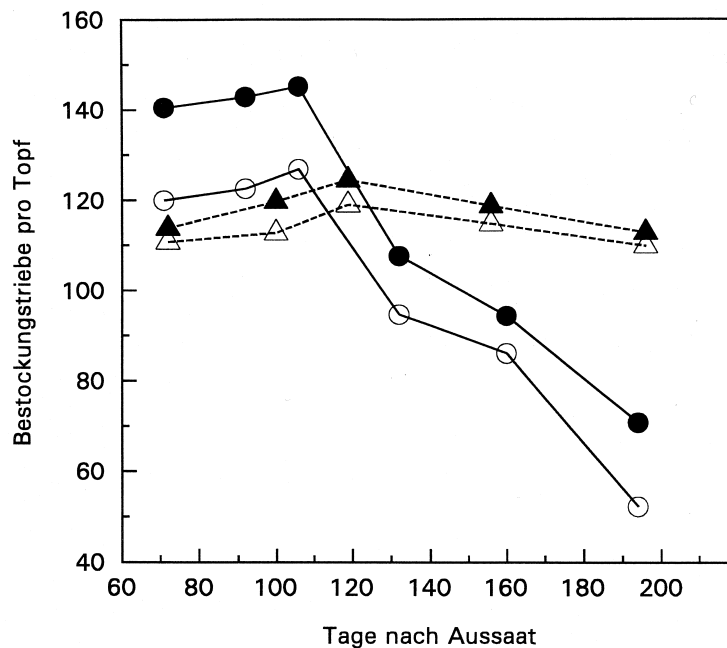


Abb. 2: Auswirkungen steigender CO₂-Konzentrationen (offene Symbole: 388 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, gefüllte Symbole: 704 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) und steigender N-Düngung (Dreiecke: 110 kg N ha⁻¹; Kreise: 700 kg N ha⁻¹) auf die Anzahl der Bestockungstriebe von Weidelgras im Verlauf der Vegetationsperiode.

Fig. 2: Effect of CO₂ enrichment (open symbols: 388 $\mu\text{mol mol}^{-1}$; filled symbols: 704 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) and N supply (triangles: 110 kg N ha⁻¹; circles: 700 kg N ha⁻¹) on tiller number of ryegrass during the vegetation period.

Betrachtet man die Biomassekurven für die einzelnen CO₂-Konzentrationen in Abhängigkeit von der N-Düngung, so erkennt man eine Verschiebung des Wertes für eine optimale N-Versorgung von ca. 300 kg ha⁻¹ bei normaler CO₂-Konzentration hin zu Werten über 700 kg N ha⁻¹ bei der höchsten CO₂-Stufe. Die Biomassesteigerung beruhte größtenteils auf der Wechselwirkung zwischen N-Versorgung und CO₂-Konzentration auf die Anzahl der Bestockungstriebe. Die Bestockung reagierte nur bei hoher N-Düngung auf die atmosphärische CO₂-Konzentration (Abb. 2). Hinzu kam jedoch eine Reduktion der Bestockungstriebe ca. ab Ende Juli, die bei der höchsten N-Variante am deutlichsten war.

Die bei der Endernte im Oktober ermittelten Biomassewerte für die Stoppelfraktion ergaben einen signifikanten CO₂-Effekt, der im Mittel ca. 30% betrug und bei hoher N-Dosierung größer war als bei N-Limitierung (Tab. 2). Die N-Gehalte der Stoppelfraktion waren unter CO₂-Anreicherung um ca. 10% reduziert (Tab. 2).

Tab. 2: Wirkung von N-Düngung (110 kg ha⁻¹/700 kg ha⁻¹) und CO₂-Anreicherung (388 μmol mol⁻¹/704 μmol mol⁻¹) auf Stoppelbiomasse (g/Topf) und Stickstoffgehalte (N%) von Stoppeln und Wurzeln von Weidelgras bei der Endernte im Oktober. Angegeben sind die Mittelwerte mit Standardfehler (n=20). V: Verhältnis der Meßwerte bei 704 und 388 μmol mol⁻¹ CO₂

Tab. 2: Effect of nitrogen supply (110 kg ha⁻¹/700 kg ha⁻¹) and CO₂ enrichment (388 μmol mol⁻¹/704 μmol mol⁻¹) on stubble biomass and nitrogen content (N%) of stubbles and roots of ryegrass at the end of the vegetation period. Values represent means ± standard errors (n=20). V: ratio of the values at high and low CO₂

N-Düngung (kg ha ⁻¹)	Kontrolle (388 μmol mol ⁻¹)	CO ₂ -Anreicherung (704 μmol mol ⁻¹)	V
	Stoppelbiomasse (g/Topf)		
110	3.90±0.23	4.76±0.16	1.22
210	4.49±0.13	5.80±0.14	1.29
310	3.97±0.17	5.43±0.21	1.37
700	3.61±0.19	4.65±0.35	1.29
	N%-Stoppeln		
110	0.83±0.019	0.75±0.015	0.90
210	0.93±0.014	0.89±0.019	0.96
310	1.42±0.040	1.09±0.032	0.77
700	2.20±0.056	2.02±0.056	0.92
	N%-Wurzeln		
110	0.82±0.013	0.69±0.014	0.84
210	0.92±0.020	0.79±0.012	0.86
310	1.18±0.013	0.99±0.037	0.84
700	1.22±0.017	1.19±0.020	0.98

Die Wurzelbiomasse wurde mit zunehmender N-Düngung reduziert. (Abb. 3). Bei der höchsten N-Stufe betrug die Wurzeltrockenmasse pro Topf nur noch ca. 30% des

Wertes der niedrigsten N-Stufe. Die CO₂-Anreicherung führte unabhängig von der N-Düngung zu einer Steigerung der Wurzelbiomasse. Der absolute Trockenmassezuwachs war bei allen N-Düngungen annähernd gleich und betrug ca. 0.8 - 1.2 g pro Topf. Vergleicht man jedoch diesen Wert mit der Zahl für das oberirische Wachstum (Abb.1), so erkennt man, daß der Trockenmasseanteil, der in die Wurzel verlagert wurde, von der N-Düngung abhängt und bei der niedrigsten N-Stufe am größten war und bei der höchsten N-Stufe am niedrigsten.

Die Reaktion der Wurzellängendichte, die als ein Maß für die Durchwurzelung des Bodens angesehen werden kann, auf die beiden Behandlungsfaktoren war identisch mit den Resultaten für die Wurzel-trockenmasse (Abb. 3).

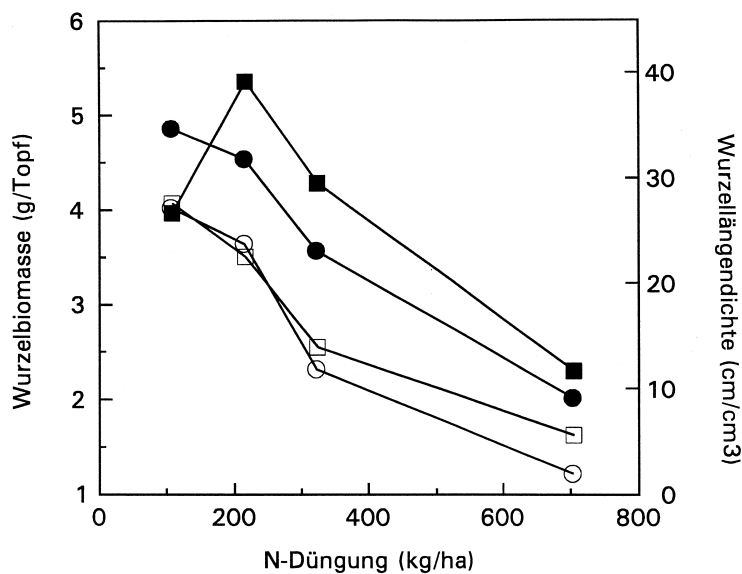


Abb. 3: Auswirkungen steigender CO₂-Konzentrationen (offene Symbole: 388 μmol mol⁻¹, gefüllte Symbole: 704 μmol mol⁻¹) und steigender N-Düngung auf die Wurzelbiomasse (Kreise) und die Wurzellängendichte (Quadrate) von Weidelgras am Ende der Vegetationsperiode.

Fig. 3: Effect of CO₂ enrichment (open symbols: 388 μmol mol⁻¹; filled symbols: 704 μmol mol⁻¹) and N supply on root biomass (circles) and root length density (squares) of ryegrass at the end of the vegetation period.

Die N-Gehalte der Wurzeln von den einzelnen Behandlungsstufen weisen zwar auf einen signifikanten CO₂-Effekt hin, aber wenn man die Abhängigkeit des N-Gehaltes von der Wurzel-trockenmasse mit berücksichtigt, so findet man keine Unterschiede zwischen den beiden CO₂-Konzentrationen (Abb. 4).

Um zu testen, ob das Sproß/Wurzelverhältnis primär eine Funktion des internen N-Status der Pflanze ist, oder ob dies auch von der CO₂-Konzentration bestimmt wird, wurde der Wurzelanteil an der Gesamtbiomasse ermittelt und gegen den Gesamt-N-Gehalt der Pflanze aufgetragen (Abb. 5). Das Ergebnis zeigt eine enge Beziehung zwischen dem N-Status der Pflanze und der Biomassenallokation in die Wurzel. Ein CO₂-Effekt auf diese Beziehung ist nicht erkennbar.

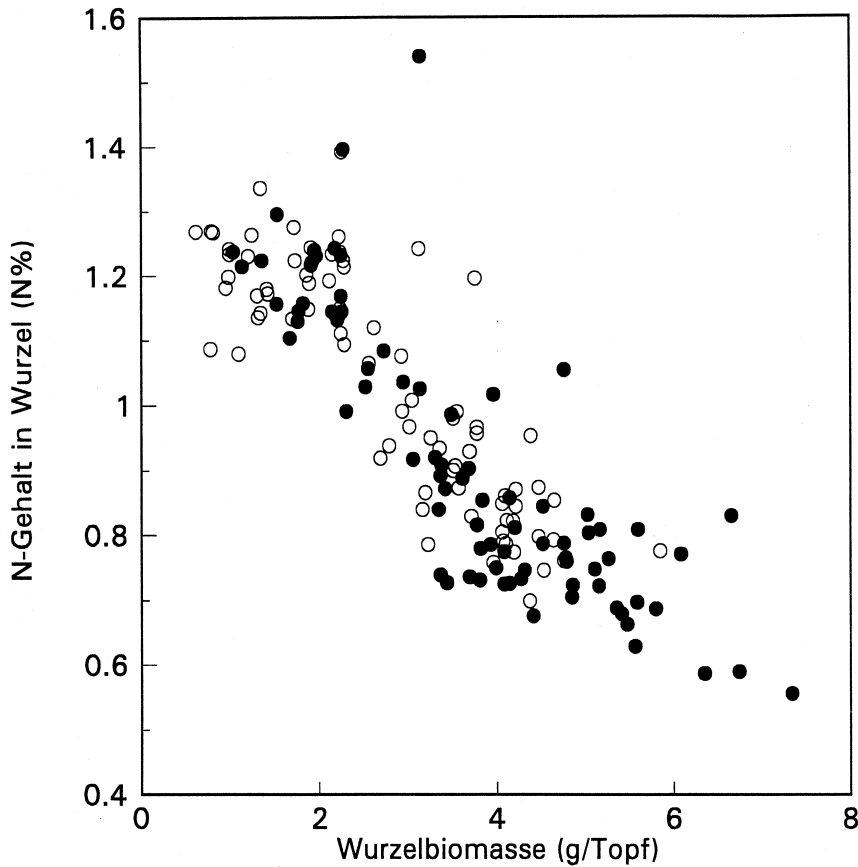


Abb. 4: Beziehung zwischen der Wurzeltrockenmasse und dem N-Gehalt der Wurzel von Weidelgras bei Variation der N-Düngung (von 110 - 700 kg N ha⁻¹) und der atmosphärischen CO₂-Konzentration (388 µmol mol⁻¹/704 µmol mol⁻¹: offene / gefüllte Kreise).

Fig. 4: Relationship between the root dry weight and the N content of the root of ryegrass under different N supply (110-700 kg N ha⁻¹) and variation in atmospheric CO₂ concentration (388 µmol mol⁻¹/704 µmol mol⁻¹: open/filled circles).

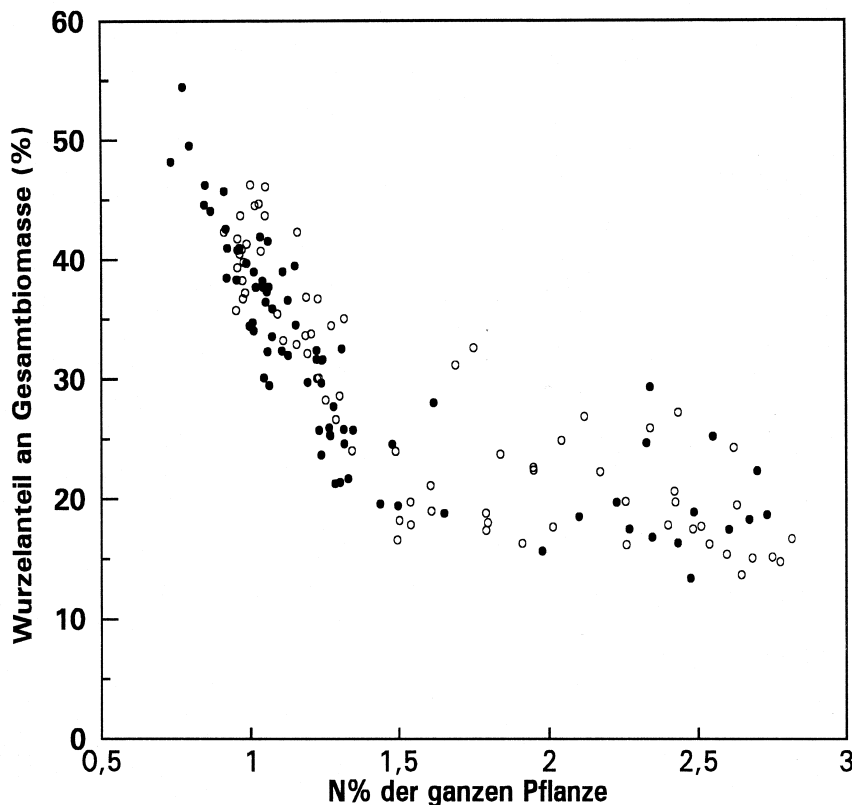


Abb. 5: Beziehung zwischen dem N-Gehalt der ganzen Weidelgraspflanze und dem Wurzelanteil an der Gesamtbiomasse bei 388 µmol mol⁻¹ CO₂ (offene Kreise) und 704 µmol mol⁻¹ (gefüllte Kreise).

Fig. 5: Relation between N content of total plant of ryegrass and root fraction of total plant dry weight at normal (388 µmol mol⁻¹, open circles) and high CO₂ (filled circles).

4 Diskussion

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung zeigen, daß eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration keine „down-regulation“ der Photosynthese bewirkt. LEWIS & al. (1996), die dieser Fragestellung bei einer anderen Art nachgegangen sind (*Lolium temulentum*), kamen zu dem gleichen Ergebnis. Folglich ist auch bei längerfristiger CO₂-Anreicherung kein Abfall des positiven CO₂-Effekts auf die Photosyntheserate und somit auf das Wachstum zu erwarten.

Die in einem früheren Klimakammerversuch (SCHENK & al. 1996) gefundene enge Beziehung zwischen dem relativen Wurzelanteil und dem N-Status der Pflanze werden von diesem Versuch bestätigt, der in Open-top Kammern unter annähernd freilandnahen Bedingungen hinsichtlich Strahlung, Temperatur und Luftfeuchte durchgeführt wurde. Die Resultate der vorliegenden Untersuchung weisen daher nochmals auf die überragende Bedeutung der N-Versorgung bei der Steuerung der Biomasseverlagerung unter erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen hin.

Demnach läßt sich das Ausmaß und die Richtung der Auswirkungen zukünftig erhöhter CO₂-Konzentrationen auf das Wachstum von Weidelgras von der N-Versorgung steuern. Dies deckt sich mit aktuellen Resultaten aus einem anderen Freilandexperiment (HEBEISEN & al. 1997).

Man kann daher einerseits den Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration zu einer Wachstumssteigerung der oberirdischen Biomasse von Weidelgrasbeständen, d.h. des Ertrages, nutzen, muß aber dann die N-Düngung in Zukunft entsprechend erhöhen. Dies bedeutet jedoch, daß die Problematik des N-Verlusts im Grünland durch Auswaschung in Drainage und Grundwasser auch in Zukunft weiterhin bestehen bleibt. Andererseits lassen sich die Ergebnisse auch so interpretieren, daß bei einer maßvollen Reduzierung der N-Düngung die zu erwartenden Ertragsverluste weidelgrasreicher Bestände durch weiter steigende atmosphärische CO₂-Konzentrationen kompensiert werden können. Mögliche qualitative Veränderungen durch eine Verminderung des Proteingehaltes (OVERDIECK 1993) müssen dann jedoch berücksichtigt werden.

5 Literatur

- HEBEISEN, TH., A. LÜSCHER, S. ZANETTI, B.U. FISCHER, U.A. HARTWIG, M. FREHNER, G.R. HENDREY, H. BLUM & J. NÖSBERGER, 1997: Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air CO₂ enrichment and management. *Glob. Change Biol.* 3:149-160.
- LEVIN, S.A., H.A. MOONEY & C. FIELD, 1989: The dependence of plant root:shoot ratios on internal nitrogen concentration. *Ann. Bot.* 64: 71-75.
- LEWIS, C. E., A. P. GAY, B. HAUCK, D. R. CAUSTON & C. H. FOYER, 1996. Is *Lolium temulentum* able to avoid end product inhibition of photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 47: 1308.
- OVERDIECK, D., D. BOSSEMAYER & H. LIETH, 1984. Long-term effects of increased CO₂ concentration level on terrestrial plants in model-ecosystems. I. Phytomass production and competition of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. *Progr. Biomet.* 3: 344-352.

- OVERDIECK, D., 1993: Elevated CO₂ and the mineral content of herbaceous and woody plants. *Vegetatio* 104/105: 403-411.
- POORTER, H., 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio* 104/105: 77-97.
- SCHENK, U., H.-J. JÄGER & H.J. WEIGEL, 1996: Nitrogen supply determines responses of yield and biomass partitioning of perennial ryegrass to elevated atmospheric CO₂ concentrations. *J. Plant Nutr.* 19: 1423-1440.
- SMITH; G.S., I.S. CORNFORTH & H.V. HENDERSON, 1985: Critical leaf concentrations for deficiencies of nitrogen, potassium, phosphorus, sulphur and magnesium in perennial ryegrass. *New Phytol.* 101: 393-40.
- STITT, M., 1991: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell Environ.* 14: 741-762.
- TENENAT, D., 1975: A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63: 995-1001.
- WEIGEL, H. J., G.J. MEJER & H.-J. JÄGER, 1992: Impact of climate change on agriculture - Open-top chambers as a tool to investigate long-term effects of elevated CO₂ levels on plants. *Angew. Botanik* 66: 135-142
- ZIEGLER, R. & K. EGGLE, 1965: Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyllbestimmung. *Beitr. Biol. Pflanzen* 41: 11-37.

Adresse der Autoren

Dr. Remigius Manderscheid
Dr. Ulrich Schenk
Dipl.-Biol. Stefan Burkart
Prof. Dr. Hans Joachim Weigel
Institut für Produktions- und Ökotoxikologie
Bundesallee 50, 38116 Braunschweig

Dr. Susanne Obenauf
Institut für agrarrelevante Klimaforschung
Eberswalder Str. 84F
15374 Müncheberg

Wirkung von Ozon auf die Lignindifferenzierung von Fichtenstomata und deren Auswirkung auf den Gaswechsel und Wasserfluß in diesjährigen Trieben

Bernhard Götz & Werner Koch

Synopsis

The influence of ozone on lignin-differentiation of spruce-stomata and the effects on gas exchange and water flux in current shoots

At the outdoor experimental station of the institute of forest botany near Munich, Bavaria for a period of three growth periods the CO₂- and H₂O-gas exchange of current-year shoots of an approximately seventeen-year-old spruce was continuously monitored. The twigs were fit into fully air conditioned gas exchange chambers. Some of the twigs were supplied with high-grade pure air, some morphologically similar other branches were supplied with ambient air plus ozone concentration increased by 50%. Precipitation for the twigs was simulated with pure water or natural rain water from the site.

At the end of the growth period lignification of guard and subsidiary cells of the ozone treatment was lower in comparison to control. This impaired their function as a sensitive controlling element in hydoregulation, which is especially required during drought stress. So the ozone treated twigs lost their ability to maintain an isohydral water balance. Due to the disturbed water relations photosynthesis was changed. Direct damage to the chloroplasts by ozone under these natural concentrations was ruled out.

Keywords

Ozon, Fichte, Wasserhaushalt, Photosynthese, Trockenstress

ozone, spruce, water relations, photosynthesis, non stomatal limitation, water stress, lignification

1 Einleitung

Die Wirkung von Ozon auf Holzpflanzen wurde in den letzten Jahren in vielen Arbeiten diskutiert, oftmals mit dem Versuch einen Zusammenhang zur Erklärung neuartiger Waldschäden herzustellen. So konnten zahlreiche Untersuchungen eine Wirkung von Ozon auf den CO₂/H₂O-Gaswechsel belegen, die meist in Form einer Beeinträchtigung des Kohlenstoffhaushaltes beschrieben wurde (COYNE & BINGHAM 1982, WALLIN & SKÄRBY 1992, MATYSSEK & al. 1995, u. a.). Wenige berichteten von einer Steigerung der CO₂-Bindung (FREER-SMITH & DOBSON 1989, HAVRANEK & al. 1990, WALLIN & al. 1990, EAMUS & MURRAY 1991). Andere konnten keinen eindeutigen Einfluß einer Ozonbegasung feststellen (KELLER & HÄSLER 1987, WIESER & HAVRANEK 1992 und WEIH & al. 1994). Auch war der Wirkungs-

mechanismus von Ozon in natürlichen Konzentrationen auf die Photosynthese meist unklar (LEFOHN 1992, KRAUSE & al. 1993), da O_3 in so "niedrigen" Konzentrationen kaum vermag intrazelluläre Organellen, wie etwa Chloroplasten unmittelbar zu schädigen (LAISK 1989, HEBER 1995). Die vorliegende Arbeit zeigt, daß durch Ozon sowohl erhöhter und erniedrigter CO_2/H_2O -Gaswechsel in zeitlicher Abfolge auftreten kann, sowie Gleichlauf zur Kontrolle. Ferner wurde der Versuch unternommen, die Beeinflussung des Kohlenstoffhaushaltes auf eine Störung des Wasserhaushaltes zurückzuführen.

2 Material und Methoden

Material und Methoden sind bei GÖTZ (1996) und KOCH (1993) ausführlich beschrieben, hier soll lediglich ein Überblick gegeben werden.

An einer im forstlichen Versuchsgarten Grafrath bei München errichteten Meßstation erfolgte über einem Zeitraum von drei Vegetationsperioden (1992 bis 1994) die fortlaufende Erfassung des CO_2/H_2O -Gaswechsels von Fichtenzweigen und begleitender ökophysiologischer Parameter in Abhängigkeit der meteorologischen Wirkungsgrößen (Strahlung, Temperatur, Luftfeuchte, CO_2 -Gehalt, Niederschlag, und Bodenwassergehalt) bei unterschiedlicher Ozonbelastung. Für die Versuche wurde eine Reihe kernwüchsiger, etwa 17-jähriger Fichten, *Picea abies* (L.) KARST., im Freiland ausgewählt. Südlich der Bäume schloß sich eine Freifläche an. Dadurch wurde eine natürliche, gleichmäßige Bestrahlung der Meßzweige erzielt. Hierbei handelte es sich stets um morphologisch gleichartige diesjährige Triebe am gleichen Wirtel. Dabei wählte man wegen der höheren Stoffumsätze und der vermutlich größeren Ozonaufnahme (WIESER & HAVRANEK 1992) Zweige in der oberen Sonnenkrone aus. Diese waren mit Hilfe eines variablen Gerüstes gut zugänglich. Sie wurden vor dem Austrieb, also noch im Knospenzustand, in je eine Gaswechselkammer (GWK, Typ 8, WALZ, Effeltrich) System Koch-Siemens-Walz (KOCH 1969, LANGE & al. 1969) eingebaut und abgedichtet. Die Zweige wuchsen demnach in die Kammer, worin sie für die Dauer der gesamten Vegetationsperiode eine unterschiedliche Begasung erfuhren. Die "Ozonluftzweige" (OL) wurden mit Umgebungsluft versorgt und - zu einer möglichen Verstärkung der Wirkung von O_3 - mit einer 50%-igen Ozonerhöhung gegenüber der Außenluft beaufschlagt. Hierbei wurde der für Tieflagenozon typische, natürliche, klimaabhängige Tagesgang beibehalten, wie am Beispiel des 5.8.1993 dargestellt (Abb. 1). Als Grundmedium der O_3 -Variante wurde bewußt Außenluft gewählt, da eine ozonhaltige, aber sonst schadgasfreie Luft unrealistisch ist. Außerdem war eine geringe, bekannte Hintergrundkonzentration an sonstigen Luftschadstoffen erwünscht. Hier sind insbesondere Stickstoffoxide und organische Verbindungen zu nennen, da diese als Vorläufersubstanzen für Photooxidantien gelten und die schädigende Wirkung des Ozons mitbedingen sollen (HOUGH & DERWENT 1987, RÖSSERT 1988, SCHURATH 1988). Die Konzentration der Schadgase SO_2 , NO, NO_2 und NO_x wurde neben der von Ozon stets erfaßt und lag auf niedrigem Niveau (GÖTZ 1996). Zur Kontrolle (C) wurden Triebe mit mittels Molekularsieb gereinigter Reinluft umspült.

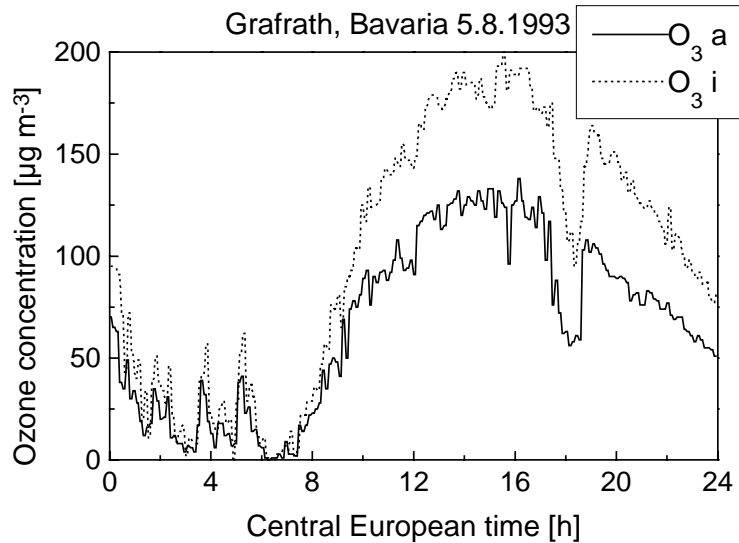


Abb.1: Tagesgang der Ozonkonzentration der Außenluft (O_3 a) und in der Gaswechselkammer (O_3 i), am Meßstandort Grafrath, am 5.8.1993.

Fig.: 1: Daily course of ozone concentration of free air (O_3 a) and in the gas exchange cuvette (O_3 i) at the stand on the 5th of August in 1993.

Mit Hilfe einer aufwendigen Meß- und Regeltechnik war es möglich, den CO_2/H_2O -Gaswechsel der zur Dauerbegasung eingesetzten Triebe fortlaufend unter naturnahen Bedingungen zu erfassen. So konnten sowohl tageszeitliche Schwankungen, wie Veränderungen im Jahresgang von Photosynthese, Transpiration und stomatärer Leitfähigkeit verfolgt werden. Ferner wurden periodisch CO_2 - und Lichtabhängigkeiten der Photosynthese unter kontrollierten Klimabedingungen bestimmt. Zur Erzielung von Trockenstreß wurden ferner im zweiten und dritten Meßjahr die Niederschläge vom Wurzelraum abgehalten. Als technische Besonderheiten der Meßapparatur seien genannt:

- Fortlaufende Bemessung von kompletten Jahrestrieben in temperatur- und feuchte-klimatisierten Plexiglaskammern
- Messung der Transpiration im Kompensationsverfahren durch Regelung der Luftfeuchte mittels zusätzlichem Nebenschlußkreislauf per Membrantrockner (Nafion Gastrockner)
- Minimierung der Strahlungsabsorption beim Durchtritt in den Meßraum durch Verwendung von Kammerdeckeln aus lupenreinem polliertem Quarzglas, dadurch Erzielung einer hohen Ausbeute nicht nur im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung, sondern auch im Bereich von UV und IR
- Einsatz möglichst inerter Materialien (Quarzglas, Edelstahl, Teflon) zur Minimierung von unerwünschtem Schadgaszerfall an den Kammeroberflächen. Gleiches gilt für die Zu- und Ableitung der Meßgase (beheizte Ringwellschläuche aus Edelstahl und beheizte Teflonschläuche)
- Technische Maßnahmen zur Vermeidung von Taubildung (Kammerdeckelheizung u.a.)
- Optionelle Steuerung der Luftzusammensetzung und Beleuchtungsstärke durch Vorschaltung einer CO_2 -Mischanlage und prozessrechner-gesteuerter Eingangsfuchteregelelung sowie leistungsgeregeltem Lichthimmel

- Rechner-gesteuerte Regelung der Ozonkonzentration
- Automatische Beregnung der Meßzweige zeitgleich zu `außen´ fallendem Niederschlag mit natürlichem, vor Ort gesammeltem Regenwasser und mit sog. Reinwasser, d.h. dem Regen isotonen Wasser (KREUTZER & BITTERSÖHL 1986)
- Berührungslose Messung der Blattoberflächentemperatur mittels IR-Thermometer
- Einstellung der Windgeschwindigkeit in der Kammer nach dem Mittel in der Vegetationsperiode, hierzu Optimierung der Form von Kühlkörper und Windleitblech
- Kontrolle der Wasserversorgung durch Abhalten der Niederschläge vom Wurzelraum mittels abnehmbarer Folienabdeckung. Bei Bedarf Bewässerung mit gesammeltem Regenwasser.

Am Ende der Vegetationsperiode wurden die Zweige geerntet, vermessen, ausgewogen und Unterschiede im Ligningehalt im Bereich der Spaltöffnungen bestimmt. Dies erfolgte densitometrisch mittels elektronischer Bildauswertung (MAIER-MAERCKER & al. 1994). Hierzu wurden jeweils aus dem mittleren Bereich der Nadeln Semidünnschnitte ohne Färbung angefertigt und der Spaltenapparat mit monochromatischem Licht bei 280 nm durchleuchtet. Anschließend wurde die Lichtabsorption und damit die optische Dichte aus dem mittleren Grauwert bestimmt. Die Lichtabsorption der Zellwände bei 280 nm wird hauptsächlich dem Lignin zugeschrieben (FENGEL & WEGENER 1984, RUCH & HENGARTNER 1960, SAKA & al. 1982), so daß bei Abweichungen auf Unterschiede im Ligningehalt geschlossen wurde.

3 Ergebnisse

Die Messungen fanden über einen Zeitraum von drei Jahren statt, wobei in jeder Vegetationsperiode neue, diesjährige Triebe zur Messung und Begasung eingebaut waren. Obwohl das Klima in den drei Vegetationsperioden sehr unterschiedlich war, ließ sich stets das gleiche Reaktionsmuster im Verhalten der Zweige zueinander aufzeigen. Dabei handelte es sich um Veränderungen im Gaswechsel, die im Folgenden anhand einzelner Tagesgänge aller drei Jahre beispielhaft dargestellt sind. Hierbei sind aus Platzgründen nicht alle aufgezeichneten Meßgrößen abgebildet, die fortlaufend im Tagesgang aufgezeichnet wurden, sondern nur eine Auswahl von vier: Nettphotosynthese (Net CO₂ assimilation), Transpiration (Transpiration), Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (gH₂O) und photosynthetisch aktive Photonenflußdichte (PPFD). Außerdem wurde der Übersichtlichkeit wegen der gezeigte Meßausschnitt auf 4.00 Uhr mitteleuropäische Zeit (Central European time) bis 21.00 MEZ eingegrenzt.

Mit Ausdifferenzierung der Zweige zu Beginn der Vegetationsperioden war häufig kein Unterschied im Gaswechsel zwischen den Behandlungen festzustellen, beispielhaft dargestellt anhand des Verlaufes oben genannter Größen vom 12.6.1992 (Abb. 2). Es handelte sich hierbei um eine Nachlaufmessung (das Klima in den Meßkammern wurde hierbei im Nachlauf nach dem Außenklima geregelt) bei bewölktem, für Mitte Juni kühlem Wetter mit geringer Transpirationsbelastung. Die PPFD erreichte Werte von höchstens 600 µmol Photonen m⁻² s⁻¹, bei einer Lufttemperatur von maximal 17°C und einem VPD_{max} von 7 hPa. Wie in der Abbildung zu sehen, war der Verlauf von Photosynthese, Transpiration und Wasserdampfleitfähigkeit für beide Behandlungen nahezu deckungsgleich.

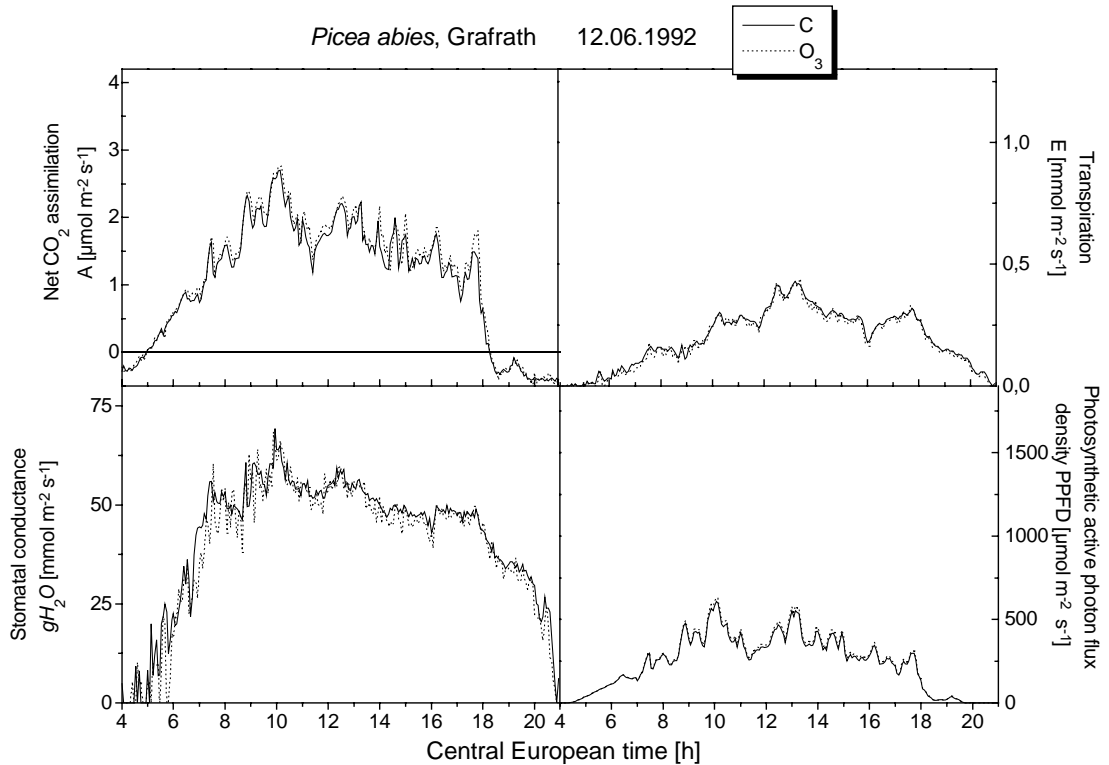


Abb. 2: Tagesgänge der Nettphotosynthese (A), Transpiration (E), Leitfähigkeit für Wasserdampf (gH_2O) und photosynthetisch aktiver Photonenflußdichte (PPFD) der Reinluft- (C) und Ozonluftbehandlung (O_3) am 12.6.1992.

Fig. 2: Daily course of net CO_2 assimilation (A), transpiration (E), stomatal conductance (gH_2O) and photosynthetic active photon flux density (PPFD) of pure air (C) and ozone-treatment (O_3) at 12.6.1992.

Mit einsetzender Trockenheit und steigenden Temperaturen im Verlauf des Sommers traten jedoch bald Abweichungen im Verhalten der Zweige zueinander auf. Wie am Beispiel des 29.6.92 (Abb. 3) zu sehen, war hier bereits am Vormittag die Blattleitfähigkeit bei der Ozonbehandlung gegenüber der Reinluft erhöht. Dies bedingte zum einen um etwa 10% erhöhte Transpirationsraten, zum anderen konnte durch die weiter geöffneten Stomata mehr CO_2 aufgenommen werden, was in ebenso erhöhten Nettphotosyntheseraten um etwa 5% zum Ausdruck kam. Wie am Verlauf von Leitfähigkeit und Transpiration zu sehen, stellte sich bereits ab 8.00 MEZ bei noch relativ geringen Wasserverlusten ein Unterschied zwischen den Behandlungen ein. Kurz nach 10.00 MEZ, noch vor der größten Transpirationsbelastung, verminderten beide Varianten die Spaltenweiten, was an sinkenden Leitwerten zu erkennen war. Hierauf reagierte die Nettphotosynthese sowohl der Kontrolle (C) wie der Ozonbehandlung (O_3) mit einer Verminderung. Ab etwa 12.00 MEZ zogen Wolken auf. Hier wurde der Gaswechsel hauptsächlich durch die rasch wechselnde Beleuchtungsstärke bestimmt (STALFELT 1944, KÜPPERS 1984). So stiegen jeweils Photosynthese, Transpiration und Leitwerte beider Behandlungen auf Erhöhung des Lichtangebotes und umgekehrt. Der Unterschied blieb jedoch bestehen, er verschwand erst am Abend nach Einstellen der Transpiration.

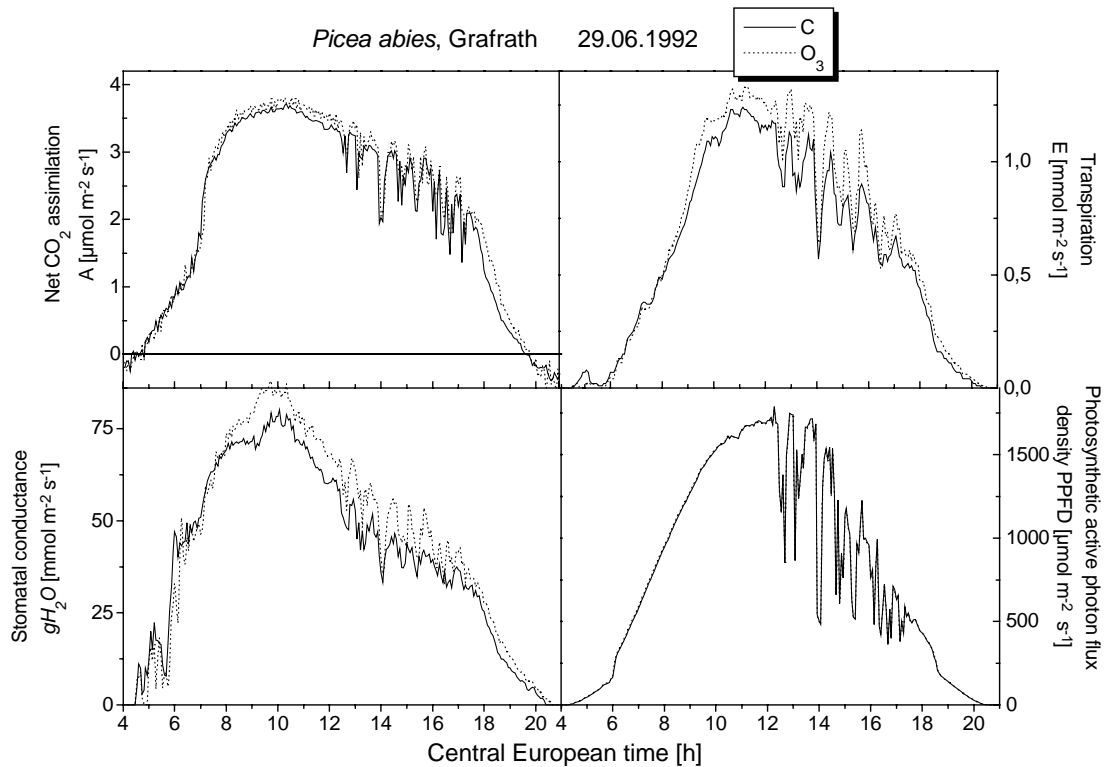


Abb. 3: Tagesgänge der Nettophotosynthese (A), Transpiration (E), Leitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O}) und photosynthetisch aktiver Photonenflußdichte (PPFD) der Reinluft- (C) und Ozonluftbehandlung (O_3) am 29.6.1992.

Fig. 3: Daily course of net CO_2 assimilation (A), transpiration (E), stomatal conductance (g_{H_2O}) and photosynthetic active photon flux density (PPFD) of pure air (C) und ozone-treatment (O_3) at 29.6.1992.

Bei anhaltend trockener und warmer Witterung traten im Verlauf der Vegetationsperiode stets weitere Abweichungen im Gaswechsel auf, beispielhaft dargestellt anhand des 17.7.1994 (Abb. 4). Hier war bei weiterhin erhöhten Transpirationsraten der Ozonbehandlung die Nettophotosynthese gegenüber der Kontrolle vermindert. An dem dargestellten Tag war es wechselnd bewölkt, die Kammern wurden aus Versuchsgründen mit $1100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ geregelterm Kunstlicht betrieben. Die Küvettentemperaturen wurden im Nachlauf nach der hochsommerlichen Außentemperatur geregelt. Wie in der Abbildung zu sehen, war trotz konstanter Lichtverhältnisse ein Tagesgang bei Nettophotosynthese, Transpiration und Leitwert beider Behandlungen festzustellen. Dies war als Reaktion der Stomata auf Trockenstreß zu deuten, die durch Öffnen und Schließen die Transpiration der sich ändernden Lufttemperatur und Luftfeuchte sowie dem veränderten Wasserangebot anpassten. So war zu beobachten, daß sich sowohl Photosynthese, Transpiration und Leitfähigkeit bei sinkenden Temperaturen und VPD-Werten erhöhten, und umgekehrt. Sobald die Strahlungsintensität des Außenlichtes durch Wolken gestört war, nahmen Lufttemperatur und Dampfdruckdefizit niedrigere Werte an. In Folge reagierten o. g. Gaswechselgrößen mit einer zeitlichen Verzögerung von etwa 10 bis 15 Minuten mit einer Erhöhung. Man muß daraus schließen, daß durch die Veränderung des Außenklimas die Transpirationsbelastung des Meßbaumes vermindert war, weshalb die Meßzweige besser mit Wasser versorgt wurden. Dies führte zu einer Erholung des

Turgors und damit zu erhöhten Leitwerten, was sich bei gleichbleibender PPFD in erhöhter Photosynthese und Transpiration äußerte. Dabei waren Transpiration und Leitfähigkeiten der Ozonbehandlung wie durch einen Offset um einen festen Betrag erhöht. Die relativen Unterschiede zwischen den Behandlungen schwankten im Tagesgang, je nach Höhe von Transpiration und Leitwert zwischen 20 % bis 60 %. Trotz erhöhter Leitfähigkeiten und damit besseren "äußeren" Bedingungen der CO₂-Aufnahme war die Photosyntheserate um 15 % bis 20 % gegenüber der Kontrolle erniedrigt - nicht stomatäre biochemische Photosyntheseverminderung -, was neben den Kohlenstoffeinbußen eine schlechtere Wasserausnutzung (water use efficiency, WUE) ergab.

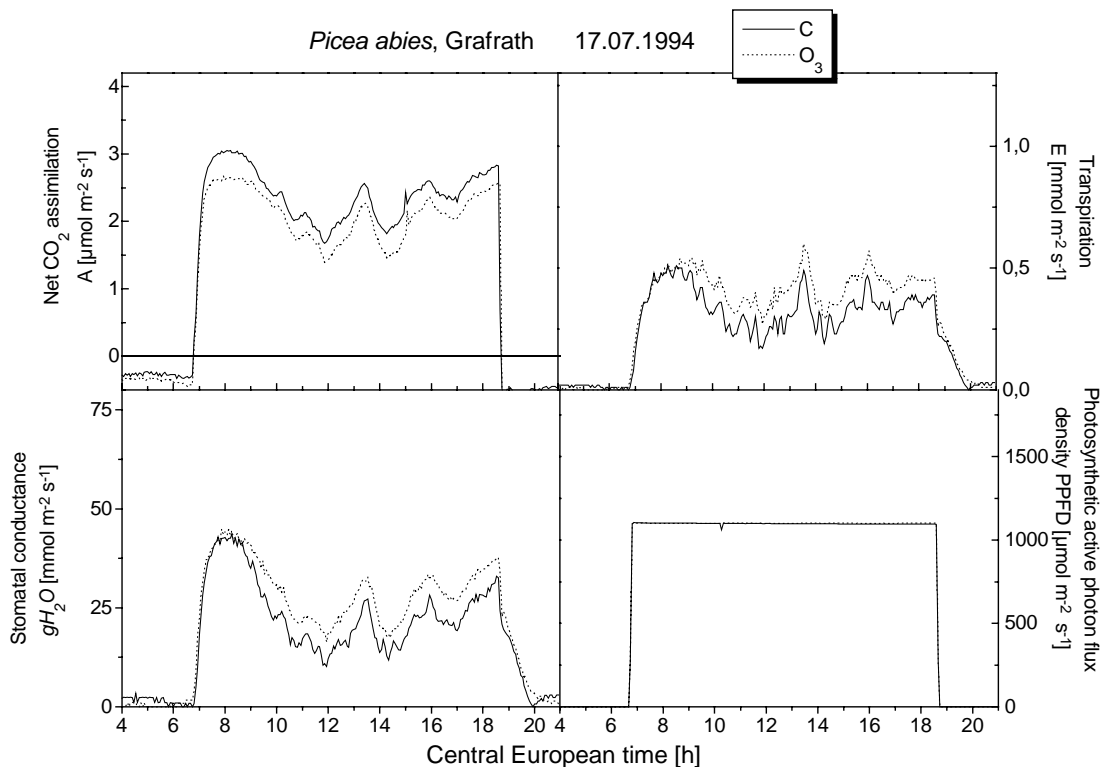


Abb. 4: Tagesgänge der Nettophotosynthese (A), Transpiration (E), Leitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O}) und photosynthetisch aktiver Photonenflußdichte (PPFD) der Reingluft- (C) und Ozonluftbehandlung (O_3) am 17.7.1994.

Fig. 4: Daily course of net CO₂ assimilation (A), transpiration (E), stomatal conductance (g_{H_2O}) and photosynthetic active photon flux density (PPFD) of pure air (C) und ozone-treatment (O_3) at 17.7.1997.

Bei weiterhin sonnigem Wetter und hochsommerlichen Temperaturen - begünstigt durch regenfreie Perioden - sank auch die O_3 -Transpiration allmählich unter die der Kontrolle ab, bei weiterer Verminderung der Nettoassimilation, - stomatäre Einschränkung -. So lag nicht nur die Photosynthese, sondern auch die Transpiration und Leitfähigkeit der Ozonluftbehandlung unter dem Kontroll-Niveau (Abb. 5). Die Einschränkung der Transpiration war hierbei meist geringer als die der Photosynthese, weshalb sich auch hier niedrigere Werte der WUE errechneten. Bei dem abgebildeten Tagesgang handelte es sich um einen klassischen Nachlaufversuch bei sonnigem Wetter, was am glockenförmigen Verlauf der Strahlungskurve zu erkennen war, der

lediglich durch das Vorbeiziehen kleiner Wölkchen gestört wurde. Die Temperaturen reichten bis nahe 30°C, bei einem Wasserdampfdruckgefälle von knapp 24 hPa. Wie in der Abbildung zu sehen, waren Transpiration und Leitfähigkeit der Ozonbehandlung bereits ab 7.00 MEZ deutlich gegenüber der Kontrolle vermindert. Der Unterschied vergrößerte sich mittags bis auf 45% und hielt bis in den Spätnachmittag an. Auch die Photosyntheserate des O₃-Zweiges war bis zu 50% geringer.

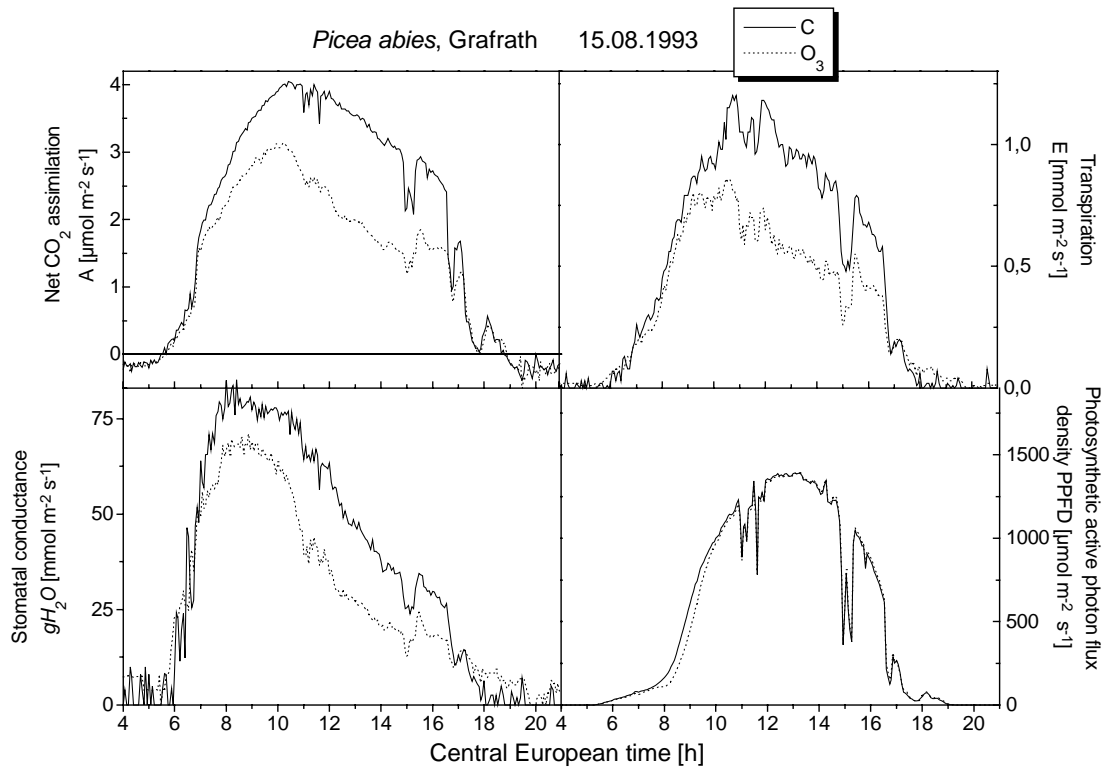


Abb. 5: Tagesgänge der Nettphotosynthese (A), Transpiration (E), Leitfähigkeit für Wasserdampf (g_{H_2O}) und photosynthetisch aktiver Photonenflußdichte (PPFD) der Reinluft- (C) und Ozonluftbehandlung (O₃) am 15.8.1993.

Fig. 5: Daily course of net CO₂ assimilation (A), transpiration (E), stomatal conductance (g_{H_2O}) and photosynthetic active photon flux density (PPFD) of pure air (C) and ozone-treatment (O₃) at 15.8.1993.

Je nach Ausprägung des Klimas und der Bodentrockenheit, die im 2. und 3. Meßjahr künstlich erzielt wurde, hielten die Abweichungen im Gaswechsel bis zum Spätsommer an. Erst im Herbst bei sinkenden Temperaturen, hohen Luftfeuchten und ausgiebigem Regen/Bewässerung ging der Unterschied wieder zurück.

Die obenaufgeführten Verhaltensweisen führten so zu einem charakteristischen Jahresgang im CO₂- und H₂O-Gaswechsel wie am Beispiel der Vegetationsperiode 1994 dargestellt (Abb. 6). Hierzu wurden die einzelnen Tagesgänge von Netto-photosynthese und Transpiration integriert und die Tagessummen monatsweise aufaddiert.

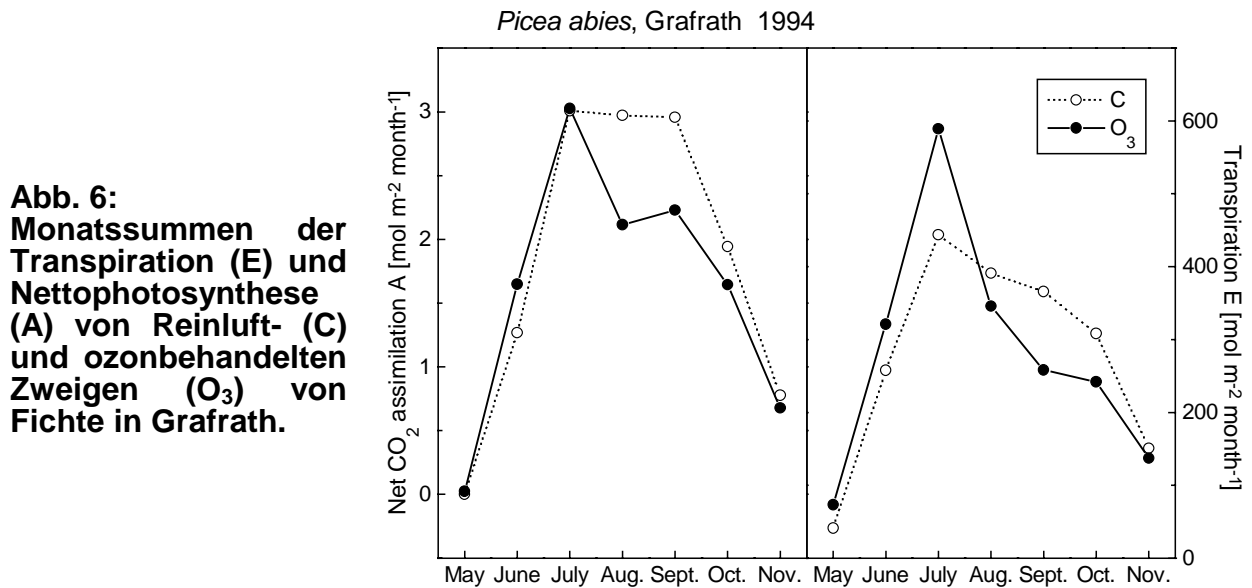


Fig. 6: Monthly sums of transpiration (E) and net CO₂ assimilation (A) of pure air twigs (C) and O₃ treated branches (O₃) of spruce at her natural stand in Grafrath, Bavaria.

Die Abbildung zeigt in allen drei Jahren einen für die Photosynthese und Transpiration typischen Jahresgang. Mit dem Austrieb und Streckungswachstum der Zweige im Mai stiegen die Werte rasch an und erreichten im Sommer ihr Maximum. Im Herbst sanken Photosynthese und Transpiration ob der kürzer und kälter werdenden Tage wieder ab. Bei Betrachtung der Unterschiede zwischen den beiden Behandlungen läßt sich erneut die bereits gezeigte Entwicklung erkennen: Zu Beginn der Vegetationsperiode (Mai) waren nur geringe Unterschiede bei Transpiration und Nettophotosynthese festzustellen. Doch bereits zu Beginn des Sommers zeigten sich erhöhte Transpirations- und Photosyntheseraten der Ozonbehandlung (Juni). Diese waren, wie bereits gezeigt, auf erhöhte Leitfähigkeiten für Wasserdampf durch verändertes Spaltenregelverhalten im Vergleich zur Kontrolle zurückzuführen. Die übermäßigen Wasserverluste führten bald zu einer nicht stomatären, biochemischen Verminderung der Photosyntheseraten, trotz weiterhin überhöhten Transpirationsraten als Ausdruck erhöhter stomatärer Leitfähigkeiten (Juli). Die anhaltend hohen Transpirationsverluste führten zu einer späten, starken Verminderung der Spaltenweiten. Dadurch konnte eine wirkungsvolle Verminderung der Transpiration und damit eine notwendige Wassereinsparung erzielt werden (August/September). Jedoch ging dies auch mit einer weiteren, stomatären Verminderung der Photosynthese einher. Die Kontrolle "sparte" von Anfang an Wasser und konnte so auch in den heißen Sommermonaten einen für die Photosynthese günstigen Wasserzustand aufrechterhalten. Zum Ende der Vegetationsperiode glich sich der Gaswechsel beider Behandlungen allmählich wieder an (Oktober/November).

In der Jahressumme war die Wasserbilanz zwischen den Behandlungen mit $\leq 2\%$ Unterschied in der Gesamtjahrestranspiration in allen drei Jahren relativ ausgeglichen. Bei rund 15% geringerer CO₂-Bindung der Ozonbehandlung 1994, bei Bodentrockenheit - erst hier ist das Spaltenregelsystem besonders gefordert. In der Vegetationsperiode 1993, bei mittlerer Wasserversorgung, betrug die O₃-Kohlenstoffeinbuße rund 6% gegenüber der Kontrolle. 1992, bei guter Wasserversorgung, war die Kohlenstoffbilanz zwischen den Behandlungen ausgeglichen, trotz unterschiedlicher Reaktionen im Tagesgang. Hier waren die Abweichungen der O₃-Variante

(“Überschießen und Unterschießen“) jedoch am wenigsten ausgeprägt, so daß sich diese betragsmäßig ausgleichen.

Ergebnisse der histologischen Untersuchungen:

Wie oben beschrieben, wurde mittels densitometrischer Bildauswertung die Absorption der Schließ- und Wächterzellen von monochromatischem Licht bei 280 nm bestimmt und auf den Ligningehalt geschlossen. Bei allen untersuchten Proben ergab sich im Mittel eine niedrigere Absorption der Zellwände der Ozonbehandlung im Vergleich zur Kontrolle (MAIER-MAERCKER & al. 1994). Dies deutete auf einen verminderten Ligningehalt in den Schließ- und Nebenzellen hin.

4 Diskussion

Die Wirkung von Ozon auf den Gaswechsel von Waldbäumen, insbesondere auf Fichte, wurde in vielen Arbeiten diskutiert. So gibt es zahlreiche Autoren, die von einem nachteiligen Einfluß auf die Photosynthese berichten (BARNES & al. 1990a, MATYSSEK & al. 1991, LEFOHN 1992, MATYSSEK & al. 1995, GÖTZ & al. 1996). Hierbei wurde oftmals eine nicht stomatäre Verminderung der Nettphotosynthese nach Ozonbegasung beschrieben. So berichteten beispielsweise COYNE & BINGHAM (1982), SCHWEIZER & ARNDT (1990), WALLIN & SKÄRBY (1992) von einer Entkopplung von Photosynthese und Transpiration, die in verminderter Assimilation bei unverändert hoher Leitfähigkeit zum Ausdruck kam - nicht stomatäre, biochemische Verminderung. Es wurde daher oft vermutet, Ozon würde stärker auf die Chloroplasten einwirken als auf den Spaltenapparat. Auch MATYSSEK & al. (1995) nennen in ihrem Review zahlreiche Autoren, die von einer unmittelbaren Wirkung von Ozon auf den Assimilationsapparat berichten. Jedoch gab es keine eindeutigen Erklärungen über den Mechanismus dieser ozonbedingten Photosynthesehemmung (LEFOHN 1992, KRAUSE & al. 1993). Auch bemerkten HEBER & al. (1995), daß es unter Freilandbedingungen sehr unwahrscheinlich ist, so hohe Konzentrationen an Ozon zu erreichen, um intrazelluläre Organellen wie Chloroplasten unmittelbar zu schädigen. Nach HEATH (1980), LAISK (1989), SCHITTENHELM & al. (1993) und MAIER-MAERCKER & al. (1994) dringt Ozon durch die Spaltöffnungen ein und reagiert dort unmittelbar mit der feuchten Zellwand, wo es schnell in Radikale zerfällt und die Zellwand angreift. Ein Eindringen in den Zellraum bei natürlichen Konzentrationen wurde ausgeschlossen. Eine unmittelbare Schädigung des Photosyntheseapparates unter diesen Bedingungen schien daher eher fragwürdig. Als mögliche Hauptursache der Photosyntheseverminderung wird daher eine mittelbare Wirkung durch Störung des Wasserhaushaltes diskutiert (GÖTZ 1996). Nur wenige Arbeiten befaßten sich ausschließlich mit der Wirkung von Ozon auf den Wasserhaushalt, wie beispielsweise MAIER-MAERCKER & KOCH (1991) und MAIER-MAERCKER & al. (1994). Dieser wurde oft nur im Zuge der Erklärung des Photosyntheseverhaltens / Kohlenstoffhaushaltes mitbehandelt und kontrovers diskutiert. So berichteten REICH & LASSOIE (1984), WRIGHT & al. (1986), FREER-SMITH & DOBSON (1989), BARNES & al. (1990b), MAIER-MAERCKER & KOCH (1991), PEARSON & MANSFIELD (1993) von erhöhter Transpiration und stomatärer Leitfähigkeit nach Ozonbegasung. Während gegensätzlich hierzu zahlreiche Autoren verminderte stomatäre Leitfähigkeiten und Transpirationsraten beobachteten (KELLER & HÄSLER 1984 und 1987, KRAUSE & PRINZ 1986, GROSS 1987, MATYSSEK & al. 1995, MAURER 1995). KELLER & HÄSLER (1987) berichteten ferner von einem Fichten-Klon, der von der Ozonbegasung

unbeeinflusst blieb. Auch WIESER & HAVRANEK (1992) und WEIH & al. (1994) konnten keinen eindeutigen Einfluß der Ozonbegasung auf Transpiration und Leitfähigkeit von Fichte nachweisen. Eine mögliche Ursache der gegensätzlichen Aussagen hierzu ist die Tatsache, daß der Großteil dieser Untersuchungen im Labor, Klimakammern, Glashäusern und Open-top-Kammern an sehr jungen, meist Topfpflanzen erfolgte, unter kontrollierten Klimabedingungen und Bewässerung. Der große Wert solcher "Laboruntersuchungen" ist unumstritten, sie dienen dazu, grundsätzliche Fragen und Einzelheiten reproduzierbar zu klären. Die Übertragbarkeit auf das Geschehen unter Freilandbedingungen ist jedoch nur bedingt möglich (KOCH 1986, KNOPPIK 1988, WIESER & HAVRANEK 1992). Auch war der Zeitpunkt der Messungen zu diesen Arbeiten oftmals verschieden und meist nur auf wenige Wochen im Jahr beschränkt. So konnten Veränderungen im Jahresgang nicht erfaßt werden. Bei der vorliegenden Arbeit konnten im Verlauf der Vegetationsperiode sowohl überhöhte Transpiration und stomatäre Leitfähigkeiten durch Ozon, verminderte Transpiration und Leitfähigkeiten wie auch Gleichlauf zur Kontrolle in zeitlicher Abfolge festgestellt werden. Dies belegt die Notwendigkeit einer fortlaufenden Messung und erklärt die zum Teil widersprüchlichen Angaben in der Literatur. Wie im Ergebnisteil bereits gezeigt, waren stets nach Gleichlauf im Gaswechsel bei einsetzender Trockenheit erhöhte Transpiration und Wasserdampfleitfähigkeiten der Ozonluftbehandlung gegenüber der Kontrolle festzustellen. Dies führte vorübergehend zu ebenso erhöhten CO₂-Aufnahmeraten, als Ausdruck erhöhter Netto-CO₂-Assimilation. Die überhöhten Leitfähigkeiten müssen jedoch als Fehlregulation der Stomata gedeutet werden: Die Spaltöffnungen dienen als sensibles Stellglied in der Hydromodulation, die bei Licht größtmögliche Photosyntheseraten durch möglichst weite Öffnungen gestatten (Licht- und CO₂-abhängiger Regelkreis, SHARKEY & OGAWA 1987), jedoch unter ständiger Kontrolle des Wasserhaushaltes. Daher kommt es bei unzureichender Wassernachleitung und Turgorverlust trotz günstiger Photosynthesebedingungen zu einer kontrollierten Verengung der Spaltenweiten und damit zu einer Einschränkung der Transpiration (SCHULZE & al. 1987). Dies ist ein wirksamer Schutz der Pflanze vor einem zu starken, möglicherweise schädlichem Absinken des Wassergehaltes. Während die Kontrolle das o. g. Verhalten beispielhaft aufzeigte und die Transpiration bei Trockenheit rechtzeitig einschränkte, war dies bei der Ozonbehandlung nicht zu beobachten. Hier waren die Transpirationsverluste bei stets höheren Leitfähigkeiten deutlich größer, was den Wasserhaushalt stärker belastete. Dies war umso ausgeprägter, je stärker der Trockenstreß - erst hier ist das Spaltenregelsystem gefordert. Als Folge der übermäßigen Wasserverluste durch zu starke Transpiration konnte stets ein Absinken der Nettphotosyntheseraten beobachtet werden, bei weiterhin überhöhten Leitfähigkeiten und Transpirationsraten - biochemische Verminderung. Der Effekt glich hierbei einer Beobachtung von SHARKEY (1984), der eine Verminderung der Assimilation allein durch hohe Transpirationsraten feststellen konnte, völlig ohne Einfluß von Luftschadstoffen. Auch BRIGGS & al. (1986) konnten ohne Schadstoffbelastung an Laubbäumchen während einer natürlichen Trockenperiode bei nahezu unverminderten Leitfähigkeiten eine Einschränkung der Photosynthese beobachten, was sie als "non-stomatal limitation" bezeichneten. SHARKEY (1984) berichtete weiter, daß unabhängig vom Gesamtwasserverbrauch der Pflanze ausschließlich die Transpiration einzelner Blätter entscheidend für deren photosynthetische Kapazität war. Diese wird beeinflußt vom Wassergehalt im Pflanzengewebe. Wie bereits SLAVIK (1965) zeigte, ist die Aufrechterhaltung eines hohen Quellungszustandes des Protoplasmas für den pflanzlichen Stoffwechsel (lebens)notwendig. So sank bei seinen Versuchen an stomatafreien Thallus von

Conocephallum conicum (L.) Dum. die Photosynthese bei jeder kleinsten Senkung des Wassergehaltes ab. Auch MORISON (1987) und WISE & al. (1990) führten eine Verminderung der Photosynthese auf eine Entquellung des pflanzlichen Gewebes und damit einer Verringerung des Wassergehaltes zurück, ohne den Einfluß von Luftschadstoffen. So wurde auch bei vorliegender Arbeit die beobachtete biochemische Verminderung der Nettophotosynthese überwiegend auf die übermäßigen Transpirationsverluste der Ozonbehandlung zurückgeführt.

Bei anhaltend sommerlicher Witterung und nachhaltig überhöhten Transpirationsverlusten sanken die O_3 -Leitfähigkeiten allmählich auf das Niveau der Kontrolle und darunter ab. Der übermäßige Wasserverbrauch führte offensichtlich doch zu einer Verminderung der Spaltenweiten (hydroaktiver Regelkreis), und paßte so, wenn auch verspätet, die Transpiration dem Wasserangebot an. Diese späte Schließreaktion stand jedoch in bemerkenswertem Unterschied zum "Normverhalten", das die Kontrolle vorgab. Nach LYR & al. (1992) reagiert die Fichte "auf erschwerte Wasserversorgung sehr empfindlich und vermeidet eine Unterbilanz von Anfang an. Sie ist ein Musterbeispiel für den hydrostabilen oder isohydrischen Wasserhaushaltstyp (STOCKER 1956)." Die Reinluftbehandlung entsprach voll diesem "Musterbeispiel" durch rechtzeitige, kontrollierte angepasste Verminderung der Transpiration; und konnte so auch zu Zeiten höchster Verdunstungskraft einen für die Photosynthese günstigen Wasserzustand aufrechterhalten. Der Transpiration kommt hiermit eine Schlüsselfunktion zu. Die starke Schließreaktion der Stomata der Ozonbehandlung verhinderte zwar ein weiteres, möglicherweise schädigendes Absinken des Wassergehaltes - auch wurden die vorangegangenen übermäßigen Wasserverluste in der Jahresbilanz betragsmäßig wieder ausgeglichen - doch entstand durch den späten Spaltenschluß eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber Trockenstreß. Ferner führte die Spaltenverengung zu einer weiteren, stomatären Verminderung der Nettophotosynthese, was den Kohlenstoffhaushalt zusätzlich belastete. Je nach Ausprägung der Bodentrockenheit blieb die biochemische Verminderung der O_3 -Photosynthese trotz der stomatären Wassereinsparung meist noch für eine Weile bestehen. Dies stand in Einklang mit Beobachtungen von WALTER & KREEB (1970), die in ihrem Buch einige Arbeiten von SANTARIUS (1966 und 1967), SANTARIUS & ERNST (1967) und SANTARIUS & HEBER (1967) nannten, die belegen, "daß vorangegangene Entquellungen der Plasmastrukturen auch unter anschließend optimalen Wasser-Verhältnissen Nachwirkungen auf die Photosynthese-Intensität zeigen." Auch SHARKEY (1984) vermutete nachteilige Nachwirkungen vorausgehender Übertranspiration auf die Photosynthese ("Transpiration-Stress"). Auch SCHULZE & al. (1987) nannten neben SHARKEY einige Autoren (BALL & FARQUHAR 1984, TENHUNEN & al. 1984), die eine Nachwirkung transpirationstreibender, hoher Dampfdruckgefälle auf die Photosynthese beschrieben.

Als Ursache für das "Fehlverhalten" der Ozonbehandlung wurde ein verminderter Ligningehalt in den Wänden von Schließ- und Nebenzellen festgestellt, worauf die Abnahme der Absorptionsfähigkeit bei 280 nm schließen ließ. Gleiches berichteten MAIER-MAERCKER & KOCH (1986), MAIER-MAERCKER (1989) und MAIER-MAERCKER & al. (1994) nach SO_2 - bzw. O_3 -Begasung von Fichten, die ebenfalls einen geringeren Ligningehalt aufwiesen. Lignin verleiht den Zellwänden einen niedrigeren Fasersättigungspunkt (FENGEL & WEGENER 1984) weshalb sie Wasser leicht abzustößen. Sie dienen daher als Sensor für geringste Änderungen im Verhältnis von Angebot und Nachfrage von Wasser (MAIER-MAERCKER & al. 1994). Durch den verminderten Ligningehalt kommt es zu einer Verschiebung des Fasersättigungspunktes und damit zu veränderten Quell- und Schwindeigenschaften der Schließ- und

Nebenzellen, was bei gleichem Wassergehalt zu veränderten Spaltenweiten führt. Ferner wird die Ansprechschwelle des Spaltenregelsystems verstellt und deren wichtige Sensor-Funktion beeinträchtigt. Damit ließen sich die wie durch einen Offset erhöhten Spaltenweiten und dadurch überhöhten Transpirationsraten erklären, sowie die verspätete Schließreaktion. "Da Ozon in der Papierindustrie zur Entholzung verwendet wird, kann der Vorgang der Ozonolyse des Lignins (HALUK & al., 1986) an den wassergesättigten Zellwandfibrillen der Nadeloberfläche angenommen werden, vor allem im Bereich der Spaltöffnungen, die als Eintrittspforten für Ozon gelten."

Danksagung

Besonderer Dank gebührt der "Allianz-Stiftung zum Schutz der Umwelt" für die großzügige finanzielle Unterstützung während der gesamten Laufzeit. Das Projekt wurde ferner unterstützt vom Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Förderprojekt Nr. F40 und F41).

Literatur

- BALL, M. C. & G. D. FARQUHAR, 1984: Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. - *Plant Physiology* 74: 1-6
- BARNES, J.D., EAMUS, D., BROWN, K.A., 1990 a: The influence of ozone, acid mist and soil nutrient status on Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST.). II. Photosynthesis, dark respiration and soluble carbohydrates of trees during late autumn. - *New Phytol.* 115: 149-156
- BARNES, J.D., EAMUS, D., DAVIDSON, A.W., RO-POULSEN, H., MORTENSEN, L., 1990 b: Persistent effects of ozone on needle water loss and wettability in Norway spruce. - *Environ. Pollut.* 63: 345-363
- BRIGGS, G. M., JURIK, T. W., GATES, D. M., 1986: Non-stomatal limitation of CO₂ assimilation in three tree species during natural drought conditions. - *Physiol. Plant. (Copenhagen)* 66: 521-526
- COYNE, P. I. & G. E. BINGHAM, 1982: Variation in photosynthesis and stomatal conductance in an ozone-stressed ponderosa pine stand: light response. - *For. Sci.* 28: 257-273
- EAMUS, D. & M. MURRAY, 1991: Photosynthetic and stomatal conductance responses of Norway spruce and beech to ozone, acid mist and frost - A conceptual model. - *Environ. Pollut.* 63: 365-379
- FENGEL, D. & G. WEGENER, 1984: Wood, chemistry, ultrastructure, reactions. - De Gruyter, Berlin/New York
- FREER-SMITH, P. H. & M. C. DOBSON, 1989: Ozone flux to *Picea sitchensis* (BONG.) CARR. and *Picea abies* (L.) KARST. during short episodes and the effects of these on transpiration and photosynthesis. - *Environ. Pollut.* 59: 161-176
- GÖTZ, B., 1996: Ozon und Trockenstreß - Wirkungen auf den Gaswechsel von Fichte. - IHW-Verlag, Eching: 192 S., ISBN-Nr. 3-930167-16-6, Dissertation an der Forstwissenschaftlichen Fakultät, Lehrstuhl für Forstbotanik, LMU, München

- GÖTZ, B., MATYSSEK, R., FABIAN, P., PRETZSCH, H., MAURER, S., 1996: Validation of tree responses to ozone: From chamber experiments to the conditions of mixed forest stands. - Poster auf der Tagung COST E6/EUROSILVA WORKING GROUP III "BIOTIC AND ABIOTIC INTERACTIONS", Thessaloniki
- GROSS, K., 1987: Gaswechselfmessungen an jungen Fichten und Tannen während Begasung mit Ozon und Schwefeldioxid (allein und in Kombination) im Kleinphytotron. - Allg. Forst- u. Jagdztg. 158: 31-36
- HAVRANEK, W. M., PFEIFHOFER, H., GRILL, D., 1990: Pigmentgehalte und Gaswechsel von Tief- und Hochlagenfichten nach chronischer Ozonbelastung. - Forstw. Centralbl. 109: 200-209
- HALUK, J. P., KIMMEL, F., METCHE, M., 1986: Delignification du bois de peuplier par ozonolyse en milieu aqueux. - Holzforschung 40: 237-248
- HEATH, R. L., 1980: Initial events in injury to plants by air pollutants. - Annu. Rev. Plant Physiol. 31: 395-401
- HEBER, U., KAISER, W., LUWE, M., KINDERMANN, G., VELJOVIC-JAVONOVIC, S., YIN, Z., PFANZ, H., SLOVIK, S., 1995: Air Pollution, Photosynthesis and Forest Decline: Interactions and Consequences. - In: SCHULZE, E. D. & M. M. CALDWELL (ed): Ecophysiology of Photosynthesis. - Springer, Berlin/Heidelberg/New York: 279-296
- HOUGH, A. M. & R. G. DERWENT, 1987: Computer modelling studies of the distribution of photochemical ozone production between different hydrocarbons. - Atmos. Environ. 21: 2015-2033
- KELLER, T. & R. HÄSLER, 1984: The influence of a fall fumigation with ozone on the stomatal behaviour of spruce and fir. - Oecologia 64: 284-286
- KELLER, T. & R. HÄSLER, 1987: Some effects of long-term ozone fumigations on Norway spruce. - Trees 1: 129-133
- KNOPPIK, D., 1988: Einfluß von Ozon auf die Photosynthese von Fichten. Gaswechselfmessungen im Labor und Freiland (Wank). - In: Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum. Proc. Internationales Symposium der PBWU, 11.-15. April 1988 Garmisch-Partenkirchen, GSF-Bericht 17/88, München: 426-438
- KOCH, W., 1969: Untersuchungen über die Wirkung von CO₂ auf die Photosynthese einiger Holzgewächse unter Laboratoriumsbedingungen. - Flora B 158: 402-428
- KOCH, W., 1986: Ist die Waldsterbensforschung auf dem richtigen Weg? Kritische Gedanken und Ansatz zu einem neuen Lösungsweg. - Holz-Zentralbl. 115: 1-2
- KOCH, W., 1993: Langjähriger Reinluft/Standortsluftvergleich des Gaswechsels von Fichte unter Freilandbedingungen - Ein Beitrag zur Waldschadensforschung. - Forstliche Forschungsberichte München 130
- KRAUSE, G. H. M. & B. PRINZ, 1986: Wirkung von Ozon und saurem Nebel (einzeln und in Kombination) auf phenomenologische und physiologische Parameter an Nadel- und Laubgehölzen im kombinierten Begasungsexperiment. - Statusseminar KFA Jülich, Jül-Spez-369, Jülich: 208-221

- KRAUSE, G. H. M., PRINZ, B., HÖCKEL, F. E., 1993: Ozon - Ursache der neuartigen Waldschäden? Eine kritische Bilanz aus 10 Jahren Waldschadensforschung an der LIS. Essen. - LIS-Berichte Nr. 110: 151-157
- KREUTZER, K. & J. BITTERSÖHL, 1986: Untersuchungen über die Auswirkungen des sauren Regens und der kompensatorischen Kalkung im Wald. - Forstwiss. Centralblatt 105: 273-282
- KÜPPERS, M., 1984: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. I. Photosynthetic characteristics. - Oecologia (Berl.) 64: 332-343.
- LAISK, A., KULL, O., MOLDAU, H., 1989: Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero. - Plant Physiol. 90: 1163-1167
- LANGE, O. L., KOCH, W., SCHULZE, E.-D., 1969: CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. - Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 82, H. 1/2: 39-61
- LEFOHN, A. S., 1992: Surface Level Ozone Exposures and their Effects on Vegetation. - Lewis Publishers, Chelsea, USA: 14 ff
- LYR, H., FIEDLER, H.-J., TRANQUILLINI, W., 1992: Physiologie und Ökologie der Gehölze. - Gustav Fischer, Jena: 213 ff
- MAIER-MAERCKER, U. & W. KOCH, 1986: Delignification of subsidiary and guard cell walls by SO₂ and probable implication on the humidity response of *Picea abies* (L.) Karst. - Eur. J. For. Pathol. 16: 342-351
- MAIER-MAERCKER, U., 1989: Delignification of subsidiary and guard cell walls of *Picea abies* (L.) KARST. by fumigation with ozone. - Trees 3: 57-64
- MAIER-MAERCKER, U. & W. KOCH, 1991: Experiments on the control capacity of stomata of *Picea abies* (L.) KARST. after fumigation with ozone and in environmentally damaged material. - Plant, Cell and Enviro. 14: 175-184
- MAIER-MAERCKER, U., KOCH, W., GÖTZ, B., 1994: Vergleich der Regulationsfähigkeit der Spaltöffnungen von Fichten aus dem Alpenraum mit durch Ozon belasteten Fichten im Labor. - Schlußbericht an die Projektgruppe Bayern zur Erforschung der Wirkung von Umweltschadstoffen (PBWU), im Auftrag der Bayerischen Staatsregierung; Bewilligung Nr. 6495-1053-44910
- MATYSSEK, R., GÜNTHARDT-GOERG, M., MADELEINE, S., KELLER, T., SCHEIDEGGER, C., 1991: Impairment of gas exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations. - Trees 5: 5-13
- MATYSSEK, R., REICH, P., OREN, R., WINNER, E., 1995: Response Mechanisms of Conifers to Air Pollutants. - In: SMITH, W. K. & T. M. HINCKLEY (ed): Ecophysiology of Coniferous Forests. Academic, San Diego/New York/Boston/London/Sydney/Tokyo/Toronto: 255-308
- MAURER, S., 1995: Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Ozonempfindlichkeit der Birke (*Betula pendula*). - Dissertation an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät, Universität Basel
- MORISON, J. I. L., 1987: Intercellular CO₂ Concentration and Stomatal Response to CO₂. - In: ZEIGER, E., FARQUHAR, G. D., COWAN, I. R. (ed): Stomatal Function. - Stanford University Press, Stanford, California: 229-252

- PEARSON, M. & T. A. MANSFIELD, 1993: Interacting effects of ozone and water stress on the stomatal resistance of beech (*Fagus sylvatica* L.). - New. Phytol. 123: 351-358
- REICH, P. B. & J. P. LASSOIE, 1984: Effects of low level O₃ exposure on leaf diffusive conductance and water use efficiency in hybrid poplar. - Plant, Cell and Environ. 7: 661-668
- RÖSSERT, M., 1988: Quellen für Vorläufersubstanzen hinsichtlich der Bildung von Photooxidantien. In: Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum. - Proc. Internationales Symposium der PBWU, 11.-15. April 1988 Garmisch-Partenkirchen, GSF-Bericht 17/88, München: 98-107
- RUCH, F. & H. HENGARTNER, 1960: Quantitative Bestimmung der Ligninverteilung in der pflanzlichen Zellwand. - Beiheft zu Zeitschr. des Schweiz. Forstv. 30: 75-91
- SAKA, S., WHITING, K., FUKAZAWA, P., GORING, D. A. I., 1982: Comparative studies on lignin distribution by UV microscopy and bromination combined with EDXA. - Wood Sci. Technol. 16: 269-277
- SANTARIUS, K. A., 1966: Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung in Blattzellen und isolierten Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. - Dissertation, Bonn
- SANTARIUS, K. A., 1967: Das Verhalten von CO₂-Assimilation, NADP- und PGS-Reduktion von ATP-Synthese intakter Blattzellen in Abhängigkeit vom Wassergehalt. - Planta 73: 228-242
- SANTARIUS, K. A. & R. ERNST, 1967: Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung isolierter Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. I. Wasserentzug mittels konzentrierter Lösungen. - Planta 73: 91-108
- SANTARIUS, K. A. & U. HEBER, 1967: Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung isolierter Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. II. Wasserentzug über CaCl₂. - Planta 73: 109-137
- SCHITTENHELM, J., WESTPHAL, S., TODER, S., WAGNER, E., 1993: Das antioxidative System der Fichte: Einfluß von verschiedenen Streßfaktoren. - Forstwissenschaftliches Centralblatt 112: 240-250
- SCHULZE, E. D., TURNER, N. C., GOLLAN, T., SHACKEL, K. A., 1987: Stomatal Responses to Air Humidity and to Soil Drought. - In: ZEIGER, E., FARQUHAR, G. D., COWAN, I. R. (ed): Stomatal Function. - Stanford University Press, Stanford, California: 311-321
- SCHURATH, U., 1988: Bildung von Photooxidantien durch homogene Transformation von Schadstoffen. In: Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum. - Proc. Internationales Symposium der PBWU, 11.-15. April 1988 Garmisch-Partenkirchen, GSF-Bericht 17/88, München: 136-151
- SCHWEIZER, B. & U. ARNDT, 1990: CO₂/H₂O gas exchange parameters of one- and two-year-old needles of spruce and fir. - Environ. Pollut. 68: 275-292
- SHARKEY, T. D., 1984: Transpiration induced changes in the photosynthetic capacity of leaves. - Planta 160: 143-150

- SHARKEY, T. D. & T. OGAWA, 1987: Stomatal Responses to Light. - In: ZEIGER, E., FARQUHAR, G. D., COWAN, I. R. (eds): Stomatal Function. - Stanford University Press, Stanford, California: 195-208
- SLAVIK, B., 1965: The influence of decreasing Hydration Level on Photosynthetic Rate in the Thalli of the Hepatic *Conocephallum conicum*. - In: SLAVIK, B. (ed): Water Stress in Plants. Proc. of a Symposium held in Prag, Sept. 30-Oct. 4, 1963. - Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prag: 195 ff
- STALFELT, M. G., 1944: Der Wasserverbrauch der Fichte. - Kungl. Lantbruksakad. Tidskr. 83: 83 ff
- STOCKER, O., 1956: Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. - In: RUHLAND, W. (ed): Handbuch der Pflanzenphysiologie. Band III. Pflanze und Wasser. - Springer, Berlin/Göttingen/Heidelberg: 436-488
- TENHUNEN, J. D., LANGE, O. L., GEBEL, J., BEYSCHLAG, W., WEBER, J. A., 1984: Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. - Planta 162: 193-203
- WALTER, H. & K. KREEB, 1970: Protoplasmatologia. Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. - Springer, Wien/New York: 36ff
- WALLIN, G., OTTOSSON, S., SELLDÉN, G., 1990: Long-term exposure of Norway spruce, *Picea abies* (L.) KARST., to ozone in open-top chambers. IV. Effects on the stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis and on the carboxylation efficiency. - New Phytologist
- WALLIN, G. & L. SKÄRBY, 1992: The influence of ozone on the stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis in Norway spruce, *Picea abies* (L.) KARST., exposed to soil moisture deficit. - Trees 6: 128-136
- WEIH, M., WIESER, G., HAVRANEK, W. M., 1994: Photosynthese, Transpiration und Atmung von Sonnenzweigen einer Fichte (*Picea abies* (L.) KARST) im Freiland nach unterschiedlicher Ozonbegasung. - Centralb. f. d. ges. Forstwesen 111. Jahrgang, Heft 3 (Österr.): 197-209
- WIESER, G. & W. M. HAVRANEK, 1992: Die Ozonaufnahme in der Sonnen- und Schattenkrone von Fichten. - In: Ökosystemare Studien in einem inneralpinen Tal. - Schriftenreihe der Forstl. Bundesversuchsanstalt, Wien, FBVA Berichte 67: 95-103
- WISE, R. R., FREDERICK, J. R., ALM, D. M., HESKETZ, J. D., 1990: Investigation of limitations to photosynthesis induced by leaf water deficit in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). - Plant Cell and Environ. 13: 923-931
- WRIGHT, E. A., LUCAS, P. W., COTTAM, D. A., MANSFIELD, T. A., 1986: Physiological responses of plants to SO₂, NO₂ and O₃: Implications for drought resistance. - In: Commission of the European Communities (ed): Direct effects of dry and wet deposition on forest ecosystems in particular canopy interactions. - Air Pollution Research Report 4, Lökeberg: 187-200

Adressen der Autoren:

Dr. Bernhard Götz
Forstbotanischer Garten
Fachhochschule Eberswalde
Alfred-Möller-Str. 1
D-16225 Eberswalde

Prof. Dr. Werner Koch
ehem. Lehrstuhl für Forstbotanik
Ludwig Maximilians Universität München
z. Zt. Unter Linden Nr. 3
A-9111 Haimburg

Bestandesgaswechsel von Sommerweizen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen und Trockenstress

Stefan Burkart, Remigius Manderscheid & Hans-Joachim Weigel

Synopsis

Canopy gas exchange of spring wheat under elevated atmospheric CO₂ and drought stress

In non-stress environments the production of dry matter is linearly related to the radiation intercepted by the foliage. The slope of the regression line represents the radiation use efficiency (RUE) of dry matter gain. Moreover, it has been found that RUE depends on the mean temperature of the growth period. Because of the CO₂ effect on photorespiration and its dependency on temperature it can be supposed that the relationship between daily RUE and temperature may be influenced by elevated CO₂. For the determination of RUE destructive harvests are needed during longer time periods from weeks to months. Measurements of canopy gas exchange, however, allow to determine RUE on daily or even hourly base.

In the present study, spring wheat was grown in simulated field plots within open-top chambers and exposed to elevated atmospheric CO₂ concentrations and drought stress. Canopy CO₂/H₂O-exchange was measured with a recently developed system.

The objectives of our investigations were to quantify the impact of CO₂ enrichment and drought stress on canopy gas exchange, to investigate the influence of both factors on radiation use efficiency of the wheat canopies, i.e. amount of carbon gained per amount of light energy intercepted, and to study the dependency of RUE on temperature.

CO₂ enrichment increased daily carbon uptake (+34%) and reduced water loss (-24%). Drought stress enhanced the relative CO₂ effect on CO₂ assimilation of the canopies up to +100% and decreased daily water loss to 10% of the well-watered plots.

The sum of assimilated carbon was almost linearly correlated to the sum of photons intercepted. The slopes of the regression lines (= RUE) depended on CO₂ concentration and water supply. Under drought stress RUE was much lower and there was a non-linear relationship between carbon gain and radiation. However, under well watered conditions RUE calculated on a daily basis showed great variations. Further analysis indicated that this variation in RUE was related to the variation in air temperature, resulting in an optimum curve. CO₂ enrichment seemed to cause a shift of the maximum of the optimum curve to higher temperatures.

Keywords

Spring wheat, drought stress, elevated atmospheric CO₂, canopy photosynthesis, canopy evapotranspiration, radiation use efficiency, temperature

Sommerweizen, Trockenstress, erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration, Bestandesphotosynthese, Bestandesevapotranspiration, Strahlungsausnutzungseffizienz, Temperatur

Einführung

Unter optimalen Wachstumsbedingungen ist die Produktion pflanzlicher Biomasse eine lineare Funktion der absorbierten Strahlung (CHARLES-EDWARDS 1982, KINIRY & al. 1989). Die Steigung dieser Geraden repräsentiert die Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE) des Biomassegewinns. Dies basiert auf der Annahme, daß die Photosyntheserate des Bestandes im Gegensatz zu der des Blattes mit der absorbierten Lichtmenge linear korreliert und der respiratorische C-Verlust proportional zur Brutto-Photosyntheserate des Bestandes ist. Die Strahlungsausnutzungseffizienz hängt von der mittleren Temperatur während der Wachstumsperiode ab (MANRIQUE & al. 1991). Durch den CO₂-Effekt auf die Photorespiration und deren Abhängigkeit von der Temperatur kann man erwarten, daß die Beziehung zwischen der Strahlungsausnutzungseffizienz und der Temperatur durch CO₂ beeinflusst wird, was durch Modelle des Bestandesgaswechsels schon gezeigt wurde (LONG 1991).

Direkte Messungen des Bestandesgaswechsels ermöglichen im Gegensatz zu destruktiven Ernten eine hohe zeitliche Auflösung und somit eine genauere Analyse dieser Zusammenhänge.

Ziel der Untersuchung war es, 1) die Auswirkungen von CO₂-Anreicherung und Trockenstress auf den Bestandesgaswechsel quantitativ zu erfassen, 2) den Einfluß der beiden Faktoren auf die Beziehung zwischen Kohlenstoffaufnahme und absorbierter Strahlung, d. h. die Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE) der Weizenbestände zu charakterisieren, und 3) die Beziehung zwischen Strahlungsausnutzungseffizienz und Temperatur zu untersuchen.

Material und Methoden

Sommerweizen (*Triticum aestivum* var. „Minaret“) wurde in kleinen Modellbeständen (0,8 m²) auf sandigem Lehm in Pflanzbehältern (0,5 m tief) gezogen, welche in den Boden eingelassen waren. Düngung und Pflanzenschutz erfolgten gemäß ackerbaulicher Praxis. Alle Bestände wurden bis zum 1-Knoten-Stadium gut bewässert. Danach erhielt die Hälfte der Bestände nur 50% der Wassermenge der Kontrollbestände. Das Experiment wurde in Open-top Kammern mit zwei verschiedenen CO₂-Konzentrationen (NF: 360 µmol mol⁻¹; +320: 680 µmol mol⁻¹) durchgeführt. Der Bestandesgaswechsel wurde mit einem neuen offenen Gaswechselmeßsystem gemessen (BURKART & al. 1997). Es besteht aus zwei Küvetten (1 m³) und einer zentralen Meß- und Kontrolleinheit, in der die Differenzen im CO₂- und H₂O-Gehalt der Luft sowie Klimadaten (Temperatur, photosynthetisch aktive Photonenflußdichte PPFD, Wasserdampfsättigungsdefizit VPD) gemessen und in einen PC eingelesen werden. Die Küvetten können direkt auf die Pflanzenbestände gesetzt werden. Alle 15 min wurde ein Datensatz pro Küvette über 1-3 min eingelesen und die Spurengasaustauschraten berechnet. Durch Integration über die Zeit wurden die Mengen an

aufgenommenem Kohlenstoff und eingefallener Strahlung ermittelt. Die absorbierte Strahlung wurde nach (KINIRY & al. 1989) bestimmt (Extinktionskoeffizient = 0,65). Die Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE) wurde ausgedrückt als g Trockenmasse mol⁻¹ absorbierte Strahlung. Dabei enthält die Trockenmasse 40% Kohlenstoff (GARNIER & VANCAEYZEELE 1994).

Ergebnisse

Quantifizierung des Bestandesgaswechsels

Der Gaswechsel der Bestände wurde an sechs Tagen während der Anthese gemessen. Die CO₂-Anreicherung und der Trockenstress hatten zum Teil deutliche Auswirkungen auf den Bestandesgaswechsel (Abb. 1).

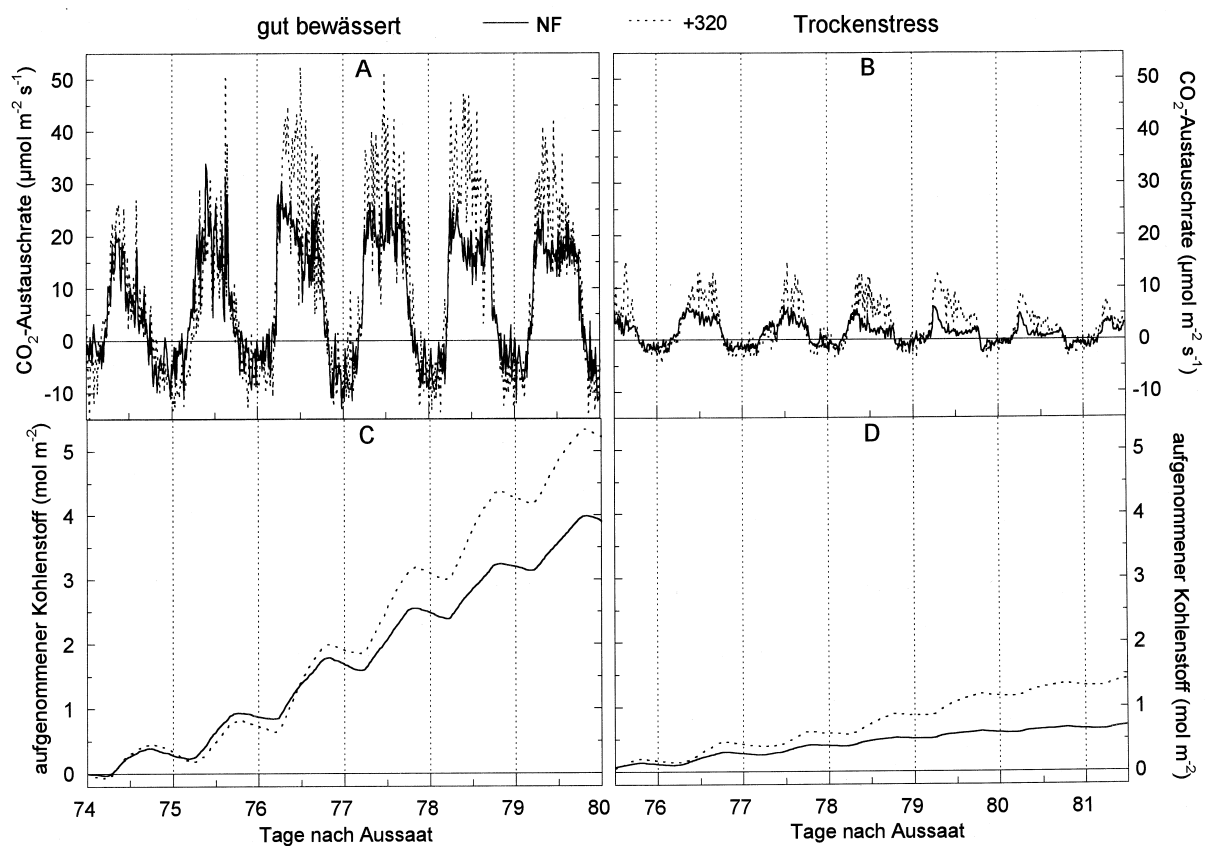


Abb. 1: CO₂-Austauschraten (A,B) und CO₂-Bilanzen (C,D) von Sommerweizenbeständen unter CO₂-Anreicherung und Trockenstress während sechs Tagen zur Anthese. Links (A,C) gut bewässert, rechts (B,D) Trockenstress. Durchgezogene Linien: Umgebungs-CO₂ (NF), gepunktete Linien: CO₂-Anreicherung (+320 μmol mol⁻¹).

Fig. 1: CO₂-exchange rates (A,B) and carbon balances (B,C) of spring wheat canopies under CO₂-enrichment and drought stress during six days at anthesis. Left graphs (A,C) well watered, right graphs (B,D) drought stress. Straight lines: ambient CO₂ (NF), dotted lines: CO₂ enrichment (+320 μmol mol⁻¹).

Die CO₂-Anreicherung führte zu einer Erhöhung der täglichen CO₂-Aufnahme um 33% und senkte den Wasserverlust um 24% (Tab. 1). Die Trockenstressbehandlung erhöhte den CO₂-Effekt auf die CO₂-Assimilation auf 210% und senkte die tägliche Wasserabgabe auf ca. 10% der gut bewässerten Kontrolle in beiden CO₂-Stufen. Bezogen auf die gesamte grüne Blattfläche der Bestände fiel der CO₂-Effekt auf die C-Assimilation bei beiden Bewässerungsvarianten etwas geringer aus (ca. +20%) als bei Bestandesbezug. Die durch CO₂ bedingte Reduktion der Evapotranspiration war unter

Tab. 1: Tägliche CO₂-Aufnahme, Wasserverlust, Wasser- (WUE) und Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE) sowie oberirdische Biomasse von Weizenbeständen unter CO₂-Anreicherung (+320 µmol mol⁻¹) und Trockenstress, sowie relative CO₂- und Trockenstresseffekte. Mittelwerte aus Messungen des Bestandesgaswechsels an sechs Tagen während der Anthese. (NF: Umgebungs - CO₂-Konzentration, +320: CO₂-Anreicherung; GB: gut bewässert, DS: Trockenstress).

Tab. 1: Daily CO₂ uptake, water loss, water and radiation use efficiencies, above ground biomass and grain yield of wheat canopies exposed to CO₂ enrichment (+ 320 µmol mol⁻¹) and drought stress. Means from measurements of canopy gas exchange during six days at anthesis. In the right columns relative CO₂ and drought stress effects. (NF: ambient CO₂, +320: ambient + 320 ppm CO₂; GB: well watered, DS: drought stress)

	Trockenstress		gut bewässert		CO ₂ -Effekt ^a		DS-Effekt ^b	
	+320	NF	+320	NF	DS	GB	+320	NF
Blattflächenindex grüne Blattfläche	0,81	0,46	1,70	1,53	1,76	1,11	0,48	0,30
Wasserabgabe pro Grundfläche (mol m ⁻² d ⁻¹)	19,4	27,1	161	212	0,64	0,76	0,12	0,13
Wasserabgabe pro grüne Blattfläche (mol m ⁻² d ⁻¹)	23,7	58,5	97	140	0,39	0,69	0,24	0,42
CO ₂ -Aufnahme pro Grundfläche (mol m ⁻² d ⁻¹)	0,34	0,165	0,87	0,65	2,1	1,33	0,39	0,25
CO ₂ -Aufnahme pro grüne Blattfläche (mol m ⁻² d ⁻¹)	0,41	0,36	0,52	0,43	1,14	1,22	0,78	0,83
WUE (mol CO ₂ kmol ⁻¹ H ₂ O)	17,4	6,12	5,4	3,01	2,84	1,79	3,2	2,03
RUE (g TM mol ⁻¹)	0,57	0,39	1,45	1,07	1,48	1,36	0,39	0,36
Oberirdische Trockenmasse zur Anthese (kg m ⁻²) ^c	0,82	0,6	0,88	0,73	1,37	1,21	0,93	0,82
Kornertrag (kg m ⁻²) ^c	0,49	0,35	0,58	0,51	1,40	1,13	0,84	0,67

a Verhältnis +320/NF, **b** Verhältnis TS/GB, **c** O.E. Ommen, unveröffentlicht

Trockenstress allerdings nahezu doppelt so hoch wie bei ausreichender Bewässerung. Im Gegensatz zum Bestandesbezug (-75%) wurde die CO₂-Aufnahme pro grüner Blattfläche durch den Trockenstress nur geringfügig verändert (-17%). Unter Trockenstress entwickelten die Bestände auch unter CO₂-Anreicherung erheblich weniger grüne Blattfläche.

Die Wasserausnutzungseffizienz wurde durch CO₂ und besonders durch Trockenstress erheblich verbessert. Die CO₂-Anreicherung erhöhte die Wasserausnutzungseffizienz auf 240%, unter Trockenstress sogar auf 280% der Kontrolle. Entsprechend verringerte die CO₂-Anreicherung die Leitfähigkeit für Wasserdampf der gutbewässerten Bestände um 25% und der Trockenstress-Bestände um 40%.

In den Biomasseerträgen spiegelte sich der Bestandesgaswechsel nur zum Teil wieder. So entsprach der CO₂-Effekt auf die oberirdische Trockenmasse zur Anthese unter guter Bewässerung dem CO₂-Effekt der Gaswechsellmessungen. Unter Trockenstress fiel der CO₂-Effekt auf die Biomasse zur Anthese und im Kornertrag geringer aus als der CO₂-Effekt auf die CO₂-Aufnahmerate, sowohl bei Bestandes- als auch bei Blattflächenbezug.

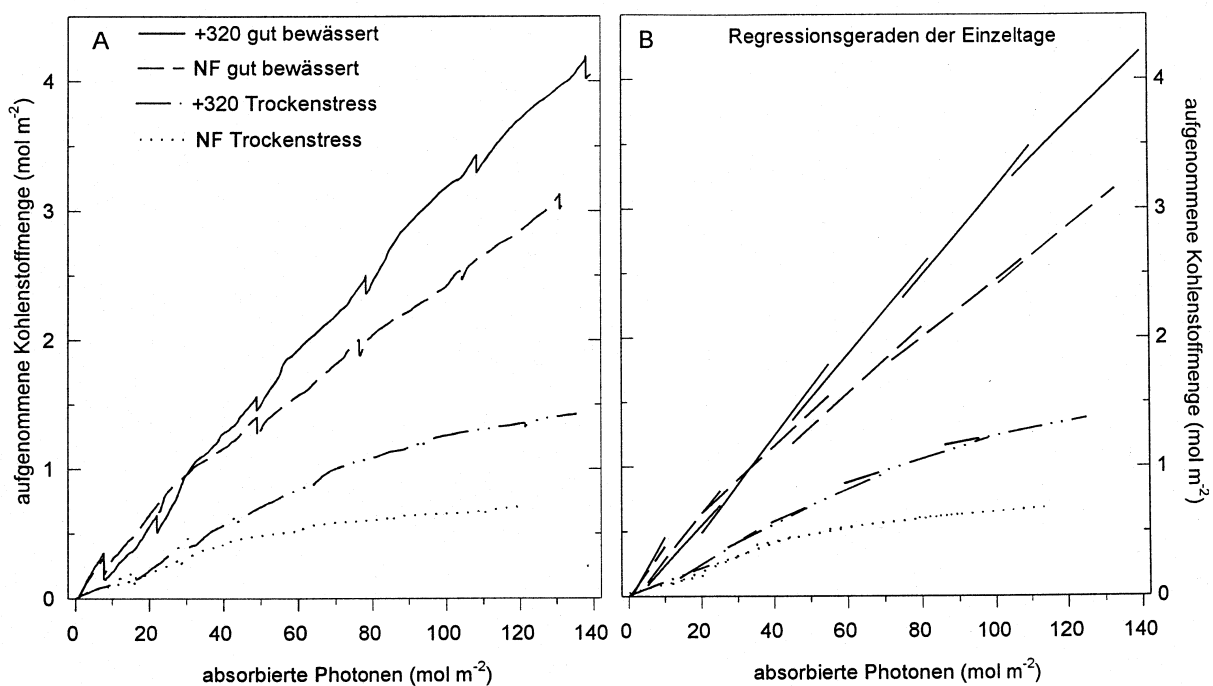


Abb. 2: A) Beziehung zwischen der aufgenommenen Kohlenstoffmenge und der gleichzeitig absorbierten Strahlung (400-700 nm) von Sommerweizenbeständen unter CO₂-Anreicherung und Trockenstress zur Anthese. B) Steigung der Regressionsgeraden der Einzeltage als tägliche Strahlungsausnutzungseffizienz. (Berechnet aus den Daten der Abb. 1).

Fig. 2: A) Relationship between the amount of carbon taken up and the amount of photosynthetically active radiation intercepted (400-700 nm) of spring wheat canopies under CO₂ enrichment and drought stress during six days at anthesis. B) Regression lines of the single days, representing daily radiation use efficiency. Straight line: +320 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ enrichment, dashed line: ambient CO₂, dashed-dotted line: CO₂ enrichment and drought stress, dotted line: ambient CO₂ and drought stress). (Calculated from data of Fig. 1.)

Strahlungsausnutzungseffizienz in Abhängigkeit von CO₂-Anreicherung, Trockenstress und Klimafaktoren

Unter guter Bewässerung stand die aufgenommene Kohlenstoffmenge der Bestände während der sechs Versuchstage in annähernd linearer Beziehung zur aufgenommenen Strahlung (Abb. 2 A).

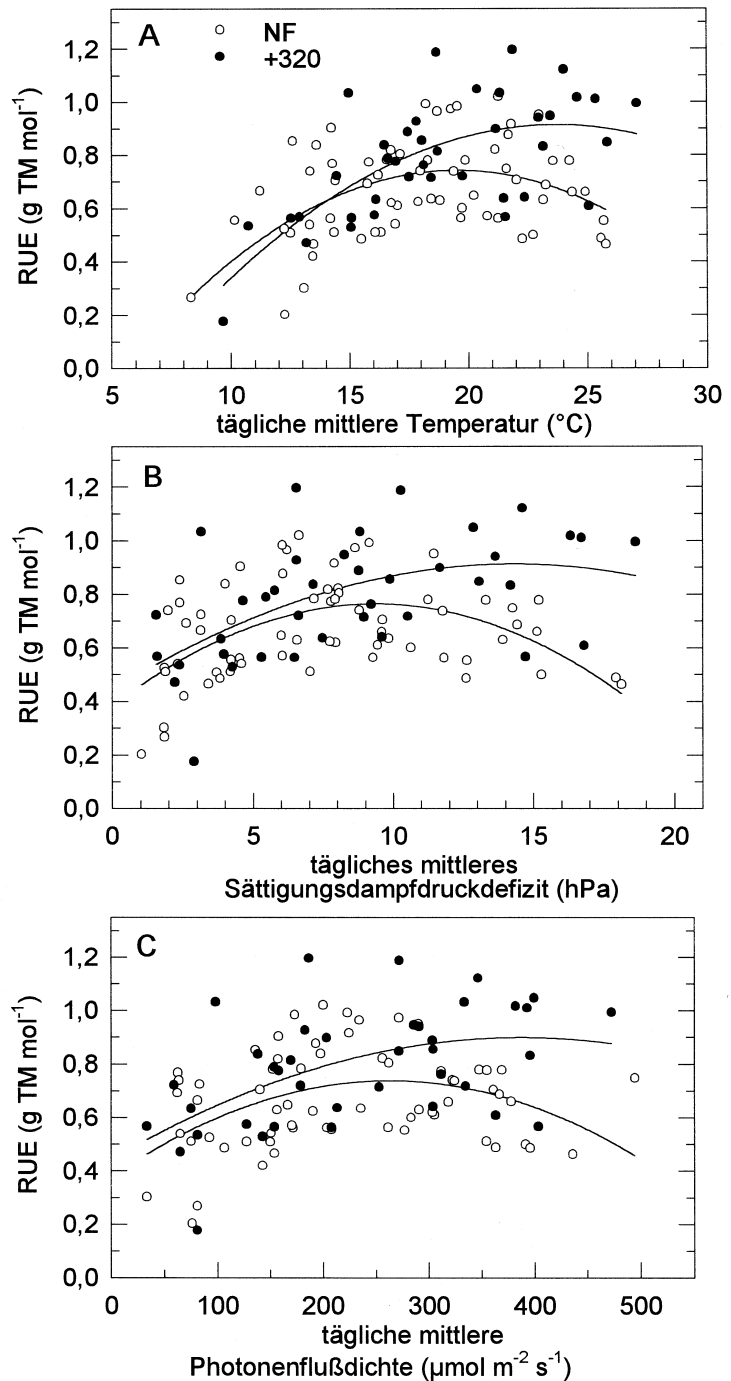
Die Steigungen der Geraden (= Strahlungsausnutzungseffizienz) hingen von der Wasserversorgung und der CO₂-Konzentration ab. Trockenstress führte zu einer Verringerung und CO₂-Anreicherung zu einer Erhöhung der Strahlungsausnutzungseffizienz (RUE). Unter Trockenstress bestand keine lineare Beziehung mehr zwischen aufgenommener Kohlenstoffmenge und absorbiertes Strahlung. Andere Datensätze zeigten aber, daß die Abweichung von der Linearität in beide Richtungen erfolgen konnte. Ebenso wies die auf Tagesbasis (24-h-RUE = Steigung der Geraden in Abb. 2 B) berechnete RUE auch unter optimalen Bedingungen eine hohe Variabilität auf.

Zur Untersuchung der Variabilität der RUE wurden die Daten von zwei Jahren (1995/96) in die Analyse einbezogen und die 24-h-RUE berechnet (Abb. 3). Eine Regressionsanalyse (Polynom 2. Grades) zwischen der 24-h-RUE und der mittleren Temperatur des jeweiligen Tages ergab eine klare Beziehung zwischen beiden Größen. Unter Umgebungs-CO₂ lag das Optimum bei 19°C. Die CO₂-Anreicherung verschob das Optimum auf 23°C. Der CO₂-Effekt auf die Strahlungsausnutzungseffizienz wuchs mit der Temperatur von 13% bei 15°C auf 57% bei 25°C.

Unter Freilandbedingungen besteht eine enge Koppelung zwischen Strahlung, Temperatur und dem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft. Dementsprechend wurden vergleichbare Beziehungen zwischen der täglichen mittleren Einstrahlung bzw. dem Wasserdampfsättigungsdefizit und der Strahlungsausnutzungseffizienz gefunden (Abb. 3 B,C).

Abb. 3: Beziehung zwischen der täglichen Strahlungsausnutzungseffizienz (24h-RUE) von Sommerweizenbeständen mit und ohne CO₂-Anreicherung (NF: Umgebungs-CO₂, +320: CO₂-Anreicherung +320 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) und der täglichen mittleren Temperatur (A), dem täglichen mittleren Sättigungsdampfdruckdefizit VPD (B), der täglichen mittleren photosynthetisch aktiven Photonenflußdichte (C).

Fig. 3: Relationships between daily radiation use efficiency of wheat canopies under CO₂ enrichment and daily mean temperature (A), daily mean vapor pressure deficit (B), and daily photosynthetic photon flux density (C). (Open symbols: ambient CO₂ (NF), closed symbols: +320 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ enrichment (+320))



Diskussion

Der CO₂-Effekt auf die Photosyntheserate der Bestände setzte sich zusammen aus einer höheren Biomasse und einer erhöhten blattflächenbezogenen Photosyntheserate der +320-Bestände. DIJKSTRA & al. (1993) fanden einen CO₂-Effekt von 40% auf die Bestandesphotosynthese von Sommerweizen der gleichen Varietät (Minaret). Der mittlere CO₂-Effekt auf die oberirdische Biomasse von Minaret-Sommerweizen bei einem europaweiten Experiment betrug 43% (HERTSTEIN & al. 1996).

Die Unterschiede im Einfluß des Trockenstresses auf den CO₂-Effekt zwischen Bestandesphotosynthese und oberirdischer Biomasse sind auf die Differenzen in der Bestandesgrößen zurückzuführen. Bei Blattflächenbezug führte der Trockenstress zu keinem Anstieg des CO₂-Effekts auf die Photosynthese. Die Trockenstress-Bestände

bildeten jedoch erheblich weniger grüne Blattfläche aus. Die Pflanzen reagieren offensichtlich auf Veränderungen der Wachstumsbedingungen eher durch Anpassung der photosynthetisch aktiven Blattfläche als durch Änderungen der Blattphotosynthesekapazität.

Die Bestandesgaswechsel-Daten zeigen, daß die lineare Beziehung zwischen der CO₂-Assimilation bzw. Biomassegewinn und der absorbierten Strahlung langfristig nicht nur unter stressfreien Bedingungen, sondern generell gilt. Ein langfristiger Einfluss von Stress und Aufwuchsbedingungen beeinflusst die mittlere Steigung. Die kurzfristige Variabilität der Strahlungsausnutzungseffizienz wird allerdings durch Klimafaktoren bestimmt. Daß hohe Aufwuchstemperaturen und Wasserdampfsättigungsdefizite die RUE (bestimmt aus Biomasseerhebungen) verringern, wurde schon von anderen Arbeitsgruppen berichtet (STOCKLE & KINIRY 1990; NEHRA & al. 1996; MANRIQUE & al. 1991).

Der positive CO₂-Effekt auf Wachstum und Photosynthese steigt mit der Temperatur. Dieser Trend wurde C₃-species- und klimazonenübergreifend festgestellt (IDSO & IDSO 1994). Die Reaktion der Strahlungsausnutzungseffizienz auf die Wechselwirkung von CO₂-Anreicherung und Temperatur entspricht den Vorhersagen von Photosynthesemodellen (LONG 1991). Die beobachtete Verschiebung des Temperaturoptimums durch die CO₂-Anreicherung fällt jedoch geringer aus als in Long's Modell. Das Modell beschreibt allerdings die Bestandesphotosynthese und nicht die Strahlungsausnutzungseffizienz.

Die drastische Reduktion der Strahlungsausnutzungseffizienz bei niedrigen Temperaturen wird so durch das Modell nicht erklärt. Wir vermuten, daß hier eine kurzfristige Senkenlimitierung der Photosynthese eine Rolle spielt. Diese Senkenlimitierung tritt besonders bei Getreide auf (FRANK EWERT, MARCEL VAN OIJEN, pers. Mitteilung) und wurde schon von NIJS & al. (1992) für *Lolium perenne* beschrieben.

Literatur

- BURKART, S., G.J. MEJER & H.-J. WEIGEL, 1997: Ein Gaswechselmeßsystem zur Erfassung des CO₂/H₂O-Austauschs von Pflanzenbeständen. *EcoSys* 20 (suppl.): 59-69.
- CHARLES-EDWARDS, D.A., 1982: *Physiological determinants of crop growth*. 158 p. Academic Press, Sydney.
- DIJKSTRA, P., A.H.C.M. SCHAPENDONK & K. GROENWOLD, 1993: Effects of CO₂ enrichment on canopy photosynthesis, carbon economy and productivity of wheat and faba bean under field conditions. In: VAN DE GEIJN, S.C., J. GOUDRIAAN & F. BERENDSE, (eds.): *Climate change; crop and terrestrial ecosystems*. *Agrobiologische Thema's* 9: 23-41, CABO-DLO, Wageningen.
- GARNIER, E. & S. VANCAEYZEELE, 1994: Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species: relationships with growth. *Plant, Cell and Environment* 17: 399-407.
- HERTSTEIN, U., A. FANGMEIER & H.-J. JÄGER, 1996: *ESPACE-Wheat (European Stress Physiology and Climate Experiment - Project 1: Wheat): Objectives, general approach, and first results*. *Angewandte Botanik* 70: 172-180.

- IDSO, K.E. & S.B. IDSO, 1994: Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints - a review of the past 10 years research. *Agricultural and Forest Meteorology* 69: 153-203.
- KINIRY, J.R., C.A. JONES, J.C. O'TOOLE, & al., 1989: Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain-filling for five grain-crop species. *Field Crops Research* 20: 51-64.
- LONG, S.P., 1991: Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment* 14: 729-739.
- MANRIQUE, L.A., J.R. KINIRY, T. HODGES, 1991: Dry matter production and radiation interception of potato. *Crop Science* 31: 1044-1049.
- NEHRA, D.S., R. SINGH, R. NIWAS, 1996: Effect of temperature on radiation-use efficiency in toria (*Brassica campestris* var. Toria) crop. *Annals of Arid Zone* 35: 121-124.
- NIJS, I., I. IMPENS, & P. VAN HECKE, 1992: Diurnal changes in the response of canopy photosynthetic rate to elevated CO₂ in a coupled temperature-light environment. *Photosynthesis Research* 32: 121-130.
- STOCKLE, C.O. & J.R. KINIRY, 1990: Variability in crop radiation use efficiency associated with vapour pressure. *Field Crops Research* 25: 171-181.

Adresse der Autoren:

Dipl.-Biol. Stefan Burkart
Dr. Remigius Manderscheid
Prof. Dr. Hans-Joachim Weigel
Institut für Produktions- und Ökotoxikologie
Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft
Bundesallee 50
D-38116 Braunschweig
Tel.: +49/531/596-206
Fax: +49/531/596-366
e-mail: burkart@poet.fal.de

Parameterization of a leaf gas-exchange model for *Fagus sylvatica* L. using microcosms grown under ambient and elevated CO₂

Jörn Strassemeyer & Manfred Forstreuter

Synopsis

One year old beech stands (*Fagus sylvatica* L., provenance Niederdeutsches Tiefland) were exposed to ambient ($370 \pm 40 \mu\text{mol mol}^{-1}$) and elevated CO₂ ($700 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) for three vegetation periods. These microcosms - consisting of 49 (first year), 36 (second year) and 25 (third year) saplings - were grown in closed cubical mini-glasshouses with unlimited nutrient supply. Single leaf gas exchange measurements (CO₂ and H₂O) and leaf nitrogen analyses were performed every year at various canopy depths (LAI 4 to 6). In order to parameterize a leaf gas-exchange model, a series of A_n/C_i curves were measured with a mini-cuvette system (CMS 400, Walz) under constant environmental conditions (PPFD > $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{leaf}} = 25^\circ\text{C}$, VPD=1.4 kPa). In the second year A_n/C_i curves was also measured at four additional temperatures (17°, 21°, 29°, 35 °C).

A widely used photosynthesis model integrating photosynthesis and stomatal conductance was employed to interpret the gas-exchange data. The key parameters of this model, V_{cmax} and J_{max} , were derived for each leaf. The temperature dependency of these parameters was derived using a modified Arrhenius function.

Adjustments of the photosynthesis apparatus to elevated CO₂ were not detected in any of the three years. V_{cmax} and J_{max} , showed no significant change as a result of the increase in the growth CO₂ concentration.

The derived model parameters showed a wide variability. We propose that this variability in physiological properties can be explained with the varying light climate in the canopy. In former studies a relationship of SLA to canopy depth and of SLA to leaf nitrogen could be demonstrated. We therefore proposed that SLA or leaf nitrogen would correlate with the estimated model parameters. Confirming our assumptions we found a linear relationship of V_{cmax} and J_{max} to leaf nitrogen and a exponential relationship to SLA. This indicates the need to incorporate such relationships into leaf- and canopy-scale models.

Keywords

Fagus sylvatica, elevated CO₂ concentration, net photosynthesis, acclimation, stomatal conductance, transpiration, intercellular CO₂ concentration, temperature dependence, leaf nitrogen

Introduction

In the context of global change plant communities will be subject to changing environmental conditions i.e. temperature and CO₂ concentration (NEFTEL & al. 1985, SARIMENTO & BENDER 1994, KEELING & WHORF 1994, FORSTREUTER & al. 1994, HOUGHTON & al. 1990). These changes will have great impact on physiological reactions such as photosynthesis (GODELEWSKY 1873, FARQUHAR & al. 1980, CURE & ACOCK 1986, EAMUS & JARVIS 1989, OVERDIECK 1993, SAGE 1994) and respiration (CEULEMANS & MOUSSEAU 1994). A considerable amount of research on these processes has been performed at leaf level whereas measurements at the canopy level of woody plants are difficult to accomplish due to financial and technical restrictions. Simulation models are therefore important tools for integrating physiological information across scales of organisation. To achieve realistic predictions with the help of such models it is essential to establish a well founded parameterization.

Another elegant way of predicting the reaction of ecosystem responses to a changing environment is the microcosm technique (FORSTREUTER 1995, 1996). This technique enables the investigation of the behaviour of canopies and ecosystems under field-like conditions and the verification of models which have been parameterized on the same ecosystem. We therefore conducted a long-term research (1994 - 1996) of the carbon and water vapour exchange of beech microcosms growing under ambient and elevated CO₂ concentrations (FORSTREUTER 1996).

In this study a photosynthesis model first proposed by FARQUHAR & al. (1980) and a version of a model for stomatal conductance proposed by BALL & al. (1987) and subsequently modified by LEUNING (1995) were combined to describe the gas exchange at leaf scale. Similar model set-ups have been applied successfully in scaling up gas exchange from leaf to canopy (HARLEY & al. 1992, HARLEY & BALDOCCHI 1995, WANG & al. 1996). Although there has been considerable research on gas exchange of beech, we found no information which was sufficiently detailed to allow rigorous parameterization of these models. Therefore, we focused in this study on the gas exchange of beech at leaf level. Of particular interest were the effects which CO₂ elevation had on the physiological properties of the photosynthesis apparatus and the effects of varying leaf nitrogen and temperature on the photosynthesis parameters.

Method

Microcosms of one year old beech stands (*Fagus sylvatica* L., provenance Niederdeutsches Tiefland) were exposed to ambient ($370 \pm 40 \mu\text{mol mol}^{-1}$) and elevated ($700 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) CO₂ for three vegetation periods. These microcosms - consisting of 49 (first year), 36 (second year) and 25 (third year) saplings - were grown in closed cubical mini-greenhouses under unlimited nutrient supply. Single leaf gas exchange measurements (CO₂ and H₂O) and leaf nitrogen analysis were performed every year in various canopy depths (LAI 4 to 6). In order to parameterize a leaf gas-exchange model, a series of A_n/C_i curves were measured with a mini-cuvette system (Fig. 1; CMS400, Walz) at constant environmental conditions (PPFD > 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{leaf}} = 25^\circ\text{C}$, VPD = 1.4 kPa). In the second year A_n/C_i curves were also measured at four additional temperatures (17°, 21°, 29° and 35° C).

In this study, the model described by FARQUHAR et al. (1980) and modified by von CAEMMERER & FARQUHAR (1981) was used to estimate the net photosynthesis of beech leaves.

As one molecule of CO₂ is released in photorespiration for every two oxygenations of RuBP, net CO₂ assimilation A_n may be expressed as

$$A_n = V_c - 0.5 \cdot V_o - R_d = V_c \left| 1 - 0.5 \frac{V_o}{V_c} \right| - R_d \quad (1)$$

where the V_c and V_o are the rates of carboxylation and oxygenation, respectively, and R_d is the rate of CO₂ evolution in the light resulting from processes other than photorespiration.

The underlying assumption of the model is, that the rate of carboxylation is either being limited by the amount, the activation state and the kinetics of RuBisCO or by the rate of RuBP regeneration. The RuBP saturated rate of net CO₂ assimilation (A_c) is formulated by eqn. 2.

$$A_c = V_{c \max} \frac{C_i + \Gamma^*}{C_i + K_c \left| 1 + \frac{O_i}{K_o} \right|} - R_d \quad (2)$$

where Γ^* is the CO₂ compensation point in the absence of day respiration (R_d). At Γ^* eqn. 1 gives the ratio $V_o/V_c=2$ if $R_d=0$ and $A_n=0$. Γ^* can be expressed as:

$$\Gamma^* = \frac{V_{c \max} 0.5 K_c O_i}{V_{o \max} K_o} = \frac{O_i}{2\tau} \quad (3)$$

The formulation of the RuBP regeneration limited net CO₂ assimilation is

$$A_j = J \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_d \quad (4)$$

and the estimated rate of net photosynthesis, under a given set of environmental conditions, is then given by the minimum of the predicted RuBisCo limited and RuBP regeneration limited rates

$$A_n = \min\{A_j, A_c\} \quad (5)$$

In the model described above six parameters are dependent on temperature. For the temperature dependencies of $V_{c \max}$, K_c , K_o , τ and R_d exponential functions are used as described by HARLEY & BALDOCCHI (1995).

$$f(T_k) = f^* e^{\frac{H_a(T_k - T^*)}{RT_k T^*}} \quad (6)$$

where $f(T_k)$ is the value of one of the above parameters at leaf temperature T_k [K], f^* is the value of that parameter at the temperature T^* [K], R is the gas constant ($8.31 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) and H_a is the activation energy for that parameter.

The temperature dependence of J_{max} is described by a humped temperature function:

$$f(T_k) = f(T^*) \cdot e^{\frac{H_a(T_k - T^*)}{RT_k T^*}} \cdot \frac{1 + e^{\frac{\Delta ST^* - H_d}{RT^*}}}{1 + e^{\frac{\Delta ST - H_d}{RT}}} \quad (7)$$

where $f(T_k)$ is the value of J_{max} at leaf temperature T_k [K], f^* is the value of J_{max} at T^* [K], R is the gas constant, H_a is the activation energy, H_d is the energy of deactivation and S is an entropy term.

Regressions to gas-exchange data were made according to the Secant-Method (SAS Institute 1988), deriving V_{cmax} , J_{max} and R_d simultaneously. The values used for the kinetic properties of RuBisCO are shown in Tab. 1.

Tab. 1: Values for parameters describing the kinetic properties of RuBisCO

$K_c(298)$	404*	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
$H_a(K_c)$	59500 ^x	J mol^{-1}
$K_o(298)$	248*	mmol mol^{-1}
$H_a(K_o)$	35900 ^x	J mol^{-1}
$\tau(298)$	2710*	-
$H_a(\tau)$	-29000 ⁺	J mol^{-1}

* von CAEMMERER & al. 1994

x BADGER & COLLATZ 1977

+ JORDAN & OGREN 1984

The intercellular CO_2 concentration C_i , which is the driving variable of the model is not only determined by photosynthesis. External CO_2 concentration and stomatal conductance are further factors which influence C_i . Therefore, in order to predict net photosynthesis at varying environmental conditions a model for stomatal conductance must be integrated. Stomatal conductance (g_s) is modelled with a version of the model proposed by BALL & al. (1987) modified by LEUNING & al. (1995):

$$g_s = g_0 + \frac{a_1 \cdot A}{(C_a - \Gamma) \cdot (1 + D_s / D_0)} \quad (8)$$

where g_0 is the conductance as $A_n \rightarrow 0$ when leaf irradiance $\rightarrow 0$, a_1 and D_0 are empirical parameters and D_s and c_s are the humidity deficit and the CO_2 concentration at leaf surface.

Results

Adjustments of the photosynthesis apparatus to CO_2 elevation were not detected after three years of measurement (Fig. 1). The key parameters for photosynthesis, V_{cmax} and J_{max} , showed no significant change as a result of CO_2 elevation (Tab. 2).

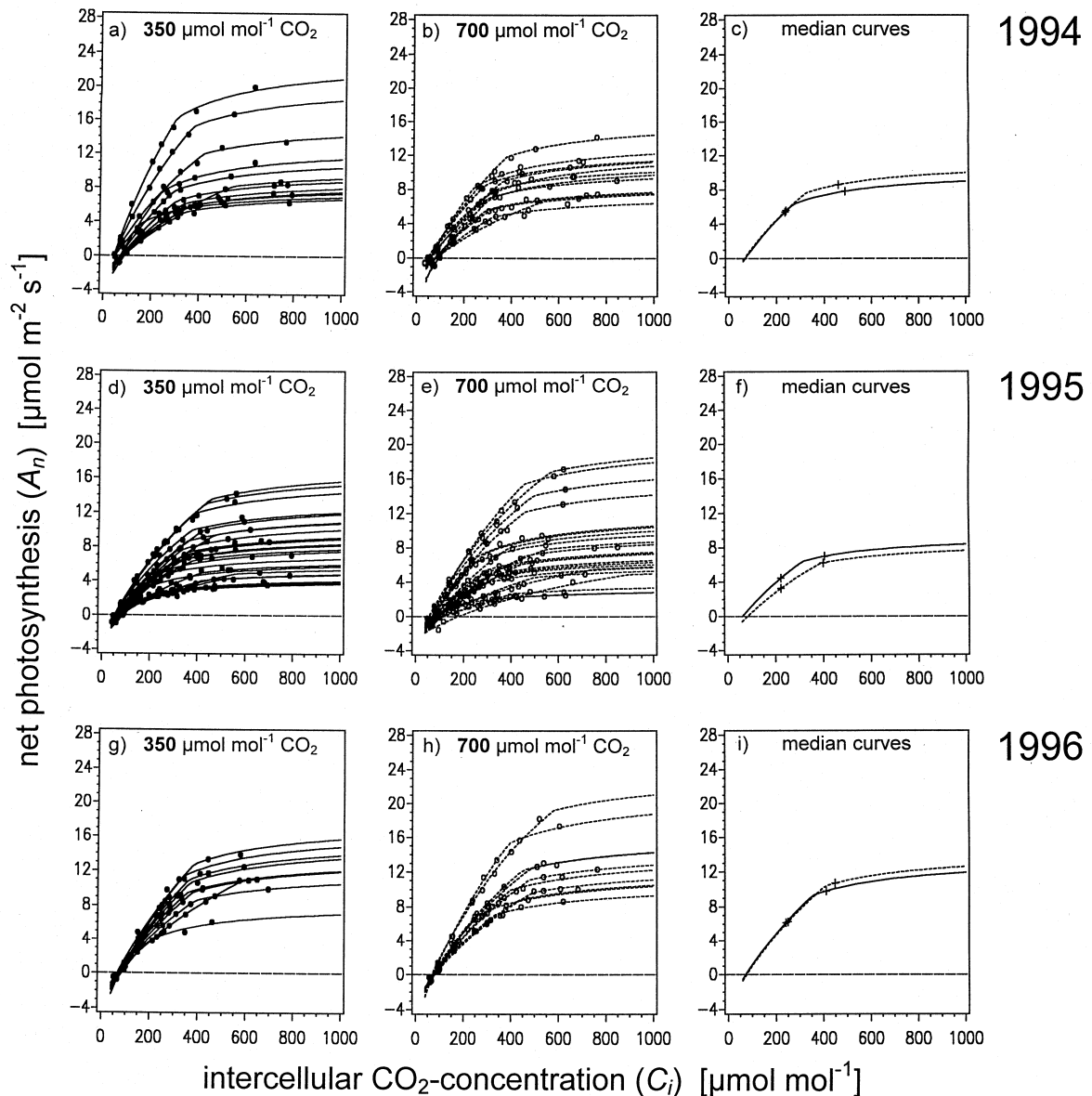
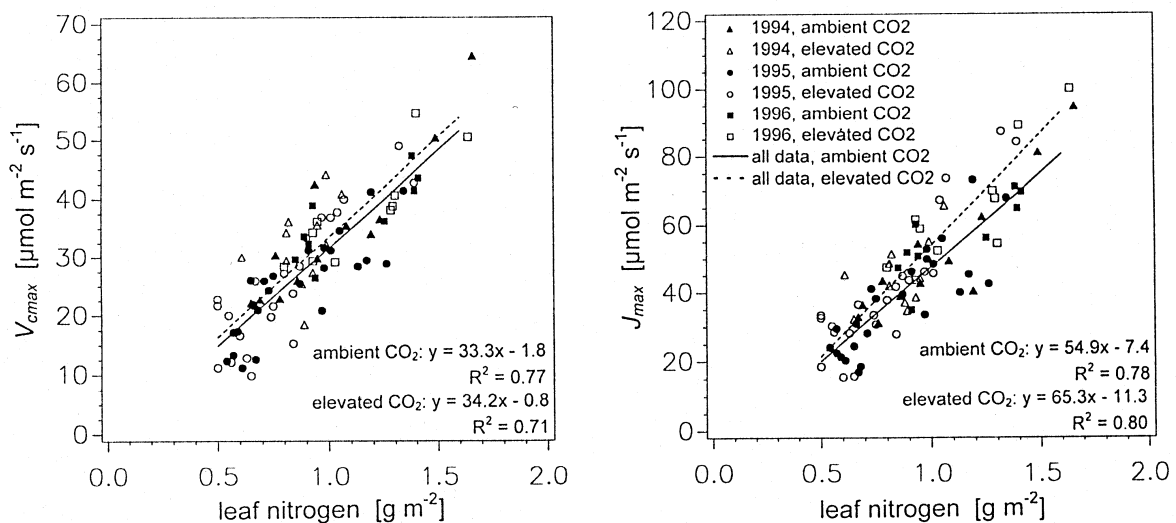


Fig. 1: A_n/C_i curves measured in 1994 (a-c), 1995 (d-e) and 1996 (g-i). Single leaf measurements and regression models at $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (a, d, g, — ●) and $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 growth concentration (b, e, h, --- ○). Median of the regression models (c, f, i), +: marks the C_i concentration corresponding to the CO_2 growth concentrations (350 and $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$).

Tab. 2: Photosynthesis and conductance parameters at 25°C of *Fagus sylvatica*

		1994		1995		1996	
		ambient CO ₂ n=13	elevated CO ₂ n=12	ambient CO ₂ n=24	elevated CO ₂ n=24	ambient CO ₂ n=9	elevated CO ₂ n=10
$V_{cmax}(298)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	<i>M</i>	34.8	34.3	28.2	25.0	41.1	39.6
	<i>I</i> ₅₀	16.8	13.8	11.5	20.4	7.4	8.4
	<i>p</i>	0.99		0.68		0.96	
$J_{max}(298)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	<i>M</i>	45.6	49.3	40.9	39.7	60.2	64.1
	<i>I</i> ₅₀	22.1	16.8	26.6	20.6	11.2	15.8
	<i>p</i>	0.99		0.94		0.73	
$R_d(298)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	<i>M</i>	1.1	0.9	0.7	1.2	1.4	1.6
	<i>I</i> ₅₀	1.0	0.5	0.6	0.7	0.4	0.4
	<i>p</i>	0.72		0.01		0.11	
g_0 [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	<i>M</i>	5.0	5.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	<i>I</i> ₅₀	1.0	1.0	0	0	0	0
	<i>p</i>	1		1		1	
a_1 [mol mol^{-1}]	<i>M</i>	5.06	4.97	4.96	4.94	5.17	5.05
	<i>I</i> ₅₀	2.43	2.03	1.81	1.33	0.46	1.03
	<i>p</i>	0.98		0.99		0.95	
D_0 [kPa]	<i>M</i>	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2

M: median of single leaf measurements, *I*₅₀: interquartile range, *p*: significance level for the U-Test. All measurements were carried out with: PPFD > 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{leaf}}=25^\circ\text{C}$, VPD=1.4 kPa. Variation in A_n and g_s was due to a change in C_a .


Fig. 2: Nitrogen dependence of V_{cmax} and J_{max} .

The measured leaves indicate a high variability within the canopy, which explains the large values of the interquartile range in Tab. 1. This variability could be resolved by setting the derived parameters in relation to the total leaf nitrogen. The derived parameters V_{cmax} and J_{max} show a strong linear correlation with the leaf nitrogen level (Fig. 2). The slopes and the y-intercepts of these of these relationships are given in Tab. 2

V_{cmax} and J_{max} change with leaf temperature according to eqn. 6 and eqn. 7 (Fig. 3). The parameter values of the temperature dependencies are summarised in Tab. 3. There was no significant difference between the parameter values of the two CO₂ growth concentrations. Increasing the CO₂ growth concentration had therefore no significant effect on the temperature response.

The semi-empirical model of stomatal conductance used in this study successfully describes the response of stomata of beech saplings to variations in the assimilation rate and external CO₂ concentration with high probability ($R^2 > 0.7$, Fig. 4) The parameters of the conductance model show no significant difference between the two CO₂ growth concentrations (Tab. 2).

Tab. 3: Parameters derived from measurements

	ambient CO ₂	elevated CO ₂	regression to both data sets	units
$R_d(298)$	0.88	1.17	0.99	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$H_a(R_d)$	27000	27800	26500	J mol^{-1}
$V_{cmax}(298)$	27.2	25.1	26.3	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$H_a(V_{cmax})$	33038	33087	31584	J mol^{-1}
$J_{max}(298)$	41.1	39.18	40.2	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$H_a(J_{max})$	28300	44100	33700	J mol^{-1}
$H_d(J_{max})$	573000	594000	654000	J mol^{-1}
$dS(J_{max})$	1851	1923	2113	J mol^{-1}
$V_{cmax}a$	-1.8	-1.8	-	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$V_{cmax}b$	33.3	34.2	-	$\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
$J_{max}a$	-7.4	-11.3	-	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$J_{max}b$	54.9	65.3	-	$\text{mmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$

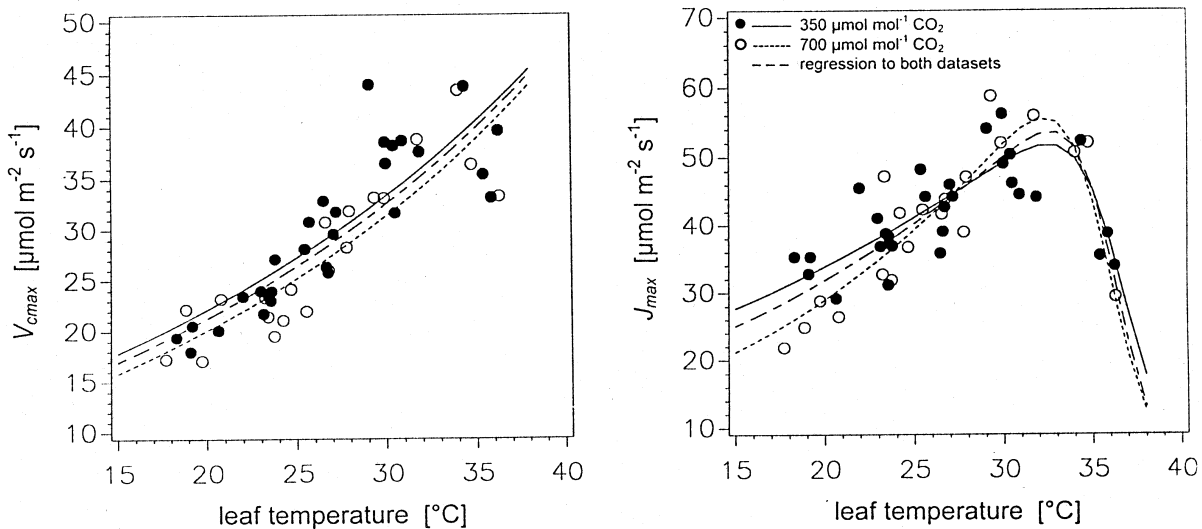


Fig. 3: Temperature dependence of V_{cmax} and J_{max} .

Discussion

We found no adjustment of the photosynthesis apparatus to the elevated CO_2 concentration. Neither V_{cmax} nor J_{max} showed a significant difference between the two CO_2 treatments in any year or at any temperature level. No acclimation of the photosynthesis apparatus to high CO_2 concentrations could be found in other long term CO_2 experiments on woody plants. (GUNDERSON & al. 1993, HARLEY & al. 1992). On the other hand the derived model parameters exhibit a wide variability which characterises the photosynthetic capacity of the foliage area (FORSTREUTER 1996, STRASSEMAYER & al. 1997). We propose that this variability in physiological properties can be explained with the varying light climate in the canopy. In former studies a relationship of SLA to canopy depth (FORSTREUTER 1995, GUTSCHICK & WIEGEL 1988) and of SLA to leaf nitrogen could be demonstrated (FORSTREUTER, personal communication). These results indicate that both SLA and leaf nitrogen are determined by the position of the leaf in the canopy and therefore by the light climate, which the leaf had been exposed to in the canopy. A decrease of leaf nitrogen content with the canopy depth was also found in studies of LEUNING & al. (1991) and CHEN & al. (1992). Considering these relationships SLA or leaf nitrogen should correlate with the estimated model parameters. In confirmation of our assumptions we found a linear relationship of V_{cmax} and J_{max} to leaf nitrogen and an exponential relationship to SLA. These results are in accordance with the studies of HARLEY & al. (1992) and HARLEY & BALDOCCHI (1995) who also expressed V_{cmax} and J_{max} as a function of leaf nitrogen content.

Canopy photosynthesis models need to incorporate such relationships characterising the partitioning factors (e.g. nitrogen allocation). The recognition that adjustments of the canopy structure to elevated CO_2 rather than adjustments of leaf photosynthesis, indicates the importance of ecophysiological studies in canopies at changing environmental conditions.

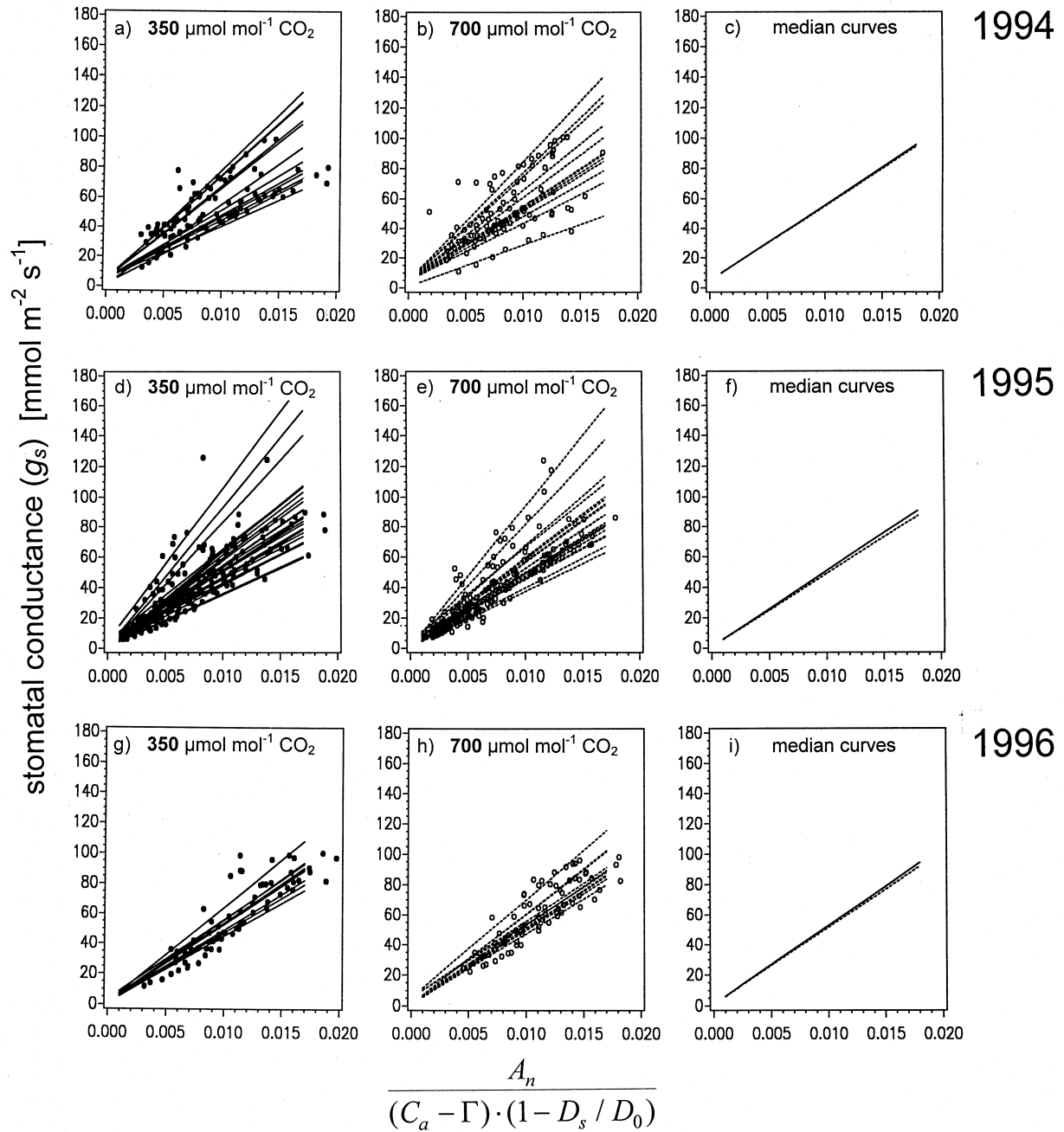


Fig. 4: Test of the conductance model (BALL et al.1987, LEUNING 1995) in 1994 (a-c), 1995 (d-e) and 1996 (g-i). Single leaf measurements and regression models at $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (a, d, g, — ●) and $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 growth concentration (b, e, h, ---- ○). Median of the regression models (c, f, i).

Acknowledgement

This work was supported by the EU Project ECOCRAFT (EV 50 CT92-0127) and the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Literature

- BADGER, M.R. & COLLATZ, 1977: Studies on the kinetic mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase reactions, with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. - Carnegie Inst. Washington Yearb. 76, 355-361.
- BALL, J.T., WOODROW, I.E. & BERRY, J.A., 1987: A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: BIGGINS, I. (ed.), Progress in photosynthesis research, Vol. IV. Proceedings of the VII International Congress on Photosynthesis. - Martinus Nijhoff, Dordrecht, pp 221-224.
- CEULEMANS, R. & MOUSSEAU, M., 1994: Tansley review No. 71. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. - New Phytol. 127: 425-446.
- CHEN J.L., REYNOLDS J.F., HARLEY P.C. & TENHUNEN J.D., 1993: Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. - Oecologia: 93, 63-69.
- CURE, J.D. & ACOCK, B., 1986: Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. - Agricultural Forest Meteorology 38: 127-145.
- EAMUS, D. & JARVIS, P.G., 1989: The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. - Adv. Ecol. Res. 19: 1-15.
- FARQUHAR G.D. & VON CAEMMERER S., 1982: Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE O.L, NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (eds.): Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 12A. - Springer-Verlag, Berlin, pp. 550-587.
- FARQUHAR, G.D., VON CEAMMERER, S. & BERRY, J.A., 1980: A biochemical model of photosynthetic CO₂ fixation in C₃ species. - Planta 149: 178-190.
- FORSTREUTER, M., 1995: Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO₂-Konzentration. - Verh. Ges. Ökol. 24: 283-292.
- FORSTREUTER, M., 1996: CO₂-Abhängigkeit (CO₂/H₂O) von jungen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach Langzeitbegasung bei 350 und 700 µmol mol⁻¹. Verh. Ges. Ökol. - 26: 629-636.
- FORSTREUTER, M., TSCHUSCHKE, A. & OVERDIECK, D., 1994: Atmospheric CO₂ record from Osnabrück. In: BODEN, T.A, KAISER, D.P., STEPANSKI, R.J & STOSS, F.W (eds.), Trends' 93: A compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65. - Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, U.S.A.: 157-160.
- GODELEWSKI, E., 1873: Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. - Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, Leipzig, Bd. I Heft 3: 343-370.

- GUNDERSON, C.A., NORBY, R.J. & WULLSCHLEGER, S.D., 1993: Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: No loss of photosynthetic enhancement. - *Plant Cell Environ.* 16(7): 797-807.
- GUTSCHICK, V.P. & WIEGEL, T.J., 1988: Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. - *American Naturalist*: 132, 67-86.
- HARLEY, P.C & BALDOCCHI, D.D., 1995: Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. - *Plant Cell Environ.* 18: 1146-1156.
- HARLEY, P.C., THOMAS, R.B., REYNOLDS, J.F & STRAIN, B.R., 1992: Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. - *Plant Cell Environ.* 15: 271-282.
- HOUGHTON, J.T., JENKINS, G.J. & EPHRAUNS, J.J., (eds.), 1990: Climate Change. The IPCC scientific assesment. - Cambridge University Press, Cambridge 7(3): 611-617.
- JORDAN, D.B. & OGREN, W.L., 1984: The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate concentration, pH and temperature. - *Planta* 161: 308-313.
- KEELING, C.D. & WHORF, T.P., 1994: Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In: BODEN, T.A, KAISER, D.P., STEPANSKI, R.J & STOSS, F.W (eds.), Trends' 93: A compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65. - Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, U.S.A.: 16-26.
- LEUNING, R., CROMER, R.N. & RANCE, S., 1991: Spatial foilar nitrogen and phosphorous in crowns of *Eucalyptus grandis*. - *Oecologia*: 88, 504-510.
- LEUNING, R., 1995: A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. - *Plant Cell Environ.* 18: 339-335, 1995.
- NEFTEL, A., MOORE, E., OESCHGER, H. & STAUFFER, B., 1985: Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric CO₂ in the past two centuries. - *Nature* 315: 45-47.
- OVERDIECK, D., 1993: Effects of atmospheric CO₂ enrichment on CO₂ exchange rates of beech stands in small model ecosystems. - *Water Air and Soil Pollution* 70(1-4): 259-277.
- SAGE, R.F., 1994: Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. - *Photosyn. Res.* 39: 351-368.
- SARIMENTO, J.L. & BENDER, M., 1994: Carbon biogeochemistry and climate change. - *Photosyn. Res.* 39: 209-234.
- SAS INSTITUTE, 1988: SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. - Cray NC: 675-712.
- STRASSEMAYER, J., FORSTREUTER, M. & OVERDIECK, D., 1997: Temperatur und CO₂-Abhängigkeit von *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration. - *Verh. Ges. Ökol.* 27: 303-309.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D., 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange in leaves. - *Planta* 153: 376-387.
- VON CAEMMERER, S., EVANS, J.R, HUDSON, G.S. & ANDREWS, T.J., 1994: The kinetic of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in vivo inferred from

measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. - *Planta* 195: 88-97.

WANG, Y.P. & POLGLASE P.J., 1995: Carbon balance in the tundra, boreal forest and humid tropical forest during climate change: Scaling up from leaf physiology and soil carbon dynamics. - *Plant Cell Environ.* 18: 1226-1244, 1995.

Adresse der Autoren:

Dipl.-Biol. Jörn Strassemeier
Dr. Manfred Forstreuter
Technische Universität Berlin
Institut für Ökologie
Fachgebiet: Ökologie der Gehölze
Königin-Luise-Str. 22
D-14195 Berlin

Die Bedeutung von Kohlenhydratreserven im Halm für den Ertrag von Sommerweizen unter erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen

Ommo E. Ommen, Remigius Manderscheid & Hans-Joachim Weigel

Synopsis

The role of carbohydrate reserves in stems for the yield of spring wheat with respect to elevated CO₂ concentrations

Using open top chambers simulated field plots of spring wheat (*Triticum aestivum* L cv. Minaret) were exposed to ambient (380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) and elevated (690 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) CO₂ levels and divided into well watered and drought stressed subplots.

At anthesis, source (partly leaf detachment) and sink (partly removal of spikelets) size was reduced and the effect of this manipulation on ear and stem growth was measured. Individual grain weights at 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (690 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) reached 83% (93%) of the value of the respective sink manipulated plants, while the maximum individual kernel weight of 50 mg was identical in both well watered CO₂ treatments.

Content of water soluble carbohydrates (WSC) in the stem from anthesis to grain maturity was analyzed as well as the diurnal cycle of WSC in leaves. The diurnal cycle of WSC in leaves proved the increased source activity at elevated CO₂ concentrations, while there was a delay in unloading WSC from leaves. Due to higher ear numbers and higher individual grain weights CO₂ enrichment led to a 23% yield increase under well watered and +82% under drought stress conditions. Drought stress at 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ decreased yield by about -45%. At well-watered conditions, WSC content per stem during the grain filling period benefited from higher CO₂ concentrations only little (at maximum +13%). Drought stressed plants accumulated much more WSC in stems at elevated CO₂ than at normal CO₂.

Results indicated a regulation of source sink relations under elevated CO₂ conditions by increased development and usage of sink capacity. Stem reserves are playing a role in the moderation of drought stress under elevated CO₂ conditions.

Keywords

Triticum aestivum, elevated CO₂, drought stress, water soluble carbohydrates, fructans, sink strength, stem reserves

Triticum aestivum, erhöhte CO₂ Konzentration, Trockenstreß, Kohlenhydrate, Fruktane, Senkenstärke, Halmreserven

1 Einleitung

Die Umsetzung der durch CO₂-Anstieg erhöhten Photosyntheseleistung in Biomasse und Ertrag (Düngeeffekt) erfolgt je nach Kultur, Sorte sowie biotischen und abiotischen Randbedingungen unterschiedlich (LOEHLE 1995, RAWSON 1992). In den meisten Fällen kann die potentielle Steigerung durch die erhöhte Assimilatproduktion (source) nicht in gleichermaßen hohe Ertragszuwächse umgesetzt werden (KIMBALL 1983). Zur Erklärung dieses Phänomens werden mehrere Mechanismen diskutiert (STITT 1991). Andere Faktoren, wie Strahlung, Temperatur und die Verfügbarkeit von Nährstoffen (insbesondere N) wirken bei erhöhtem CO₂-Angebot limitierend (FRANK & BAUER 1996, STULEN & al. 1993). Auch die genetisch bedingte Senkenstärke (sink) bietet neben der eventuell unangepaßten Kapazität der Transportvorgänge, z.B. das Ein- und Ausschleusen der Assimilate ins Phloem, einen Erklärungsansatz (KÖRNER & al. 1995, FARRAR & WILLIAMS 1991). Der Kohlenhydratmetabolismus, wie z.B. der Auf- und Abbau von Saccharose, Stärke oder von Fruktanen im Fall von Poaceen ist möglicherweise durch ein Überangebot der Assimilate gestört. Ein geringer CO₂-Düngeeffekt durch Akklimatisation der Photosynthese infolge von Endprodukt-hemmung, P-Limitierung beim Calvin-Cyclus oder der Membranschädigung durch zu große Stärkekörner ist bei stärke-speichernden Pflanzen nachweisbar (REINING 1994, BAZZAZ & FAJER 1992, STITT 1991).

Die Senkenfestlegung in Weizen (also auch die Festlegung der Ertragskomponenten) ist mit der Anlage der Ähre noch vor der Blüte verknüpft. Der Halm hat eine Sonderstellung mit seiner Funktion als Pufferorgan und Zwischenspeicher von Assimilaten, welche insbesondere bei ungünstigen Randbedingungen wie Lichtmangel, Trockenstreß oder Pathogenbefall einen entscheidenden Beitrag zur Kornfüllung bilden (EVANS & WARDLAW 1996). Die Assimilate in Blättern, Blattscheiden und Halmen werden im wesentlichen als Fruktane in der Vakuole gelagert (WAGNER & WIEMKEN 1993). Transportform von Kohlenhydraten ist Saccharose, während Stärke als Speicherform in generativen Geweben dominiert. Dabei wird davon ausgegangen, daß zur Erreichung eines Gleichgewichts zwischen Photosyntheseleistung und Senkenstärke die beteiligten Prozesse auf Ebene der Gesamtpflanze im Rahmen der genetisch fixierten Möglichkeiten reguliert werden (GEIGER & FONDY 1991).

Die vorliegende Untersuchung soll die veränderten Quellen-Senken-Beziehungen unter erhöhten CO₂ Bedingungen im System Weizenpflanze näher beleuchten. Folgende Fragestellungen wurden untersucht:

- 1) Können bei der durch erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen vermehrten Quellenstärke die Senken ausreichend gebildet und genutzt werden?
- 2) Welche Bedeutung haben unter diesen Bedingungen die wasserlöslichen Kohlenhydrate im Halm?

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenanzucht und Probennahme

1996 wurde Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) in 0,8 m² großen Miniplots (350 Pflanzen/m²) auf sandigem Lehm in vier Open-Top-Kammern (zwei Miniplots/Kammer) auf dem Gelände des Instituts für Produktions- und Ökotoxikologie, Braunschweig angezogen (WEIGEL & al. 1992). 1995 wurden Topfversuche (Ø 10 cm, Höhe 40 cm) mit der oben genannten Versuchspflanze durchgeführt. In beiden Jahren

wurden zwei CO₂-Konzentrationen: 380 und 690 µmol mol⁻¹ und eine Kammerwiederholung verwendet. Die Wasserversorgung der Miniplots wurde im 1-Knoten-Stadium nach Abschluß der Bestockung, decimal code (DC) 31 in eine gut bewässerte und eine Trockenstreßvariante unterteilt (Wuchsstadien nach TOTTMAN & BROAD 1987). Pflanzenschutzmaßnahmen und Düngung erfolgten nach landwirtschaftlicher Praxis.

Für den Tagesgang wurden am 21./22. Juli 1995 zu 8 Zeitpunkten Fahnenblätter der Topfpflanzen geerntet, umgehend in N₂ schockgefroren und bei -25° C bis zur Aufarbeitung gelagert. Von den Halmen der auf den Miniplots angezogenen Pflanzen wurden zwischen Anthese und Endernte in gleicher Weise Proben genommen. Außerdem wurden Ertragsparameter, wie Ährenzahl pro Fläche, Kornzahl pro Ähre, Einzelkorngewicht und Biomassebestimmungen an ausgesuchten Zeitpunkten zwischen Anthese und Endernte erhoben.

2.2 Source-Sink Manipulation

Die Manipulationen der Quellen (Source-Manipulation) und Senken (Sink-Manipulation) wurden zum Zeitpunkt der Anthese durchgeführt. Zur Source-Limitierung wurden die beiden obersten Blätter markierter Haupthalme entfernt und zur Senkenmanipulation an entsprechenden Haupthalmen die Ähren verkleinert durch Entfernen aller Ährchen bis auf die mittleren vier Ährchen (KÜHBAUCH & THOME 1989).

2.3 Kohlenhydratanalytik

Das verwendete Verfahren ist angelehnt an ALBRECHT & al. (1993). Die wasserlöslichen Kohlenhydrate wurden mittels Heißwasserextraktion (100° C) aus tiefgefrorenem Frischmaterial extrahiert und mit C18-Kartuschen (Sep-Pac Plus, WATERS) aufgereinigt. Die Auftrennung in die Fraktionen Fruktane, Saccharose, Glukose und Fruktose mittels einer speziellen Zuckersäule (HPX 87P, BIORAD) erfolgte an der HPLC (Varian Vista 5500) nach einer On-Line-Entsalzung der Probe (Deashing-Kartuschen, BIORAD). Die Detektion wurde mit einem RI-Detektor (ERC-7515) durchgeführt, die Gehaltsbestimmungen erfolgten mittels externer Standards der Komponenten Fruktan (Dahlien-Inulin), Saccharose, Glukose und Fruktose. Der Beitrag einzelner Pflanzenorgane am Kornertrag ist verknüpft mit dem Kohlenstoffanteil im Korn der vorher im betreffenden Organ gespeichert oder assimiliert wurde (THORNE 1974). Der Beitrag der WSC -Reserven im Halm zum Kornertrag wurde nach der von GAUNT & WRIGHT 1992 verwendeten Methode berechnet.

3 Ergebnisse

3.1 Wachstums- und Ertragsparameter

Die CO₂-Erhöhung bewirkte bei ausreichender Wasserversorgung eine Ertragssteigerung von +23%, unter Trockenstreßbedingungen betrug dieser Wert +82%. Bei normaler Bewässerung trugen das Einzelkorngewicht (+13%) und die erhöhte Ährenzahl pro Pflanze (+10%) zum ertragsteigernden CO₂-Effekt bei. Trockenstreß bei CO₂-Konzentrationen der Umgebungsluft hatte eine 44% -ige Ertragseinbuße zur Folge (Tab. 1). Bei einem Vergleich der Ährenzahl bei Anthese und Endernte wird ein Anstieg der Ährenzahl (380 µmol mol⁻¹ CO₂: +16%, 690 µmol mol⁻¹: +26%; jeweils bei ausreichender Bewässerung) sichtbar. Trockenstreß wirkte negativ auf alle Ertrags-

parameter, der positive CO₂-Effekt unter Trockenstreß war jeweils größer als bei normaler Bewässerung.

Tab. 1: Einfluß erhöhter CO₂-Konzentrationen und Trockenstreß (DS) auf Ertragsparameter von Sommerweizen cv. Minaret im Jahr 1996. Die Werte wurden auf das Trockengewicht bezogen. DC92: Endernte, DC 65: Anthese

Tab. 1: Effect of elevated CO₂ concentrations and drought stress (DS) on yield parameters of spring wheat cv. Minaret in 1996. Data are given as dry weight. DC92: final harvest, DC 65: anthesis

Behandlungsfaktoren		Kornertrag	Kornzahl	Einzelkorn- gewicht	Ährenzahl DC92	Ährenzahl DC65
CO ₂ [ppm]	Bewässerung	[g/Pflanze]	[No/Pflanze]	[mg/Korn]	[No/Pflanze]	[No/Pflanze]
380	normal	1,42	42,95	33,13	1,31	1,13
690	normal	1,75	46,53	37,56	1,45	1,15
CO₂-Effekt		+23%	+8%	+13%	+10%	+2%
380	DS	0,79	33,20	23,90	1,05	1,00
690	DS	1,44	44,23	33,22	1,26	1,18
CO₂-Effekt		+82%	+33%	+39%	+20%	+18%

3.2 Sink-Source Experiment

Sink-manipulierte Halme produzierten bei normaler und erhöhter CO₂-Konzentration ein gleich hohes Einzelkorngewicht von 50 mg, Kontrollpflanzen (380 µmol mol⁻¹ CO₂) erreichten diesen Wert nur zu 83%, während bei +690 µmol mol⁻¹ CO₂ 93% dieses Maximalwertes ermittelt wurden (Tab. 2). Source manipulierte Halme produzierten niedrigere Einzelkorngewichte. Für die source-manipulierten Halme und die nicht-manipulierten Kontrollpflanzen wurde ein positiver CO₂- und ein negativer Trockenstreß-Effekt ermittelt.

3.3 Kohlenhydratkonzentrationen im Blatt: Tagesgang

Im photosynthetisch aktiven Blattgewebe ließ sich ein Tagesgang der WSC-Konzentrationen nachweisen. Saccharose war mit durchschnittlich 75% der WSC (380 µmol mol⁻¹ CO₂: 76%, 690 µmol mol⁻¹ CO₂: 74%) die Hauptkomponente. Im Vergleich zur Kontrolle zeigte der Saccharosepool bei 690ppm CO₂ während der Lichtperiode eine längere Auffüllphase und einen höheren Maximalgehalt (Abb. 1). Während der anschließenden Dunkelphase sank die Saccharosekonzentration in beiden CO₂-Behandlungen wieder auf das Niveau vom Vortag ab.

Tab. 2: Einzelkorn- und Stengelgewichte source- und sink-manipulierter Haupthalme von Sommerweizen cv. Minaret unter verschiedenen CO₂- und Bewässerungsbedingungen (source: Entfernung der beiden obersten Blätter; sink: Entfernung eines Teils der Ährchen, jeweils zur Anthese)

Tab. 2: Individual grainweight and stemweight of source- and sink-manipulated spring wheat cv. Minaret exposed to different CO₂ and irrigation levels (Source: source limitation by partly leaf detachment; sink: sink limitation by spikelet removal at anthesis)

a) gut bewässert

CO ₂ [μmol mol ⁻¹]	Mani- pulation	Halm [g/Halm]	Korn [mg/Korn]
380	Kontrolle	0,80	42,3
380	Source	0,76	32,6
380	Sink	0,79	50,3
690	Kontrolle	0,84	46,3
690	Source	0,87	41,2
690	Sink	0,89	49,7

b) Trockenstreß

CO ₂ [μmol mol ⁻¹]	Mani- pulation	Halm [g/Halm]	Korn [mg/Korn]
380	Kontrolle	0,76	33,8
380	Source	0,70	27,0
380	Sink	0,79	47,1
690	Kontrolle	1,00	45,5
690	Source	0,84	34,1
690	Sink	0,96	45,2

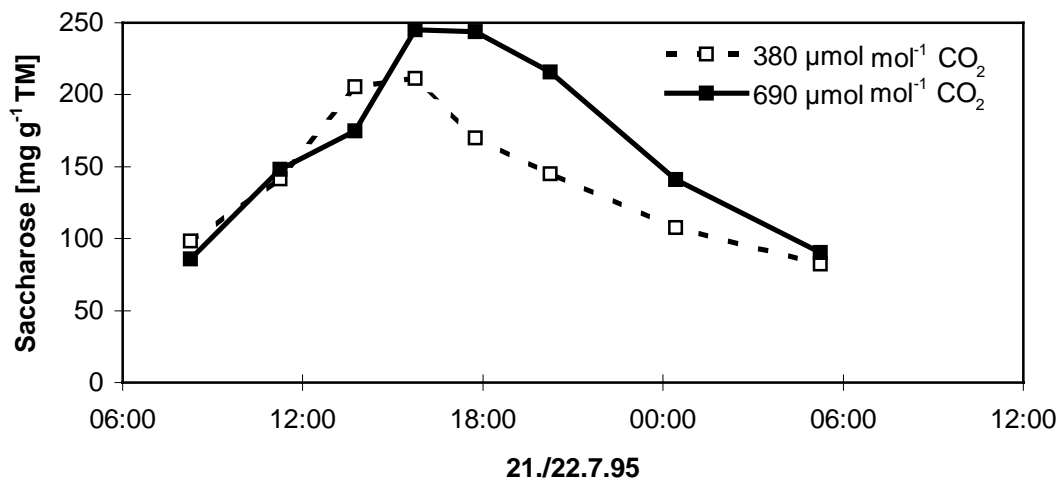


Abb. 1: Tagesgang der Saccharose-Konzentrationen in den beiden jüngsten Blättern ährentragender Halme von Sommerweizen cv. Minaret eine Woche nach der Anthese bei verschiedenen atmosphärischen CO₂ Konzentrationen (TM: Trockenmasse)

Fig. 1: Diurnal cycle of sucrose in the two youngest leaves of spring wheat cv. Minaret one week after anthesis at different levels of atmospheric CO₂ concentrations (TM: dry matter)

3.4 Verlauf der Kohlenhydratgehalte im Halm während der Kornfüllung

Abb. 2 zeigt den Verlauf der Kohlenhydratkonzentrationen während der Kornfüllung im Halm. Nur auf Halmebene findet sich eine nachweisbare WSC-Akkumulation im Halm durch erhöhtes CO₂, so z.B. um +13% zur Anthese, dieser CO₂-Effekt ließ sich jedoch nicht auf die Trockensubstanz bezogen nachweisen. Wesentliche Komponente der Kohlenhydratfraktion im Halm sind Fruktane, die in der vorliegenden Untersuchung bis 20% der Trockensubstanz ausmachten. Zweithäufigstes Kohlenhydrat im Halm war Saccharose, welches während der Behandlungen weg einen konstanten Anteil aufwies. Die Monosaccharidgehalte (Fruktose und Glukose) waren meist relativ gering. Nur unter Trockenstreß und 380 µmol mol⁻¹ CO₂ war der Anteil der Monosaccharide erhöht.

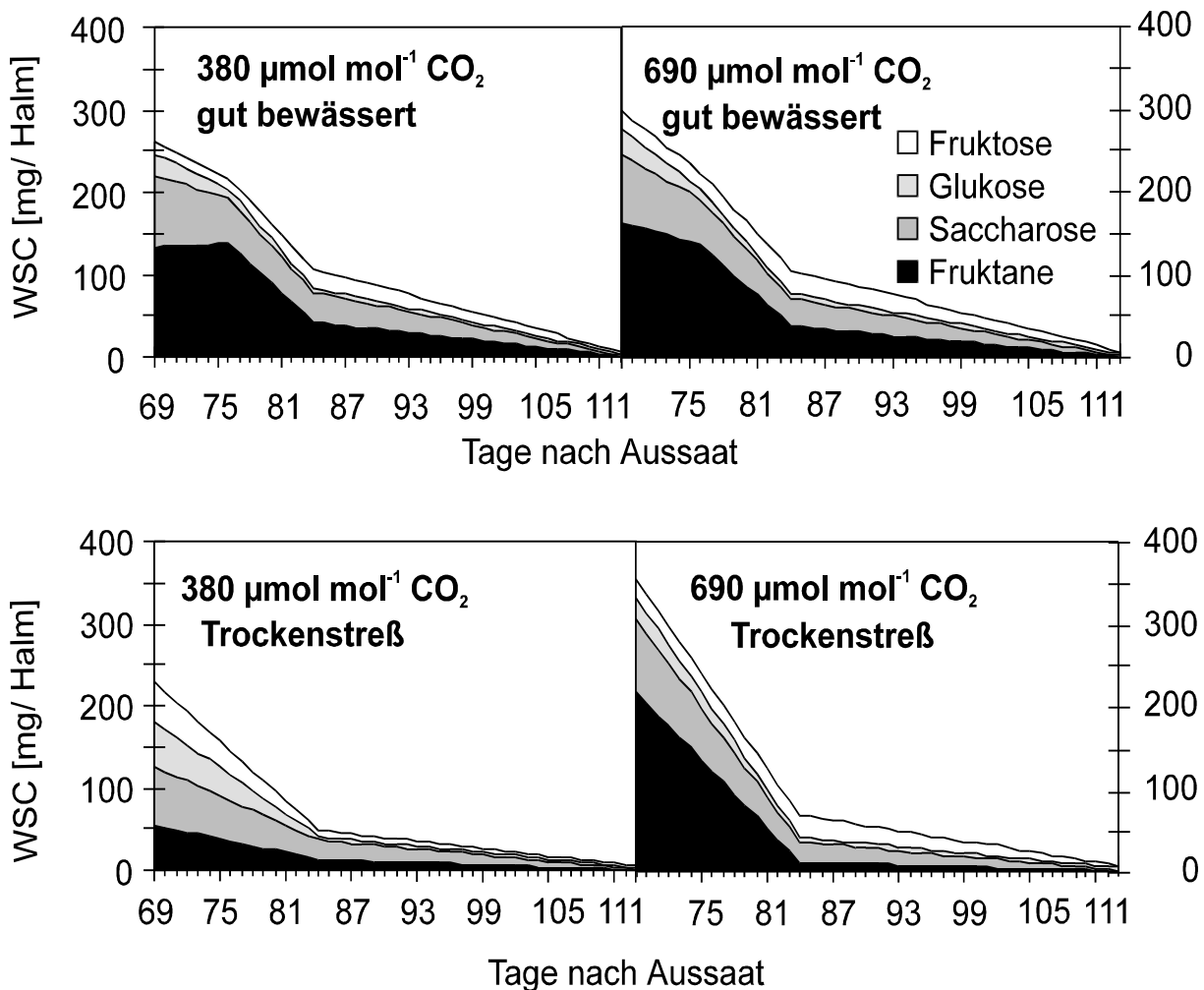


Abb. 2: Einfluß erhöhter CO₂-Konzentrationen und Trockenstreß auf die Gehalte an wasserlöslichen Kohlenhydraten (WSC, ohne Stärke) im Halm von Sommerweizen cv. Minaret während der Kornfüllung

Fig. 2: Effect of elevated CO₂ concentrations and drought stress on contents of watersoluble carbohydrates (WSC, without starch) in stems of spring wheat cv. Minaret during grain filling

3.5 Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung

Bei Hochrechnung der zur Blüte gefundenen Konzentrationen auf das endgültige Korngewicht finden sich diese WSC unter gut bewässerten Bedingungen zu 21% sowie unter der Kombination von erhöhtem CO₂-Angebot und Trockenstreß zu 30% im Korngewicht wieder (Tab. 3).

Tab. 3: Einfluß erhöhter CO₂ Konzentrationen und Trockenstreß (DS) auf die Gehalte an wasserlöslichen Kohlenhydraten (WSC) im Halm zur Anthese (DC65), auf den Kornertrag zur Endernte (DC92) und den Anteil der Halmreserven an der Kornfüllung in Sommerweizen cv. Minaret

Tab. 3: Effect of elevated CO₂ concentrations and drought stress (DS) on contents of watersoluble carbohydrates (WSC) at anthesis, final grain yield, and contribution of stem reserves to grain filling in spring wheat cv. Minaret

Behandlung		DC65	DC92	Beitrag
CO ₂	Bewässerung	WSC	Kornertrag	Halm
[μmol mol ⁻¹]		[g/m ²]	[g/m ²]	[%] ¹⁾
380	normal	104	497	21
690	normal	122	611	20
380	DS	78	276	28
690	DS	149	505	30

¹⁾ Methode nach GAUNT & WRIGHT 1992

4 Diskussion

4.1 Sink-Source Verhältnisse unter erhöhten CO₂-Konzentrationen

Die Senkenstärke hat einen entscheidenden Einfluß für die Auswirkung erhöhter CO₂-Konzentrationen auf den Ertrag von Kulturpflanzen, wie Weizen. Das untersuchte Kultivar Minaret zeigte eine 93% -ige Ausnutzung der maximalen Korngröße bei der erhöhten CO₂-Behandlungsstufe. Auch die Ährenzahl pro Fläche wurde unter erhöhten CO₂-Bedingungen durch verstärkte Nachbestockung um 10% gesteigert.

CO₂ wirkt also sowohl positiv auf die Ausbildung von Senken als auf die maximale Auffüllung, was ein Indiz für die Regulierung des Metabolismus auf der Ebene der Gesamtpflanze ist (GEIGER & FONDY 1991).

4.2 Die Bedeutung der Kohlenhydratreserven im Halm

Die CO₂-Behandlungen hatten keinen Einfluß auf den zeitlichen Verlauf der Kohlenhydratauslagerung aus dem Halm. Im Gegensatz zu den Untersuchungen von HOFSTAETTER & al. (1996), KHAN & al. (1994) oder der Zusammenfassung von SCHNYDER (1993) fanden sich die höchsten WSC-Konzentrationen bereits während der späten Anthese und nicht zur Milchreife. Der Beitrag der Halmreserven ist unter Trockenstreßbedingungen erhöht. Die in Kapitel 3.5 dargestellte Beziehung zwischen WSC im Halm und Kornertrag ist zwar keine quantitativ abgesicherte Methode,

ermöglicht aber den relativen Vergleich des Beitrags der Halmreserven bei verschiedenen CO₂- und Bewässerungs-Behandlungen. EVANS & WARDLAW (1996) geben für nicht-gestreßte Pflanzen den Anteil der Halmreserven an der Kornfüllung mit 5-15% an. Unter Trockenstreß werden die aufgebauten Halmreserven offensichtlich vermehrt genutzt, insbesondere jetzt kann der CO₂-Effekt sich positiv auswirken, da die Halmreserven besser aufgefüllt wurden. Laut Literaturangaben kann der Anteil der Halmreserven an der Kornbildung bis über 40% betragen (KHAN & al. 1994). Ein erhöhter Anteil an Monosacchariden zu Lasten der Fruktane weist auf eine osmotische Anpassung der trockengestreßten Pflanzen hin (DAIE 1988).

5 Fazit

Die Source-Sink-Relationen in der Sommerweizensorte Minaret scheinen auch bei doppelter atmosphärischer CO₂-Konzentration nicht entscheidend gestört zu sein. Der Nachweis der erhöhten PS-Rate (BURKART & al. 1997) unter erhöhtem CO₂-Angebot konnte auch auf Ebene der Kohlenhydrate erbracht werden. Allerdings erfolgte das Ausschleusen der Assimilate bei 690 µmol mol⁻¹ CO₂ im Vergleich zur Normalluft zeitverzögert, was auf einen möglichen zeitweisen Anstau von Assimilaten hinweist. Entscheidend für die Ertragssteigerung unter erhöhter CO₂-Konzentration sind die schon zur Anthese weitgehend festgelegten Senkenstärken, also Bestockung, Anzahl von Endospermzellen im Korn und von Körnern pro Ähre. Die Pflanze reguliert das source-sink-Verhältnis also schon vor der Kornfüllung durch verstärkte Senkenbildung. Unter Trockenstreß ist die Bedeutung der Halmreserven größer, der positive CO₂-Einfluß wird jetzt noch erhöht, und zwar nicht nur wegen der geringeren Transpiration sondern auch aufgrund des verstärkten Aufbaus der Halmreserven vor der Anthese.

6 Danksagung

Die vorliegenden Untersuchungen sind Teil des ESPACE-wheat Projektes der Europäischen Union (Kontrakt-No: EV5V-CT93-0301).

7 Literatur

- ALBRECHT, G., KAMMERER, S., PRAZNIK, W. & E.M. WIEDENROTH, 1993: Fructan content of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under hypoxia and following re-aeration. - *New Phytologist* 123: 471-476.
- BAZZAZ, F.A. & E.D. FAJER, 1992: Plant life in a CO₂-rich world. - *Scientific American* 266: 68-74.
- DAIE, J., 1988: Mechanism of drought-induced alterations in assimilate partitioning and transport in crops. - *CRC Critical Reviews in Plant Science* 7: 117-137.
- EVANS, L..T. & I.F. WARDLAW, 1996: Wheat. In: Zamski, E. & A.A. Schaffer (eds): *Photoassimilate distribution in plants and crops - source-sink relationships*. Marcel Decker, New York: 501-518.
- FARRAR, J.F. & M.L. WILLIAMS, 1991: Commissioned review. The effect of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. - *Plant Cell and Environment* 14: 819-830.

- FRANK, A.B. & A. BAUER, 1996: Temperature, nitrogen, and carbon dioxide effects on spring wheat development and spikelet numbers. - *Crop Science* 36: 659-665.
- GAUNT, R.E. & A.C. WRIGHT, 1992: Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. - *Plant Pathology* 41: 688-701.
- GEIGER, D.R. & B.R. FONDY, 1991: Regulation of carbon allocation and partitioning: status and research agenda. - In: BONNEMAIN, J.L., DELROT, S., LUCAS, W.J. & J. DAINTY (eds): *Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation*. Ouest editions, Nantes: 1-9.
- HOFSTAETTER, B., GRÜTERS, U., FANGMEIER, A & H.J. JÄGER, 1995: Der Halm als Kohlenstoffsенke prägt die Reaktion von Weizen auf erhöhte CO₂ - Konzentrationen. - *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26: 613-617.
- KHAN, A.H., ASHRAF, M.Y., NAQVI, S.S.M. & K.A. SIDDIQUIE, 1994: Redistribution of stem carbohydrate in a drought resistant and susceptible wheat cultivars under water stress conditions. - *Acta Physiologiae Plantarum* 16: 193-198.
- KIMBALL, B.A., 1983: Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. - *Agronomy Journal* 75: 779-788.
- KÖRNER, C., PELAEZ-RIEDL, S. & A.J.E. VAN BEL, 1995: CO₂ responsiveness of plants: A possible link to phloem loading. - *Plant Cell and Environment* 18: 595-600.
- KÜHBAUCH, W. & U. THOME, 1989: Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. - *Journal of Plant Physiology* 134: 243-250.
- LOEHLE, C., 1995: Anomalous responses of plants to CO₂ enrichment. - *Oikos* 73: 181-187.
- RAWSON, H.M., 1992: Plant responses to temperature under conditions of elevated CO₂. - *Australian Journal of Botany* 40: 473-490.
- REINING, E., 1994: Acclimation of C₃ photosynthesis to elevated CO₂: hypotheses and experimental evidence. - *Photosynthetica* 30: 519-525.
- SCHNYDER, H., 1993: The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. - *New Phytologist* 123: 233-245.
- STITT, M., 1991: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. - *Plant Cell and Environment* 14: 741-762.
- STULEN, I., DEN HERTOOG, J. & K. JANSEN, 1993: The influence of atmospheric CO₂ enrichment on allocation patterns of carbon and nitrogen in plants from natural vegetations. In: Abrol, Y.P., Mohanty, P. & Govindjee (eds.): *Photosynthesis: photoreactions to plant productivity*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 509-524.
- THORNE, G.N., 1974: Physiology of grain yield of wheat and barley. Report of the Rothamsted Experimental Station, 1973: 5-25.
- TOTTMAN, D.R. & H. BROAD, 1987: The decimal code for the growth stages of cereals with illustrations. - *Annals of Applied Biology* 110: 441-454.

WAGNER, W. & A. WIEMKEN, 1993: Properties and subcellular localization of fructanhydrolase in the leaves of barley (*Hordeum vulgare* L. cv Gerbel). - Journal of Plant Physiology 123: 429-439.

WEIGEL, H.J., MEJER, G.J., & H.J. JÄGER, 1992: Impact of climate change on agriculture - open-top chambers as a tool to investigate long-term effects of elevated CO₂ levels on plants. - Angewandte Botanik 66: 135-142.

Adresse der Autoren:

Dipl.-Biol. Ommo E. Ommen
Dr. Remigius Manderscheid
Prof. Dr. Hans-Joachim Weigel
Institut für Produktions- und Ökotoxikologie
Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft
Bundesallee 50
D-38116 Braunschweig
(E-Mail: ommen@poet.fal.de)

Ansätze zur Abgrenzung der N-Speichernutzung gegen externe N-Aufnahme für das Wachstum laubabwerfender Bäume unter Freilandbedingungen

Peter Marmann & Hermann Heilmeyer

Synopsis

Utilization of stored nitrogen for spring growth of leaves was studied in two deciduous species with contrasting N-requirement by using field experiments. White birch (*Betula pendula* Roth) is a species adapted to nutrient poor conditions whereas european ash (*Fraxinus excelsior* L.) is a species with a higher nitrogen requirement.

Net transfer of nitrogen from woody tissue amounted for about 50% of increase in leaf N pool size in birch and for about 15% in ash during this period.

Application of fertilizer enriched in ^{15}N under field conditions allowed to determine an upper and lower boundary for storage utilization.

Changes in composition of xylem sap N-compounds were not caused by transition between usage of stored nitrogen and nitrogen uptake from the soil solution. Abundance of compounds prevailing when exclusively stored nitrogen was used for leaf growth - especially citrulline for birch and glutamine for ash - decreased at natural sites after leaves had reached their maximum N content. But these changes in xylem sap composition were not caused by a transition between the utilization of stored nitrogen and utilization of N taken up from soil solution for leaf growth.

Keywords

nitrogen storage, N-budget, ^{15}N , deciduous trees, amino acids, xylem sap

1 Einleitung

Der N-Bedarf sommergrüner Bäume, der ein optimales Wachstum ermöglicht, ist während des Blattaustriebes deutlich höher als während der restlichen Vegetationsperiode. Bis zu 90% der jährlichen Stickstoffaufnahme wird für das Blattwachstum genutzt (COLE & RAPP 1981). Dagegen ist das N-Angebot im Frühjahr, bedingt durch niedrige Bodentemperaturen, oft gering (RUNGE 1974). Durch die Nutzung von gespeichertem Stickstoff können Bäume das Ungleichgewicht von Angebot und Bedarf ausgleichen.

Während die N-Speichernutzung junger Baumindividuen unter kontrollierten Versuchsbedingungen schon in mehreren Arbeiten genau quantifiziert wurde (MILLARD & NEILSON 1989, MILLARD & PROE 1991, WENDLER & MILLARD 1996), ist das Wissen über die Speichernutzung älterer Bäume unter Freilandbedingungen noch ausgesprochen lückenhaft. Im Rahmen der hier beschriebenen Arbeit sollte ein Verfahren entwickelt werden, das durch die Kombination unterschiedlicher Versuchs-

ansätze zumindest eine genauere Abschätzung des Beitrags der Speichernutzung älterer Baumindividuen unter Freilandbedingungen ermöglichen sollte. Im Mittelpunkt stand dabei die Hypothese, daß bei der Speichermobilisierung und der N-Aufnahme unterschiedliche N-Verbindungen in den Xylemsaft abgegeben werden (SAUTER 1981, TROMP & OVAA 1981). Die jahreszeitlichen Veränderungen der Xylemsaftzusammensetzung wären in diesem Fall durch den Wechsel von Speichernutzung zu externer Aufnahme bedingt. Die Höhe der Speichernutzung könnte anhand der Veränderung der Xylemsaft-Zusammensetzung bestimmt werden.

2 Material und Methoden

Die N-Speichernutzung während des Frühjahres wurde an zwei Arten, die sich hinsichtlich des Stickstoffbedarfes stark unterscheiden, untersucht. Das Vorkommen der Hängebirke (*Betula pendula* Roth.) ist neben ihrem Auftreten als Pionierbaumart auf N-arme Standorte beschränkt, während sich die Esche (*Fraxinus excelsior* L.) nur an N-reichen Standorten dauerhaft behaupten kann.

Vor Beginn der Mobilisierungsphase (Anfang März, zu diesem Termin war der Boden noch stark gefroren) und nach Abschluß des Blattaustriebs (Mitte Mai) wurden jeweils 5 Bäume annähernd gleicher Biomasse (ca. 5 m hoch und 10 Jahre alt) vollständig ausgegraben. Zur Bestimmung der Gesamt-N-Gehalte wurde je 1 m Stammsegment sowie von den Ästen und Wurzeln unterschiedlicher Altersklassen eine Holz- und Rindenprobe entnommen. Durch die Bestimmung der N-Konzentration mittels Elementaranalyse (Carlo Erba C/N Analyser 1500) sowie der Trockengewichtsanteile der jeweiligen Kompartimente konnte der Gesamt-N-Gehalt der Bäume ermittelt werden.

Zur Bestimmung des Anteils des für das Blattwachstum benötigten Stickstoffs, der aus der Bodenaufnahme stammt, wurden an jeweils zwei Standorten beider Baumarten 3 ca. 5 m hohe Bäume mit beidseitig um 5% mit ^{15}N angereichertem NH_4NO_3 (jeweils 5 g N pro Baum) markiert. Die Ausbringung erfolgte auf einer kreisförmigen Fläche (6.25 m^2), die um etwa 0.5 m über die Kronenprojektionsfläche hinausragte. Zum Zeitpunkt der Markierung waren die Knospen der Bäume noch vollständig geschlossen.

Während der Blattwachstumsphase (April-Juni) wurden zweimal wöchentlich Blattproben entnommen. Die Bestimmung der N-Konzentration und des Anteils von ^{15}N erfolgte an einem ANA-Sira Massenspektrometer. In dieser Periode wurde ebenfalls die ^{15}N -Anreicherung des pflanzenverfügbaren mineralischen Stickstoffs der Hauptwurzelzone (0-10 cm) bestimmt. Der Anteil des aus dem oberen Bodenhorizont aufgenommenen Stickstoffs der Blätter an der Zunahme des gesamten Blattstickstoffs wurde für einzelne Zeitintervalle anhand der durchschnittlichen Anreicherung der Bodenlösung bestimmt (MILLARD & NEILSON 1989).

Zur Ermittlung des Aminosäurespektrums des Xylemsaftes, das durch die Mobilisierung von gespeichertem Stickstoff bestimmt ist, wurden im März 1993 jeweils 30 Eschen- und Birkenzweige von unterschiedlichen Bäumen des feuchten Standorts geschnitten. Die Zweige wurden bei 22°C in entionisiertem Wasser zum Austreiben gebracht. Während der Blattwachstumsphase wurde alle drei Tage, von jeweils drei zufällig ausgewählten Zweigen, Xylemsaftproben mittels Überdruckextraktion (der angewendete Druck lag dabei 0.1 bis 0.2 MPa über dem Gleichgewichtsdruck) entnommen.

Im Jahr 1993 wurde der tägliche Aminosäurefluß während der Phase der Laubentwicklung bestimmt. Zur Ermittlung des Xylemsaftflusses wurde die Blatttranspiration

mit einem Steady State Porometer (LI1600 Li-Cor inc.) in 2-stündigem Abstand gemessen. Nach jeder Messung wurden die jeweiligen Zweige abgeschnitten und Xylemsaft mittels Überdruckextraktion (s.o.) entnommen und die Blattflächen ermittelt. Der Stofffluß in das Blatt ergibt sich aus dem Produkt von Blattfläche, Transpirationsrate pro Flächeneinheit und Stoffkonzentration im Xylemsaft. Das Anwachsen der Blatt-Stickstoffgehalte wurde anhand von in 4-tägigem Abstand geernteten Blättern (jeweils ca. 30 Blätter pro Ernte) ermittelt. Der N-Gehalt der Blätter wurde mittels Elementaranalyse bestimmt.

Zur Bestimmung der Veränderungen der Zusammensetzung der N-Komponenten des Xylemsaftes im Laufe der Vegetationsperiode wurden in 1- (während des Blattaustriebs) bis 4-wöchigem Abstand (während der sommerlichen Zuwachsperiode) Zweigproben entnommen. Unmittelbar nach der Probennahme wurde nach der oben beschriebenen Überdruckmethode Xylemsaft extrahiert. Die Aminosäurebestimmung erfolgte nach OPA-Vorsäulen-Derivatisierung mittels HPLC. Der anhand von 5 Wiederholungen bestimmte Variationskoeffizient der Xylemsaft-N-Konzentration lag unter 5%, die Variationskoeffizienten der Beteiligung einzelner Aminosäuren am Xylemsaft-N waren durchweg kleiner als 2%.

Abb. 1: Veränderungen des Stickstoffgehaltes der Blätter und des holzigen Gewebes (Rinde, Holz und Wurzeln) von Eschen und Birken während des Blattaustriebs (Mittelwerte und Standardfehler von 5 Wiederholungen).

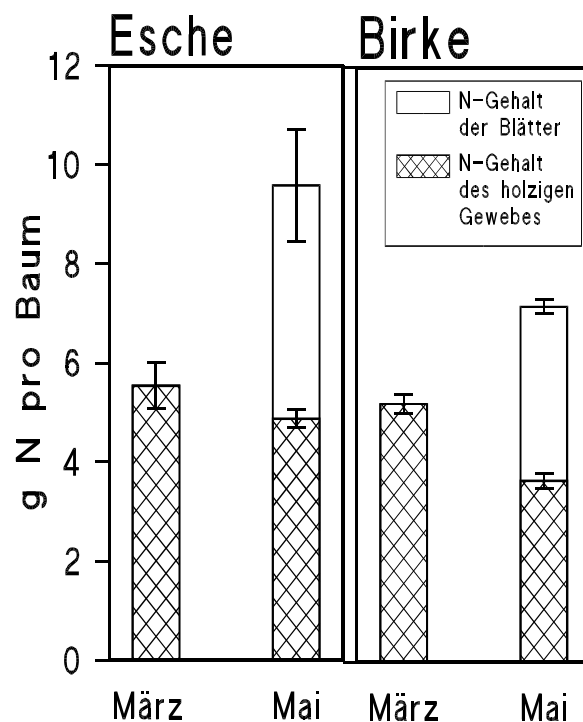


Fig. 1: Changes in the N content in leaves and woody tissues (bark, wood and roots) of ash and birch trees during spring flush. (Values are the mean and standard error of five replicates.)

3 Ergebnisse

3.1 N-Bilanzierung

Bei beiden Arten stieg der N-Gehalt der Bäume während des Frühjahres deutlich an (Abb.1). Dagegen nahm der N-Gehalt des holzigen Gewebes bei der Birke deutlich und signifikant, bei der Esche geringfügig (nicht signifikant) ab. Die Abnahme des N-Gehalts von Holz und Rinde konnte bei der Birke ca. 50%, bei der Esche allenfalls ca. 15% des Anwachsens des Blatt-N-Pools erklären. Da der Einbau von Stickstoff in das holzige Baumgewebe und die Speichermobilisierung aus diesem Gewebe möglicherweise

gleichzeitig erfolgen, stellt dieser Betrag (50 bzw. 15%) den Nettobetrag der Speichernutzung dar.

3.2 ¹⁵N-Markierung

Die N-Aufnahme wurde anhand der Anreicherung des pflanzenverfügbaren mineralischen Stickstoffs des A_h-Horizontes bestimmt. Bei der Esche stammte ca. 10% des N-Gehaltes ausgereifter Blätter aus der Aufnahme aus diesem Horizont (Abb. 2). Bei der Birke ergab die anhand der ¹⁵N-Anreicherung im A_h-Horizont bestimmte N-Aufnahme aus dem Boden, daß durchschnittlich 15% des Stickstoffs der aus den Knospen gebildeten Blätter aus der Aufnahme von markiertem N aus dem A_h-Horizont stammten (Abb. 2).

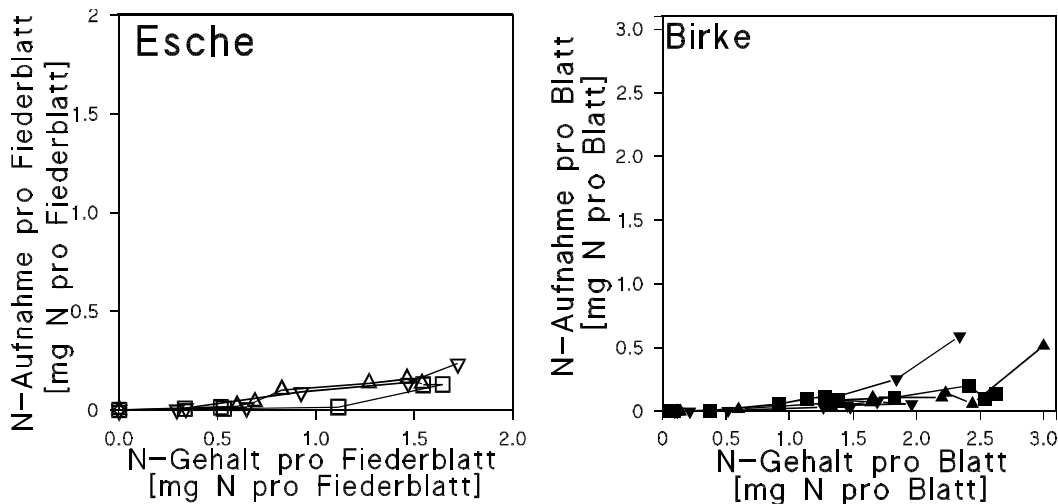


Abb 2: Beziehung zwischen dem Anwachsen der Blatt-N-Gehalte und dem Einbau von aus der Hauptwurzelzone (0-10 cm) aufgenommenem Stickstoff in die Blattbiomasse von Eschen und Birken.

Fig. 2: The relationship between increment in leaf N content and the incorporation of N taken up from main rooting zone (0-10cm) into leaf biomass of ash and birch trees.

3.3. Xylemsaftanalysen

Bei der N-Mobilisierung aus dem oberirdischen Speichergewebe der Esche wurde vorwiegend Glutamin (39.6% ± 3.2%), Arginin (30.0% ± 4.0%) und Glutamat (5.0% ± 1.3%) in den Xylemsaft abgegeben (Abb. 3). Daneben wurden noch 20 weitere Aminosäuren nachgewiesen. Ihre relative Beteiligung am Xylemsaft-N lag zwischen 0.1 und 2%.

Bei der Birke waren Citrullin mit maximal 46% und Glutamin mit maximal 25% des reduzierten N im Xylemsaft die bei der Mobilisierung aus dem oberirdischen Speicher vorherrschenden N-Formen (Abb. 3). Der Anteil des Citrullins war in der Wachstumsphase der Blätter signifikant niedriger als zu Beginn der Speichermobilisierung. Nach Abschluß des Wachstums stieg der Citrullinanteil wieder auf das

Ausgangsniveau an. Der Glutaminanteil am Gesamt-N sank nach dem Abschluß des Netto-N-Zuwachses der Blätter deutlich ab.

In der Austriebsphase waren die Tagessumme des N-Flusses in die Blätter und das Anwachsen der Blatt-N-Gehalte bei beiden Arten annähernd gleich (Abb. 4). Dies bedeutet, daß zumindest ein Großteil des in die Blätter transportierten Stickstoffs für das Wachstum genutzt wird und nicht innerhalb der Bäume zirkuliert.

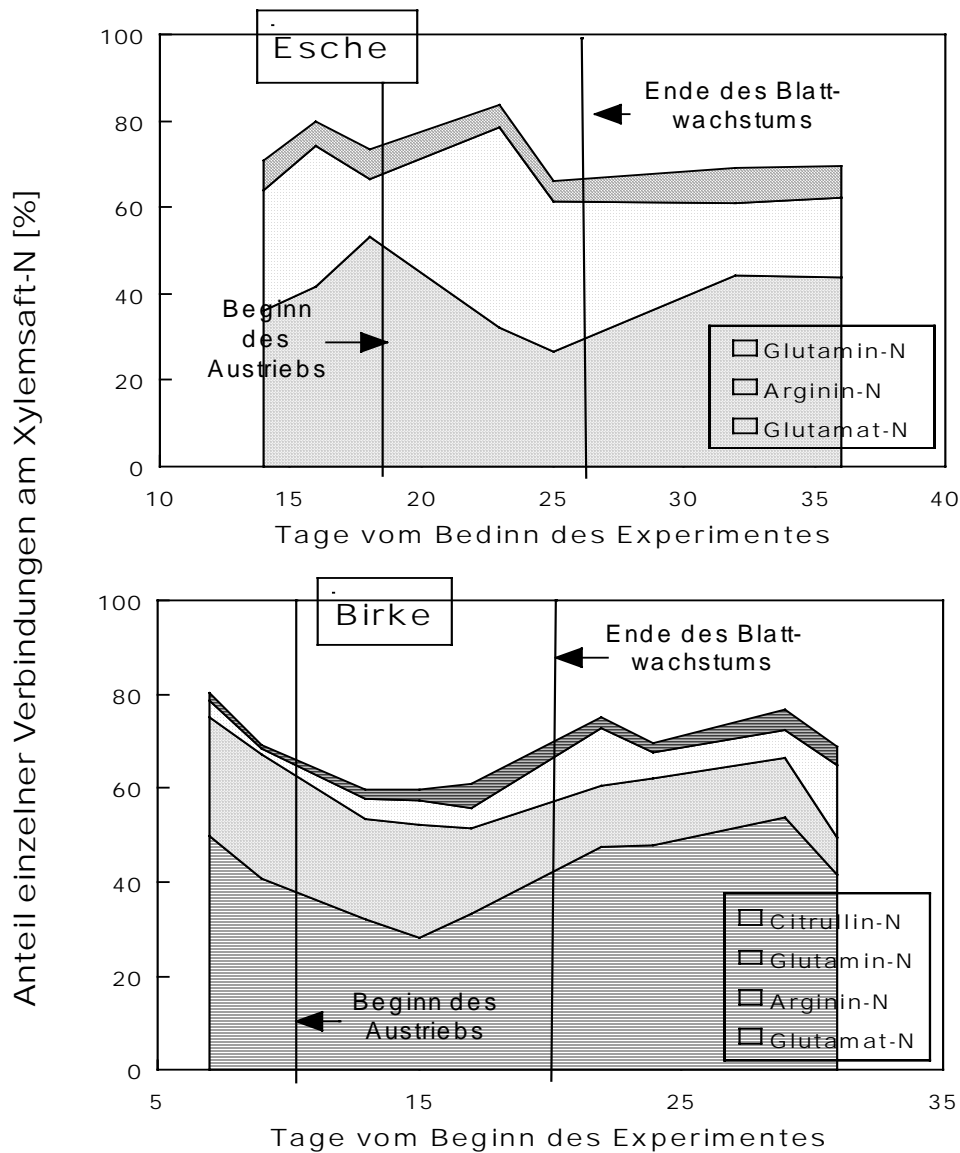


Abb. 3: Beteiligung der häufigsten N-Verbindungen, die bei der Speichermobilisierung in den Xylemsaft abgegeben werden.

Fig. 3: Contribution of most abundant nitrogen compounds released into the xylem sap originating from N-store.

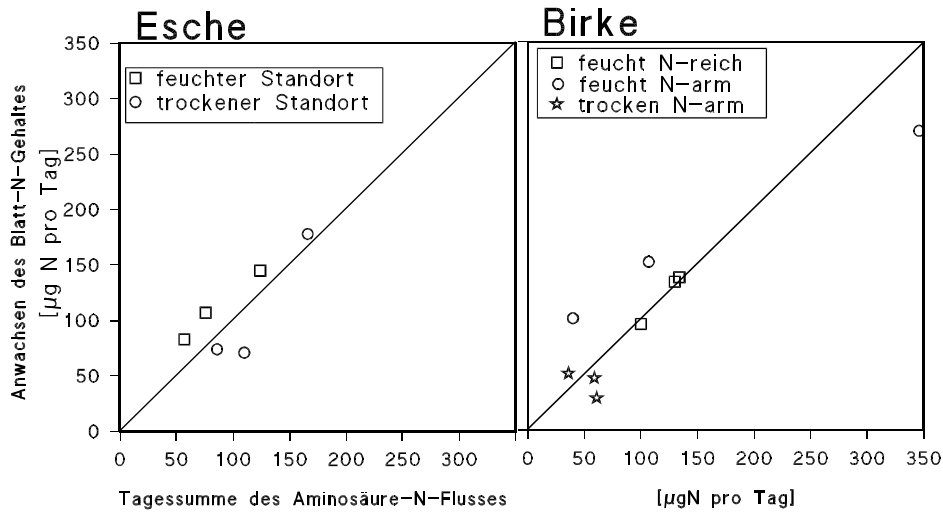


Abb. 4: Beziehung zwischen der Tagessumme des Xylemsaftflusses in die Blätter und dem Anwachsen der Blatt-N-Gehalte in der Austriebsphase von Eschen und Birken an Standorten unterschiedlicher Wasserversorgung.

Fig. 4: The relationship between the daily nitrogen flux into the leaves and the increase in nitrogen content of ash and birch leaves at sites differing in nitrogen and water availability.

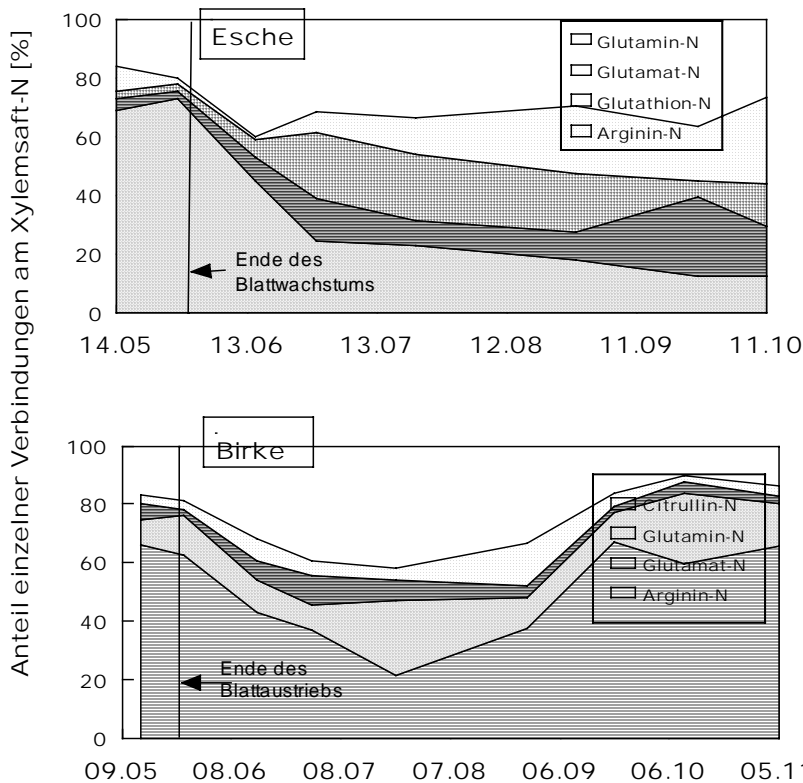


Abb. 5.: Jahreszeitliche Veränderung der Zusammensetzung der N-Komponenten des Xylemsaftes von Eschen und Birken.

Fig. 5.: Seasonal variation in the composition of xylem sap N compounds of ash and birch trees.

Bei beiden Baumarten traten im Laufe der Vegetationsperiode deutliche Veränderungen der Xylemsaft-Zusammensetzung auf (Abb. 5). Im Frühjahr überwogen die auch bei ausschließlicher Speichermobilisierung nachgewiesenen Verbindungen (Glutamin bei der Esche bzw. Citrullin bei der Birke). Die relative Häufigkeit dieser Verbindungen sank nach dem Ausreifen der aus den Knospen gebildeten Blätter deutlich ab.

Durch Xylemsaftanalysen der ^{15}N -markierten Bäume konnte überprüft werden, ob die Veränderungen der Xylemsaft-Zusammensetzung mit dem Beginn der Nutzung von aus der Bodenlösung aufgenommenem Stickstoff zusammenfallen. Derartige Veränderungen traten bei beiden Baumarten nicht auf (Abb. 6).

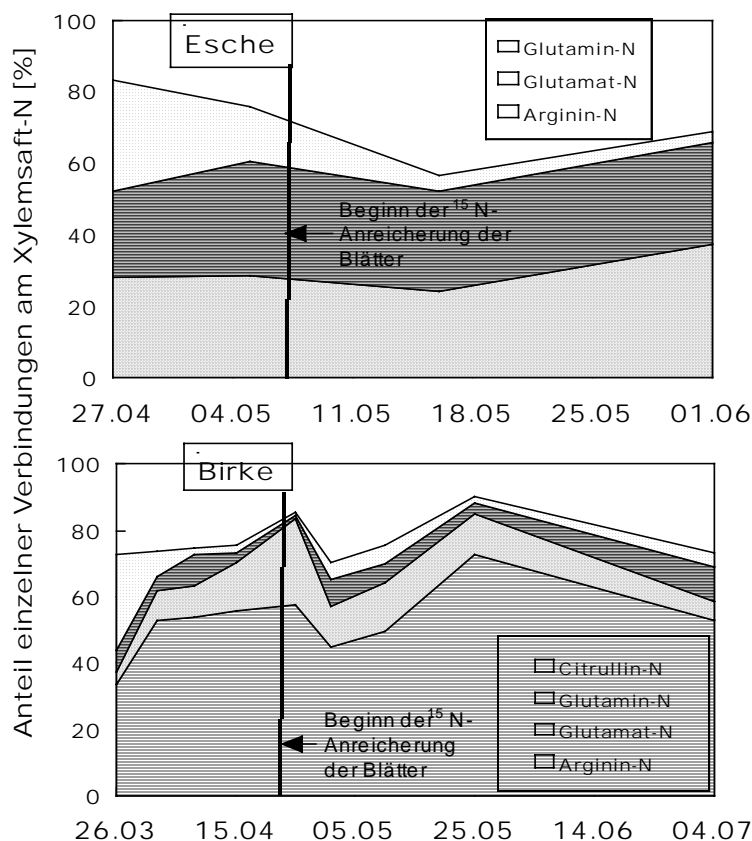


Abb. 6: Zusammenhänge zwischen Veränderungen der Zusammensetzung der N-Komponenten des Xylemsaftes von Eschen und Birken und dem Beginn der Nutzung von aus der Bodenlösung aufgenommenem Stickstoff für das Blattwachstum.

Fig. 6.: The relationship between changes in xylem sap N composition and the onset of the incorporation of nitrogen taken up from the soil solution into leaf biomass.

4 Diskussion

Durch die Abnahme des N-Gehalts von Holz und Rinde konnte bei der Birke ca. 50%, bei der Esche ca. 15% des Anwachsens des Blatt-N-Pools erklärt werden. Ein Versuch der Arbeitsgruppe von MILLARD, MLURY Aberdeen (MARMANN & al. 1997) an 3-jährigen Eschen, bei dem Speicherpool und externe-N-Aufnahme eindeutig getrennt werden konnten, ergab jedoch, daß die Abnahme des Speicher-N unabhängig vom externen N-Angebot zu ca. 50% durch gleichzeitigen Einbau von aufgenommenem Stickstoff in das holzige Baumgewebe kompensiert wurde. Daraus wird ersichtlich, daß die Speichermobilisierung zu einem beträchtlichen Teil durch gleichzeitige N-Aufnahme kompensiert werden kann.

Während anhand von ^{15}N -Markierungen unter kontrollierbaren Bedingungen Speichernutzung und N-Aufnahme eindeutig getrennt werden können, ist dies im Freiland nicht möglich. Diese Methode setzt eine gleichmäßige und im betrachteten Zeitintervall gleichbleibende Verteilung und Anreicherung des ^{15}N im Wurzelraum voraus. Dies ist an naturnahen Standorten in der Regel nicht gegeben. Die anhand der durchschnittlichen Anreicherung der Hauptwurzelzone in einzelnen Zeitintervallen durchgeführte Berechnung würde ergeben, daß bei den tief wurzelnden Eschen nur ca. 10% des Blatt-N aus der Aufnahme stammt. Bei den flach wurzelnden Birken konnten 5 bis 20% des N-Gehaltes der zuerst gebildeten Kurztriebblätter auf die Aufnahme aus der Bodenlösung zurückgeführt werden, während der Stickstoff der später gebildeten Langtriebblätter vorwiegend aus der N-Aufnahme aus dem Boden stammt. Während die Berechnung der N-Aufnahme mit gewissen Unsicherheiten belastet ist, kann der Zeitpunkt, an dem der Einbau von aus dem Boden aufgenommenem Stickstoff in die Blattbiomasse beginnt, durch ^{15}N -Markierungen im Freiland eindeutig bestimmt werden. Die ^{15}N -Anreicherung der Eschenblätter begann zu dem Zeitpunkt, an dem die Blätter ca. ein Viertel ihres endgültigen Stickstoffgehaltes erreicht hatten. Bei den Birken setzte die Anreicherung zu dem Zeitpunkt ein, an dem die Kurztriebblätter 80% ihres endgültigen N-Gehaltes erreicht hatten. Unter der Annahme, daß die N-Speichernutzung für das Blattwachstum und die Nutzung von aufgenommenem Stickstoff in zeitlichen getrennten Phasen erfolgen (MILLARD & PROE 1991), würde sich hieraus ergeben, daß ca. 25% des Blatt-N der Eschen und ca. 80% des N-Gehaltes der Kurztriebblätter der Birken aus der Speichermobilisierung stammt. Falls die N-Speichernutzung bei Beginn der Nutzung von aus der Bodenlösung aufgenommenem Stickstoff für das Blattwachstum noch nicht vollständig abgeschlossen ist, wird der Anteil des Blatt-N, der aus dem N-Speicher stammt, bei diesem Verfahren unterschätzt. Die Bestimmung der N-Aufnahme anhand der durchschnittlichen ^{15}N -Anreicherung der Hauptwurzelzone führt dagegen möglicherweise zu einer Überschätzung der Speichernutzung. Durch die Kombination beider Verfahren kann folglich der tatsächliche Beitrag der Speichernutzung eingegrenzt werden. Bei der flach wurzelnden Birke stimmten beide Werte nahezu überein. Dies bedeutet, daß zwischen 80% und 95% des N-Gehaltes der Kurztriebblätter aus dem N-Speicher stammt. Dagegen kann für die tief wurzelnde Esche der tatsächliche Beitrag der Speichernutzung für das Blattwachstum (zwischen 25% und 90%) durch die ^{15}N -Markierung des pflanzenverfügbaren Stickstoffs der obersten Bodenlage nicht mit ausreichender Genauigkeit bestimmt werden.

Eine weitere Möglichkeit der Abgrenzung der N-Speichernutzung gegen die N-Aufnahme beruht auf der Hypothese, daß bei der Speichermobilisierung und der N-Aufnahme unterschiedliche N-Verbindungen in den Xylemsaft abgegeben werden (KATO 1980; TROMP & OVAA 1981; DENG & al. 1989). Die jahreszeitlichen Veränderungen der Xylemsaftzusammensetzung wären in diesem Fall durch den

Wechsel von Speichernutzung zu externer Aufnahme bedingt. Die Höhe der Speichernutzung könnte anhand der Veränderung der Xylemsaft-Zusammensetzung bestimmt werden.

Bei beiden Baumarten traten im Laufe der Vegetationsperiode deutliche Veränderungen der Zusammensetzung der N-Komponenten des Xylemsaftes auf. Die bei der Mobilisierung aus dem oberirdischen Speichergewebe überwiegenden Verbindungen (bei der Esche Glutamin und Arginin, bei der Birke Citrullin und Glutamin) stellten an den natürlichen Standorten zu Beginn der Vegetationsperiode ebenfalls den überwiegenden Anteil des Xylemsaft-N. Die relative Häufigkeit dieser Verbindungen sank nach Abschluß der Austriebsphase, also nachdem der Stickstoffgehalt der aus den Knospen gebildeten Blätter nicht mehr anstieg, deutlich ab. Falls die Veränderungen der Xylemsaftzusammensetzung durch den Wechsel von Speichernutzung zu N-Aufnahme aus der Bodenlösung ausgelöst wird, würde dies bedeuten, daß der überwiegende Anteil des Blatt-N aus der Speichernutzung stammt.

Durch Xylemsaftanalysen der ^{15}N -markierten Bäume konnte überprüft werden, ob die Veränderungen der Xylemsaftzusammensetzung mit dem Beginn der Nutzung von aus der Bodenlösung aufgenommenem Stickstoff zusammenfallen. Aufgrund des geringen Probenvolumens war es nicht möglich, die ^{15}N -Anreicherung einzelner N-Verbindungen des Xylemsaftes zu bestimmen. Falls die Speichernutzung und die Nutzung von unmittelbar aufgenommenem Stickstoff in getrennten Phasen verlaufen und sich die Transportformen beider Nutzungsformen unterscheiden, müßte bei der Esche der Glutamin- und Argininanteil, bei der Birke der Citrullin und Glutaminanteil mit Beginn der ^{15}N -Markierung der Blätter deutlich abnehmen. Deutliche Veränderungen der Xylemsaftzusammensetzung traten jedoch mit Beginn der Nutzung von aus der Bodenlösung aufgenommenem Stickstoff nicht auf. Dies bedeutet, daß sich Speichernutzung und N-Aufnahme zeitlich überlagern oder daß sich die bei beiden Nutzungsformen in den Xylemsaft abgegeben N-Verbindungen nicht unterscheiden. Die Speichernutzung kann folglich bei beiden Baumarten mit den hier angewendeten Methoden anhand der Veränderung der Xylemsaftzusammensetzung nicht eindeutig von der Nutzung von aufgenommenem Stickstoff abgegrenzt werden. Zur eindeutigen Identifikation des aus der Aufnahme aus der Bodenlösung stammenden Stickstoffs im Xylemsaft müßte die ^{15}N -Anreicherung einzelner Verbindungen nach vorheriger ^{15}N -Markierung des pflanzenverfügbaren Stickstoffs der Bodenlösung direkt bestimmt werden. Dies war mit den hier angewendeten Verfahren aufgrund der zu geringen Probenvolumen nicht möglich und bleibt daher Gegenstand zukünftiger Forschung.

Danksagung

Diese Untersuchungen wurden aus Mitteln der Europäischen Gemeinschaft (STEP-CT90-0037) gefördert. Wir danken Frau M. Wartinger und Frau G. Schenk für die Durchführung der Analysen.

5 Literatur

- COLE, D.W. & RAPP, M., 1981: Elemental cycling in forest ecosystems. In D.E. Reichle (ed.): Elemental cycling in forest ecosystems, pp 341-409. Cambridge University Press, New York
- DENG, X., WEINBAUM, S.A. & DE JONG, T.M., 1989: Use of labeled nitrogen to monitor transition in nitrogen dependence from storage to current-year uptake in mature walnut trees. *Trees* 3: 11-16
- KATO, T., 1980: Nitrogen assimilation in citrus trees. I. Ammonium and nitrate assimilation by intact roots, leaves and fruits. *Physiologia Plantarum* 48: 416-420
- MARMANN, P., WENDLER, R., MILLARD, P. & HEILMEIER, H., 1997: Nitrogen storage and remobilization in ash (*Fraxinus excelsior*) under field and laboratory conditions. *Trees* 11: 298-305
- MILLARD, P. & NEILSEN, G.H., 1989: The influence of nitrogen supply on the uptake and remobilization of stored N for the seasonal growth of apple trees. *Annals of Botany* 63: 301-309
- MILLARD, P. & PROE, M.F., 1991: Leaf demography and seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist* 117: 587-596
- RUNGE, M., 1974: Die Stickstoffmineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. I. Mineralstickstoff-Gehalt und Netto-Mineralisation. *Oecologia Plantarum* 9: 201-218
- SAUTER, J.J., 1981: Seasonal variations of amino acids and amides in the xylem sap of *Salix*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 101: 399-411
- TROMP, J. & OVAA, J.C., 1981: Spring composition of xylem sap of apple with respect to amino-nitrogen and mineral elements at two root temperatures. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 102: 249-251
- WENDLER, R., CARVALHO, P.O., PEREIRA & J.S. MILLARD, P., 1996: Role of nitrogen remobilization from old leaves for new growth of *Eucalyptus globulus* seedlings. *Tree Physiology* 15: 679-983

Adressen der Autoren:

Dipl. Forstwirt P. Marmann
Lehrstuhl für Pflanzenökologie I
Universität Bayreuth
95440 Bayreuth

Privatdozent Dr. H. Heilmeier
Interdisziplinäres ökologisches Zentrum
TU Bergakademie Freiberg
Leipzigerstraße 29
09596 Freiberg

Nitratatmung - Ein Beitrag zur Verbesserung der Energiebilanz anaerob wachsender Pflanzen?

Peter Janiesch, Ewald Müller & Imke Busse

Synopsis

Nitrate respiration - a possible improvement of energy metabolism of plants growing in anaerobic soils?

In natural stands of *Carex rostrata* communities ammonium was the only nitrogen source for *Carex* plants. Nevertheless, nitrate and nitrate reductase occurred in shoots of *Carex rostrata*. This was caused by nitrate mineralisation in the rhizosphere by the radial oxygen release of the roots. In greenhouse experiments *Carex* species showed a high inducible nitrate reductase activity under anaerobic culture conditions. Energy charge and reoxydation of NADH in shoots of *Carex* species were better with nitrate versus ammonium nutrition under anaerobic conditions. These findings are related to better energy conditions initiated by possible nitrate respiration under anaerobic soil conditions.

Keywords

Feuchtgesellschaften, Stickstoffmineralisation, Nitratreductase, anaerober Stoffwechsel, Energiestoffwechsel, Nitratatmung, *Carex* - Arten

1 Einleitung

Höhere Pflanzen benötigen Sauerstoff zur Aufrechterhaltung von Metabolismus und Wachstum. Dennoch können viele Pflanzen auf überfluteten, sauerstoffarmen Böden wachsen. In der Vergangenheit sind dazu eine Reihe morphologischer und physiologischer Anpassungsstrategien beschrieben worden (CRAWFORD 1978, ARMSTRONG 1989, JANI ESCH 1991). Neben Sauerstoffmangel kann es durch die reduktiven Bodenbedingungen zu Problemen bei der Mineralstoffversorgung dort vorkommender Pflanzen kommen. Insbesondere bei der Versorgung mit Ammonium und/oder Nitrat und bei den häufig vorkommenden hohen -für viele Pflanzen toxischen- Eisenkonzentrationen in den Böden, ergeben sich größere Veränderungen. Eine besondere Bedeutung in der Überlebensstrategie vieler Pflanzen kommt der Möglichkeit zu, über den radialen Sauerstoffverlust die Rhizosphäre zu oxidieren (ARMSTRONG 1967, JANI ESCH 1991). Dabei treten zwei wichtige Effekte auf: Zum einen können lösliche Fe(II)-Verbindungen oxidiert und damit von der Aufnahme ausgeschlossen werden und zum anderen besteht die Möglichkeit, in der Rhizosphäre Nitrat zu produzieren. Im Rahmen einer Untersuchung zum Stickstoffhaushalt von *Carex*-Arten aus Feuchtgebieten wird der Frage nachgegangen, ob das durch die

Oxidation entstandene Nitrat zu einem verbesserten Wachstum führt und als Elektronenakzeptor genutzt werden kann.

2 Material und Methoden

Die Bestimmung der Stickstoff-Mineralisationsraten der Böden erfolgte durch Standortbrutversuche nach GERLACH (1973) und JANIESCH (1981). Die Analyse der N_{\min} -Gehalte erfolgte an frischem Bodenmaterial nach Kjeldahlmikrodestillation (GERLACH 1973, 1980). Zur Bestimmung des anorganischen Stickstoffgehaltes wurde das Pflanzenmaterial gefriergetrocknet und ebenfalls einer Kjeldahlmikrodestillation unterworfen.

Die Anzucht der Pflanzen erfolgte in einer für *Carex*-Pflanzen optimierten hydroponischen Kultur, die durch Begasung mit N_2 sauerstofffrei gehalten wurde. (MOOG & JANIESCH 1989). Die Nitratreduktase wurde nach der in-vivo und in-vitro Methode bestimmt (MÜLLER & JANIESCH 1993). Die Metabolitbestimmung und die Analyse des adenylate energy charge (AEC) erfolgte nach MÜLLER & al. (1994).

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Untersuchungen am natürlichen Standort

Carex-Arten sind in Feuchtgesellschaften sehr verbreitet. Die untersuchte *Carex rostrata*-Gesellschaft hat ihren Verbreitungsschwerpunkt auf nassen bis überschwemmten Schlamm- und Torfböden. Nur in den Sommermonaten können die Wasserstände leicht zurückgehen. Neben hohen pflanzenverfügbaren Eisengehalten von durchschnittlich 1500 mg pro kg Trockenboden wurde in den Böden an aktuellem Mineralstickstoff ausschließlich Ammonium nachgewiesen.

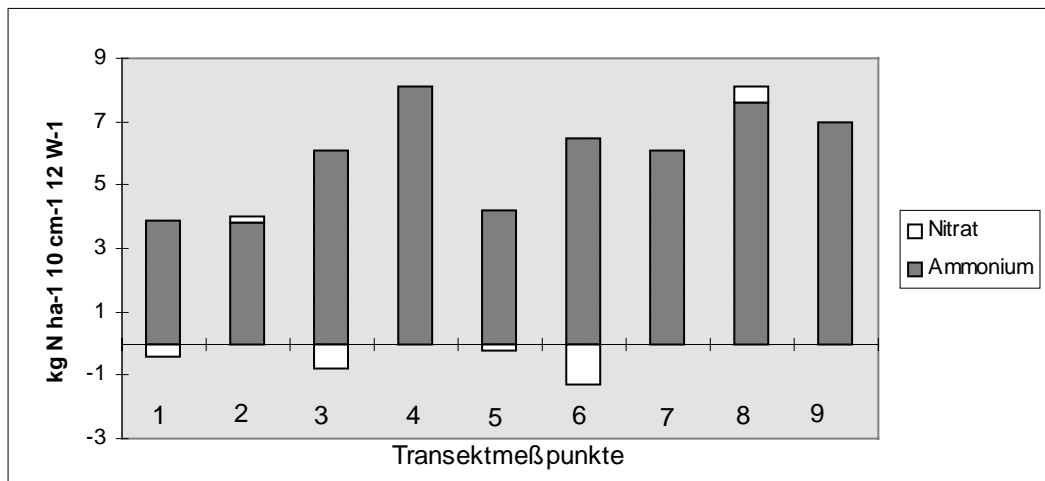


Abb. 1: Stickstoff-Netto-Mineralisation in den Böden einer *Carex rostrata* - Gesellschaft entlang eines Transektes von feuchten (1) bis überfluteten (9) Bodenbedingungen von Mai - Juli in $kg N ha^{-1} 12 w^{-1}$ (Länge des Transektes 50 m).

Fig. 1: Nitrogen-netto-mineralisation in soils of *Carex rostrata* communities along a transect from wet (1) to waterlogged (9) soil conditions ($kg N ha^{-1} 12 W^{-1}$).

Die Bestimmung der Stickstoff-Netto-Mineralisation entlang eines Transektes von feuchten (1) bis überfluteten (9) Bodenbedingungen im Verlauf der Vegetationsperiode ergab, daß unter diesen Bodenbedingungen ebenfalls überwiegend Ammonium mineralisiert wurde (Abb. 1).

Nitrat trat nur bei sinkendem Grundwasserspiegel an einigen Tagen auf. Die Stickstoff-Mineralisationsrate für einen Untersuchungszeitraum von 12 Wochen ergab maximal $8,1 \text{ kg N}_{\text{min}} \text{ ha}^{-1} 10 \text{ cm}^{-1} 12 \text{ W}^{-1}$ am Probestpunkt 4. Sie liegt in einem für Feuchtgesellschaften typischen Bereich (JANIESCH 1978, GROOTJANS & al. 1985, JANIESCH 1991).

Ganz andere Verhältnisse ergaben sich, wenn man den Ammonium- und Nitratgehalt dort vorkommender Pflanzen analysierte. In den Sprossen von *Carex rostrata* wurde sowohl Ammonium als auch Nitrat nachgewiesen. Im Verlauf der Vegetationsperiode schwankten die Gehalte an Ammonium zwischen $0,04$ und $0,07 \text{ mg N g TG}^{-1}$ und die Nitratgehalte zwischen $0,08$ und $0,13 \text{ mg N g TG}^{-1}$ (Abb. 2).

Diese vergleichsweise hohen Nitratgehalte führten dazu, daß sowohl in den Wurzeln als auch in den Sprossen der Pflanzen am natürlichen Standort Nitratreduktaseaktivität nachgewiesen werden konnte (Abb. 3). Die Aktivität im Sproß erreichte Werte von 300 bis $600 \text{ nmol Nitrit g FG}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Die am natürlichen Standort durchgeführten Analysen lassen den Schluß zu, daß offensichtlich in der Rhizosphäre der Pflanzen andere Mineralstoffgehalte vorherrschen als im übrigen Boden. Während über die Bodenanalysen kaum Nitrat nachgewiesen werden konnte, ließen sich in den Geweben der Pflanzen sowohl Nitrat als auch Nitratreduktaseaktivität nachweisen. Dazu ist ein Mechanismus notwendig, der Nitrat bei Abwesenheit von Sauerstoff in der Rhizosphäre mobilisieren kann. ARMSTRONG (1964) konnte bei *Menyanthes trifoliata* und JANIESCH (1991) bei *Carex pseudocyperus* eine radiale Sauerstoffabgabe von $6 \text{ } \mu\text{mol}$ bzw. $20 \text{ } \mu\text{mol}$ pro cm^2 und Stunde nachweisen.

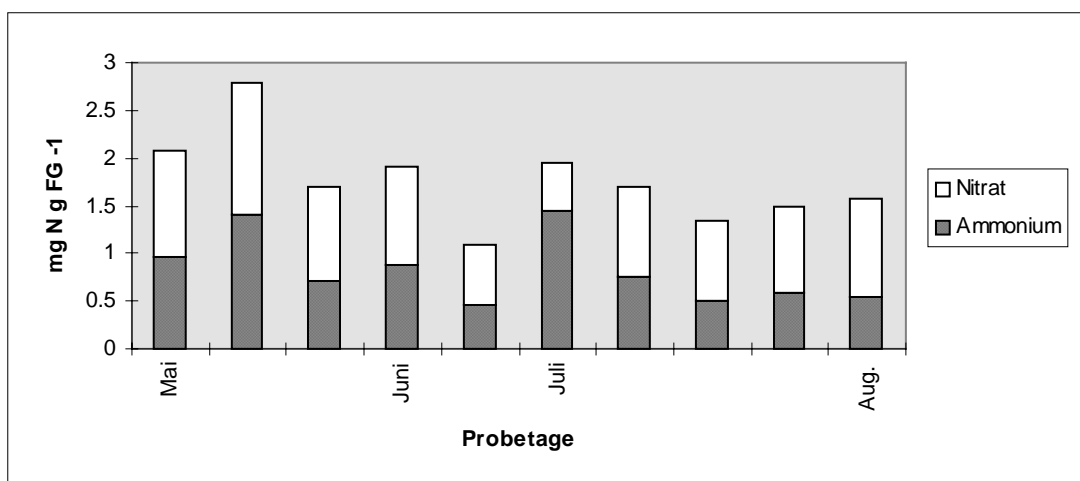


Abb. 2: Mineralstickstoffgehalte im Sproß von *Carex rostrata* im Verlauf der Vegetationsperiode von Mai bis August in mg N g TG^{-1} .

Fig. 2: Nitrogen contents of shoots of *Carex rostrata* during the vegetation period (mg N g TG^{-1}).

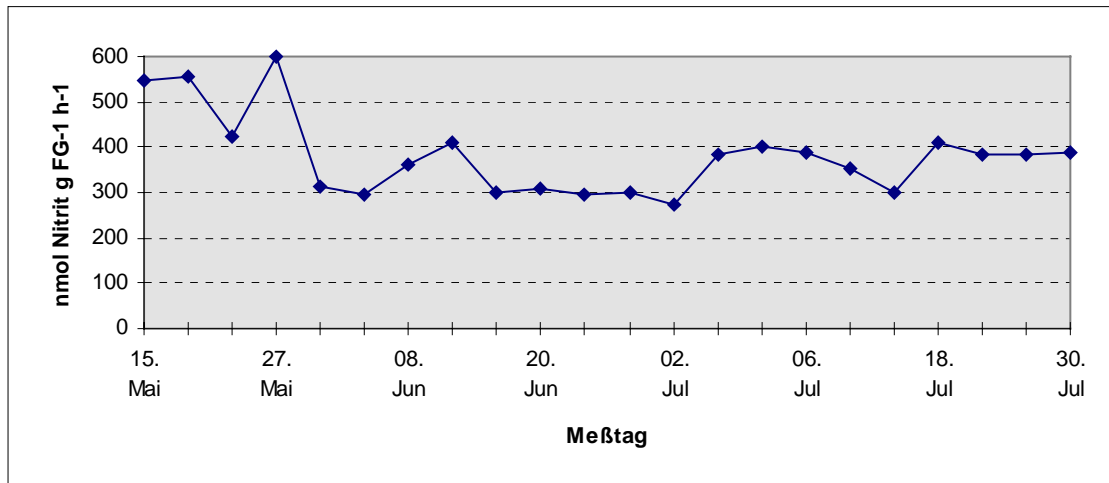


Abb. 3: In-vivo Nitratreduktaseaktivität in den Sprossen von *Carex rostrata* am natürlichen Standort von Mai - Juli in nmol Nitrit g FG h⁻¹.

Fig. 3: In-vivo nitrate reductase activity in shoots of *Carex rostrata* in natural stands (nmol Nitrit g FG h⁻¹).

Diese Sauerstoffabgabe reicht aus, um ein Redoxpotential zur Aufrechterhaltung der Nitrifikation zu gewährleisten (LAMBERS 1976). Dies läßt den Schluß zu, daß unter Freilandbedingungen durch den Gastransport in den Aerenchymen und dem daraus resultierenden radialen Sauerstoffverlust in der Rhizosphäre eine Nitrifikation möglich ist.

3.2 Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen

Seit langem ist bekannt, daß die Nitratreduktase ein substratinduziertes Enzym ist (BEEVERS & HAGEMAN 1969). So konnte auch für *Carex*-Arten nachgewiesen werden, daß bei steigender Nitratversorgung sowohl in den Wurzeln als auch im Sproß eine ansteigende NRase-Aktivität induziert werden kann (MÜLLER & JANIÉSCH 1993). Die maximal erreichbare Höhe der Aktivität ist dabei artspezifisch (JANIÉSCH 1986).

Kultiviert man *Carex*-Arten mit Nitrat als alleinige Stickstoffquelle unter aeroben und anaeroben Kulturbedingungen, ergibt sich bereits nach kurzer Inkubationszeit bei gleicher Nitratkonzentration in der Kulturlösung eine deutlich erhöhte Nitratreduktaseaktivität in den Wurzeln unter anaeroben Bedingungen (Abb. 4).

Unter diesen Kulturbedingungen konnte parallel zur Nitrataufnahme eine Ausscheidung von Nitrit in die Rhizosphäre beobachtet werden (MÜLLER 1995). In der Gesamtbilanz wurde etwa 5 % N aus den Geweben wieder abgegeben und somit nicht im Stoffwechsel verwendet.

Zur Klärung der Frage, ob dieses Verhalten möglicherweise auf eine Nitratatmung hinweist, wurden Metabolite des anaeroben Stoffwechsels und der Adenylatgehalt bei Nitrat und Ammoniumernährung bestimmt.

Vergleicht man die bei der Fermentation entstandene Ethanolmenge bei einer Nitrat- bzw. Ammoniumernährung der Pflanzen, fällt auf, daß bei Nitraternährung deutlich weniger Ethanol als bei einer Ammoniumernährung gebildet wird (Abb. 5).

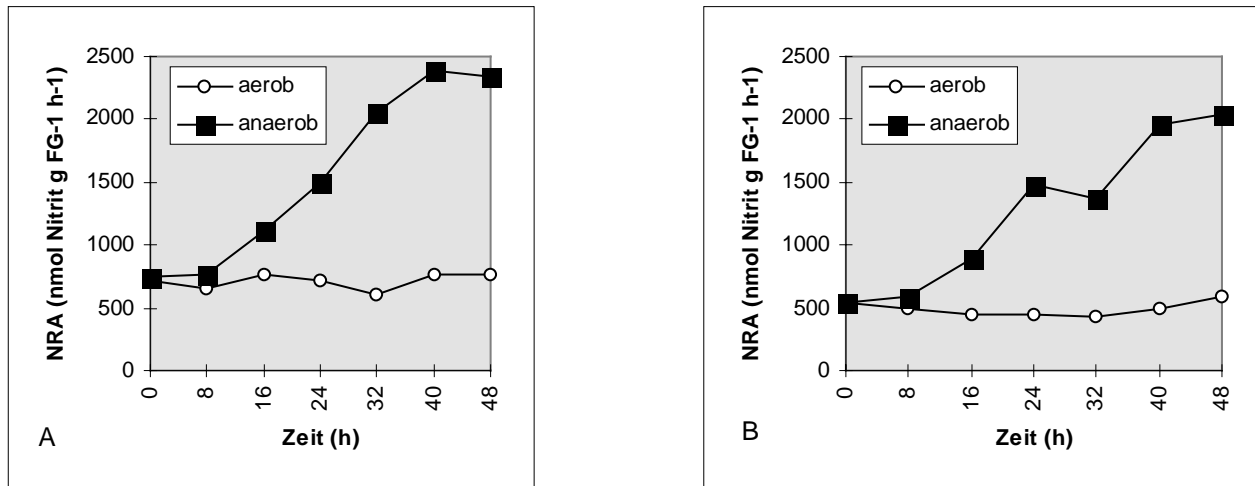


Abb. 4: Einfluß aerober und anaerober Substratbedingungen auf die Induktion der in-vitro Nitratreduktase-Aktivität in den Wurzeln von *Carex pseudocyperus* (A) und *Carex sylvatica* (B) in Abhängigkeit von der N-Quelle (N-Konzentration 3 mM).

Fig. 4: Influence of aerobic and anaerobic conditions on the induction of in-vitro nitrate reductase activity in roots of *Carex pseudocyperus* (A) and *Carex sylvatica* (B) in relation to N source (N concentration 3 mM).

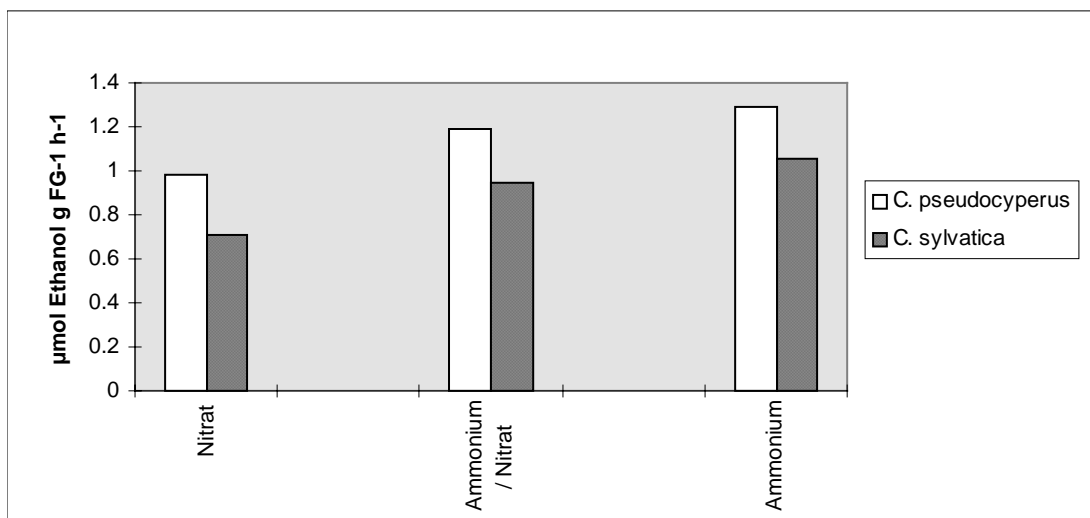


Abb. 5: In-vivo Ethanolproduktion im Wurzelgewebe von *Carex pseudocyperus* und *Carex sylvatica* nach 24-stündiger Adaptation an anaerobe Substratbedingungen bei unterschiedlicher Stickstoffernährung (N-Konzentration: 3 mM).

Fig. 5: In-vivo production of ethanol in roots of *Carex pseudocyperus* and *Carex sylvatica* after adaption of 24 hours to anaerobic conditions by different nitrogen nutrition (N concentration: 3 mM).

Dies steht im Widerspruch zu Untersuchungsergebnissen von REGGIANI & al. (1985), die einen stimulierenden Effekt auf die Ethanolproduktion unter Nitraternahrung nachwiesen. Andere Autoren wie LEE (1979) und SAGLIO et al. (1988) kommen jedoch ebenfalls zu anderen Ergebnissen. Wahrscheinlich ist nach den vorliegenden Untersuchungen, daß erst eine gewisse Höhe der Nitratreduktaseaktivität erreicht werden muß, ehe es zu einer Konkurrenz der Gärungsprozesse um das Kosubstrat NADH kommt.

Ein weiterer Hinweis auf eine mögliche Nitratatmung ergab die Analyse der NADH und NAD⁺-Gehalte. So war unter Nitraternahrung die Reoxidation der Pyridinnucleotide erhöht (MÜLLER 1995). Noch deutlicher wird dies, wenn man den Adenylatgehalt und den „adenylate energy charge“ (AEC) bestimmt. Zwar sinkt der ATP-Gehalt unter anaeroben Bedingungen, ist jedoch bei einer Nitraternahrung deutlich höher als bei einer Ammoniumernahrung (Tab. 1).

Tab. 1: Adenylatgehalt, ATP/ADP-Verhältnis und Energiestatus in der Wurzel von *Carex pseudocyperus* nach 24-stündiger Kultur in aeroben und anaeroben Kulturlösungen bei unterschiedlicher N-Ernährung

Tab. 1: Adenylate concentration, ATP/ADP-relation and energy charge of roots of *Carex pseudocyperus* after 24 hour exposure under aerobic and anaerobic by different N nutrition

N-Quelle	ATP	ADP	AMP	Summe der Nucleotide	$\frac{ATP}{ADP}$	AEC
Aerobe Kultur						
3 mMol NO ₃ -N	213.77	71.82	32.24	317.83	2.98	0.786
3 mM NH ₄ -N	204.56	66.27	33.11	303.94	3.01	0.782
Anaerobe Kultur						
3 mM NO ₃ -N	160.03	86.78	62.87	309.68	1.84	0.654
3 mM NH ₄ -N	121.15	89.88	98.77	309.83	1.35	0.536

4 Schlußfolgerungen

In sauerstoffarmen Böden kann in der Rhizosphäre durch den radialen Sauerstoffverlust Nitrat gebildet werden. Dies führt zu einer nachweisbaren Induktion der Nitratreduktase, die unter anaeroben Bedingungen deutlich höher ausfällt als unter aeroben Kulturbedingungen.

Die Bildung von Ethanol ist bei einer Ernährung mit Nitrat niedriger als bei einer Ammoniumernahrung. Die Analyse von Pyridinnucleotiden und des Adenylatgehaltes ergibt eine Verbesserung der Energiebilanz unter anaeroben Bedingungen, wenn neben Ammonium auch Nitrat zur Verfügung steht. Die Ergebnisse lassen daher den Schluß zu, daß in Pflanzen, die auf sauerstoffarmen Substraten wachsen, eine Nitratatmung ausgebildet sein kann, welche die Energiebilanz verbessert.

Literatur

- ARMSTRONG, W., 1964: Oxygen diffusion from roots of some British bog plants.- Nature 21: 801-802.
- ARMSTRONG, W., 1967: The use of polarography in the assay of oxygen diffusion from roots in anaerobic media.- Physiol. Plant. 20: 540-553.
- ARMSTRONG; W 1989: Aeration in roots.- In: R.M.M. CRAWFORD (ed): Studies in plant survival.- Blackwell Scient. Pub., U.K, p. 197-206.
- BEEVERS, L. & R.H. HAGEMAN, 1969: Nitrate reduction in higher plants.- Ann. Rev. Plant. Phys. 20: 495-522.
- CRAWFORD, R.M.M., 1978: Metabolic adaptations to anoxia.- In: D.D. HOOK & R.M.M. CRAWFORD (eds): Anaerobic plant growth.- Ann Arbor Science pp. 119-136.
- GERLACH, A., 1973: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation.- Scripta Geobot. 5: 1-199.
- GERLACH, A., 1980: Ein Vergleich von Methoden zur Bestimmung von Ammonium- und Nitratstickstoff in Böden.- Ecol. Plant. 1: 185-200.
- GROOTJANS, A.P., P.C. SCHIPPER & H.L. VAN DER WINDT, 1985: Influence of drainage on N-mineralisation and vegetation response in wet meadows: I. *Calthion palustre* stands.- Ecol. Plant 6: 403-417.
- JANIESCH, P., 1978: Ökophysiologische Untersuchungen in Erlenbruchwäldern. I. Die edaphischen Bedingungen.- Oecol. Plant. 13: 43-57.
- JANIESCH, P., 1981: Ökophysiologische Untersuchungen an *Carex*-Arten aus Erlenbruchwäldern.- Habilitationsschrift FB Biologie. Münster.
- JANIESCH, P., 1986: Bedeutung einer Ernährung von *Carex*-Arten mit Ammonium oder Nitrat für deren Vorkommen in Feuchtgesellschaften.- Abh. Landesmus. Münster 2/3: 341-354.
- JANIESCH, P., 1991: Ecophysiological adaptations of higher plants in natural communities to waterlogging.- In: J. ROZEMA & J.A.C. VERKLEIJ (eds): Ecological response to environmental stress.- Kluwer. NL, p. 50-60.
- LAMBERS, H., 1976: Respiration and NADH-oxidation of the roots of flood-tolerant and flood-intolerant *Senecio* species as affected by anaerobiosis.- Physiol. Plant 37: 117-122.
- LEE, R.B., 1979: The release of nitrite from barley roots in response to metabolic inhibitors, uncoupling agents and anoxia.- J. Exp. Bot. 30: 119-133.
- MOOG, P.R. & P. JANIESCH, P, 1989: Nutrient requirement of *Carex* species in solution culture.- J. Plant. Nutr. 12: 497-507.
- MÜLLER, E., 1995: Einfluß der Nitratreduktase auf die physiologische Adaptation von *Carex sylvatica* Huds. und *Carex pseudocyperus* L. an anaerobe Substratbedingungen.- Diss. FB Biologie C.v.O. Univers. Oldenburg.
- MÜLLER, E. & P. JANIESCH, 1993: In vivo nitrate reductase activity in *Carex pseudocyperus* L.: The influence of nitrate-ammonium concentration ratios and correlation with growth.-J. Plant Nutr. 16: 1357-1372

- MÜLLER, E., B. ALBERS & P. JANIESCH, 1994: Influence of NO_3^- and NH_4^+ nutrition on fermentation, nitrate reductase activity and adenylate energy charge of roots of *Carex pseudocyperus* L. and *Carex sylvatica* Huds. exposed to anaerobic nutrient solutions.-Plant and Soil 140: 1-9.
- REGGIANI, R., I. BRAMBILLA & A. BERTANI, 1985: Effects of exogenous nitrate on anaerobic metabolism in excised rice roots. I. Nitrate reduction and pyridine nucleotide pools.- J. Exp. Bot. 36: 1193-1199.
- SAGLIO, P.H., M.C. DREW, M.C. & A. PRADET, 1988: Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 kPa partial pressure) oxygen pretreatment (Hypoxia) in root tips of *Zea mays*.- Plant. Physiol. 86: 61-66.

Adressen der Autoren:

Prof. Dr. Peter Janiesch
Dr. Ewald Müller
Dipl.-Biol. Imke Busse
FB 7 Biologie
Abt. f. Pflanzenökologie
Carl von Ossietzky Universität Oldenburg
Postfach 2503
26111 Oldenburg

Metal contents in fern leaves and roots and in the associated soils

Beatrice van Saan & Willy Werner

Synopsis

In order to investigate the distribution of metals in different compartments of a forest ecosystem, fern leaves and roots and soil samples were taken in beech forests near to a former lead smelter. Total amounts of the metals were measured as well as the pH, organic carbon content and the exchangeable and complex forming metal fractions of the soil.

Compared to the total metal amounts in soils, the lead, cadmium, copper and zinc contents in many cases were much higher in fern roots.

The metal transfer from the soil solution to the fern roots depends on the organic carbon content of the soil. Ferns rooting in the mineral soil accumulated metals in their roots. For ferns rooting on the forest floor, metal accumulation was not observed in the fern roots. High amounts of aluminium and iron were found in the ferns, but never more than in the associated soils.

The average metal contents in fern roots and leaves were several times greater than the exchangeable Pb, Cd, Cu and Zn contents in the soils. The accumulation from metals in the roots is strongly correlated with some soil chemical factors.

The relative tissue accumulation is useful in comparing point measurements in soils and plants, but they cannot describe mechanisms of the translocation process.

Keywords

fern leaves, fern roots, heavy metals, tissue accumulation, *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*

1 Introduction

Close to the former lead smelter in Braubach, heavy metal contents in the forest floor and in the upper mineral horizons are very high (van SAAN 1995). In order to understand the ecological relevance of high metal amounts in soils, it is important to investigate the mobility of the metals and the potential transfer from the pedosphere to the biosphere. The objective of the present work was to study the accumulation of metals by fern roots in relation to soil properties like mobility of the metals, organic carbon content and pH. The accumulation of metals in the fern leaves was investigated as well.

2 Materials and methods

Fern leaves and roots and associated soils were sampled in 18 beech forests in Rheinland-Pfalz (Germany) on a transect at varying distances from the lead smelter in Braubach. Plot F1 was located in a distance of 15 km from the smelter, while plot F19 was in Braubach in 0.9 km distance from the smelter.

If there were sufficient ferns in the plots, three plants were taken from *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris carthusiana* or *Athyrium filix-femina*. Every single fern root was washed separately under water to remove adhering soil particles. The leaves were brushed to remove debris but not moistened.

The total amounts of Pb, Cd, Cu, Zn, Al, Fe and Mn in leaves, roots and soils were determined with an atomic absorption spectrophotometer (Varian Spectra A-A10) in concentrated HNO₃ after digestion for 3 h at 160 °C. In addition pH, carbon and Pb, Cd, Cu and Zn in 0.1 M EDTA and 1 M NH₄NO₃ extracts were measured (van SAAN 1995). Based on the three different soil metal fractions, the tissue accumulations are expressed as

$$\text{tissue accumulation} = \frac{\text{metal concentration in roots or leaves}}{\text{metal concentration in soil (HNO}_3\text{-, EDTA- or NH}_4\text{NO}_3\text{- extractable)}}$$

3 Results and discussion

The amounts of heavy metals and aluminum in soils, fern roots and leaves are shown in Fig. 1 and Fig. 2. The highest Pb, Cd, Cu and Zn amounts in soils were measured at plot F19 in the vicinity of the smelter. With increasing distances from the smelter the amounts of heavy metals in different compartments of the beech forests decreased.

At some of the plots, lead, cadmium, copper and zinc showed higher amounts in the fern roots than in the HNO₃ soil extracts (Fig. 1). This was not restricted to the plots with the highest soil metal contents but to those, where the ferns were rooted in mineral soil and not in the humic layers.

Compared to the total content in the soil, aluminium and iron were not in higher concentration in either fern roots or leaves, although ferns are known to accumulate aluminium (BAUMEISTER & ERNST 1978). Unlike other plant groups, aluminium is thought to be an essential element for ferns (TAUBÖCK 1942, LARCHER 1994).

Most of the analysed ferns have higher amounts of iron and aluminium in their roots than leaves (Fig. 2). Several reasons for the higher amounts of iron in roots are given in BAUMEISTER & ERNST (1978): Iron can be fixed in the roots by oxidation of Fe²⁺ to Fe³⁺. Iron accumulation on the root surface or in the outer layers of the root might occur. Iron is essential in all tissues of plants as constituents of enzymes such as cytochromes. But if iron is limited, the roots are the first to acquire the iron.

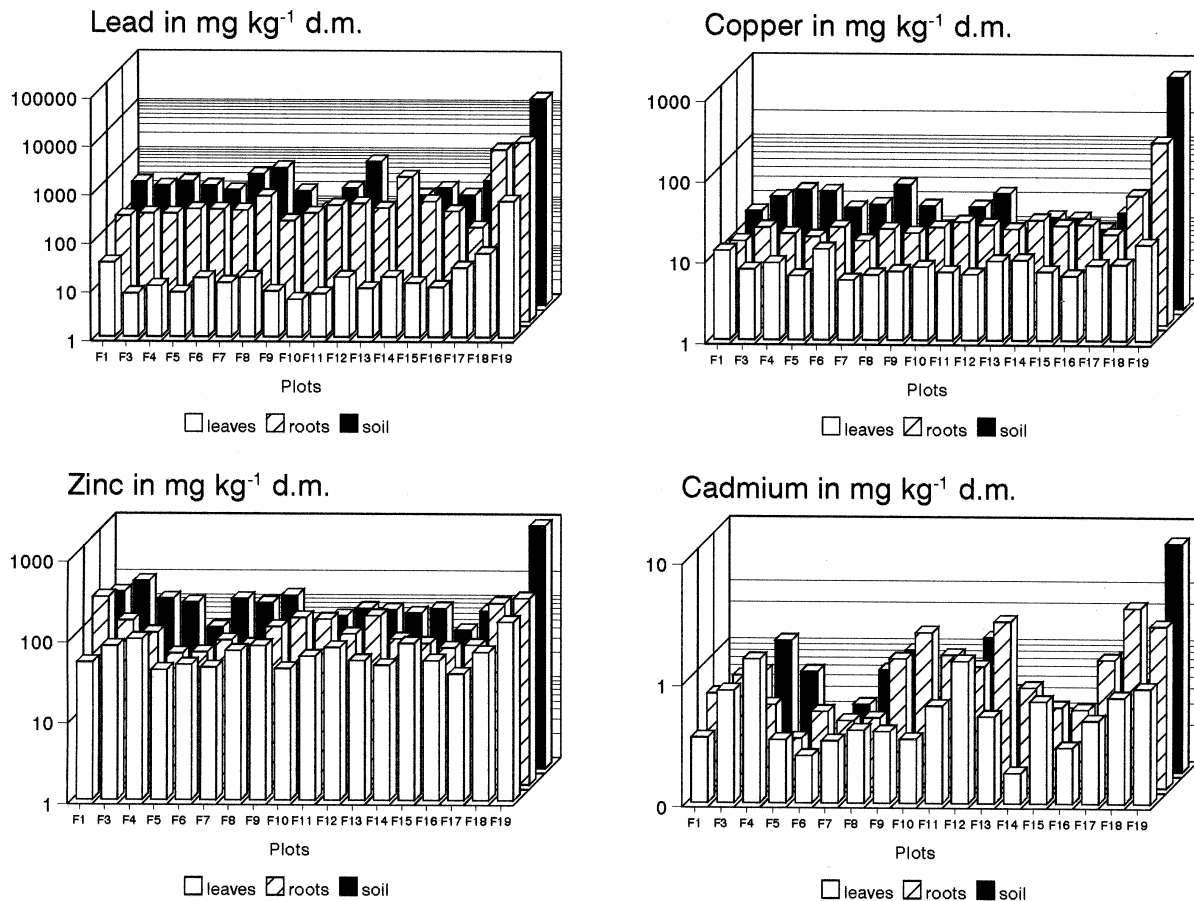


Fig. 1: HNO₃-soluble lead, copper, zinc and cadmium contents in fern leaves and roots and associated soils (mg kg⁻¹ dry matter).

In some fern leaves, higher manganese and cadmium amounts were observed than in the HNO₃ soil extracts. Since the leaves were not washed, the existence of cadmium on the leaf surface cannot be dismissed. The accumulation of manganese in the leaves seems to be characteristic for some fern species. HÖHNE & RICHTER (1981) found 1540 and 2035 mg Mn kg⁻¹ dry matter in leaves for *Dryopteris filix-mas* and *Dryopteris carthusiana*, what is comparable to the maximum amounts of 1393 and 2558 mg Mn kg⁻¹ dry matter we found. In leaves of *Athyrium filix-femina*, the maximum amount of manganese in individuals near Braubach was much smaller (568 mg kg⁻¹ d. m.). HÖHNE & RICHTER (1981) reported only 48 mg Mn kg⁻¹ d.m. in leaves of this fern species, whereas WITTIG & NEITE (1990) found manganese concentrations up to 511 mg kg⁻¹ dry matter in leaves of *Athyrium filix-femina*.

In Fig. 3a the tissue concentration relative to the total quantity of metals in the soil (HNO₃ extract) are shown versus the organic carbon content.

Only limited fractions of the metals found in the soil HNO₃ extracts are mobile, or potentially mobile, and available for the plant uptake. Therefore, the tissue concentrations relative to the NH₄NO₃-extractable (exchangeable, Fig. 3c, Tab.1) and the EDTA-extractable (complex forming, Fig. 3b, Tab. 1) soil metal fractions are presented.

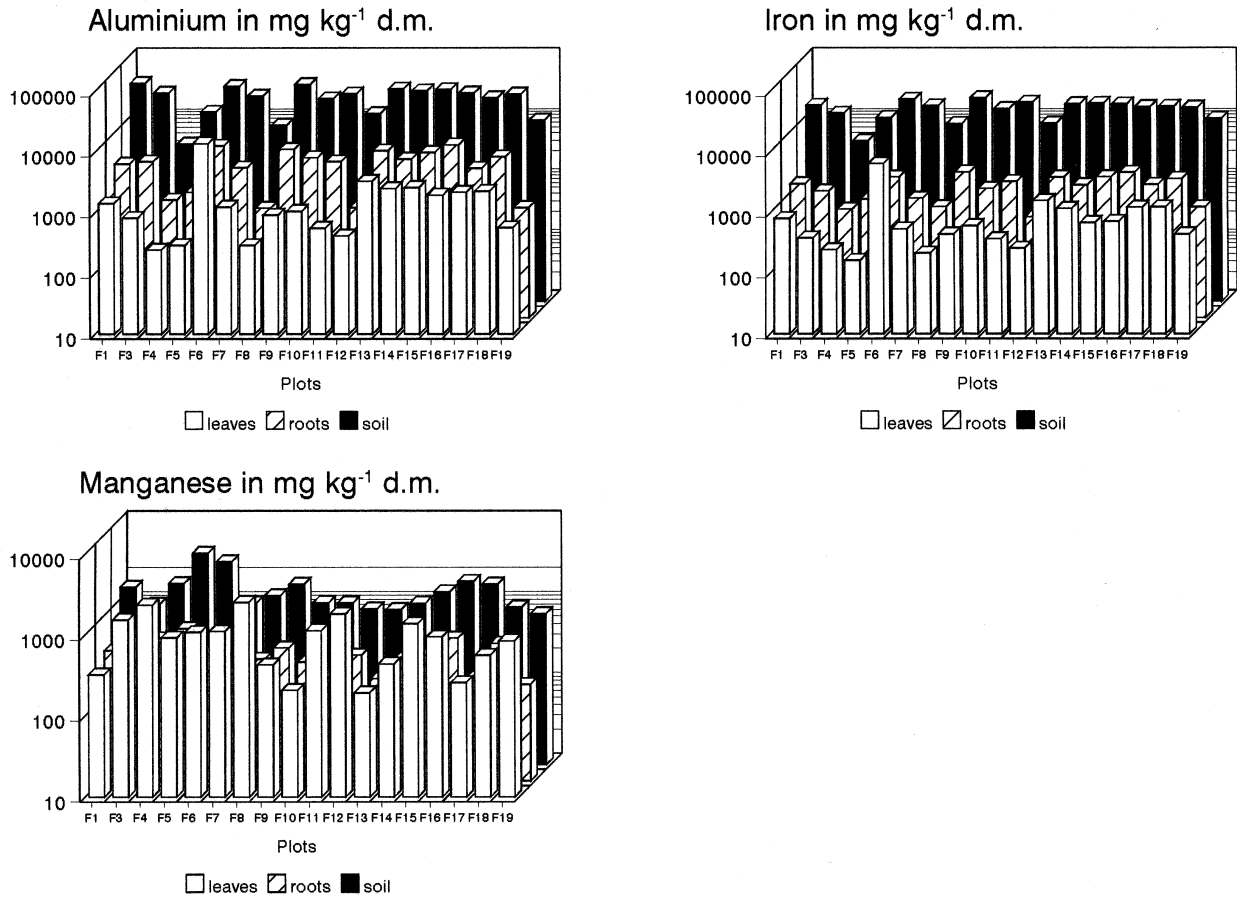


Fig. 2: HNO₃-soluble aluminium, iron and manganese contents in fern leaves and roots and associated soils (mg kg⁻¹ dry matter).

Tab. 1: Minimum (min), average (avg) and maximum (max) concentrations of metals in fern leaves relative to concentrations of the exchangeable, complex forming and total amounts of heavy metals in soils.

NH₄NO₃	Pb	Cd	Cu	Zn
min	0.23	0.31	0.60	0.76
avg	4.86	3.14	47.26	3.33
max	30.41	6.67	171.04	8.31
EDTA				
	Pb	Cd	Cu	Zn
min	0.02	0.17	0.02	0.76
avg	0.07	1.27	1.68	3.33
max	0.20	2.31	6.29	8.31
HNO₃				
	Pb	Cd	Cu	Zn
min	0.02	0.12	0.02	0.16
avg	0.05	1.05	0.48	0.63
max	0.10	2.31	0.97	1.06

The exchangeable lead in the soil is small compared to total soil lead (Fig. 4). Up to 95 % of the lead and 83 % of the copper can form complexes with EDTA (Fig. 5). Zinc and cadmium that was NH₄NO₃-extractable was up to 41 % and 82 % of total, respectively. These elements are more available than lead and copper.

Fern leaf and root tissue concentrations of lead, cadmium, copper and zinc are several fold greater than in the soil NH₄NO₃ extracts (Fig. 3, Tab. 1).

Fern tissue concentrations of most metals were greater than in the soil EDTA extracts (Fig. 3). Only the lead concentrations in the fern leaves were clearly less than in the soil EDTA extracts (Tab. 1).

If the content of organic carbon is high, heavy metals are probably bound to humic acids and are, therefore, less available for plant uptake. Ferns with their root system primarily in the humic layers accumulate less of these metals than do ferns whose roots are largely in the mineral horizons. The accumulation of Cd and Pb is more clearly related to the content of organic carbon in the soil than is that of Zn and Cu (Fig. 3).

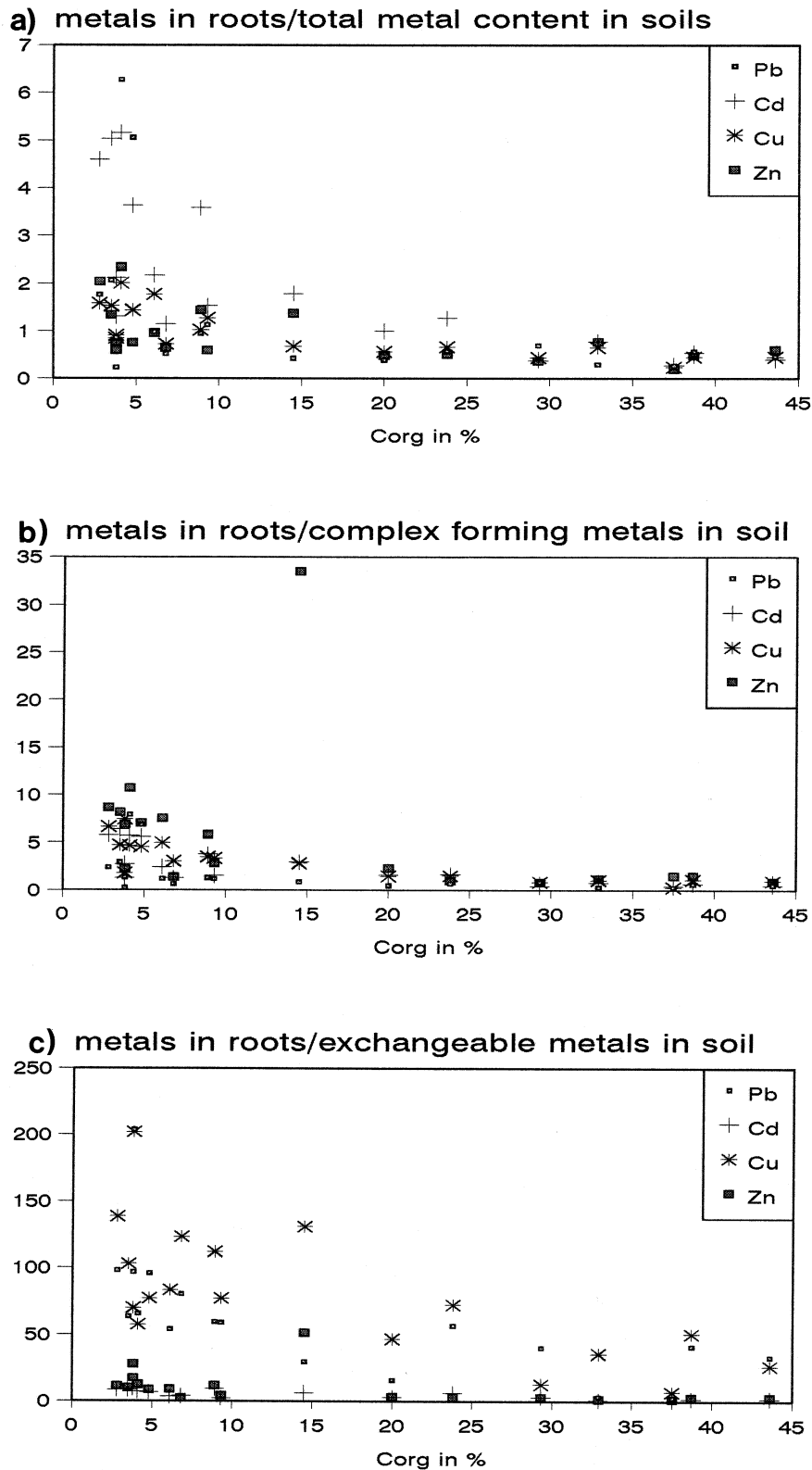


Fig 3: Relationships between the accumulation of metals in fern roots relative to a) total (HNO₃-extractable) soil metals b) complex forming (EDTA-extractable) soil metals c) exchangeable (NH₄NO₃-extractable) soil metals and the organic carbon content of the soil.

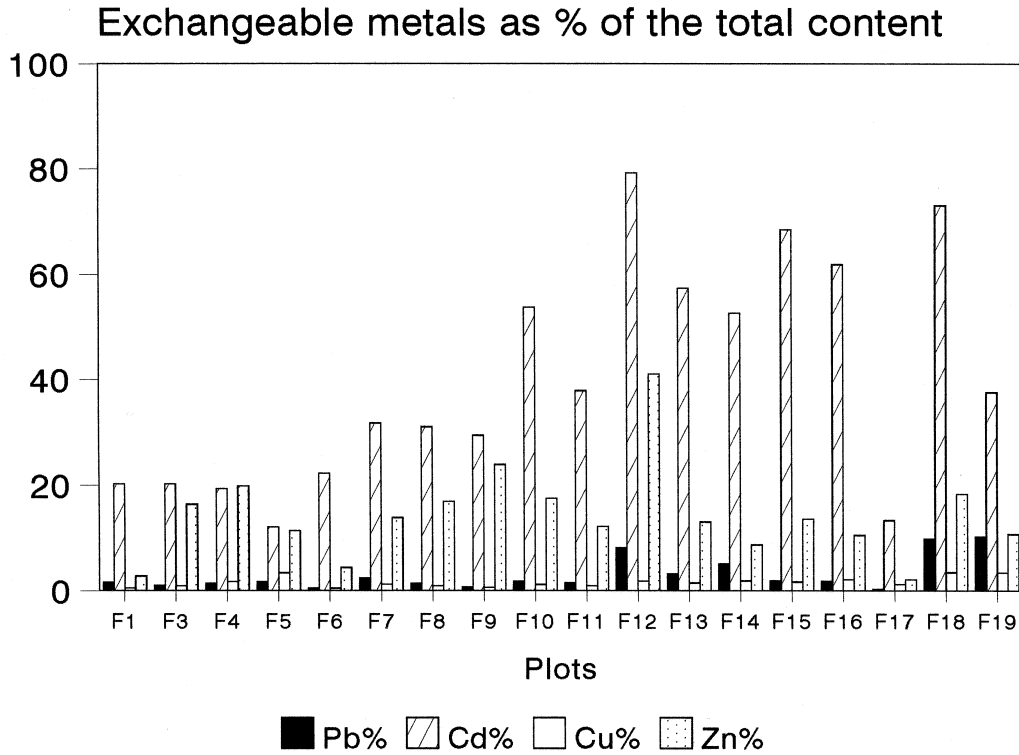


Fig. 4: Exchangeable heavy metals in the soil as a percent of the total soil content.

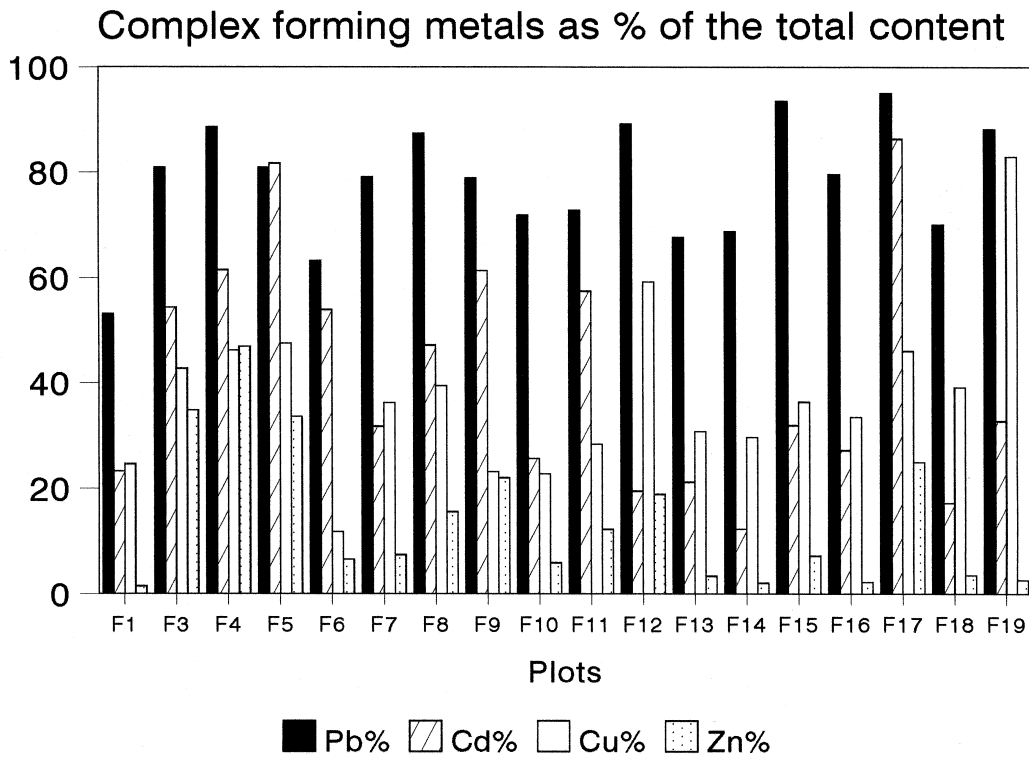


Fig. 5: Complex forming heavy metals in the soil as a percent of the total soil content.

The rank correlations between the mobile metal fractions in the soil as percent of the respective total amounts are shown in Tab. 2 for several soil properties. The lower the pH of the soil solution, the higher is the fraction of the heavy metals in the NH_4NO_3 extract. The complex forming cadmium is positively correlated with pH. Acidification of the soil is known to increase mobility of cadmium (HERMS & BRÜMMER 1980).

Higher contents of organic carbon in the soil are correlated with a larger fraction of EDTA- extractable copper (Tab. 2). The complex forming fractions of copper and lead are positively correlated with the C/N ratio (Tab. 2).

Tab. 2: Rank correlations between a) the exchangeable as well as b) the complex forming heavy metals as a percent of the total metal amount in the soil and the pH, the content of organic carbon and the C/N ratio (n=18, signif.: * 0.01, ** 0.001).

a) Exchangeable heavy metals				
	pH(CaCl_2)	pH(H_2O)	%Corg	C/N
Pb	-0.6921**	-0.6234*	0.0680	0.1208
Cd	-0.6091*	-0.4827	-0.2877	-0.1041
Cu	-0.3266	-0.3127	0.1750	0.1199
Zn	-0.4518	-0.4584	0.2639	0.2797
b) Complex forming heavy metals				
	pH(CaCl_2)	pH(H_2O)	%Corg	C/N
Pb	-0.0232	-0.0732	0.5373	0.5798*
Cd	0.5819*	0.4789	0.2729	0.1230
Cu	-0.2436	-0.3101	0.7282**	0.6745*
Zn	0.2866	0.1995	0.4436	0.3961

4 Conclusions

The accumulation of these metals in fern leaf and root tissues indicate some interesting relationships with soil metal fractions and soil properties. Yet, this does not explain mechanisms of plant uptake and retention of the metals. Since the fern roots were washed, uptake of the heavy metals from the soil solution by the roots is indicated. However for the fern leaves, metals on the leaf surface from dry deposition are necessarily not excluded from the analyses of tissue concentration.

The accumulation of metals in fern roots is correlated with soil properties and particularly the soil organic carbon content.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge: B. Ruthsatz, Department of Geoscience, Division of Geobotany at the University of Trier for laboratory space and facilities and W. Klein for reading the manuscript. B. van Saan was the recipient of a fellowship from the Cusanuswerk.

References

- BAUMEISTER, W. & W. ERNST, 1978: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. 3. Aufl. Fischer, Stuttgart/New York: 416 S.
- HERMS, U. & G. BRÜMMER, 1980: Einfluß der Bodenreaktion auf Löslichkeit und tolerierbare Gesamtgehalte an Nickel, Kupfer, Zink, Cadmium und Blei in Böden und kompostierten Siedlungsabfällen. Landwirtschaftl. Forschung 33: 408-423.
- HÖHNE, H. & B. RICHTER, 1981: Untersuchungen über den Mineralstoff- und Stickstoffgehalt von Farnkräutern. Flora 171:1-10.
- LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl.: 394 S.
- van SAAN, B., 1995: Schwermetalle in Wäldern in der Umgebung der Bleihütte Braubach. Dissertation Universität Trier. Shaker, Aachen: 135 S.
- TAUBÖCK, K., 1942: Über die Lebensnotwendigkeit des Aluminiums für Pteridophyten. Bot. Arch. 43: 291-304.
- WITTIG, R. & H. NEITE, 1990: Beziehungen zwischen den verschiedenen Schwermetallfraktionen in Böden und Pflanzen sowie der Zusammensetzung und Bewurzelung der Krautschicht ausgewählter Waldökosysteme Nordrhein-Westfalens. Forschungsbericht Forschungsprogramm Land Nordrhein-Westfalen "Luftverunreinigungen und Waldschäden", 14, MURL NW, Düsseldorf: 53 S.

Adresse der Autoren

Dr. Beatrice van Saan
Abt. Spezielle Botanik
Universität Ulm
Albert-Einstein-Allee 11
D-89081 Ulm

Dr. habil. Willy Werner
Universität Trier
Fachbereich VI/Geobotanik
D-54286 Trier

Wachstum und Nährstoffverteilung in *Carex acutiformis* auf unterschiedlich mineralisiertem Niedermoortorf nach Wiedervernässung

Marian Kazda

Synopsis

Growth and nutrient allocation in *Carex acutiformis* on intact and mineralized peat following waterlogging

Decrease in the ground water table in fens causes severe consequences to site properties. The mineralization of the substrate leads to carbon and nitrogen losses accompanied by acidification. Simultaneously to these changes, the plant species composition changes rapidly from a *Carex* dominated herb layer towards nitrophilous and acidophilous species. The aim of this study was to test, whether *Carex acutiformis* as a typical sedge of undisturbed *Alnus glutinosa* fens can grow on these altered peat substrates, if they are waterlogged again. For this purpose, plants of *C. acutiformis* were planted in one intact peat substrate and two others with different degrees of mineralization and iron enrichment. Plants were grown in large hydroponic pots placed in randomised order in the botanical garden of the University of Düsseldorf, Germany, under optimal water supply. After one vegetation period they were harvested, divided into roots, rhizomes, green leaves and yellow leaf tips and analysed for nutrients. Surprisingly, plants on the mineralized substrates have shown the best growth of the leaves and rhizomes, whereas the root growth was the highest in plants on the intact peat. Despite lower nitrogen content in the mineralized peat substrates, nitrogen supply was not found limiting for *Carex* growth. The performance was significantly correlated to the phosphorus nutrition however. Iron highly available on the mineralized substrates was found in the roots and subsequently enriched in the leaf tips, what could cause their yellowing. Even considering this disorders, *C. acutiformis* was found to be growing well on the altered substrates after restoration of the previous water regime.

Keywords

Iron, nitrogen, nutrient distribution, peat mineralization, phosphorus, sedge growth, wetland drainage and restoration

1 Einleitung

Weite Landschaftsteile am linken Niederrhein sind seit einigen Jahrzehnten von Grundwasserabsenkungen betroffen. Die dort weit verbreiteten nährstoffreichen Niedermoore reagieren auf Entwässerung mit einer raschen Umsetzung des Torfes (KAZDA & al. 1992), wie es auch für andere Gebiete beschrieben wurde (TÓTH 1983, KAJAK 1985, GROOTJANS & al. 1986, KUNTZE 1988). Dadurch kommt es zur Boden-

versauerung und Nährstoffverlusten (KAZDA 1995). Gleichzeitig mit der Austrocknung führen diese Substratveränderungen zu starken Vegetationsverschiebungen in Richtung nitrophile oder acidophile Vegetation (RÖDEL 1987, VERBÜCHELN & al. 1990, KAZDA & al. 1992, KAZDA 1995). Die in intakten Erlenbruchwäldern des *Carici elongatae-Alnetums* (VERBÜCHELN & al. 1990) dominante Sumpfschilf (*Carex acutiformis* EHRH) verschwindet gänzlich. In einem von der Grundwasserabsenkung betroffenen Erlenbruchwald nahe Hückelhoven, Nordrhein-Westfalen, konnte aus der Überlagerung der Isolinien des Grundwasserstandes mit der Verbreitung der *C. acutiformis* festgestellt werden, daß sie dominierend fast ausschließlich innerhalb der 50 cm Isolinie des sommerlichen Grundwasserstandes vorkommt (KAZDA 1995). Diese noch intakten Stadien haben signifikant höhere pH-Werte, austauschbare Kalzium- und Magnesiumgehalte sowie organische Kohlenstoffgehalte im Substrat bei gleichzeitig weitaus geringerem austauschbarem Aluminium (KAZDA & al. 1992).

Die *Carex acutiformis* wird als eine typische Art der Feuchtwiesen, Sümpfe und Erlenbruchwälder beschrieben, wobei sie besser nährstoffversorgte Standorte bevorzugt (JANIESCH 1986, VERBÜCHELN & al. 1990). Sie wurde als eine Pflanze beschrieben, die die Ammoniumversorgung stärker bevorzugt (JANIESCH 1986), wie dies auch unter reduzierenden Bedingungen der Fall ist. Diese allgemeinen Standortsansprüche lassen vermuten, daß Mineralisierung, Versauerung, Nitratüberschuß und Nährstoffverluste im Zuge der Niedermoor austrocknung die Vitalität der Segge deutlich herabsetzen. Es ist daher fraglich, ob die so veränderten Substrate eine Wiederbesiedlung durch die *C. acutiformis* bei einer eventuellen erneuten Vernässung zulassen. Um dies zu prüfen, wurde ein Topfversuch mit dieser Pflanze angelegt, wo das Wachstum bei optimaler Wasserversorgung an zwei stark veränderten und einem natürlichen Substrat untersucht wurde.

2 Methoden

Für die Untersuchungen wurden Jungpflanzen und Substrate aus einem größeren Bruchwaldkomplex im Talgebiet des Millicher Baches nördlich von Hückelhoven entnommen. Die intakten Zonen dieses Erlenbruchwaldes sind pflanzensoziologisch dem *Carici-elongatae-Alnetum iridetosum* zuzuordnen (VERBÜCHELN & al. 1990). In diesem Erlenbruchwald (ausführliche Standortsbeschreibung in KAZDA & al. (1992) waren in unmittelbarer Nachbarschaft unterschiedliche Sukzessionsstadien anzutreffen, in welchen drei Substrate geworben wurden (Kurzbezeichnung in Klammern). Die Böden werden in der intakten Kernzone durch stark humifizierte lockere Niedermoor-torfe gebildet (Substrat "Torf intakt"). Außerhalb dieser Zone zeichnen sich die Entwässerungsstadien durch eine an den freigestellten Erlenwurzeln erkennbare Torfsackung von bis zu einem Meter aus. In den "sauren" Entwässerungsstadien, die durch *Rubus fruticosus* agg. (L.) und Farne *Athyrium filix-femina* (L.) ROTH und *Dryopteris carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS charakterisiert sind, befinden sich noch über 1 Meter mächtige Torfschichten. Dieser stark veränderte Torf ist schwarz, kompakt, stellenweise mit rostigen Eisenanreicherungen verfärbt (Substrat "Torf mineralisiert"). Bei einer weit fortgeschrittenen Torfmineralisierung wird der Boden ärmer an organischer Substanz, wobei Eisenüberzüge der Aggregate auffällig werden. Diese eisenreichen Anmoor-Gleye sind vor allem in den eutrophierten Entwässerungsstadien mit der Großer Brennessel (*Urtica dioica* L.) und der Goldnessel (*Lamiastrum galeobdolon* (L.) NATHH.) zu finden (Substrat "Mineralboden"). Tab. 1 zeigt die chemischen Substrateigenschaften am Versuchsende.

Die Versuchspflanzen wurden im gleichen Gebiet aus einer intakten Zone entnommen. Die Entnahme erfolgte Ende März, als die jungen Triebe bereits sichtbar wurden. Die Carex-Pflanzen wurden von den Rhizomen abgetrennt und nur solche weiterverwendet, deren Größe ca. 10 cm betrug. Die insgesamt 36 Jungpflanzen wurden dann zufällig an die drei Substrate aufgeteilt und in 15 l Hydrokulturtöpfe eingepflanzt. Diese wurden einzeln in 20 l PE Eimer eingesetzt. Diese 36 Versuchstöpfe wurden zufallsverteilt in zwei Reihen angeordnet und eine Vegetationsperiode lang im Botanischen Garten der Universität Düsseldorf optimal bewässert. Danach wurden die gesamten Pflanzen aus dem Substrat herauspräpariert und in die Kompartimente "Wurzeln", "Rhizom", "Blätter grün" und "Blätter gelb" zerlegt. Nach 24-Stunden Trocknen bei 60 °C wurde die Trockenmasse bestimmt und das Pflanzenmaterial mit einer Kugelmühle homogenisiert. In den Pflanzenproben sowie im Substrat wurden die Gesamtgehalte von P, K, Ca, Mg, Fe, Al und Mn in einem HNO₃-Aufschluß mittels ICP-AES Plasma II (Perkin-Elmer, Norwalk, Co. USA) bestimmt. Die Stickstoffgehalte wurden im Kjeldahl-Aufschluß ermittelt.

Der Einfluß des Substrates auf die einzelnen Wachstumsparameter sowie die Nährstoffgehalte wurden mittels Varianzanalyse getestet. Die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Mittelwerten der untersuchten Parameter wurde mit einem mehrfachen Mittelwertsvergleichstest nach DUNCAN mit dem Statistikprogramm Statistika (StatSoft inc. Tulsa, Ok. USA) geprüft.

3 Ergebnisse

In Abb. 1 sind die mittleren Biomassen der *Carex acutiformis* an den drei Substraten dargestellt, aufgeteilt nach unter- und oberirdischen Kompartimenten. Die Biomassebildung auf den drei untersuchten Substraten unterscheidet sich signifikant voneinander. Im oberirdischen Bereich bilden die Pflanzen auf dem intakten Torf die geringste Blattbiomasse. Diese ist signifikant niedriger als auf den beiden mineralisierten Torfvarianten. Auf den veränderten Substraten waren allerdings Teile der Blätter gelbspitzig. Im unterirdischen Bereich verhält sich die Biomasseverteilung umgekehrt. Auf dem intakten Torf wurde die größte Wurzelbiomasse ausgebildet, während die Pflanzen auf den mineralisierten Substraten signifikant weniger Wurzelbiomasse hatten. Umgekehrt proportional zu der Wurzelbiomasse hatten die Pflanzen ihre Ausläufer ausgebildet.

Um diese auffälligen Unterschiede im Wuchsverhalten auf den einzelnen Substraten zu begründen, wurden Nährstoffanalysen in allen Biomassekompartimenten durchgeführt (Tab. 2). Die Gesamtstickstoffgehalte zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Varianten (Abb. 2). Die gelben Blattspitzen der beiden veränderten Substrate sind nicht signifikant höher als die der zugehörigen grünen Blätter. Die Phosphorgehalte (Abb. 3) zeigen auffällige Unterschiede zwischen den Pflanzen auf dem intakten Torfsubstrat einerseits und den beiden mineralisierten Substraten andererseits. So sind insbesondere im unterirdischen Bereich die Phosphorgehalte mehrfach niedriger als in den beiden Vergleichsvarianten. Die Gehalte an Phosphor in den drei Versuchssubstraten (siehe Legende der Abb. 3 bzw. Tab. 1) sind nur auf dem Mineralbodensubstrat deutlich höher. Bei keinem anderen Makronährstoff konnten so auffällige Unterschiede wie bei Phosphor festgestellt werden.

Biomasse von *Carex acutiformis*

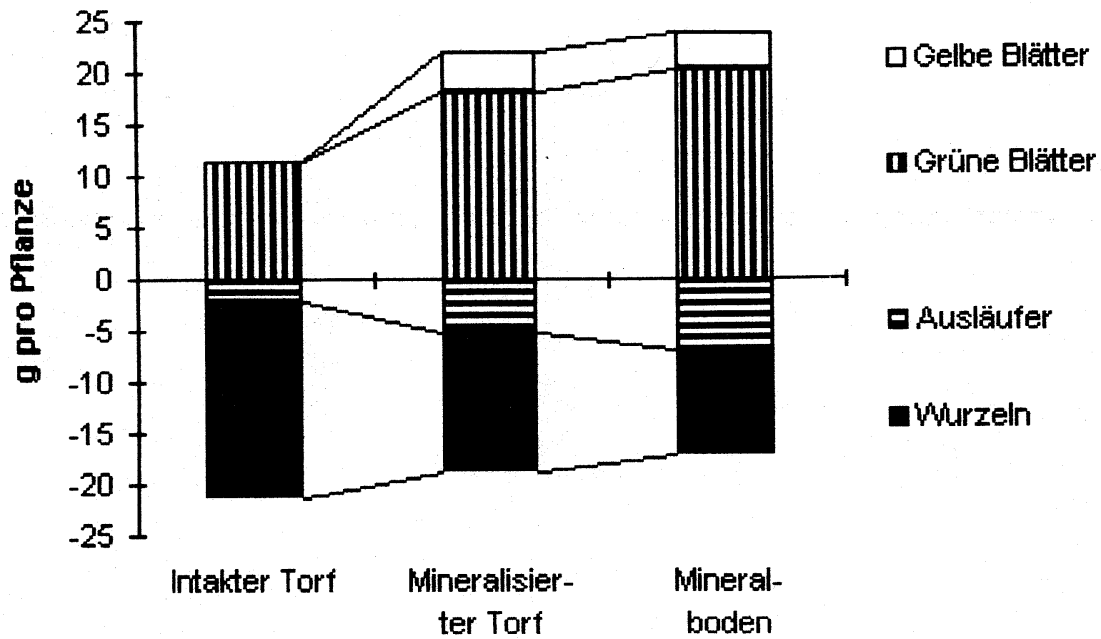


Abb. 1: Mittlere Biomasse der untersuchten Pflanzenteile auf den drei Substraten

Fig. 1: Mean biomass of the different plant compartments on the three substrates

Tab. 1: Chemische Eigenschaften der verwendeten Substrate (alle Elemente im Gesamtaufschluß)

Tab. 1: Chemical properties of the used peat substrates: (All data are total amounts from acid digestion expressed on dry matter basis.)

	pH	C	N	P	Ca	Mg	K	Mn	Fe	Al
Substrat		mg g ⁻¹ TS						mg kg ⁻¹ TS		
Torf intakt	4,7	46,90	2,32	1,04	9,78	1,40	2,63	115,8	14908	17978
Torf mineralisiert	4,3	34,41	1,81	1,29	3,53	2,20	4,59	265,3	28786	28743
Mineralboden	4,9	27,44	1,54	5,21	2,38	1,22	2,53	140,9	107370	15104

Abb. 2:
Mittlere Gehalte
an Gesamtstickstoff
in den
untersuchten
Pflanzen (Balken
zeigen die
Standardabweichung)

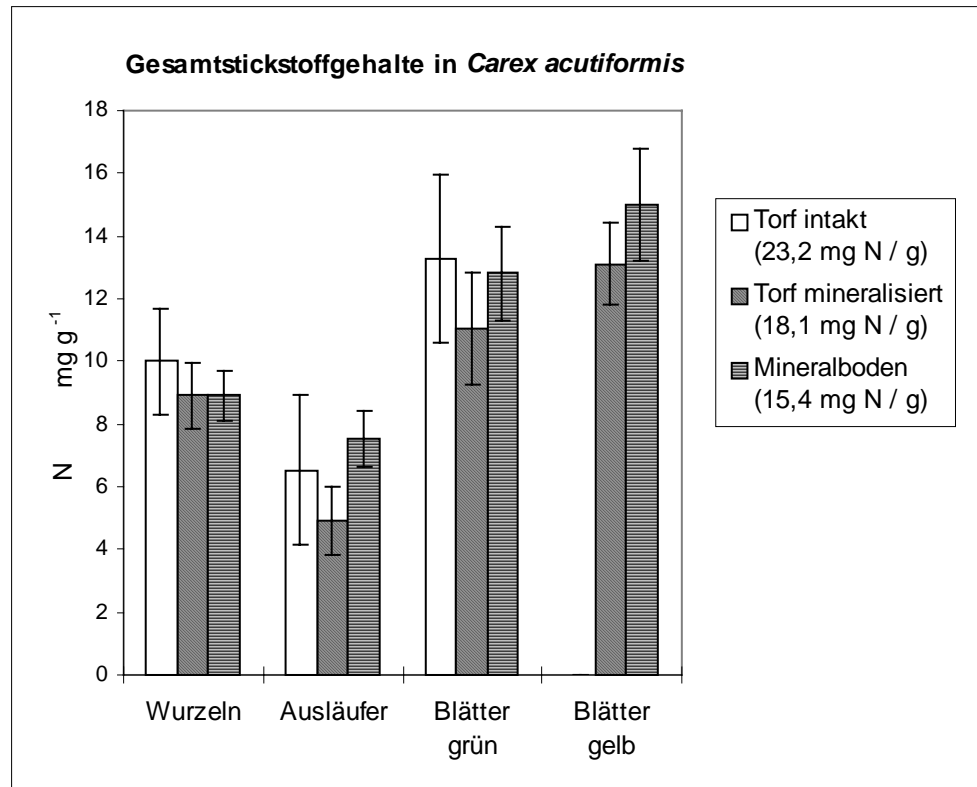


Fig. 2:
Mean nitrogen
contents in the
investigated
plants (Vertical
bars indicate
standard deviation)

Abb. 3:
Mittlere
Phosphor-
gehalte in den
untersuchten
Pflanzen
(Balken zeigen
die Standardabweichung)

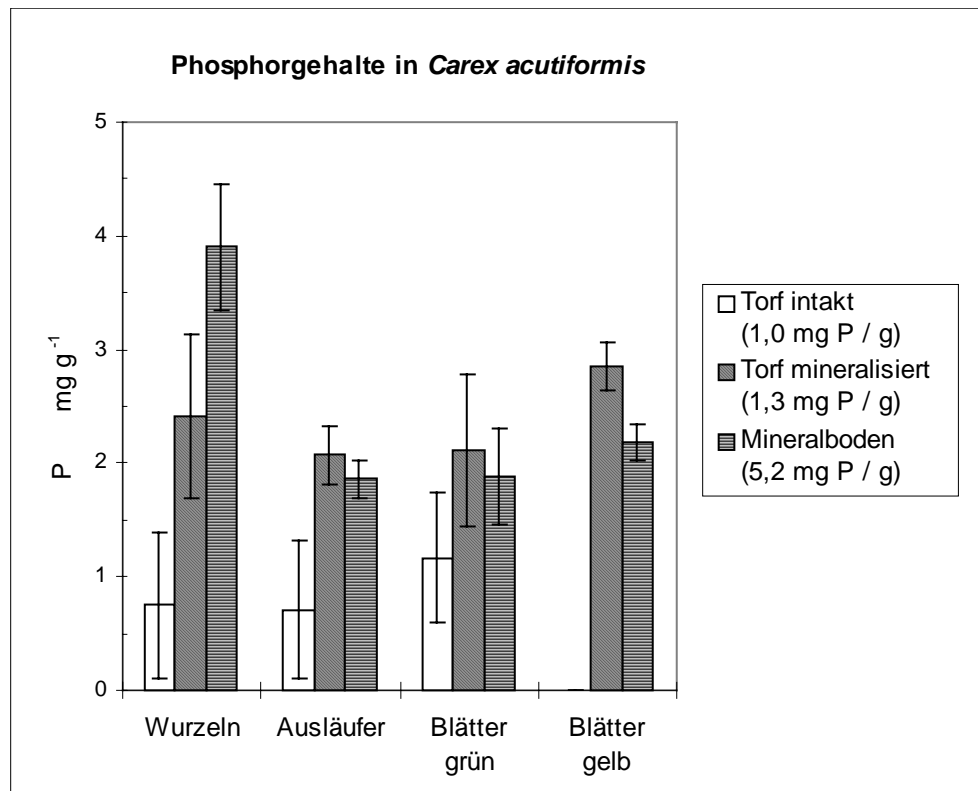


Fig. 3:
Mean
phosphorus
contents in the
investigated
plants (Vertical
bars indicate
standard deviation)

Wie in Tab. 1 gezeigt werden konnte, unterscheiden sich die einzelnen Substrate beträchtlich in ihrem Gesamteisengehalt. Die Eisen-Gehalte in den Kompartimenten der untersuchten Pflanzen (Abb. 4) zeigen entsprechend große Unterschiede an Eisengehalten in den unterirdischen Pflanzenorganen. Hier liegen die Unterschiede zwischen den Pflanzen auf dem intakten Torf, gegenüber denen auf dem eisenhaltigen Mineralboden um den Faktor 10 auseinander. Dem gegenüber findet man keine so deutliche Erhöhung bei den grünen Blättern. Diese sind zwar auf dem eisenhaltigen Mineralbodensubstrat höher als auf den anderen zwei eisenärmeren Substraten, jedoch liegen sie ebenfalls unter 1 mg g^{-1} Trockensubstanz. Die gelben Blattspitzen auf dem eisenreichen Substrat (828 mg kg^{-1}) liegen in ihren Eisengehalten signifikant höher als die der grünen Blätter (1043 mg kg^{-1}).

Tab. 2: Mittlere Elementgehalte in den Pflanzenorganen

Tab. 2: Mean element contents in different plant compartments

Substrat	Kompartiment	N	P	Ca	Mg	K	Mn	Fe	Al	
		mg g ⁻¹ TS					mg kg ⁻¹ TS			
Torf intakt	Blätter grün	13,27	1,17	3,80	1,12	16,98	258,1	388	153	
	Ausläufer	6,53	0,71	1,43	0,63	12,39	28,7	802	168	
	Wurzel	10,01	0,75	5,10	1,17	6,36	122,0	6783	1795	
Torf mineralisiert	Blätter gelb	13,10	2,85	2,51	0,36	13,89	246,7	690	155	
	Blätter grün	11,03	2,11	2,13	0,91	13,29	405,2	413	143	
	Ausläufer	4,93	2,07	0,86	0,40	8,79	103,1	3015	250	
	Wurzel	8,93	2,41	2,37	0,66	4,94	216,0	23624	2564	
Mineralboden	Blätter gelb	15,01	2,18	2,67	0,32	15,09	67,5	1043	130	
	Blätter grün	12,81	1,89	2,36	1,11	11,60	190,4	828	78	
	Ausläufer	7,55	1,86	1,03	0,40	8,97	30,6	14332	92	
	Wurzel	8,93	3,90	2,25	0,63	4,55	75,2	59759	931	

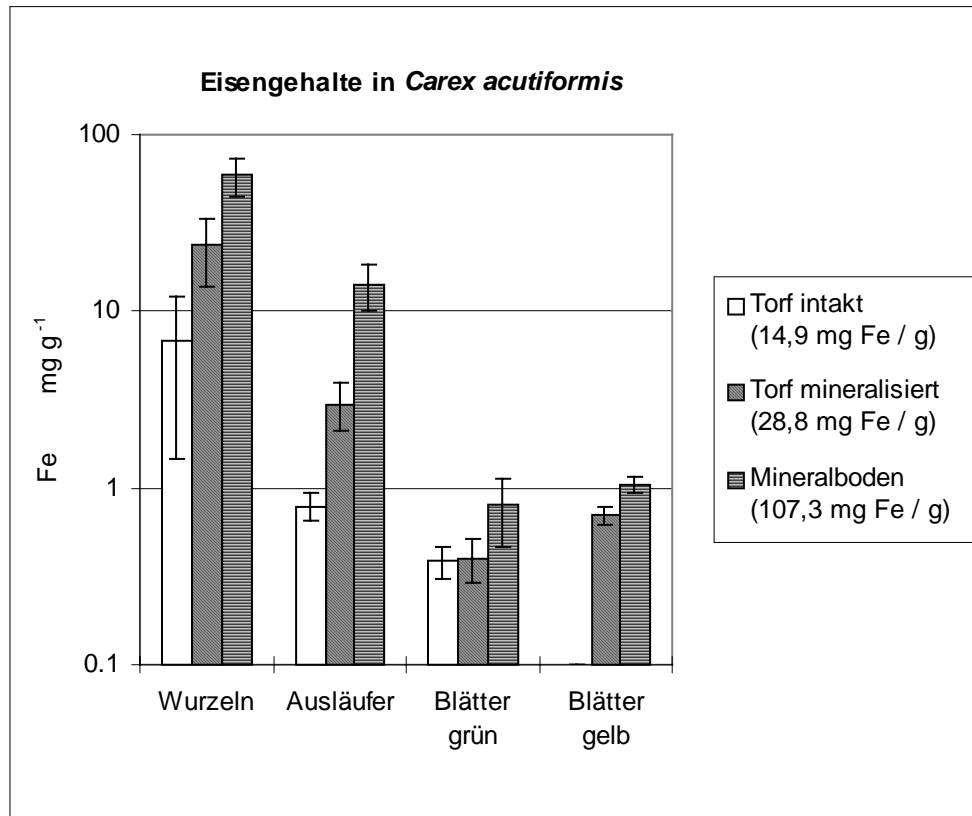


Abb. 4: Mittlere Eisengehalte in den untersuchten Pflanzen (Balken zeigen die Standardabweichung)

Fig. 4: Mean iron contents in the investigated plants (Vertical bars indicate standard deviation)

4. Diskussion

Für das unterschiedliche Wuchsverhalten der Pflanzen auf den drei untersuchten Substraten wirkt bei gleicher Wasserversorgung das Angebot an bestimmten Stoffen entscheidend. Das Wachstum von *Carex acutiformis* wird durch steigende Ammoniumversorgung stärker gefördert als durch Nitrat (JANIESCH 1986). In den Pflanzensubstraten herrschten reduzierende Bedingungen, so daß Stickstoff als Ammonium angeboten wurde. Obwohl sich die drei Substrate in ihrem Stickstoffgehalt deutlich unterschieden (Tab. 1), ist das Stickstoffangebot als sehr gut einzustufen, da auch das am stärksten mineralisierte Substrat über 1,5 % Stickstoff verfügt und daher deutlich über den üblichen Gehalten im Mineralboden liegt. Das Stickstoffangebot kann also weder vom Substrat noch nach den Gehalten in den Pflanzenorganen als bestimmend für das Pflanzenwachstum angesehen werden. Trotzdem ist es auffällig, daß sich die Sproß/Wurzel-Verhältnisse auf den zwei mineralisierten Substraten in Richtung höhere oberirdische Biomasse verschieben und gleichzeitig der Anteil der Ausläufer im unterirdischen Bereich sehr deutlich zunimmt. Die Pflanzen auf den mineralisierten Substraten zeigen daher eine viel höhere Vitalität, die sich auch in der verstärkten Tendenz zur vegetativen Vermehrung äußert.

Wie aus den Stickstoffgehalten ersichtlich wird, sind die unterschiedlichen Sproß/Wurzel-Verhältnisse auf den Substraten nicht auf das Stickstoffangebot zurückzuführen, da bei hoher Stickstoffverfügbarkeit die oberirdische Biomasse verstärkt

gebildet werden müßte. Ein Zusammenhang zwischen der Biomassebildung und den untersuchten Nährstoffen konnte nur bei Phosphor gefunden werden. So weisen die Pflanzen auf dem intakten Substrat die niedrigsten Phosphorgehalte in allen ihren Organen auf, obwohl die Gehalte im Substrat nur geringfügig unter denen des mineralisierten Torfes liegen. Die Erklärung dafür muß daher in der schlechteren Phosphorverfügbarkeit im intakten Torfsubstrat zu suchen sein. Nach Untersuchungen von VERHOEVEN & al. (1990) über die Stickstoff- und Phosphormineralisierung in Hoch- und Niedermooren wird die labile, verfügbare Phosphorfraction in phanerogam dominierten Niedermooren relativ langsam bereitgestellt. Allerdings war *Carex acutiformis* nur in einem der 10 untersuchten Gebiete vorhanden. Dieser von hoher *Sphagnum*-Deckung gekennzeichnete Niedermoor wies einen besonders hohen extrahierbaren Phosphorvorrat auf. Es ist daher davon auszugehen, daß die zwei mineralisierten Substrate Phosphor in viel höherem Ausmaß zur Verfügung stellen konnten als dies den Gesamtgehalten entspricht und dadurch das Wachstum der untersuchten Segge besonders angeregt haben.

Die Eisenverfügbarkeit nimmt bei Sauerstoffmangel und Wasserstau, d. h. bei sinkenden Redoxpotentialen deutlich zu (SCHWAB & LINDSAY 1983). Es war daher zu erwarten, daß auf dem stark eisenhaltigen Mineralboden die *Carex acutiformis* auf dieses Eisenangebot mit den entsprechend hohen Gehalten in ihren Organen reagieren wird. Die Eisengehalte in den Wurzeln der *Carex*-Pflanzen auf dem eisenhaltigen, mineralisierten Substrat lagen nur auf der Hälfte der Substratwerte. In den Ausläufern ist eine Abnahme der Gehalte auf ca. 15 % der Gehalte im Mineralboden festzustellen. Im oberirdischen Bereich finden sich kaum erhöhte Eisengehalte gegenüber den anderen zwei Varianten. Dies bedeutet, daß *Carex acutiformis* Eisen in ihren Wurzeln effizient festlegt, bzw. von der Aufnahme ausschließen kann. Eine Anreicherung in den unterirdischen Ausläufern ist ebenfalls zu beobachten. Durch Eisenverlagerung in die oberirdischen Organe lagen die Gehalte in den grünen Blättern auf dem eisenhaltigen Substrat doppelt so hoch wie bei den Pflanzen auf den anderen zwei Substraten. Die vergilbten Blattspitzen der Pflanzen an den mineralisierten Substraten reicherten zusätzlich Eisen an. Es ist nicht auszuschließen, daß die Blattvergilbung aus einer Eisentoxizität resultieren könnte, da Blattgehalte von über 600 mg kg⁻¹ zehnfach über dem Bedarf von Kulturpflanzen liegen (MARSCHNER 1986).

Die Ergebnisse des Versuches haben dennoch überraschenderweise gezeigt, daß die *Carex acutiformis* auch die veränderten, eisenhaltigen Substrate aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet wiederbesiedeln kann, falls dies die Wasserhältnisse zulassen. Beobachtungen in einem wiedervernässten Erlenbruchwald nahe Baal in Nordrhein-Westfalen haben diese Versuchsbefunde bestätigt. Dort hat *Carex acutiformis* die durch acidophile Störungsvegetation vormals dominierten Bereiche mit einer Deckung von fast 100 % wiederbesiedelt. Allerdings könnte die Wiederbesiedlung auf nährstoffreichen Substraten etwas problematischer sein, wo die *Urtica dioica* stark konkurrenzkräftig bleibt. Die *Carex acutiformis* als charakteristische und dominierende Art des intakten Erlenbruchwaldes kann bei einer Wiedervernässung relativ schnell Fuß fassen. Die Frage nach den anderen, in dieser Untersuchung nicht berücksichtigten Arten bleibt dabei offen.

5 Danksagung

Herrn Prof. Dr. Rainer Lösch, Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf möchte ich für seine Unterstützung bei der Versuchsdurchführung herzlich danken. Herrn Ralf Weis und Frau Monika Lex danke ich für die sorgfältige Durchführung der Analytik, Frau Christel Necker für ihre Hilfe bei der Anfertigung der Abbildungen.

6 Literatur

- GROOTJANS, A.P., P.C. SCHIPPER & H.J. VAN DER WINDT 1986: Influence of drainage on N-mineralization and vegetation response in wet meadows. - Acta Oecologica Oecol. Plant. 7(21): 3-14.
- JANIESCH, P., 1986: Bedeutung einer Ernährung von *Carex*-Arten mit Ammonium oder Nitrat für deren Vorkommen in Feuchtgesellschaften. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde, 48: 341-354.
- KAJAK, A., 1985: Immediate and remote ecological consequences of the peatland drainage. - Polish Ecological Studies 11: 123-150.
- KAZDA, M. 1995: Changes in alder fens following a decrease in the ground water level - Results of a GIS application. - Journal of Applied Ecology 32: 100-110.
- KAZDA, M., G. VERBÜCHELN, M. LUWE & S. BRANS, 1992: Auswirkungen von Grundwasserabsenkungen auf Erlenbruchwälder am Niederrhein. - Natur und Landschaft 67(6): 283-287.
- KUNTZE, H., 1988: Nährstoffdynamik der Niedermoore und Gewässereutrophierung. - TELMA 18: 61-72.
- MARSCHNER, H., 1986: Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, 674 S.
- RÖDEL, D., 1987: Vegetationsentwicklung nach Grundwasserabsenkung. Dargestellt am Beispiel des Fuhrberger Feldes in Niedersachsen. Schriftenreihe des Fachbereiches Landschaftsentwicklung. TU Berlin, Sonderheft S1, 245 S.
- SCHWAB, A.P. & W.L. LINDSAY, 1983: Effect of redox on the solubility and availability of iron. - Soil Sci. Soc. Am. J. 47: 201-205.
- TÓTH, A., 1983: Die Nutzung und der Schutz der ungarischen Moore. - TELMA 13: 153-160.
- VERBÜCHELN, G., R. KRECHEL & R. WITTIG, 1990: Die erlenreichen Waldgesellschaften der Schwalm-Nette-Platten und ihrer Randgebiete. - Tuexenia 10: 419-432.
- VERHOEVEN, J.T.A., E. MALTBY & M.B. SCHMITZ, 1990: Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs. - Journal of Ecology, 78: 713-726.

Adresse des Autors:

Prof. Dr. Marian Kazda
Abteilung Spezielle Botanik
Universität Ulm
Albert Einstein Allee 11
89081 Ulm

Veränderungen im Stickstoffhaushalt von Wildgräsern der „Unteren Havelaue“ in Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit

Axel Gzik

Synopsis

Changes in nitrogen metabolism of wild grasses in the floodplain of the lower Havel in dependence on water availability

The influence of different stress conditions on proline content, α -amino-nitrogen level, pattern of soluble amino acids and on photosynthesis was investigated in *Agrostis stolonifera* and *Phalaris arundinacea*. Osmotic stress, salt stress and drought stress resulted in a rapid accumulation of proline in leaves and roots. Therefore, proline level is a suitable stress indicator in tissues suffering from limited water availability.

The observed increase in α -amino-nitrogen is most probably a result of protein degradation under stress conditions. But differences in the alteration of several amino acids suggest that some compounds are deaminated and decomposed in respiration while others are accumulated for nitrogen storage under stress conditions.

Photosynthesis was inhibited by limited water availability. No fundamental differences were found in stress reactions of both plant species.

Keywords

Agrostis stolonifera, *Phalaris arundinacea*, amino acids, proline, photosynthesis, drought stress, osmotic stress, salt stress, polyethylene glycol

Agrostis stolonifera, *Phalaris arundinacea*, Aminosäuren, Prolin, Photosynthese, Trockenstreß, osmotischer Streß, Salzstreß, Polyethylenglycol

1 Einleitung

Die Gefährdung sensibler Biotope gewinnt auf Grund des prognostizierten Klimawandels auch in Mitteleuropa an Bedeutung. Um Feuchtbiotope, von denen es im Land Brandenburg noch besonders viele mit reichhaltiger Naturausstattung gibt, durch ein geeignetes Management auch künftig erhalten zu können, sind vertiefte Kenntnisse zur Streßtoleranz der charakteristischen Pflanzenarten erforderlich.

Das Gebiet der unteren Havel zählt auf Grund der großen Artenvielfalt zu den ökologisch wertvollsten Flußauen Mitteleuropas. Regelmäßige Überflutungen durch Elberückstau und Havelhochwasser prägen diese Landschaft als einzigartigen Lebensraum.

Unser Wissen über die Folgen von Veränderungen abiotischer Standortfaktoren auf die vielschichtigen Lebensprozesse in den Auenlandschaften ist noch sehr begrenzt. Unklar ist, wie sich die Stilllegung der Schöpfwerke (seit 1990), die geplanten wasser-

baulichen Maßnahmen des Verkehrsprojektes 17 oder der globale Klimawandel auf Stabilität und Dynamik der sensiblen Flußauenlandschaft auswirken werden.

In der vorliegenden Arbeit sind Ergebnisse zur Früherkennung von Streßbelastungen und zur Aufklärung von Streßreaktionen bei zwei kleinräumig bestandsbildenden Gräsern der Unteren Havelaue dargestellt.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenanzucht und Streßapplikation

Sproßstecklinge von *Agrostis stolonifera* und *Phalaris arundinacea* wurden in Quarzkies (Korngröße 0,6 bis 1,2 mm) bzw. in Boden vom natürlichen Standort bewurzelt und unter Zusatz von Vollnährlösung (Wopil, 2 g l⁻¹) über 3 Wochen im Gewächshaus kultiviert. Die Streßinduktion erfolgte nach Adaptation der Pflanzen an die Bedingungen in der Klimakammer (16h Licht, 240 µmol Photonen m⁻² s⁻¹, 22°C, 60% relative Luftfeuchtigkeit und 8h Dunkelheit, 18°C, 80% relative Luftfeuchtigkeit) über die Rhizosphäre, indem die Vollnährlösung durch Nährlösung mit definierten Mengen an Polyethylenglycol (6000) bzw. NaCl ersetzt bzw. nicht mehr ergänzt wurde, so daß das Substrat langsam austrocknete.

2.2 Probennahme und -aufarbeitung

Nach Aufschwemmen des Quarzkieses konnten die Pflanzen nahezu ohne Wurzelverluste entnommen werden. Zur Bestimmung des Prolingehaltes und zur Analyse des Aminosäuremusters wurde das Pflanzenmaterial mit 3%-iger Sulfosalicylsäure im gekühlten Mörser (-18°C) homogenisiert und die löslichen Aminosäuren extrahiert. Nach Zentrifugation (30 min bei 10000xg und 0°C) wurden die klaren Überstände für die Bestimmungen verwendet. Zur Ermittlung des Gesamtgehaltes an α -Aminostickstoff wurden die Aminosäuren in gleicher Weise extrahiert. Als Extraktionsmittel wurde jedoch anstelle von Sulfosalizylsäure 0,05M Phosphatpuffer pH 6,0 eingesetzt.

2.3 Prolinbestimmung

Der Prolingehalt wurde in Anlehnung an die Methode von BATES et al. (1973) bestimmt. Dabei handelt es sich um eine modifizierte Ninhydrinreaktion, die durch die löslichen Aminosäuren nur in sehr geringem Maße (Fehler < 2%) gestört wird (GZIK 1997, Vortrag zur InCom). Diese quantitative Prolinbestimmung ist sehr einfach, zuverlässig und kostengünstig, so daß sie für ein umfangreiches Screening auf Streßbelastungen bei verschiedenen Pflanzenarten im Biotop eingesetzt werden kann.

2.4 Bestimmung des α -Aminostickstoffs

Diese Bestimmung beruht auf der Reaktion der freien Aminogruppen mit 1,2-Naphthochinon-4-sulfonsäure unter nucleophiler Substitution der Sulfonsäuregruppe (NEHRING & HOCK 1971). Beim Übergang der o-chinoiden in die p-chinoide Struktur ändern sich die Absorptionseigenschaften (Farbwechsel von gelborange nach braunrot), so daß der Gehalt an primären Aminosäuren kolorimetrisch ermittelt werden kann.

2.5 Aminosäuremuster

Die quantitative Analyse der einzelnen primären Aminosäuren erfolgte mittels HPLC. Die Aminosäuren der salizylsauren Extrakte wurden mit Orthophthaldialdehyd umgesetzt, die gebildeten Derivate auf einer C18-Säule (Eurospher 100 C18, Knauer) mit einem Gemisch aus Na-acetat-Puffer (pH 7,0) und Methanol (Gradientenelution) bei 30°C getrennt und durch Fluoreszenzmessung detektiert (GZIK 1996). Die Auswertung erfolgte mit der Software „Eurochrom 2000“ der Firma Knauer.

2.6 Photosynthese

Die Photosyntheseraten wurden in der Klimakammer mit dem tragbaren Photosynthese- und Transpirationsmeßplatz LCA 4 der Firma ADC (Analytical Development Company, U.K.) bei einer PPFD von 600 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bestimmt. Die Blattoberflächentemperaturen lagen zwischen 25 und 28°C, die relative Luftfeuchtigkeit bei $60 \pm 2\%$.

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Früherkennung von Streßbelastungen

Da die sekundäre Aminosäure Prolin bei zahlreichen Arten unter Einwirkung von Stressoren, die den Wasserstatus der Pflanze unmittelbar oder mittelbar negativ beeinflussen, in besonders hohen Konzentrationen angereichert wird (SHEVYAKOVA 1983, GOOD & ZAPLACHINSKI 1994, GZIK 1996), überprüften wir die Möglichkeit der Früherkennung von Streßbelastungen durch die Ermittlung des Prolingehaltes.

In die Voruntersuchungen wurden mehrere Stressoren (Trockenstreß, osmotischer Streß, Salzstreß, Hitzestreß) und verschiedene Pflanzenarten (*Beta vulgaris*, *Zea mays*, *Agrostis stolonifera*, *Phalaris arundinacea*, *Carex gracilis*) einbezogen. Bei allen Analysen wurde deutlich, daß der Prolinspiegel in Blättern und Wurzeln sehr sensibel mit einem starken Anstieg reagiert. Eine Streßschwelle für die Induktion der Prolinakkumulation konnte nicht festgestellt werden (GZIK, unveröff.). Da es sich bei dieser streß-induzierten Reaktion nach DELAUNEY & VERMA (1993) um eine Entkopplung der Feedback-Inhibition handelt, ist für den Prolinanstieg keine zeitaufwendige Enzyminduktion Voraussetzung. Nach unseren Ergebnissen ist der Prolingehalt ein geeigneter Indikator für den physiologischen Zustand vieler pflanzlicher Gewebe in Belastungssituationen.

3.2 Streßreaktionen bei verringerter Wasserverfügbarkeit in der Rhizosphäre

Jungpflanzen aus Sproßstecklingen von *Agrostis stolonifera* und *Phalaris arundinacea* wurden in natürlichem Substrat unter kontrollierten Bedingungen in der Klimakammer einer zunehmenden Streßbelastung durch Austrocknung des Bodens ausgesetzt. Während die Prolinwerte in den Blättern unter Streßbedingungen sehr stark anstiegen und bereits nach 4 Tagen der Behandlung signifikant über den Kontrollen lagen, erhöhten sich die α -Aminostickstoffgehalte nur in geringerem Maße (Tab. 1). *Phalaris arundinacea* zeigte bei beiden Stoffwechselfparametern intensivere Streßreaktionen als *Agrostis stolonifera*.

Tab. 1: Veränderungen im Gehalt an Prolin und an α -Aminostickstoff in Blättern von *Agrostis stolonifera* und *Phalaris arundinacea* während einer zunehmenden Streßbelastung durch Austrocknung des Bodens (Versuchsbedingungen in der Klimakammer: 16h Licht, 240 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 22°C, 60% relative Luftfeuchtigkeit und 8h Dunkelheit, 18°C, 80% relative Luftfeuchtigkeit).

Tab. 1: Changes in proline and α -amino-nitrogen content in leaves of *Agrostis stolonifera* and *Phalaris arundinacea* in dependence on drought stress. The stress was induced in the rhizosphere by withholding of water (experimental conditions in the growth chamber: 16hrs. light, photon flux density of 240 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 22°C, 60% relative humidity and 8hrs. darkness, 18°C, 80% relative humidity).

Streßdauer in Tagen	<i>Agrostis stolonifera</i>		<i>Phalaris arundinacea</i>	
	Prolingehalt	α -Amino-N	Prolin	α -Amino-N
	Angaben in Prozent der Kontrollen			
4	161	112	550	135
7	412	136	2811	212
9	859	149	2725	255
11	1674	152	2603	282
14	1363	161	2593	303

Die starke Prolinakkumulation deutet darauf hin, daß dieser sekundären Aminosäure auch in den von uns untersuchten Gräsern aus Feuchtbiotopen eine besondere Bedeutung für die Stabilisierung des Stoffwechsels unter den Bedingungen des Trockenstresses zukommt (ASPINALL & PALEG 1981, SHEVYAKOVA 1983, RHODES 1987), während die Veränderungen im α -Aminostickstoffgehalt eher als Folge des streß-bedingten Proteinabbaus zu werten sind (TULLY & al. 1979).

Im Quervergleich beim Einsatz unterschiedlicher Stressoren, bei dem die Pflanzen zur kontrollierten Streßinduktion von osmotischem Streß und von Salzstreß in Quarzkies kultiviert wurden, beobachteten wir bei allen Stressoren in den Blättern eine Erhöhung im Prolin- (Abb.1) und im α -Aminostickstoffgehalt (Abb.2).

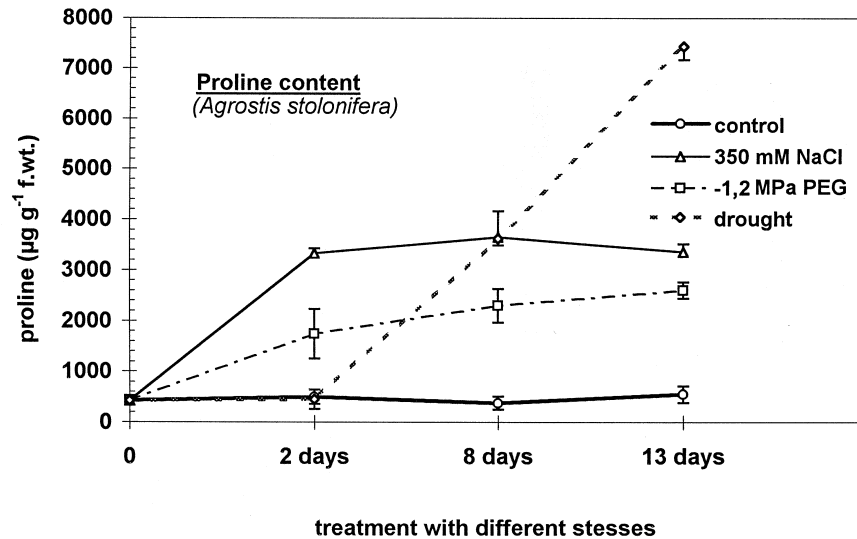


Abb. 1: Einfluß verschiedener Stressoren auf den Prolingehalt in Blättern von *Agrostis stolonifera*. Die Pflanzen wurden in Quarzkies kultiviert. Zur Induktion von osmotischem Streß und Salzstreß wurde zu Versuchsbeginn die Nährlösung durch PEG- bzw. NaCl-haltige Lösungen ersetzt (Trockenstreßinduktion und Versuchsbedingungen wie bei Tab. 1). Jeder dargestellte Wert zeigt den Mittelwert und die Standardabweichung aus 6 Einzelmessungen.

Fig. 1: Influence of different stress conditions on proline content in leaves of *Agrostis stolonifera*. Plants were cultivated on fine gravel. At the onset of treatment, the nutrient solution was replaced by PEG- or NaCl-solutions, respectively (induction of drought stress and other experimental conditions as described in Tab. 1). Each value indicated represents the mean value and standard deviation of 6 measurements.

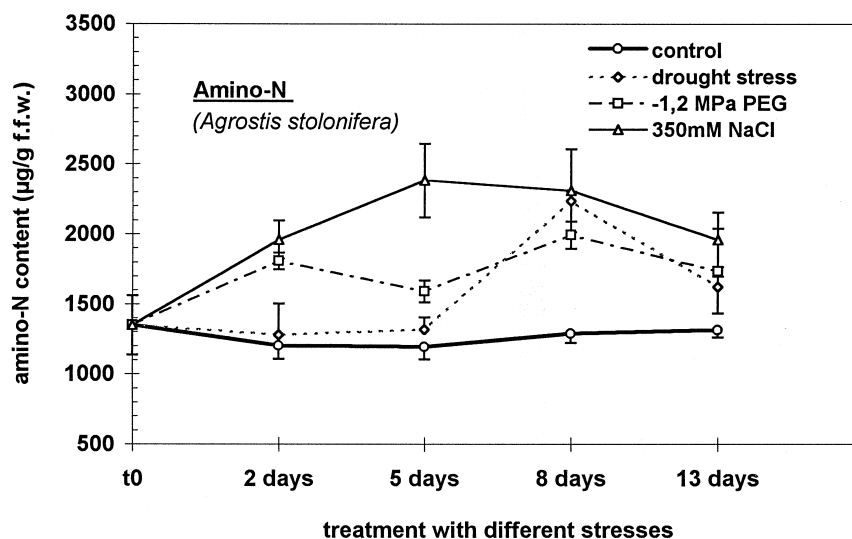


Abb. 2: Wirkung verschiedener Stressoren auf den α -Aminostickstoffgehalt in Blättern von *Agrostis stolonifera* (Versuchsbedingungen und statistische Auswertung wie bei Abb. 1).

Fig. 2: Effects of different stress conditions on α -amino-nitrogen content in leaves of *Agrostis stolonifera* (experimental conditions and statistical analysis as described in Fig. 1).

Während jedoch beim Dürrestreß mit Zunahme der Streßdauer der Prolingehalt kontinuierlich anstieg und zum Zeitpunkt des Absterbens der Blätter die höchsten Werte erreichte, wurden die Pools auch bei starkem osmotischen und starkem Salzstreß auf hohem Niveau stabilisiert. Die im Vergleich zum Trockenstreß deutlich früher einsetzenden Streßreaktionen sind darauf zurückzuführen, daß die Streßbelastung bei Applikation von PEG bzw. NaCl in die Rhizosphäre unmittelbar einsetzte, während beim Trockenstreß der Quarzkies erst nach 2-3 Tagen so stark ausgetrocknet war, daß Wassermangel in den Wurzeln vorlag. Beim α -Aminostickstoffgehalt beobachteten wir bei längerer Dauer des Trockenstresses (13d) eine Verringerung der Werte (Abb. 2), die mit verstärkter Desaminierung der Aminosäuren und Veratmung der C-Skelette erklärt werden kann. Die Ergebnisse weisen auch hier darauf hin, daß die Pflanzen bei starkem osmotischen oder Salzstreß den Stoffwechsel stabilisieren und damit auch bei einer längeren Streßdauer überleben können.

Die Veränderungen im Prolin- und im α -Aminostickstoffgehalt der Blätter von *Phalaris arundinacea* verliefen intensiver, aber in gleicher Richtung wie bei *Agrostis stolonifera*. Das gilt auch für die Ergebnisse zur Photosynthese (Abb. 3). Während Salzstreß bereits nach 2 Tagen die Gaswechselbilanz sehr stark beeinträchtigt, gehen die Photosyntheseleistungen bei osmotischem und bei Dürrestreß etwas langsamer zurück. Die starke Streßbelastung verursacht bei lang anhaltender Versuchsdauer bei allen drei Stressoren eine erhebliche Störung der Kohlenstoffassimilation.

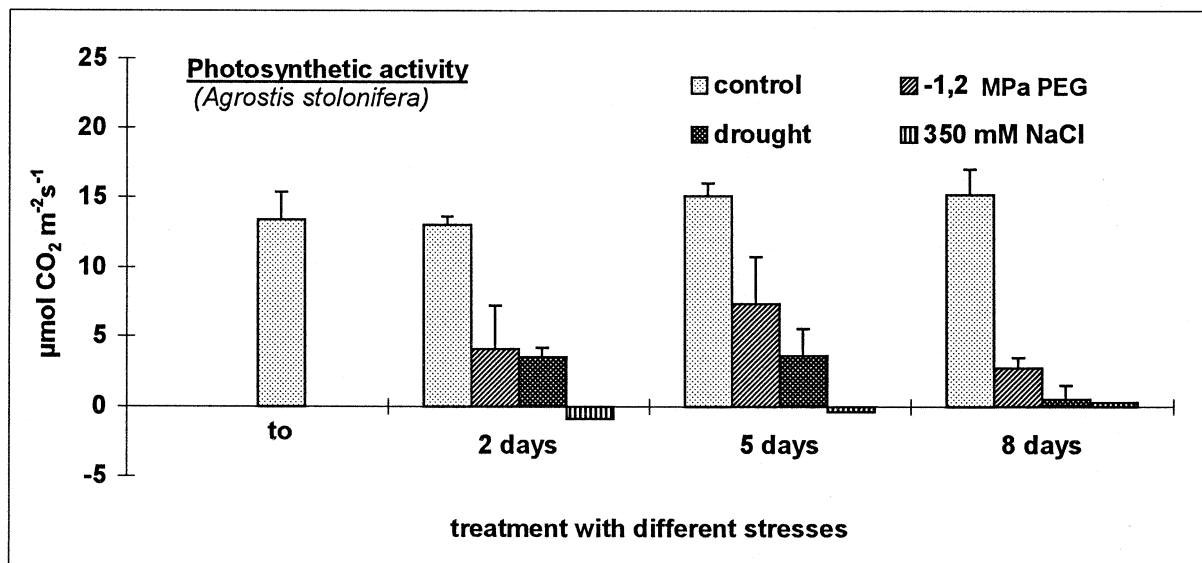


Abb. 3: Abhängigkeit der Photosyntheseaktivität intakter Pflanzen (*Agrostis stolonifera*) von verschiedenen Stressoren (Versuchsbedingungen wie bei Abb. 1). Die Mittelwerte und die Standardabweichungen wurden aus je 15 Einzelmessungen berechnet.

Fig. 3: Dependence of photosynthetic activity of intact plants (*Agrostis stolonifera*) on different stress conditions (experimental conditions as described in Fig. 1). Mean values and standard deviation were calculated on the base of 15 measurements.

Die Untersuchungen zum Aminosäuremuster (Tab. 2) zeigen, daß unter Trockenstreß besonders stark Säureamide und einige basischen Aminosäuren akkumuliert wurden, was auf eine Umsteuerung des Stoffwechsels zur Speicherung des Stickstoffs hindeutet. Auch der starke Anstieg beim Alanin und beim Glycin könnte für die Sicherung reduzierten Stickstoffs von Bedeutung sein.

Tab. 2: Veränderungen im Gehalt an löslichen Aminosäuren in Blättern von *Agrostis stolonifera* und *Phalaris arundinacea* bei Trockenstreß (Versuchsbedingungen wie bei Tab. 1). Die Pfeile zeigen den Anstieg bzw. Abfall des Gehaltes der Aminosäuren an (↑ oder ↓ Veränderungen > 50%, ↑↑ oder ↓↓ Veränderungen > 300%, ↑↑↑ oder ↓↓↓ Veränderungen > 500%).

Tab. 2: Changes in the content of soluble amino acids in leaves of *Agrostis stolonifera* and *Phalaris arundinacea* under drought stress (experimental conditions as in Tab.1). Arrows indicate increase or decrease of amino acid content (↑ or ↓ changes > 50%, ↑↑ or ↓↓ changes > 300%, ↑↑↑ or ↓↓↓ changes > 500%).

Amino Acid (nmol g ⁻¹ f.wt.)	<i>Agrostis stolonifera</i>			<i>Phalaris arundinacea</i>		
	control	drought	trend	control	drought	trend
Asp	6014	6066		6567	6695	
Glu	932	1373		527	448	
Asn + Ser	361	528	↑	784	3127	↑↑
Gln	119	1180	↑↑↑	833	3076	↑↑
Gly + Thr	1044	860	↓	878	4103	↑↑
His	traces	146	↑↑↑	31	637	↑↑↑
Gaba	1100	972		1032	1115	
Ala	1440	2139	↑	760	2070	↑↑
Arg				165	1427	↑↑↑
Tyr	305	73	↓↓	48	250	↑↑↑
Val	130	280	↑↑	140	219	↑
Met	149	757	↑↑↑	170	1448	↑↑↑
Try + Phe	135	673	↑↑	108	2249	↑↑↑
Ile	48	412	↑↑↑	51	1078	↑↑↑
Leu	25	202	↑↑↑	28	340	↑↑↑
Orn	514	198	↓↓	90	245	↑↑
Lys	1723	1593	↓	114	317	↑↑
total	14039	17452	↑	12326	28844	↑↑
total in %	100	124	↑	100	234	↑↑

Literatur

- ASPINALL D. & L. G. PALEG, 1981: Proline accumulation: physiological aspects. - In: L. G. PALEG & D. ASPINALL (eds.): The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. - Academic Press, Sidney: 215-228.
- BATES, L. S., WALDREN R. P. & J. D. TEARE, 1973: Rapid determination of free proline for water stress studies. - Pl. Soil 39: 205-207.
- DELAUNEY, A. J. & D. P. S. VERMA, 1993: Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. - The Plant Journal 4: 215-223.
- GOOD, A. G. & S. T. ZAPLACHINSKI, 1994: The effect of drought stress on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. - Physiologia Pl. 90: 9-14.
- GZIK, A., 1996: Accumulation of proline and pattern of α -amino acids in sugar beet plants in response to osmotic, water and salt stress. - Environ. Exp. Bot. 36: 29-38.
- NEHRING, H. & A. HOCK, 1971: Eine verbesserte Methode zur Bestimmung von Aminostickstoff. - Pharmazie 26: 616 - 619.
- RHODES, D., 1987: Metabolic response to stress. - In: D. D. DAVIES (ed.): Biochemistry of plants. - Vol. XII, Academic Press, New York: 201-241.
- SHEVYAKOVA, N. I., 1983: Metabolism and the physiological role of proline in plants under conditions of water and salt stress. - Sov. Pl. Physiol. 30: 597-608.
- TULLY, R. E., HANSON, A. D. & C. E. NELSEN, 1979: Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and nitrogen budget. - Plant Physiol. 63: 518-523.

Adresse des Autors:

Prof. Dr. A. Gzik
Institut für Ökologie und Naturschutz
Universität Potsdam
Postfach 601553
D-14415 Potsdam

Nährstoffdynamik in Weizenbeständen unter veränderter CO₂-Versorgung

Andreas Fangmeier

Synopsis

Spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) was grown at 360, 525 or 639 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ at nitrogen supplies from 120 to 330 kg ha⁻¹ in open-top field chambers, and growth, yield and nutrient element acquisition and distribution within the canopy were analysed. CO₂ enrichment increased grain yield by 25 to 44 %, depending on nitrogen supply. Nutrient metabolism was modified by CO₂ enrichment. Nitrogen demand in green tissues fell considerably, and leaf nitrogen concentrations were reduced by 28 %. The ratio between nitrogen and other elements was little affected by CO₂ enrichment for Ca, Mg, Zn and S, but severely disturbed for P. There was no indication of an optimization of nitrogen distribution within the photosynthetic apparatus away from Rubisco and towards enzymes responsible for RuBP- or Pi-regeneration, since the ratio of Rubisco to total soluble proteins remained unchanged. Rather, reduction of nitrogen allocated to enzymes driving the photorespiratory cycle appeared to be responsible for lower leaf nitrogen contents. Grain protein concentrations and, thus, grain quality fell considerably under CO₂ enrichment, since all the nitrogen allocated to the grains during grain filling originated from vegetative pools.

Keywords

CO₂ enrichment, *Triticum aestivum*, nutrients, allocation, photorespiration

CO₂-Anstieg, *Triticum aestivum*, Nährstoffe, Allokation, Photorespiration

1 Einleitung

Erhöhte CO₂-Konzentrationen fördern Wachstum und Ertrag von C₃-Nutzpflanzenarten (CURE & ACOCK 1986, KRUPA & KICKERT 1989, ROGERS & DAHLMAN 1993). Diese Förderung der Wuchsrleistung wird jedoch von Nebeneffekten hinsichtlich des Nährstoffhaushalts begleitet. Kohlendioxid stellt die einzige Kohlenstoffquelle für höhere Pflanzen terrestrischer Ökosysteme dar; aufgrund der kinetischen Eigenschaften der Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) muß CO₂ als limitierender Nährstoff für C₃-Pflanzen angesehen werden (SINCLAIR 1992). Der Nährstoffhaushalt innerhalb einer Pflanze wird auf komplexe Art und Weise reguliert; eine Erhöhung des Angebots an CO₂ kann Nährstoff-Ungleichgewichte nach sich ziehen (SINCLAIR 1992, NATR 1992, RASTETTER & SHAVER 1992). So wurde in bislang allen diesbezüglichen Studien unter erhöhtem CO₂ eine Erhöhung des C/N-Verhältnisses in den Geweben von C₃-Pflanzen festgestellt (CONROY 1992).

In C₃-Pflanzen stellt die Rubisco die erste Bindungsstelle für CO₂ dar. Da O₂ und CO₂ um dieselbe Bindungsstelle an der Rubisco konkurrieren, wird die Oxygenase-Reaktion

der Rubisco unter erhöhtem CO₂ aufgrund des veränderten CO₂/O₂-Partialdruckverhältnisses unterdrückt (SHARKEY 1985, WEBBER & al. 1994). Unter der Annahme einer Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen wird die Photorespirationsrate etwa auf die Hälfte reduziert (SHARKEY 1988). Die Abnahme der Photorespirationsrate wird wiederum zu einem geringeren Bedarf an Enzymen des Glycolatweges führen und könnte somit den Stickstoffgehalt in grünen, photosynthetisch aktiven Geweben reduzieren (WEBBER & al. 1994). Ein erniedrigter Stickstoffbedarf grüner Gewebe könnte ebenfalls durch eine Optimierung des Photosyntheseapparates hervorgerufen werden. Unter erhöhtem CO₂ ist die Photosynthese nicht mehr durch die Carboxylierungsrate der Rubisco, sondern zunächst durch Ribulose-Bisphosphat (RuBP) - Regeneration und - bei weiter steigenden CO₂-Konzentrationen - durch die Phosphat (P_i) - Regeneration limitiert (HARLEY & SHARKEY 1991). Eine Optimierung in Form einer Reallokation von Stickstoff weg von der Rubisco und hin zu Enzymen der photosynthetischen Elektronentransportkette sowie der Saccharose-Synthese (SAGE & al. 1989, WEBBER & al. 1994, WOODROW 1994) würden die Stickstoff-Nutzungseffizienz aufgrund der großen Menge von Stickstoff in der Rubisco (bis zu 25 % des Blatt-N-Gehalts) deutlich verbessern.

Während über die Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen zumindest auf den Stickstoffhaushalt in grünen Geweben recht genaue Vorstellungen bestehen, sind die Effekte auf andere Nährelemente sehr viel seltener untersucht worden. Der Blattbedarf an Phosphor wird - im Gegensatz zu Stickstoff - unter erhöhtem CO₂ ansteigen, da mehr P_i aufgrund der veränderten Relation zwischen photosynthetischer Kohlenstoffreduktion und photorespiratorischer Kohlenstoffoxidation benötigt wird (SHARKEY 1985, CONROY 1992, MORIN & al. 1992). Dementsprechend stiegen die kritischen Phosphor-Konzentrationen in Blattgeweben unter erhöhtem CO₂ an (CONROY 1992, ROGERS & al. 1993), und die Blatt-P-Gehalte wiesen keinen oder zumindest einen im Vergleich mit Stickstoff geringeren Rückgang auf (OVERDIECK 1993).

Noch weniger Informationen liegen über den Einfluß von erhöhtem CO₂ auf andere Makronährelemente und auf Mikronährelemente vor. OVERDIECK (1993) untersuchte Makro- und einige Mikronährelemente (Mn, Fe, Zn) in *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Lolium perenne* und *Festuca pratensis* nach Exposition unter erhöhtem CO₂ und stellte generell eine Abnahme der Konzentrationen fest, wobei die Effekte für Ca und Mg nicht signifikant waren. Ähnliche Befunde liegen für zwei Weißklee-Klone (HEAGLE & al. 1993), Baumwolle (HULUKA & al. 1994) und Weizen sowie Gerste (MANDERSCHIED & al. 1995) vor.

Für die Qualität landwirtschaftlicher Produkte ist die Mineralstoffzusammensetzung von großer Bedeutung; bei Getreiden gilt dies insbesondere für den Stickstoff- und damit den Rohproteingehalt. Im Rahmen eines EU-weiten Forschungsvorhabens zur Wirkung erhöhter CO₂-Konzentrationen auf Sommerweizen haben wir uns neben Wachstums- und Ertragsuntersuchungen mit der Frage befaßt, wie Nährstoff-Akquisition und -Allokation während der Bestandesentwicklung von erhöhtem CO₂ bei unterschiedlicher Versorgung mit Stickstoff beeinflusst werden, welches die physiologischen Hintergründe für die beobachteten Effekte sind und ob sich Folgerungen für künftige landwirtschaftliche Kulturmaßnahmen ableiten lassen.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenkultur

Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) wurde in Töpfen (40 cm Höhe, 10,3 cm Durchmesser, 3,3 l Volumen) am 28.4.1994 ausgesät und in Freiland-Expositionskammern (Open-top-Kammern, OTC), wie sie von HEAGLE & al. (1973) bzw. FANGMEIER & al. (1992) beschrieben wurden, von der Aussaat bis zur Erntereife exponiert. Zwei Pflanzen verblieben nach der Keimung in jedem Topf. Die Töpfe wurden zu 'Beständen' mit 140 Pflanzen pro m² zusammengestellt. Als Substrat diente ein lehmiger Sand, der alle Nährstoffe mit Ausnahme von Stickstoff in ausreichender Menge enthielt. Die Wasserversorgung wurde mithilfe einer Tröpfchenbewässerungsanlage stets auf ausreichendem Niveau gehalten.

2.2 Behandlungen

Die Bestände wurden drei CO₂-Konzentrationen (gewünschte Werte: Außenluftkonzentrationen, d.h. ca. 360 µmol mol⁻¹, 520 µmol mol⁻¹ und 680 µmol mol⁻¹), zwei Ozonbehandlungen (Außenluftkonzentrationen bzw. die jeweiligen 1,5-fachen Werte davon) und zwei Stickstoffversorgungsstufen (150 bzw. 270 kg N ha⁻¹) ausgesetzt.

CO₂- und Ozonexposition fanden kontinuierlich in den OTC während der gesamten Bestandesentwicklung von der Keimung bis zur Ernte statt. Da Ozon in 1,5-facher Außenluftkonzentration keine signifikanten Effekte auf Nährstoffkonzentrationen in den Geweben hatte, werden im Folgenden nur Ergebnisse aus OTC vorgestellt, die mit Außenluft-Ozonkonzentrationen betrieben wurden. Alle Bestände wurden mit einem Volldünger versorgt, der an vier Terminen appliziert wurde (letztmalig nach Erscheinen des Fahnenblatts). Die Variation der Stickstoffversorgung fand über zusätzliche Gabe von NH₄NO₃ in den höher dosierten Behandlungen statt. Um Interaktionen zwischen CO₂-Erhöhung und Stickstoffversorgung näher untersuchen zu können, wurden neben den beiden N-Applikationen des Hauptexperiments drei weitere N-Versorgungsstufen (120, 210 und 330 kg N ha⁻¹) unter Außenluft-CO₂ und 680 µmol mol⁻¹ untersucht.

2.3 Ernten

Die Bestände wurden an drei Terminen beerntet (jeweils 5 Töpfe pro Behandlung): zu Beginn der Sproßelongation, zur Anthese und zur Vollreife. Die Pflanzen wurden jeweils in grüne Blätter, senescente Blätter, Fahnenblätter, Fahnenblattscheiden, Halme, Ährenstiele, Ähren und Körner getrennt, soweit diese Organe schon bzw. noch vorhanden waren. Alle Proben wurden bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, gewogen und gemahlen.

2.4 Analysen

Kohlenstoff und Stickstoff wurden mit einem CHN-Rapid-Analysator (Heraeus, Hanau) gemessen, die übrigen Elemente mit ICP-AES (JY 70, Jobin Yvon, Frankreich) nach Aufschluß von 100 mg Probenmaterial in 1 ml HNO₃ suprapur für 10 Stunden bei 165 °C. Gaswechsellmessungen erfolgten über die gesamte Vegetationsperiode an Fahnenblättern und älteren Blättern mit einem transportablen LI-COR 6200 CO₂/H₂O-Porometer (GRÜTERS & al. 1996). Rubisco-Mengen wurden zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien in den jeweils jüngsten, voll expandierten Blättern gemessen mit

SDS-PAGE bestimmt (GÖTZL & al. in press), die Gesamtgehalte löslicher Proteine nach LOWRY & al. (1951). Aktivitäten von Glycolatoxidase und Hydroxypyruvat-reduktase wurden nach Extraktion mit Tris/HCl Puffer photometrisch bestimmt.

2.5 Statistik

Alle Behandlungen fanden in zwei Wiederholungs-OTC statt, und die Proben der jeweils fünf parallel geernteten Töpfe jeder OTC wurden zu einer Mischprobe vereint, so daß die statistischen Auswertungen auf einer Wiederholungszahl von $n = 2$ beruhen. Alle Konzentrationsdaten des C/N-Analysators bzw. der ICP-AES aus dem vollfaktoriellen Design wurden einer dreifaktoriellen Varianzanalyse unterzogen, genauso wurde mit den aus Konzentration und Biomassedaten berechneten Nährelementmengen pro Organ und Pflanze verfahren. Regressionsanalysen wurden ebenfalls mit den OTC-Mittelwerten durchgeführt. Alle Enzymbestimmungen fanden ebenfalls in zwei parallelen OTC statt, wobei wiederum die Kammermittel als Grundlage für Varianzanalysen dienten.

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Spurengaskonzentrationen und klimatische Bedingungen

Die mittleren CO₂- und Ozonkonzentrationen sowie die klimatischen Bedingungen in den OTC jeweils von der Keimung bis zu den Ernteterminen sind in Tab. 1 aufgeführt. Die CO₂-Konzentrationen in der höchsten Stufe erreichten im Mittel der Expositionsperiode nicht ganz den Sollwert von $680 \mu\text{mol mol}^{-1}$, sondern nur $639 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Ansonsten funktionierte das Expositionssystem gut; die Abweichungen zwischen den Parallel-OTC waren nur gering. In den folgenden Abschnitten aufgeführte Beziehungen zwischen CO₂-Konzentrationen und Wirkungskriterien (Wachstumsparameter, Nährelementgehalte) basieren auf den tatsächlich gemessenen CO₂-Werten.

Das Klima im Jahr 1994 war durch einen trockenen, heißen Sommer mit hoher Eintrahlung gekennzeichnet. Dies spiegelt sich in den hohen Durchschnittswerten für die mittlere Strahlungssumme und die Temperatur von Keimung bis zur Endernte wider. Die Temperaturmaxima (Minutenmittel) während der Kornfüllungsphase betragen in den OTC bis zu $44 \text{ }^\circ\text{C}$, selbst die Tagesmittel erreichten in dieser Periode noch bis zu $32 \text{ }^\circ\text{C}$.

Tab. 1: CO₂- und O₃-Konzentrationen (24-Stunden-Mittel) sowie klimatische Bedingungen in OTC von der Keimung bis zur jeweiligen Ernte von Sommerweizenbeständen. Die Spurengaskonzentrationen repräsentieren die Mittelwerte ± Standardabweichungen aus zwei parallel betriebenen OTC. Zum Vergleich sind die Meßdaten in Außenluft mit angegeben (CO₂-Konzentrationen: in µmol mol⁻¹, O₃-Konzentrationen: in nmol mol⁻¹). Behandlungsabkürzungen: AA: Außenluft, NF: ohne, NF+: mittlere, NF++: hohe CO₂-Addition (jeweils ohne Ozon-Addition), NF1.5, NF+1.5 und NF++1.5: dto., aber jeweils bei 1,5-facher Ozonkonzentration der Außenluftwerte. Die Klimadaten wurden in vier OTC gemessen, die angegebenen Daten repräsentieren die Mittel dieser vier Datensätze.

Tab. 1: CO₂ and O₃ concentrations (24 hr means) and climatic conditions in OTC from emergence until particular harvests of spring wheat canopies. Trace gas concentrations represent mean ± standard deviation from two replicate OTC, respectively. For comparison, ambient air data are also shown (CO₂ concentrations are given in µmol mol⁻¹, and ozone concentrations in nmol mol⁻¹). Treatment abbreviations: AA = ambient air, NF: without, NF+: medium, NF++: high CO₂-addition (at ambient O₃, respectively), NF1.5, NF+1.5 and NF++1.5: accordingly, but at 1.5 times ambient O₃. Climatic data were recorded in four OTC. Data represent means from these data sets.

	von Keimung / from emergence	AA	Behandlung / Treatment					
			NF	NF+	NF++	NF1.5	NF1.5+	NF1.5++
Soll-CO ₂ / CO ₂ level desired:			360	520	680	360	520	680
Erreichte CO ₂ -Kon- zentration/ CO ₂ levels actually achieved	bis zur 1. Ernte/ until 1 st harvest	363	362±3,5	522±4,9	613±7,8	366±3,5	519±2,8	617±31
	bis zur 2. Ernte/ until 2 nd harvest	361	360±3,5	521±9,9	618±4,9	364±3,5	517±4,2	630±27
	bis zur 3. Ernte/ until 3 rd harvest	362	361±2,8	525±13	639±15	365±2,8	521±4,2	639±20
Soll-O ₃ / O ₃ level desired			Außenkonzentration / ambient			1,5fache Außen- konzentration / 1.5 times ambient		
Erreichte O ₃ -Kon- zentration/ O ₃ level actually achieved	bis zur 1. Ernte/ until 1 st harvest	22,0	20,5±0,9	21,0±0,3	20,4	28,7±0,1	29,1±1,3	29,7±1,6
	bis zur 2. Ernte/ until 2 nd harvest	25,9	24,0±0,8	24,3±0,4	23,6±0,1	37,2±0,5	37,9±1,8	39,3±2,5
	bis zur 3. Ernte/ until 3 rd harvest	31,0	28,6±0,6	28,7±0,5	27,9±0,1	52,1±5,4	51,0±2,2	50,8±2,2
Parameter/ parameter	von Keimung / from emerg.	bis zur 1. Ernte/ until 1 st harvest	bis zur 2. Ernte/ until 2 nd harvest			bis zur 3. Ernte/ until 3 rd harvest		
Tägliche Strahlungssumme / daily cumulative radiation [MJ m ⁻²]		14,47	16,91			17,27		
Relative Luftfeuchte [%] / relative humidity [%]		75,93	71,71			69,84		
mittlere Temperatur [°C] / temperature mean [°C]		18,53	21,21			23,61		

3.2 Wachstum und Ertrag

Erhöhtes CO₂ (639 μmol mol⁻¹) führte - bei einer N-Versorgung mit 270 kg ha⁻¹ - zu einer Zunahme der Sproßbiomasse um 38 % und des Kornertrags um 34 %, ohne daß eine signifikante Veränderung des Harvest-Index auftrat. Biomasse- und Ertragszuwachs beruhten in erster Linie auf einer Zunahme der Seitentriebsanzahl, aber (Biomasse) auch auf erhöhten Trockengewichten der Haupthalme (und damit verbundenen größeren Wuchshöhen) bzw. (Kornertrag) auf einer erhöhten Zahl der Körner pro Ähre, während die Tausendkorngewichte unbeeinflusst blieben.

CO₂- und N-Versorgung interagierten signifikant positiv miteinander auf Biomasse und Ertrag; das aus den Daten aller N-Versorgungsstufen und CO₂-Konzentrationen erhaltene Modell für die Ertragsbildung ist in Abb. 1 dargestellt. Bei geringer N-Versorgung (120 kg ha⁻¹) lag der CO₂-Düngeeffekt bei 24,6 %, durch Erhöhung der N-Gabe auf 330 kg ha⁻¹ ließ er sich auf 43,9 % steigern.

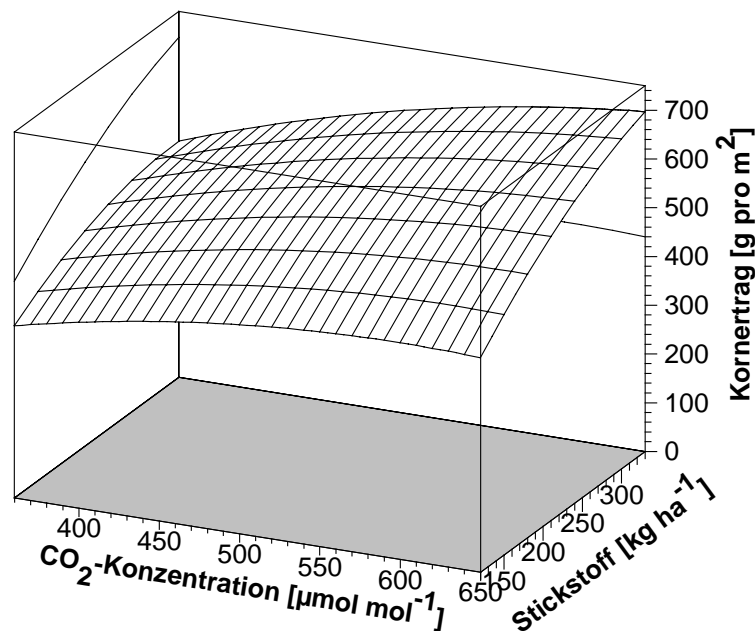


Abb. 1: Kornertrag von Sommerweizen in Abhängigkeit von CO₂-Konzentration und Stickstoffversorgung. Die modellierte Funktion hat die Gleichung:

$$\text{Ertrag [g m}^{-2}] = -234,5 + 1,6716 \text{ CO}_2 + 1,23172 \text{ N} - 0,001603 \text{ CO}_2^2 - 0,0029988 \text{ N}^2 + 0,0020608 \text{ CO}_2 \text{ N}$$

mit CO₂ in [μmol mol⁻¹] und N in [kg ha⁻¹]. Adjusted R² betrug 0,936.

Fig. 1: Response of spring wheat grain yield to CO₂ enrichment and nitrogen supply. The response surface follows the equation:

$$\text{yield [g m}^{-2}] = -234.5 + 1.6716 \text{ CO}_2 + 1.23172 \text{ N} - 0.001603 \text{ CO}_2^2 - 0.0029988 \text{ N}^2 + 0.0020608 \text{ CO}_2 \text{ N}$$

with CO₂ in [μmol mol⁻¹] and N in [kg ha⁻¹]. Adjusted R² was 0.936.

3.3 Nährelementkonzentrationen und -mengen

3.3.1 Stickstoff

Im Gegensatz zur Kohlenstoffakquisition, die durch die in Abb. 1 gezeigten Ertragsdaten gut repräsentiert wird, wurde die Stickstoffakquisition der Weizenbestände (gemessen als Gesamtmenge N im Bestand zum Zeitpunkt der Endernte) durch erhöhtes CO₂ in keiner Weise beeinflusst (Abb. 2). Die zum Zeitpunkt der Endernte in den Körnern gefundenen N-Mengen spiegeln einzig die Stickstoffaufwandsmengen durch die Düngergabe wider; die Bestände nahmen fast genau die Menge an Stickstoff aus dem Substrat auf, die insgesamt als mineralischer Dünger appliziert worden war. Für die Stickstoff- (und damit die Rohprotein-) Konzentrationen in den Körnern bedeutete die gleichbleibende N-Menge bei gleichzeitig deutlich gesteigerter Ertragsmenge eine drastische Reduktion, die im unteren Teil von Abb. 2 aufgezeigt ist. Für die Kornqualität hat dies gravierende Folgen: unter der Annahme eines Schwellenwertes von 14 % Rohproteingehalt für eine ausreichende Backqualität (MANDERSCHIED & al. 1995) wären einzig die Mehle aus bei 360 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und mit 270 oder 330 kg N ha⁻¹ angezogenen Weizenbeständen als Backmehl geeignet.

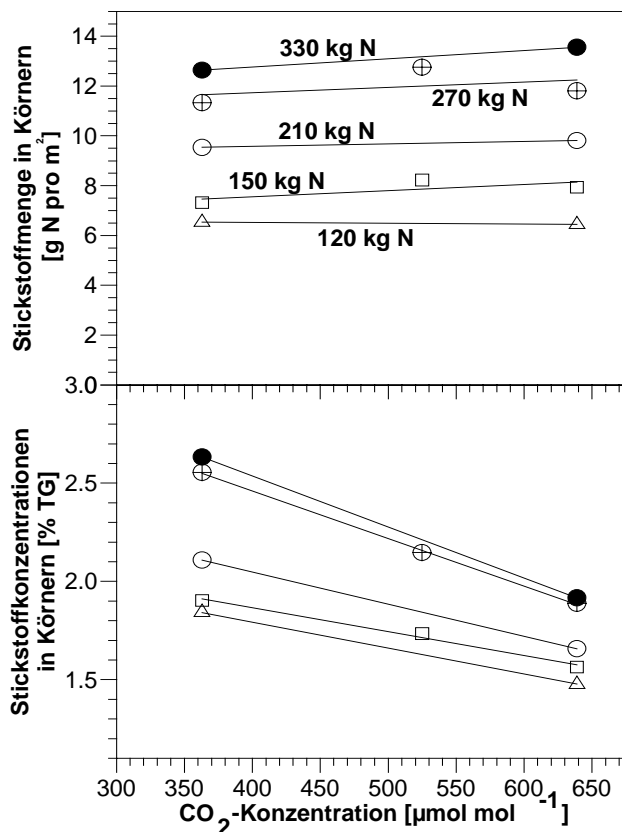


Abb. 2: Stickstoffmenge (oben) und -Konzentration (unten) in Körnern von Sommerweizenbeständen in Abhängigkeit von CO₂-Konzentration und Stickstoffaufwandsmenge (Angaben an den Regressionsgeraden in kg N ha⁻¹).

Fig. 2: Effect of CO₂ enrichment and nitrogen supply on nitrogen amount (top) and concentration (bottom) in spring wheat grains (numbers at regression lines relate to N supply in kg N ha⁻¹).

Aus Abb. 3 geht hervor, daß die von den Körnern akquirierten Stickstoffmengen in erster Linie aus vegetativen Pools stammten, die bereits zum Zeitpunkt der Anthese bestanden. Nach der Anthese erfolgte so gut wie keine N-Aufnahme mehr aus dem Boden, sondern es fanden nur noch bestandes-interne Verlagerungen statt. Hauptpools zur Speisung der Kornfüllung mit Stickstoff waren grüne Gewebe und die Halme. In Abb. 4 sind diese vegetativen Pools zum Zeitpunkt der Anthese und ihre Beeinflussung durch CO₂ und N-Versorgung detaillierter dargestellt. Für beide aufgeführte CO₂-Konzentrationen ergab sich eine lineare Beziehung zwischen Stickstoffaufwandsmenge und Poolgröße. Die N-Vorräte in den Halmen wurden durch CO₂ leicht (aber signifikant) erhöht, was vor allem auf die zum Zeitpunkt der Anthese fast verdoppelten Halmbiomassen zurückzuführen war (FANGMEIER & al. 1996). Die Pools in grünen Blättern waren demgegenüber deutlich (um mehr als 20 %) erniedrigt. Die kritischen N-Konzentrationen der Blätter (d.h. die Werte, bei denen 90 % der maximalen Biomasse erreicht werden), sanken dementsprechend unter erhöhtem CO₂ um 10,3 % (Fahnenblätter) bzw. 12,6 % (untere Blätter) ab (FANGMEIER & al. 1997). Für die Gesamt-Stickstoffmenge in vegetativen Organen, die für die Kornfüllung zur Verfügung stand, ergab sich eine leichte, aber nicht signifikante Reduktion unter erhöhtem CO₂.

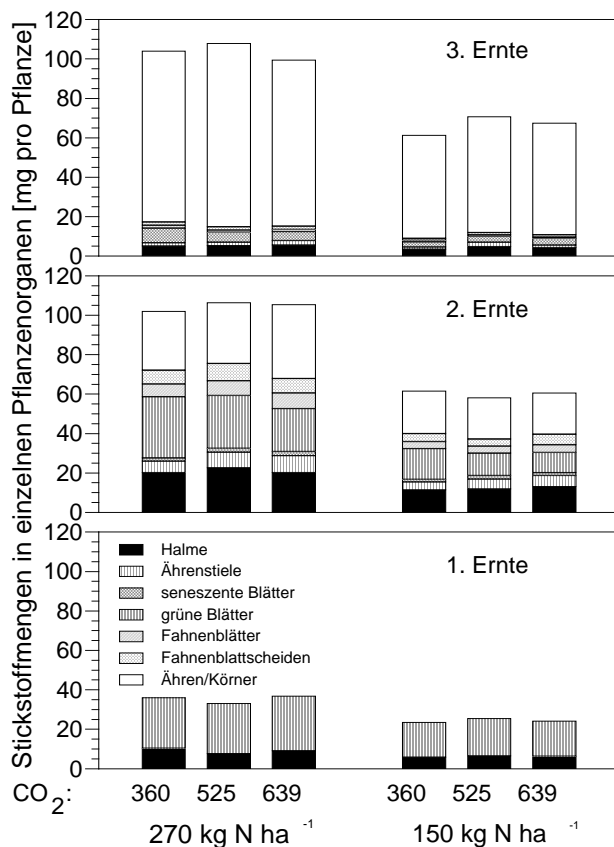
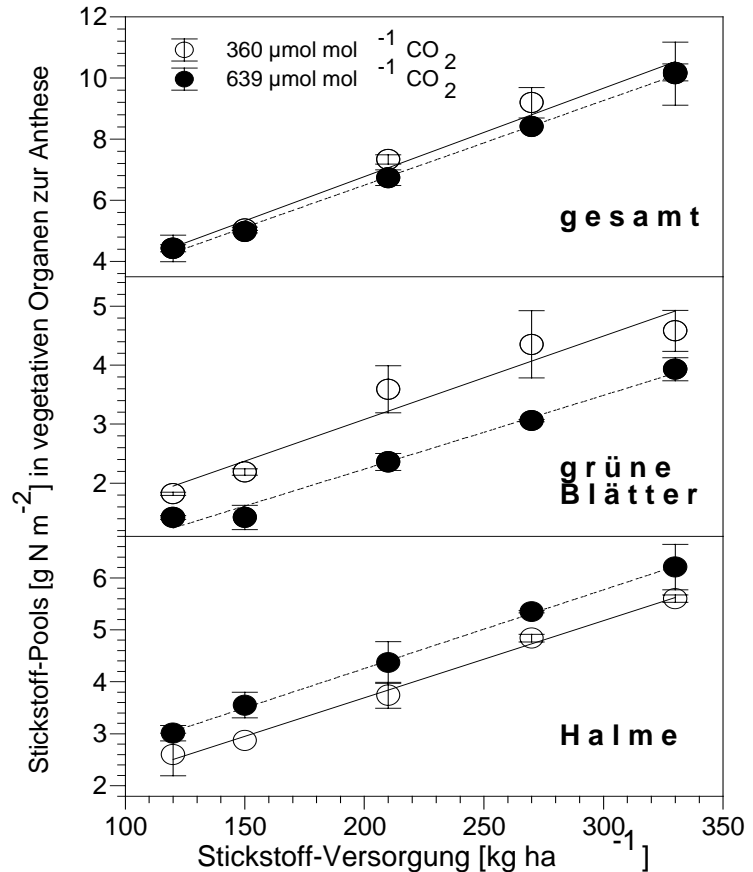


Abb. 3: Einfluß von CO₂-Konzentration und N-Versorgung auf Stickstoffmengen in einzelnen Pflanzenorganen von Sommerweizen zu verschiedenen Zeitpunkten (1. Ernte: Beginn der Spößel elongation, 2. Ernte: Anthese, 3. Ernte: Kornreife). CO₂-Angabe in μmol mol⁻¹.

Fig. 3: Effect of CO₂ enrichment and nitrogen supply on nitrogen amounts in different spring wheat organs at beginning of stem elongation (bottom), anthesis (center) and ripening (top). CO₂ concentrations are given in μmol mol⁻¹.

Abb. 4:
Stickstoff-Vorräte in vegetativen Organen von Sommerweizenbeständen zum Zeitpunkt der Anthese in Abhängigkeit von CO₂-Konzentration und N-Versorgung.

Fig. 4:
Effects of CO₂ enrichment and N supply on nitrogen pools in vegetative organs of spring wheat at anthesis. Bottom: stems, center: green leaves, top: total.



3.3.2 Konzentrationen und Poolgrößen anderer Nährelemente

Die Verhältnisse verschiedener Nährelementkonzentrationen in grünen Geweben werden innerhalb eines engen Bereichs gehalten (BERGMANN 1993). Um zu testen, ob die Behandlungen (CO₂-Erhöhung, N-Versorgung) dieses Gleichgewicht störten, wurden Regressionen zwischen Stickstoffgehalten und allen anderen analysierten Nährelementgehalten in grünen Geweben (grüne Blätter zur 1. Ernte, Fahnenblätter und untere, grüne Blätter zur 2. Ernte) berechnet. Für vier Elemente (P, K, Mg und Ca) sind die erhaltenen Regressionen in Abb. 5 aufgetragen, wobei die Nährelementkonzentrationen jeweils als % des maximal erhaltenen Wertes berechnet wurden. Offensichtlich blieb das Verhältnis zwischen N und Ca (Abb. 5a) sowie N und Mg (Abb. 5b) durch die Behandlungen weitgehend unbeeinflusst. Gleiches gilt auch für die Relation zwischen N und S (Regressionskoeffizient $r^2 = 0,739$), N und Zn ($r^2 = 0,588$), N und Fe ($r^2 = 0,398$) sowie N und Mn ($r^2 = 0,299$). Für N und K (Abb. 5c) war die Regression zwar noch statistisch signifikant, die Steigung wich aber deutlich von 1,0 ab. Dies kann durch die hohe Mobilität von Kalium und die gute Versorgung der Pflanzen mit diesem Element erklärt werden. Bei Erhöhung der N-Versorgung wurde das N/K-Verhältnis zunehmend zum Stickstoff verschoben, daraus erklärt sich die in Abb. 5c aufgetragene Datenmenge. Eine Veränderung des N/K-Verhältnisses durch CO₂-Erhöhung läßt sich aus den Daten nicht erkennen. Das N/P-Verhältnis (Abb. 5d) wurde demgegenüber durch erhöhtes CO₂ drastisch verändert. Während z.B. die N-Konzentrationen der Fahnenblätter zum Zeitpunkt der Anthese durch erhöhtes CO₂ um 28 % fielen und die der unteren Blätter um 35 %, blieben die P-Konzentrationen der Fahnenblätter unverändert, und die der unteren Blätter sanken nur um 15 %.

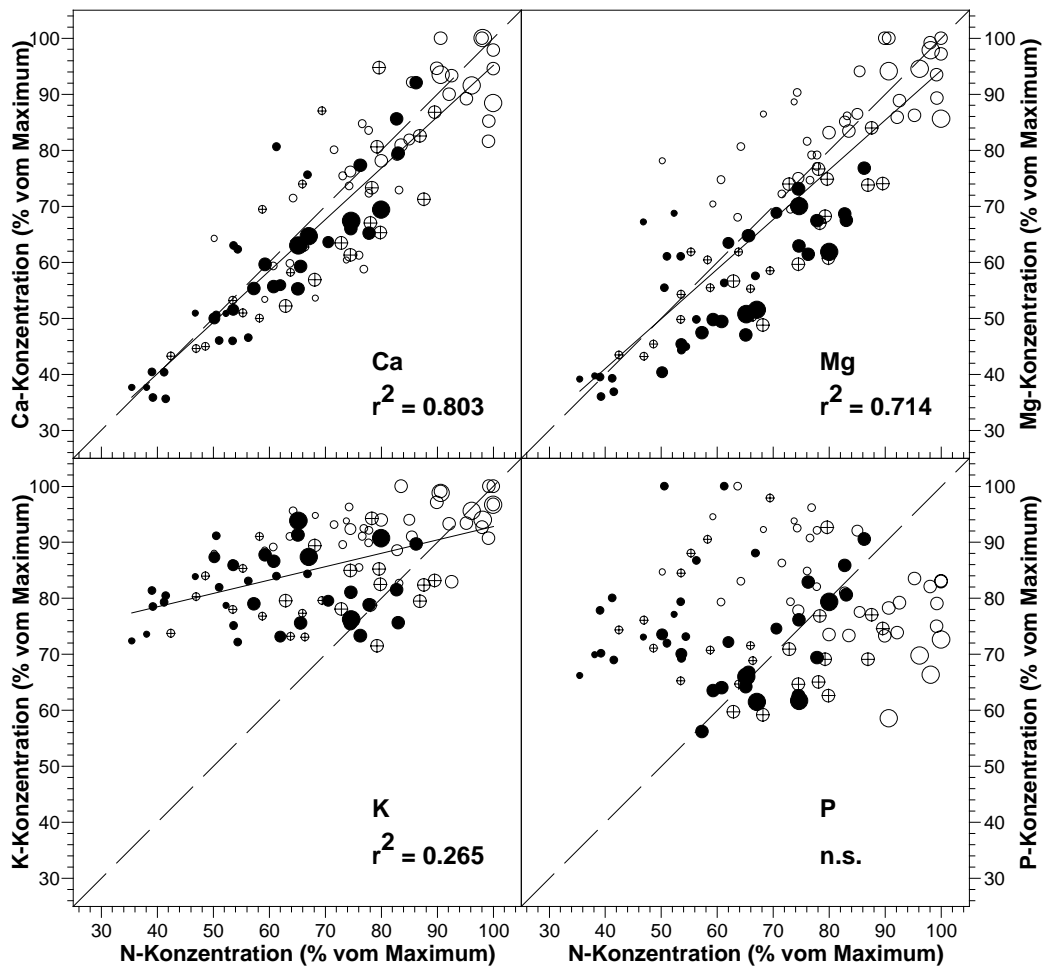


Abb. 5: Relation zwischen Stickstoff- und Calcium- (5a, oben links), Stickstoff- und Magnesium- (5b, oben rechts), Stickstoff- und Kalium (5c, unten links) sowie Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen (5d, unten rechts) in grünen Geweben von Sommerweizen nach unterschiedlicher CO₂-Exposition und N-Versorgung. Offene Symbole: 360 μmol mol⁻¹, gekreuzte Symbole: 525 μmol mol⁻¹, geschlossene Symbole: 639 μmol mol⁻¹ CO₂. Der Durchmesser der Symbole wächst mit steigender N-Versorgung (zwischen 120 und 330 kg ha⁻¹).

Fig. 5: Relation between nitrogen and calcium (5a, top left), nitrogen and magnesium (5b, top right), nitrogen and potassium (5c, bottom left), and nitrogen and phosphorus concentrations (5d, bottom right) in green tissues of spring wheat after exposure to CO₂ enrichment and different nitrogen supply. Open symbols: 360 μmol mol⁻¹, crossed symbols: 525 μmol mol⁻¹, filled symbols: 639 μmol mol⁻¹ CO₂. Symbol diameter relates to nitrogen supply (from 120 to 330 kg ha⁻¹).

Hinsichtlich der Akquisition und Verlagerung einzelner Nährelemente während der Bestandesentwicklung lassen sich anhand der Relationen zwischen N und diesen Elementen in den grünen Geweben allerdings keine Rückschlüsse ziehen, da hierfür vielmehr Mobilität und Bedarf der Elemente in den verschiedenen Organen maßgeblich sind. Dies wird in Abb. 6 am Beispiel von Calcium deutlich, dessen Relation zum N-Gehalt in grünen Geweben zwar sehr konstant gehalten wurde, dessen Verteilungs-

muster aufgrund seiner sehr geringen Mobilität innerhalb der Bestände aber völlig von der in Abb. 3 für N gezeigten Verteilung abweicht. Interessant an Calcium ist, daß es das einzige Nährelement darstellt, für das in der vorliegenden Untersuchung eine erniedrigte Akquisition durch die Bestände unter erhöhtem CO₂ auftrat, während die Aufnahme aller anderen Elemente bis zur Ernte entweder durch CO₂ unbeeinflusst blieb (N, S) oder erhöht war (Zn, Fe, Mg, P, K, Mn in der Reihenfolge steigender CO₂-Effekte). Dies steht in Widerspruch zu Befunden von Overdieck (1993), der in Untersuchungen an Klee-Gras-Gemischen stets steigende Nährelementakquisitionen durch CO₂ in der Reihenfolge P > Ca > K > N (*Trifolium repens* und *Lolium perenne*) bzw. P > Zn > Ca > N > K (*Trifolium pratense* und *Festuca pratensis*) für den CO₂-Effekt feststellte.

3.4 Physiologische Hintergründe

Offensichtlich wurde der Stickstoffbedarf grüner Gewebe durch erhöhtes CO₂ deutlich verringert (mit den entsprechenden Konsequenzen für die zur Kornfüllung zur Verfügung stehende N-Menge innerhalb des Bestands), während der Phosphorbedarf gleich blieb. Der P-Bedarf sollte unter erhöhtem CO₂ sogar ansteigen, da aufgrund des erhöhten C-Flusses bei der Assimilierung der Fluß von anorganischem P in die Chloroplasten ebenfalls steigen muß (CONROY & al. 1992). Um zu testen, ob eine Optimierung des Photosyntheseapparates in Form geringerer Rubisco-Mengen (SAGE & al. 1989, WEBBER & al. 1994, WOODROW 1994) auftrat, wurden die Rubisco-Gehalte mit SDS-PAGE zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien in den jeweils jüngsten, voll expandierten Blättern gemessen. Die erhaltenen Ergebnisse sind in Abb. 7 aufgeführt. Die Rubisco-Mengen pro Blattfläche wurden, zumindest nach dem Schossen, durch erhöhtes CO₂ signifikant reduziert. Von einer Optimierung des Photosyntheseapparates kann allerdings aufgrund der vorhandenen Daten nicht gesprochen werden, denn die Gesamtmengen an löslichem Protein (untere Teilgraphik in Abb. 7) wurden in gleicher Weise beeinflusst wie Rubisco. Der prozentuale Anteil der Rubisco am löslichen Protein blieb unverändert, d.h. es gab keine Veränderung in der Stickstoffallokation zur Rubisco im Verhältnis zu anderen N-Senken in den Blattproteinen.

Als weitere Hypothese zur Erklärung des unter erhöhtem CO₂ verringerten Bedarfs an Stickstoff in grünen Geweben kann postuliert werden, daß die Photorespiration deutlich reduziert wird (SHARKEY 1988). Damit dürfte eine Reduktion der den Glykolatweg treibenden Enzymmengen einhergehen und auf diese Weise der N-Bedarf der Blätter reduziert werden (WEBBER & al. 1994).

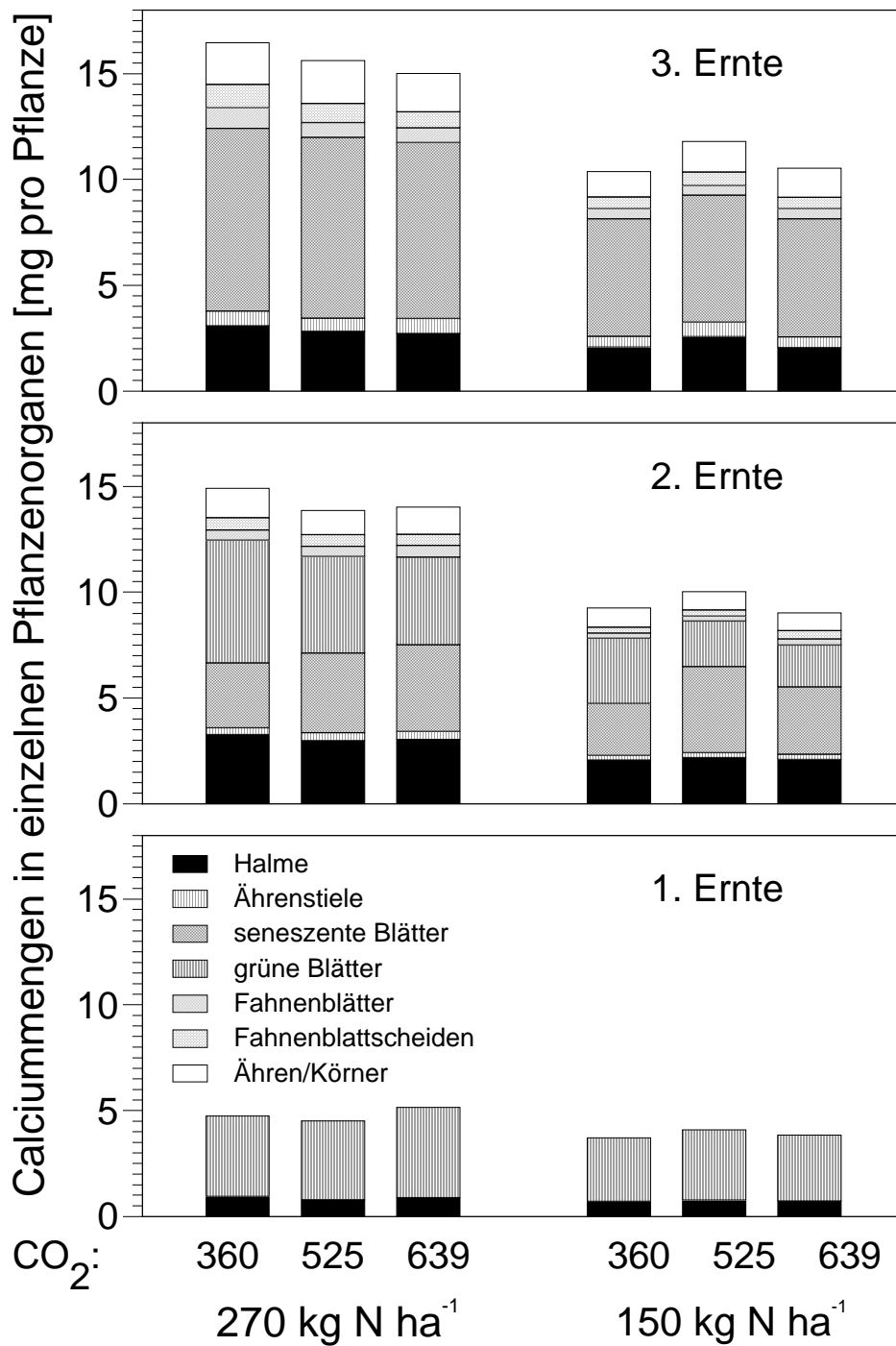


Abb. 6: Einfluß von CO₂-Konzentration und N-Versorgung auf Ca-Mengen in einzelnen Pflanzenorganen von Sommerweizen zu verschiedenen Zeitpunkten (Ernteterminen wie in Abb. 3).

Fig. 6: Effect of CO₂ enrichment and nitrogen supply on calcium amounts in different spring wheat organs. Growth stages as indicated in Fig. 3.

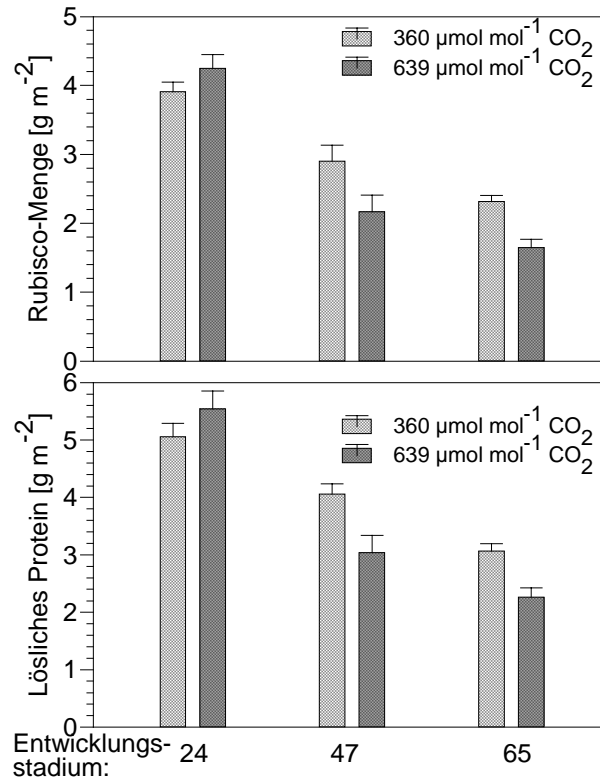


Abb. 7: Rubisco-Menge und Menge an löslichem Protein in den jeweils jüngsten, voll expandierten Blättern von Sommerweizen unter verschiedenen CO₂-Konzentrationen. Entwicklungsstadien: 24: Hauptsproß und vier Seitentriebe vorhanden, 47: Öffnen der Fahnenblattscheide, 65: Anthese.

Fig. 7: Amounts of Rubisco and soluble protein in the youngest, fully expanded leaves of spring wheat at ambient and elevated CO₂. Developmental stages: 24: main stem and four tillers, 47: flag leaf sheath opens, 65: anthesis.

Um die Reduktion der Photorespirationsrate unter CO₂-Erhöhung und die damit einhergehende Reduktion der C- und N-Flüsse durch den Photosyntheseapparat zu verdeutlichen, sind die entsprechenden, aufgrund eines Modells von SHARKEY (1988) berechneten Photorespirationsraten und die Flüsse in Tab. 2 aufgelistet. Als Datengrundlage dienten die im Experiment mit einem LI-COR 6200 an Fahnenblättern gemessenen Gaswechselraten. Zur Abschätzung der Höhe des N-Flusses in bezug auf den C-Fluß durch den Photosyntheseapparat ist das molare Verhältnis zwischen C und N im Weizenbestand zum Zeitpunkt der Anthese, das in etwa die Relation zwischen C- und N-Akquisition der Bestände widerspiegelt, mit angegeben.

Tab. 2: Wirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf das molare Verhältnis zwischen C und N in den Beständen und auf die C- und N-Flüsse durch die Photorespiration (PCO-Zyklus) in Fahnenblättern von Sommerweizen zum Zeitpunkt der Anthese. Die Photorespiration wurde anhand eines Modells von SHARKEY (1988) und der im Experiment gemessenen Gaswechseldaten berechnet. Die Daten beziehen auf eine N-Versorgung von 270 kg ha⁻¹. Für [CO₂] an der Rubisco wurden 70 % von C_i angenommen.

Tab. 2: Effects of CO₂ enrichment on molar relationships between C and N stored in the tissues and C and N fluxes through the photorespiratory (PCO) cycle in flag leaves of spring wheat (at anthesis, N supply 270 kg ha⁻¹). Photorespiration was calculated using a model developed by SHARKEY (1988) and gas exchange data obtained in this experiment. [CO₂] at RuBisCo was assumed to be 70% of C_i.

CO ₂ ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	C/N (mol mol ⁻¹) in den Sprossen zur Anthese / C/N (mol mol ⁻¹) in the shoots at anthesis	Photorespiration (% der Netto- photosynthese) / (% of apparent photosynthesis)	Photorespiration ($\mu\text{mol CO}_2$ m ⁻² s ⁻¹)	N-Fluß durch PCO-Zyklus / N flux through the PCO cycle ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	C-Fluß / N-Fluß durch den Photo- syntheseapparat / C-flux / N-flux through the photo- synthetic apparatus
360	24,36	33,6	6,5	13,0	1,49
639	38,08	17,8	3,6	7,1	2,80

Auch wenn die berechneten Daten nicht fehlerfrei sein dürften (da im Modell von SHARKEY 1988 eine empirisch an Spinat gewonnene Temperaturabhängigkeit für den CO₂-Kompensationspunkt* verwendet wird), verdeutlichen sie doch, daß der N-Fluß durch den photorespiratorischen Zyklus im Vergleich mit der aktuelle N-Fixierungsrate enorm hoch ist (LEEGOOD 1996), im vorliegenden Fall mehr als eine Größenordnung höher. Erhöhtes CO₂ reduzierte die photorespiratorischen C- und N-Flüsse auf ca. die Hälfte. Da die Mehrzahl der Enzyme des Glykolatwegs ausschließlich in die Photorespiration involviert sind (RAMAN & OLIVER 1997), kann erwartet werden, daß die N-Allokation zu diesen Enzymsystemen bei signifikant reduzierten Flüssen durch das System entsprechend herunter reguliert wird.

Zwei der an der Photorespiration beteiligten Enzyme (Glykolat-Oxidase und Hydroxypyruvat-Reduktase) wurden in Fahnenblättern während ihrer Lebensspanne analysiert; die Ergebnisse finden sich in Abb. 8. Beide Enzyme wurden unter erhöhtem CO₂ mit Beginn der zweiten Woche nach der Blattentfaltung auf etwa die Hälfte der Aktivitäten der Kontrollen reduziert. Da die Umsetzungsraten bei voller Aktivierung (Substratsättigung) gemessen wurden, dürften sie mit der vorhandenen Enzymmenge korrelieren. Es ist davon auszugehen, daß die anderen photorespiratorischen Enzyme eine ähnliche Reduktion erfuhren. Diese Verminderung im Gehalt von mengenmäßig bedeutenden Enzymen (so kann die Glycin-Decarboxylase bis zu 40 % der löslichen Mitochondrien-Proteine ausmachen, RAMAN & OLIVER 1997) trägt mit Sicherheit zur beobachteten Verringerung des Stickstoff-Bedarfs in grünen Geweben bei.

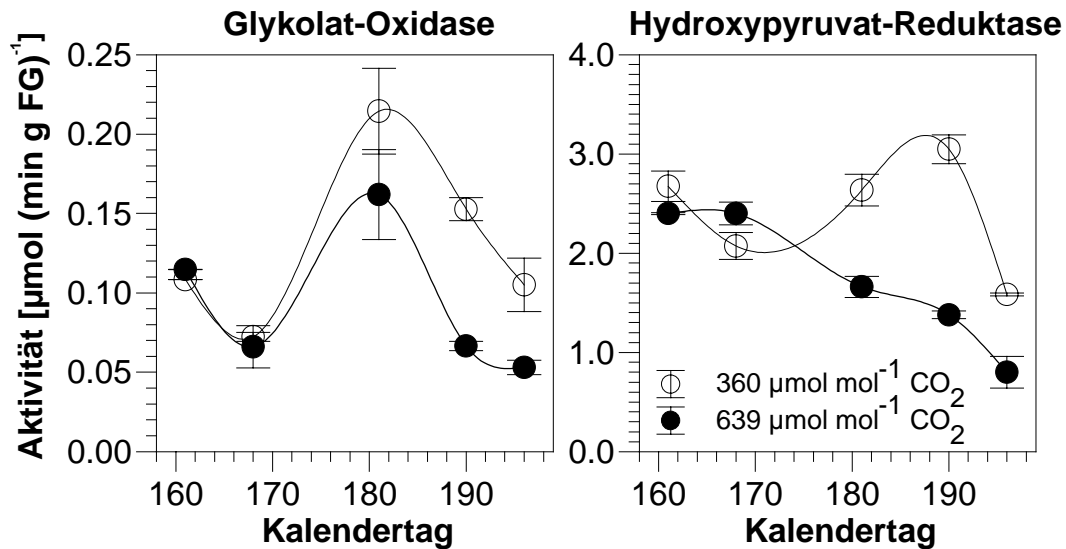


Abb. 8: Wirkung von CO₂ auf die Photorespirationsenzyme Glykolat-Oxidase und Hydroxypyruvat-Reduktase in Fahnenblättern von Sommerweizen. Die Daten stellen die Aktivität bei Substratsättigung dar.

Fig. 8: Effects of CO₂ enrichment on photorespiratory enzymes (glycolate oxidase and hydroxypyruvate reductase) in spring wheat flag leaves. Data represent activities at saturating substrate concentrations.

Photorespiration wird in der Regel als ein für die Kohlenstoffbilanz negativer und aufgrund der katalytischen Eigenschaften der Rubisco unvermeidlicher Stoffwechselweg angesehen, der fixiertes CO₂ 'verschwendet', da nur 75 % des eingesetzten Kohlenstoffs wieder zurückgewonnen werden (SHARKEY 1985). Photorespiration hat für die Pflanze aber auch wesentliche Vorteile. Da CO₂ zyklert wird und gleichzeitig O₂, ATP und NADPH verbraucht werden, ist der Glykolatweg eine effektive Möglichkeit, Photoinhibition zu verhindern (WU & al. 1991, FOYER & HARBINSON 1994, OSMOND & GRACE 1995, KOZAKI & TAKEBA 1996). Dies ist immer dann notwendig, wenn die internen CO₂-Konzentrationen niedrig sind (z.B. aufgrund von Stomatenschluß bei Trockenstress etc.), und genau dann wird der Glykolatweg aufgrund der CO₂/O₂-Partialdruckverhältnisse stark forciert. Photorespiration muß daher als eine 'intelligente' Erfindung der Evolution angesehen werden, die (neben anderen Schutzmechanismen) dafür sorgt, daß der Photosyntheseapparat auch dann ungeschädigt bleibt, wenn die CO₂-Versorgung zu gering ist, um die in der Lichtreaktion produzierten Energie- und Reduktionsäquivalente zu verbrauchen.

In der Literatur findet man noch immer die Forderung nach Züchtung von C₃-Nutzpflanzen, in denen die Photorespiration unterdrückt ist, um die Produktivität zu steigern. Mehrere Argumente sprechen gegen dieses Züchtungsziel: die wichtige Rolle der Photorespiration als Schutzmechanismus vor Photoinhibition, die im vorliegenden Beitrag gezeigte Rolle für den Stickstoff-Status der Bestände und damit für die Qualität des Ertragsguts z.B. von Weizen, in dem der Proteingehalt ein wichtiges Qualitätskriterium darstellt (CONROY & HOCKING 1993), und schließlich die Tatsache, daß der anthropogene CO₂-Anstieg unausweichlich dazu führen wird, daß die Photorespirationsraten von C₃-Pflanzen innerhalb der nächsten 100 Jahre auf etwa die Hälfte absinken werden (EHLERINGER & al. 1991).

Danksagung

Die Untersuchungen fanden innerhalb des Gemeinschaftsvorhabens ESPACE - Wheat (European Stress Physiology and Climate Change Experiment - Weizen) statt und wurden vom Umweltforschungsprogramm der EU gefördert (Vertragsnummer: EV5V-CT93-0301, Klimatologie und natürlicher Stress). ESPACE - Wheat ist Teil des GCTE (Global Change and Terrestrial Ecosystems) - Programms (GCTE - Weizen-Netzwerk).

Acknowledgement

This research was supported by the EC Environment Research Programme (contract: EV5V-CT93-0301, Climatology and Natural Hazards) within the joint ESPACE - Wheat proposal. ESPACE - Wheat is part of the GCTE Core Research Programme (GCTE Wheat Network).

Literatur

- BERGMANN, W., 1993: Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Entstehung, visuelle und analytische Diagnose. - Jena, Gustav Fischer Verlag.
- CONROY, J.P., 1992: Influence of elevated atmospheric CO₂ concentrations on plant nutrition. - Aust. J. Bot. 40: 445-456.
- CONROY, J.P., P.J. MILHAM & E.W.R. BARLOW, 1992: Effect of nitrogen and phosphorus availability on the growth response of *Eucalyptus grandis* to high CO₂. - Plant Cell Environ. 15: 843-847.
- CONROY, J.P. & P.J. HOCKING, 1993: Nitrogen nutrition of C₃ plants at elevated atmospheric CO₂ concentrations. - Physiol. Plant. 89: 570-576.
- CURE, J.D. & B. ACOCK, 1986: Crop response to carbon dioxide doubling: a literature survey. - Agr. For. Meteorol. 38: 127-145.
- 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., U. GRÜTERS, U. HERTSTEIN, A. SANDHAGE-HOFMANN, B. VERMEHREN, & H.-J. JÄGER, 1996: Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. - Environ. Pollut. 91: 381-390.
- FANGMEIER, A., U. GRÜTERS, P. HÖGY, B. VERMEHREN & H.-J. Jäger, 1997: Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat - II. Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). - Environ. Pollut. 96: 43-59.
- FOYER, C.H. & J. HARBINSON, 1994: Oxygen metabolism and the regulation of photosynthetic electron transport. - In: C.H. FOYER & P.M. MULLINEAUX (eds): Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants. - CRC Press, Boca Raton: CRC Press: 1-42.

- GÖTZL, M., U. GRÜTERS, J. KATTGE, A. FANGMEIER & H.-J. Jäger, in press: Arten der *Chenopodietaea* unter erhöhter CO₂-Konzentration: Reaktion der photosynthetischen Licht- und Dunkelprozesse. - Verh. Ges. Ökologie 27.
- GRÜTERS, U., A. FANGMEIER & H.-J. JÄGER, 1996: Reaktionen von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) auf erhöhte CO₂-Konzentration: Die Beziehung zwischen Assimilation und stomatärer Öffnungsweite. - Verh. Ges. Ökologie 26: 605-612.
- HARLEY, P.C. & T.D. SHARKEY, 1991: An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂ - reversed O₂ sensitivity explained by a lack of glycerate reentry into the chloroplast. - Photosynth. Res. 27: 169-178.
- HEAGLE, A.S., D.E. BODY & W.W. HECK, 1973: An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. - J. Environ. Qual. 2: 365-368.
- HEAGLE, A.S., J.E. MILLER, D.E. SHERRILL & J.O. RAWLINGS, 1993: Effects of ozone and carbon dioxide mixtures on two clones of white clover. - New Phytol. 123: 751-762.
- HULUKA, G., D.R. HILEMAN, P.K. BISWAS, K.F. LEWIN, J. NAGY & G.R. HENDREY, 1994: Effects of elevated CO₂ and water stress on mineral concentration of cotton. - Agr. For. Meteorol. 70: 141-152.
- KOZAKI, A. & G. TAKEBA, 1996: Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. - Nature 384: 557-560.
- KRUPA, S.V. & R.N. KICKERT, 1989: The greenhouse effect: impact of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide (CO₂), and ozone (O₃) on vegetation. - Environ. Pollut. 61: 263-393.
- LEEGOOD, R.C., 1996: Primary photosynthate production: Physiology and metabolism. - In: E. ZAMSKI & A.A. SCHAFFER (eds): Photoassimilate Distribution in Plants and Crops. - Marcel Dekker, New York: 21-41.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSEBROUGH, A.L. FARR & R.J. RANDALL, 1951: Protein measurement with the folin phenol reagent. - J. Biol. Chem. 193: 265-275.
- MANDERSCHIED, R., J. BENDER, H.-J. JÄGER & H.J. WEIGEL, 1995: Effects of season long CO₂ enrichment on cereals. II. Nutrient concentrations and grain quality. - Agr. Ecosyst. Environ. 54: 175-185.
- MORIN, F., M. ANDRÉ & T. BETSCHE, 1992: Growth kinetics, carbohydrate, and leaf phosphate content of clover (*Trifolium subterraneum* L.) after transfer to a high CO₂ atmosphere or to high light and ambient air. - Plant Physiol. 99: 89-95.
- NATR, L., 1992: Mineral nutrients - a ubiquitous stress factor for photosynthesis. - Photosynthetica 27: 271-294.
- OSMOND, C.B. & S.C. GRACE, 1995: Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis. - J. Exp. Bot. 46: 1351-1362.
- OVERDIECK, D., 1993: Elevated CO₂ and the mineral content of herbaceous and woody plants. - In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds): CO₂ and biosphere. - Kluwer Academic, Dordrecht: 403-411.

- RAMAN, R. & D.J. Oliver, 1997: Light-dependent control of photorespiratory gene expression. - In: M. PESSARAKLI (ed): Handbook of Photosynthesis. - Marcel Dekker, New York: 381-389.
- RASTETTER, E.B. & G.R. SHAVER, 1992: A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. - Ecology 73: 1157-1174.
- ROGERS, G.S., L. PAYNE, P. MILHAM & J. CONROY, 1993: Nitrogen and phosphorus requirements of cotton and wheat under changing atmospheric CO₂ concentrations. - Plant Soil 155/156: 231-234.
- ROGERS, H.H. & R.C. DAHLMAN, 1993: Crop responses to CO₂ enrichment. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds): CO₂ and biosphere. - Kluwer Academic, Dordrecht: 117-131.
- SAGE, R.F., T.D. SHARKEY & J.R. SEEMAN, 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. - Plant Physiol. 89: 590-596.
- SHARKEY, T.D., 1985: Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. - Bot. Rev. 51: 53-105.
- SHARKEY, T.D., 1988: Estimating the rate of photorespiration in leaves. - Physiol. Plant. 73: 147-152.
- SINCLAIR, T.R., 1992: Mineral nutrition and plant growth response to climate change. - J. Exp. Bot. 43: 1141-1146.
- WEBBER, A.N., G.Y. NIE & S.P. Long, 1994: Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. - Photosynth. Res. 39: 413-425.
- WOODROW, I.E., 1994: Optimal acclimation of the C₃-photosynthetic system under enhanced CO₂. - Photosynth. Res. 39: 401-412.
- WU, J., S. NEIMANIS & U. HEBER, 1991: Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. - Bot. Acta 104: 283-291.

Adresse des Autors:

Privatdozent Dr. Andreas Fangmeier
Institut für Pflanzenökologie
der Justus-Liebig-Universität
Heinrich-Buff-Ring 38
35392 Gießen

Der Einfluß unterschiedlicher Vernässungsvarianten in einem Niedermoor auf den Abbau von Pflanzenwurzeln

Maja Hartmann

Synopsis

The influence of different rewetting variants in a fen on the decomposition of plant roots

The accumulation of peat is controlled by slow decomposition rather than by rapid net primary production. Decomposition rates in natural peatlands are reduced by high water tables leading to a shortage of oxygen. In drained peatlands the water table is lower and a higher microbial activity results in peat decomposition losses. The German research project „Management of fenland ecosystems“ aims at minimizing peat losses and initiating new peat accumulation by rewetting of drained fens.

Decomposition of fresh root material of *Carex riparia* CURTIS, *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. EX STEUD and *Carex paniculata* L. was studied in field experiments under different rewetting variants. The chemical composition of the roots was determined before and after the exposition in litter bags. Losses in the dry weight of the roots were interpreted as decomposition. The first results of experiments in the periode 1996-1997 are discussed.

Keywords

decomposition, peat accumulation, roots, fen restoration, *Carex riparia* CURTIS, *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. EX STEUD, *Carex paniculata* L.

Abbau, Torfbildung, Wurzeln, Niedermoorrenaturierung, *Carex riparia* CURTIS, *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. EX STEUD, *Carex paniculata* L.

1 Einleitung

Im Rahmen des BMBF-Projektes „Ökosystemmanagement für Niedermoore“, Teilprojekt „Friedländer Große Wiese“ soll untersucht werden, inwieweit es möglich ist, das Moorwachstum auf einem stark degradierten Niedermoor durch die Wiedervernässung ausgewählter Flächen, wieder in Gang zu setzen. Ziel der Untersuchungen ist es, die Stoffumsätze auf niedrigem Niveau zu stabilisieren und die Funktionalität des Moores weitgehend wiederherzustellen. Besonderes Interesse gilt dabei der erneuten Induktion des Torfwachstums. In Niedermoores kommt es unter günstigen Bedingungen durch die Wurzeln der vorherrschenden Vegetation vor allem zur sogenannten „Verdrängungstorfbildung“. Die Wurzeln bilden somit auf diesen Standorten den größten Teil der organischen Substanz, die nach Mineralisierung und Humifizierung in Torf übergeht. Die Intensität dieser Abbauprozesse hängt u.a. von der Struktur der Wurzelmasse und deren Inhaltsstoffen ab (COULSON & BUTTERFIELD 1978,

TUPACZ & DAY 1990, HIETZ 1992). Desweiteren gibt es aber eine Reihe von Umweltbedingungen, die ebenfalls einen Einfluß auf den Abbau von Wurzeln im Boden haben (REDDY & PATRICK 1975, VERHOEVEN & TOTH 1995).

Abbauraten in Mooren werden meist durch die Bestimmung des Trockenmasseverlustes von natürlichen oder künstlichen Substraten, die eine bestimmte Zeit im Torf verbleiben bestimmt. Als Substrate zum Vergleich der Abbauraten in unterschiedlichen Moortypen werden oft Zelluloseplättchen und Baumwollstreifen, sehr selten auch Pflanzenmaterial verwendet. Dabei bieten natürliche Materialien wie Blätter oder Wurzeln eine Fülle von Nährstoffen für die Zersetzerflora, während z.B. Zellulose nur Kohlenstoff liefert.

Da in dieser Arbeit die Wiederherstellung der Moorfunktionalität, verbunden mit der Induktion torfbildender Prozesse im Mittelpunkt steht, werden Wurzeln als mögliche Ausgangsbasis der Torfbildung anstelle von standardisierter Zellulose untersucht. Als Meßgröße dient der prozentuale Trockenmasseverlust. Die Untersuchungen zum Abbau der Wurzeln werden durch die Analyse der Inhaltsstoffe der Wurzeln vor und nach dem Abbau ergänzt.

2 Material und Methoden

Untersuchungsstandort ist die Versuchsfläche „Am Fleetholz II“ in der Friedländer Großen Wiese (FGW) (53°35' N, 13°45' E') mit den Vernässungsvarianten „Überrieselung“ (ÜR) und „phasenhafter Überstau“ (ÜS). Vor Versuchsbeginn lag der sommerliche Grundwasserstand (GWS) auf der Fläche bei 130 cm unter der Geländeoberfläche. Der Pflanzenbestand war von *Phalaris arundinacea* L. und *Elytrigia repens* L. dominiert. Nach dem Pflügen der Fläche im Herbst 1995 wurde im Juni 1996 mit der Wiedervernässung begonnen. Dabei wurde Wasser aus dem angrenzenden Galenbecker See über eine Rohrleitung bis zur Versuchsfläche geführt und dort von einer Halbschale aus breitflächig auf die Fläche geleitet. Durch die natürliche Neigung der Fläche kommt es im oberen Teil zu einem Überrieselungsregime und im unteren Teil zum phasenhaften Überstau. Die Arten *Phragmites australis*, *Carex riparia* und *Carex paniculata* wurden von natürlichen Standorten entnommen, zur Vermehrung zwischenkultiviert und auf den Versuchsflächen im Juni 1996 ausgepflanzt. Die Auspflanzung erfolgte mit jeweils 4 Pflanzen pro m². Als natürliche Standorte wurden Entnahmestandorte ausgewählt, bei denen eine aktuelle Torfbildung angenommen wird.

Die Wurzeln der Arten *Phragmites australis*, *Carex riparia* und *Carex paniculata* wurden an den Referenzstandorten entnommen, ausgewaschen und in 5 g Portionen in Litterbags eingenäht. Die Untersuchungen wurden parallel in den Vernässungsvarianten „Überrieselung“ und „phasenhafter Überstau“ durchgeführt. Die Litterbags mit den Wurzeln jeder Art wurden in 10 cm Tiefe in den zwei Feuchtestufen mit je 10 Parallelen in den Boden eingebracht. Die Exposition der Litterbags im Boden begann im Juni 1996 und betrug 2, 4, 6 und 12 Monate. Die Gesamtabbaurate wurde über Bestimmung des Trockenmasseverlustes ermittelt. Der C- und N-Gehalt des Wurzelmaterials wurde nach dem Dumas-Verfahren mit dem Elementaranalysator Vario el der Firma „elementar“ bestimmt. Daraus wurde anschließend das C/N-Verhältnis errechnet. Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach ROTHMALER (1996).

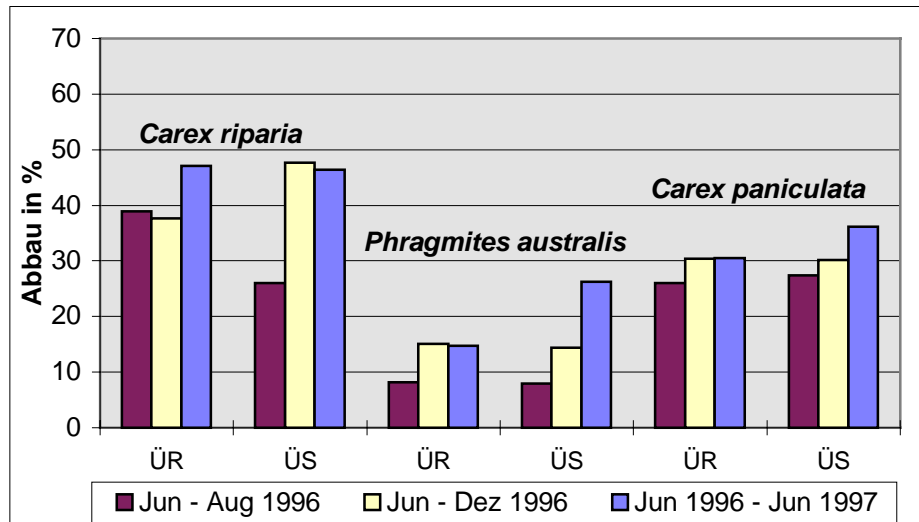


Abb. 1: Grundwasserstand 1996 in cm unter oder über Geländeoberfläche (GOF)

Fig. 1: Ground water level 1996 in cm below or above surface

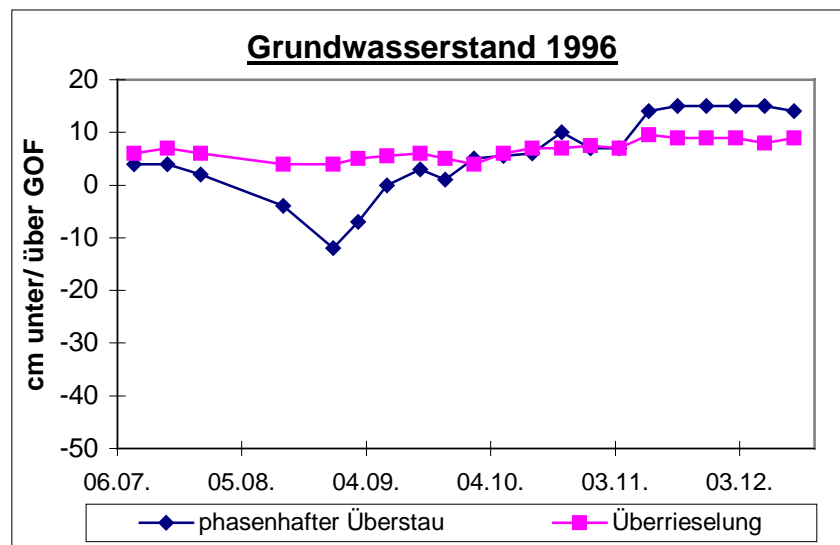


Abb. 2: Abbau des Wurzelmaterials von *C. riparia*, *P. australis* und *C. paniculata* nach 2, 6 und 12 Monaten in den Vernässungsvarianten Überrieselung (ÜR) und phasenhafter Überstau (ÜR)

Fig. 2: Decomposition of the root material from *C. riparia*, *P. australis* and *C. paniculata* after 2, 6 and 12 month in the rewetting variants: surface irrigation (ÜR) and sporadical inundation (ÜS)

3 Ergebnisse

Die Ergebnisse aus dem ersten Halbjahr der Wiedervernässung auf der Versuchsfläche „Am Fleetholz II“ zeigen noch überwiegend artspezifische Unterschiede im Abbau der

Phytomasse (Abb. 2). Die Wurzeln von *P. australis* weisen die niedrigsten Abbauraten aller untersuchten Arten auf. Die Wurzeln von *C. riparia* haben im Vergleich einen etwas höheren Abbau als die von *C. paniculata*. Der Einfluß unterschiedlicher Vernässungsregime war bis zum Dezember 1996 weniger stark ausgeprägt als erwartet.

Nach einjähriger Verweildauer der Litterbags im Boden zeichnen sich erste Unterschiede im Wurzelabbau in den verschiedenen Vernässungsvarianten ab. So ist bei den Wurzeln von *P. australis* der Abbau im phasenhaften Überstau mit 26,2% deutlich höher als in der Überrieselungsvariante (14,7%). Ein ähnliches Abbauverhalten ist auch bei *C. paniculata* zu beobachten. Hier liegt der Trockenmasseverlust im phasenhaften Überstau bei 36,1% gegenüber 30,4% in der Überrieselungsvariante. Nur bei *C. riparia* ist auch nach einem Jahr die Art der Vernässung ohne sichtbaren Einfluß auf den Wurzelabbau (phasenhafter. Überstau: 46,3%, Überrieselung: 47,0%).

Bei der Ermittlung der C- und N-Gehalte konnten keine eindeutigen Tendenzen festgestellt werden. Zum Teil fielen die N-Gehalte im Wurzelmaterial in den ersten zwei Monaten nach dem Vergraben stark ab (*C. riparia* (ÜR), *P. australis* (ÜR), *C. paniculata* (ÜS), stiegen im folgenden jedoch wieder stark an (vgl. Tab. 1 - 3). Bei *C. riparia* (ÜS) und *P. australis* (ÜS) dagegen stiegen die N- Gehalte bis zum Dezember an.

Tab. 1: Veränderungen im C- und N- Gehalt bei *P. australis*- Wurzeln. Mittelwert mit Angabe des Standardfehlers in Klammern, n =5

Tab. 1: Changes in C and N content of *P. australis* roots. Mean values with standard devitations in brackets, n =5

		N %	C %	C/N
<i>P. australis</i> Überrieselung	Jun 96	0,94 (0,01)	44,7 (0,00)	47,6
	Aug 96	0,92 (0,08)	48,3 (0,65)	52,8
	Okt 96	0,90 (0,00)	49,0 (0,04)	54,4
	Dez 96	1,01 (0,05)	49,1 (0,15)	48,8
	Jun 97	0,93 (0,02)	46,5 (0,32)	50,2
<i>P. australis</i> phasenh. Überstau	Jun 96	0,94 (0,01)	44,7 (0,00)	47,6
	Aug 96	1,01 (0,05)	47,8 (0,38)	47,4
	Okt 96	1,19 (0,02)	48,2 (0,07)	40,4
	Dez 96	1,03 (0,17)	48,6 (0,33)	47,3
	Jun 97	1,08 (0,01)	46,5 (0,66)	43,1

Zu beobachten ist eine deutlich Zunahme des N-Gehaltes von Dezember 1996 bis Juni 1997 bei fast allen Arten und Vernässungsvarianten.

Eine Beziehung zwischen dem Ausgangsstickstoffgehalt und der Abbaurate konnte nicht gefunden werden. Die Wurzeln mit dem niedrigsten N-Gehalt der drei untersuchten Arten (*C. riparia*) weisen die höchsten Abbauraten auf. *P. australis* hat trotz eines höheren N-Gehaltes die niedrigsten Trockenmasseverluste. Die Wurzeln von *C. paniculata* haben zwar den höchsten N-Gehalt, liegen beim Abbau aber nur zwischen den beiden anderen Arten.

Tab. 2: Veränderungen im C- und N- Gehalt bei *C. riparia*- Wurzeln. Mittelwert mit Angabe des Standardfehlers in Klammern, n =5

Tab. 2: Changes in C and N content of *C. riparia* roots. Mean values with standard deviations in brackets, n =5

		N %	C %	C/N
<i>C. riparia</i> Überrieselung	Jun 96	0,92 (0,01)	44,3 (0,21)	47,9
	Aug 96	0,66 (0,00)	47,6 (0,01)	71,9
	Okt 96	1,11 (0,07)	47,8 (0,13)	43,2
	Dez 96	1,03 (0,07)	47,6 (0,41)	46,4
	Jun 97	1,21 (0,14)	46,5 (0,39)	38,6
<i>C. riparia</i> phasenh. Überstau	Jun 96	0,92 (0,01)	44,3 (0,21)	47,9
	Aug 96	1,09 (0,08)	47,3 (0,24)	43,6
	Okt 96	1,3 (0,10)	47,7 (0,19)	37,0
	Dez 96	1,17 (0,10)	47,9 (0,05)	41,2
	Jun 97	1,46 (0,05)	45,9 (0,08)	31,4

Tab. 3: Veränderungen im C- und N- Gehalt bei *C. paniculata*- Wurzeln. Mittelwert mit Angabe des Standardfehlers in Klammern, n =5

Tab. 3: Changes in C and N content of *C. paniculata* roots. Mean values with standard deviations in brackets, n =5

		N %	C %	C/N
<i>C. paniculata</i> Überrieselung	Jun 96	1,01 (0,02)	46,0 (0,02)	45,5
	Aug 96	0,90 (0,00)	47,9 (0,64)	53,2
	Okt 96	0,76 (0,01)	48,3 (0,04)	63,5
	Dez 96	0,60 (0,03)	48,5 (0,10)	80,8
	Jun 97	0,82 (0,05)	46,3 (0,13)	56,5
<i>C. paniculata</i> phasenh. Überstau	Jun 96	1,01 (0,02)	46,0 (0,02)	45,5
	Aug 96	0,76 (0,01)	48,3 (0,40)	63,5
	Okt 96	0,81 (0,04)	48,5 (0,11)	59,9
	Dez 96	0,77 (0,02)	46,7 (0,18)	60,6
	Jun 97	0,90 (0,07)	46,3 (0,11)	51,4

4 Diskussion

In Vorversuchen konnte nachgewiesen werden, daß es auf Untersuchungsflächen mit höherem Grundwasserstand zu einer Verringerung des Abbaus von Wurzelmaterial kommt.

Ursache der in dieser Untersuchung festgestellten gering ausgeprägten Unterschiede zwischen den Vernässungsvarianten phasenhafter Überstau und Überrieselung auf den Wurzelabbau könnte die auf beiden Flächen annähernd gleiche Bodenfeuchte sein.

Obwohl Unterschiede im Grundwasserstand zwischen beiden Varianten durchaus zu erkennen sind (Abb. 1), ergab eine Messung der Bodenfeuchte über den Untersuchungszeitraum ähnliche Werte für die Überrieselung und den phasenhaften Überstau (Tab. 4). Da es durch das gute kapillare Nachliefervermögen von Grundwasser in Moorböden (AG Boden 1994) zu einer Wassersättigung der direkt darüber liegenden Schicht kommt und der Grundwasserstand (GWS) im phasenhaften Überstau als Tiefststand nur 11 cm unter Geländeoberfläche (GOF) erreichte, waren die in 10 cm Tiefe eingebrachten Litterbags trotzdem noch bei beiden Vernässungsvarianten in annähernd gleich feuchtem Boden.

Tab. 4: Bodenfeuchte als Wassergehalt in % des feuchten Bodens. Mittelwert mit Angabe des Standardfehlers in Klammern, n =3

Table 4: Soil moisture as water content in % of the moist soil. Mean values with standard devitations in brackets, n =3

	Überrieselung	phasenh. Überstau
Jun 96	75,98 (0,03)	78,02 (0,02)
Aug 96	75,74 (0,01)	70,68 (0,01)
Okt 96	79,66 (0,00)	79,00 (0,01)

Für die Abbaubarkeit biologischer Materialien spielt das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff eine große Rolle. Nach SCHROEDER (1983) werden Substanzen mit einem C/N Verhältnis von ≤ 30 relativ leicht abgebaut, da bei höheren C/N-Verhältnissen einem ausreichenden Kohlenstoffangebot kein genügend großes Stickstoffangebot mehr gegenübersteht. Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß es sich bei dem verwendeten Wurzelmaterial mit C/N-Verhältnissen von 45 bis 48 um schwerer abbaubares Material handelt.

Der zunächst starke Abfall und spätere Wiederanstieg des Stickstoffgehaltes in den Wurzeln könnte durch ein anfängliches Leaching gefolgt von einer Besiedelung durch Mikroorganismen bedingt sein (MASON & BRYANT 1975, POLUNIN 1984, VERHOEVEN & ARTS 1992). HIETZ (1992) dagegen fand eine anfängliche Zunahme der Stickstoffkonzentration gefolgt von einer starken Abnahme. Auch hier wird die Besiedelung der Streu mit Mikroorganismen als Ursache der Stickstoffschwankungen angesehen. Alle diese Untersuchungen wurden mit oberirdischer Phytomasse (Blättern, Stengeln) gemacht.

Die bei den untersuchten Wurzeln ermittelten Ergebnisse für den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt zeigen weder zwischen den Arten noch zwischen den Vernässungsvarianten einen sichtbaren Trend. Zum gleichen Ergebnis kommen auch HACKNEY & DE LA CRUZ (1980) bei der Untersuchung von Wurzeln und Rhizomen von *Spartina cynosuroides* und *Juncus roemerianus*.

Die erwarteten Unterschiede im Abbau von Wurzelmaterial bei den beiden untersuchten Vernässungsvarianten traten nach dem ersten Jahr der Wiedervernässung noch nicht auf, da die Bodenwasserverhältnisse bei Überrieselung und Überstau ähnlich waren.

Die C- und N-Gehalte zeigten keine eindeutigen Tendenzen, die auf eine Verzögerung des Wurzelabbaus hindeuten könnten. Eine Untersuchung weiterer Inhaltsstoffe wie z.B. Zellulose und Lignin ist für differenzierte Aussagen zum Abbau unerlässlich.

5 Danksagung

Die diesem Bericht zugrundeliegenden Untersuchungen wurden mit Mitteln des Bundesministeriums für Forschung und Bildung unter dem Förderkennzeichen BEO-0339556 gefördert. Die Grundwassermeßdaten wurden freundlicherweise vom Institut für Hydrologie ZALF Müncheberg zur Verfügung gestellt.

6 Literatur

- AG Boden, 1994: Bodenkundliche Kartieranleitung. - 4. Aufl. Hannover, 1994 392 S.
- COULSON, J.C. & J. BUTTERFIELD, 1978: An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. - *Journal of Ecology* 66: 631 - 650.
- HACKNEY, C. & A. DE LA CRUZ, 1980: In situ decomposition of roots and rhizomes of two tidal marsh plants. - *Ecology* 61: 226 - 231.
- HIETZ, P., 1992: Decomposition and nutrient dynamics of reed (*Phragmites australis* (CAV.)). - *Aquatic Botany* 43: 211 - 230.
- MASON, C.F. & R.J. BRYANT, 1975: Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* Trin. and *Thypha angustifolia* L. - *Journal of Ecology* 63: 71 - 95.
- POLUNIN, N.V.C., 1984: The decomposition of emergent macrophytes in fresh water. - *Advances in Ecological Research* 14: 115 - 166.
- REDDY, K. & W.H. JR. PATRICK, 1975: Effect of alternate aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. - *Soil Biology and Biochemistry* 7: 87 - 94.
- ROTHMALER, W: 1996: Exkursionsflora, Gefäßpflanzen Grundband. - Bd.2, 16. Aufl., Fischer Verlag Jena, Stuttgart, 640 S.
- SCHROEDER, D., 1983: Bodenkunde in Stichworten. - 4. Aufl., Verlag Ferdinand Hirt, Unterägeri, 160 S.
- TUPACZ, E.G. & F.P. DAY, 1990: Decomposition of roots in a seasonally flooded swamp ecosystem. - *Aquatic Botany* 37: 199 - 214.
- VERHOEVEN, J.T.A. & H.H.M. ARTS, 1992: Carex litter decomposition and nutrient release in mires with different water chemistry. - *Aquatic Botany* 43 : 365 - 377.
- VERHOEVEN, J.T.A. & E. TOTH, 1995: Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. - *Soil Biology and Biochemistry* 27: 271 - 275.

Adresse der Autorin:

Maja Hartmann
Botanisches Institut
Ernst-Moritz-Arndt-Universität
Grimmer Str. 88
17487 Greifswald

Effects of *Polytrichum piliferum* Hedw. on germination and establishment of phanerogamic species on inland dunes

Andrea Bechtel, Matthias Röttgermann, Thomas Steinlein & Wolfram Beyschlag

Synopsis

We examined the competitive balance between a typical phanerogamic and a cryptogamic plant species (*Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Spergula morisonii* and the moss *Polytrichum piliferum*) within the early stages of vegetation succession on inland dunes (geographical coordinates: 08° 41' 17'' E, 51° 55' 04'' N). Seedling emergence was generally high for the phanerogams but in areas covered with *P. piliferum* most of these seedlings died after a few days. Possible reasons for this phenomenon are (1) unfavorable light conditions (shading) for the grass seedlings within the moss layer and (2) pronounced allelopathic effects of the moss.

Keywords

Polytrichum piliferum, *Deschampsia flexuosa*, competition, allelopathy, succession

1 Introduction

Vegetation succession on inland sand dunes normally starts with the formation of a biotic soil crust on the open sand, (mainly consisting of cyanobacteria and green algae) which finally immobilizes the substrate. As soon as the sand surface is stable it is colonized by a cryptogamic plant community mostly dominated by the moss *Polytrichum piliferum*. This successional stage is surprisingly stable and although the phanerogamic seed density is rather high, these species seem to have difficulties to invade areas covered by this moss. In the present study we investigated possible reasons for the low establishment success of *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina* and *Spergula morisonii* (all typical and co-occurring pioneer species on sand dunes in Central Europe) within dense stands of *P. piliferum*.

2 Material and Methods

Determination of moss cover: Six 10 x 10 cm field plots of *P. piliferum* were photographed with a still video camera (Canon RC-560 TM) mounted vertically above the plots. Photos were taken from the same exposition under dry and moist (artificially watered) conditions. Subsequently, the photos were quantitatively analyzed using an image analysis system in connection with Adobe Photoshop 3.0 as analysis software (DIETZ & STEINLEIN 1996).

Petri-dish bioassay: Samples of *P. piliferum* were allowed to saturate with water for 4h at 20°C in order to induce full metabolic activity. Subsequently cold water extracts were obtained by shaking the cut samples with cold water (5 g dry weight per 100 ml water).

Seeds of *D. flexuosa* (50), *F. ovina* (50) and *S. morisonii* (20) were sown on filter paper into Petri-dishes. 4 ml of moss extract (treatment) or distilled water (control) were added to each Petri-dish. The closed Petri-dishes were then cultivated in a growth chamber at 25°C and 450 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD. Germination was recorded daily until a stable number of seedlings was reached.

Location: Photographs were taken and seeds collected in the "Augustdorfer Dünenfelder" (geographical coordinates: 08° 41' 17" E, 51° 55' 04" N) which is part of the large inland sand dune area "Senne" near the city of Bielefeld (Germany).

3 Results

The six field plots varied in their moss cover (Fig. 1). Fig. 1 shows further, that due to the poikilohydric structure of the plants, moistening of the plots led to a substantial increase in moss cover. All cover values were below 50% because the moss distribution within the plots was inhomogeneous, i. e. there were always areas with a rather dense and areas with only sparse moss cover in the same plot. Under moist conditions, the moss cover within the dense areas was close to 100% i.e. all phanerogamic seeds and seedlings were completely shaded.

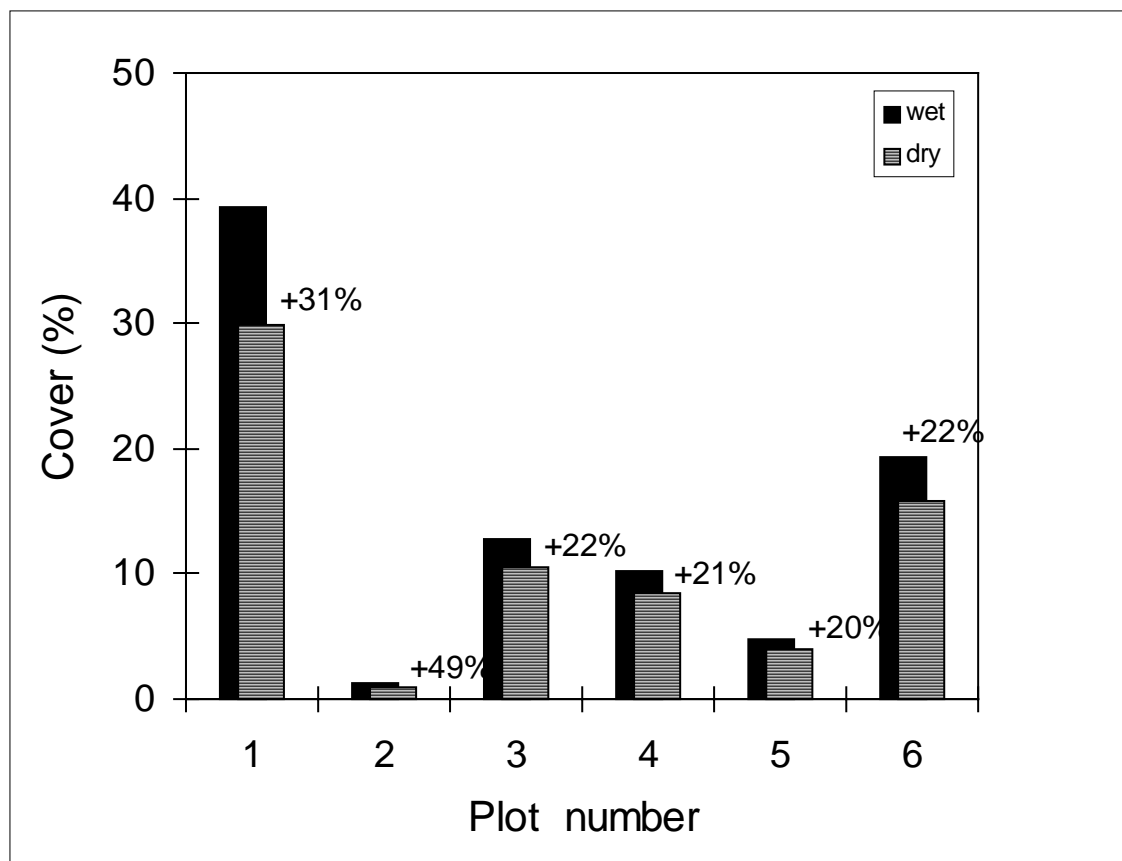


Fig. 1: Effect of moistening on the cover of *Polytrichum piliferum* determined by means of image analysis in six different plots (10 * 10 cm) in the „Augustdorfer Dünenfelder“.

The inhibitory effect of the moss extract on seed germination of the three co-occurring phanerogams was species dependent. Inhibition could be clearly demonstrated for *D. flexuosa* and *F. ovina*, while *S. morisonii* showed no significant effect (Fig. 2).

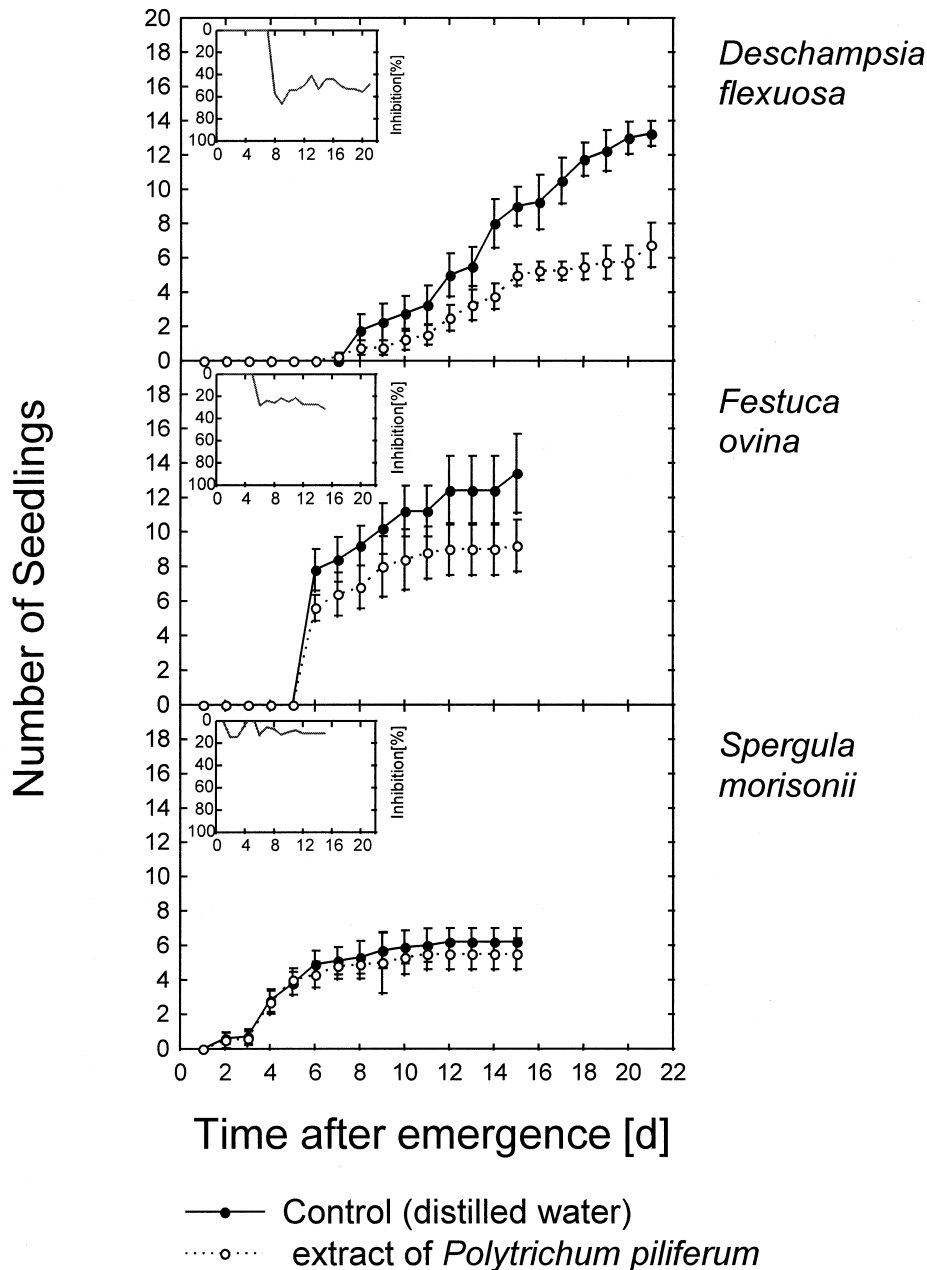


Fig. 2: Germination of 50 seeds of each, *Deschampsia flexuosa* and *Festuca ovina*, as well as of 20 seeds of *Spergula morisonii* over time on filter paper in a Petri-dish. Treatment: Addition of 4 ml cold water extract from *Polytrichum piliferum*. Control: Addition of 4 ml distilled water. n=5; Error bars = SE. The insets show the inhibition of the germination in the treatment relative to the control.

4 Discussion

The goal of the present investigation was to causally explain the pattern of species distribution within the first successional stages on inland sand dunes since succession in these areas will be a function of this initial pattern. It is generally accepted that spatial pattern of plant species cannot be explained by competition alone and in many cases allelochemicals are discussed as an additional mechanism (PUTNAM 1985). The

present results show that both, light competition and allelopathy, seem to play a role. While shading of seedlings should equally affect all three phanerogamic species, differential effects of allelopathy have to be considered because the active substances are not only present in the sand directly below the moss stands, but can also diffuse into the surrounding areas. Thus, *S. morisonii* seedlings are very rare within areas densely covered with *P. piliferum* but can grow very close to those. Seedlings of the two grasses have the same problems within the moss stands, but avoid also their surroundings.

The enormous stability of the cryptogam dominated first successional stages on inland dunes in Central Europe and the involvement of allelopathic effects has already been mentioned by ELLENBERG (1978), who (in contrast to the present investigation) attributes the allelopathic activity to lichens. Lichens (mainly *Cladonia* species) seem to grow on the *Polytrichum* plants in a later developmental stage. However, the fact that the moss itself is allelopathic to phanerogams has not been reported up to now.

Acknowledgement

We thank the GNS (Gemeinschaft für Naturschutz Senne und Ostwestfalen) for giving us the permission to work in the nature reserve "Augustdorfer Dünenfelder".

References

- DIETZ, H & T. STEINLEIN, 1996: Determination of plant species cover by image analysis. - J. Veg. Sci. 7: 131-136.
- ELLENBERG, H., 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. - Ulmer, Stuttgart: 989 S.
- PUTNAM, A.R., 1985: Weed allelopathy. - In: S.O. Duke (ed): Weed physiology. - CRC Press Inc. Boca Raton: 131-155.

Adresse der Autoren:

Dipl.-Biol. Andrea Bechtel
Dipl.-Biol. Matthias Röttgermann
Dr. Thomas Steinlein
Prof. Dr. Wolfram Beyschlag
Lehrstuhl für experimentelle Ökologie und Ökosystembiologie (W4-107)
Universität Bielefeld
Universitätsstr. 25
D-33615 Bielefeld

Quantifizierung der möglichen Stoffausträge aus einem Erlenbruchwald in ein kleines Fließgewässer

Lilian Busse & Günter Gunkel

Synopsis

Alder fens naturally occur near the river banks of small running waters. They serve as waterretention areas as well as living zones for aquatic organisms. We investigated the influence of alder fens for the running water with respect to eutrophication and organic pollution. We were looking for the input and output of nutrients and dissolved organic carbon in water samples of the running water and the flooded alder fens. We also installed enclosures in the alder fens to investigate the amount of redissolving N, P and DOC. Furthermore the denitrification rates were monitored during the spring months.

Keywords

Alnus glutinosa, alder fens, enclosure, denitrification, nutrients, dissolved organic carbon, small running waters, revitalisation

Alnus glutinosa, Erlenbruchwälder, Enclosure, Denitrifikation, Nährstoffe, gelöster organischer Kohlenstoff, kleine Fließgewässer, Renaturierung

1 Einführung

Im Zuge von Renaturierungen kleiner Fließgewässer werden häufig die Gewässer-
randstreifen wiederhergestellt. Ehemals vorhandene Bruchwälder, die an kleinen
Fließgewässern natürlicherweise vorkamen, werden wieder an Fließgewässer ange-
schlossen oder deren Entwicklung zugelassen. Neben ihrer Funktion als Refugialraum
für aquatische Organismen dienen Erlenbruchwälder zur Wasserretention bei Hoch-
wasserführung und damit zur Vermeidung von katastrophartigen Überschwem-
mungen (GUNKEL 1996). In der vorliegenden Arbeit sollen die möglichen Stoffausträge
aus einem Erlenbruchwald in ein kleines Fließgewässer quantifiziert werden, die über
oberflächlich abfließendes Wasser bei überschwemmten Erlenbruchwäldern denkbar
sind. Es stellt sich die Frage, ob durch die Wiederherstellung oder die Neuanlage von
Erlenbruchwäldern weitere Belastungsquellen im Hinblick auf Nährstoffe und organ-
isches Material geschaffen werden, die im Fall der Nährstoffe zur Eutrophierung und im
Fall des organischen Materials zur Saprobisierung der Fließgewässer beitragen. Diese
mögliche Eutrophierung bzw. Saprobisierung ist dringend zu erfassen und zu bewerten,
um bei Renaturierungsmaßnahmen eine ausreichende Datenbasis zur Verfügung zu
haben. Zusätzlich sollen die Denitrifikationsraten im Erlenbruchwald erfaßt werden, um
abzuschätzen, ob die möglichen Stickstoffeinträge aufgrund z.B. Laubfall durch
Denitrifikation unbedenklich sind. Bisher liegen noch keine ausreichenden Daten vor,
die Aufschluß geben über die Zusammenhänge zwischen dem Gewässer und der
bachbegleitenden Erlenbruchwälder.

1.1 Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsgebiet dient ein Erlenbruchwald an der Briese, ein kleines naturnahes Fließgewässer im Landkreis Oranienburg nördlich von Berlin. Der an das Fließgewässer angrenzende Erlenbruchwald steht in direkten Austausch mit dem Oberflächenwasser zur Briese und ist, außer in den Sommermonaten, fast ganzjährig überstaut.

2 Material und Methoden

Es werden Wasserproben aus dem Fließgewässer Briese vor und nach dem Erlenbruchwald und direkt aus dem Überstauwasser im Erlenbruchwald entnommen. Zusätzlich wurden im Erlenbruchwald „Enclosures“ eingesetzt, die aus klarem PVC mit den Kantenlängen 500 * 500 mm bestehen. In diesen „Enclosures“ ist eine Wassersäule isoliert, die keinen Kontakt zum dem durchströmten Bereich des Obeflächenwassers des Erlenbruchwaldes hat, aber mit dem Sediment in Wechselwirkung steht.

Alle Wasserproben werden auf die Nährstoffe Stickstoff (NH_4^+ -N, NO_3^- -N, NO_2^- -N, Ges-N), Phosphor (PO_4^{3-} -P, Ges-P) und gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen (DOC) untersucht. Zusätzlich werden im Freiland physikalisch-chemische Parameter (pH, Leitfähigkeit, Sauerstoffgehalt, Temperatur) erfaßt.

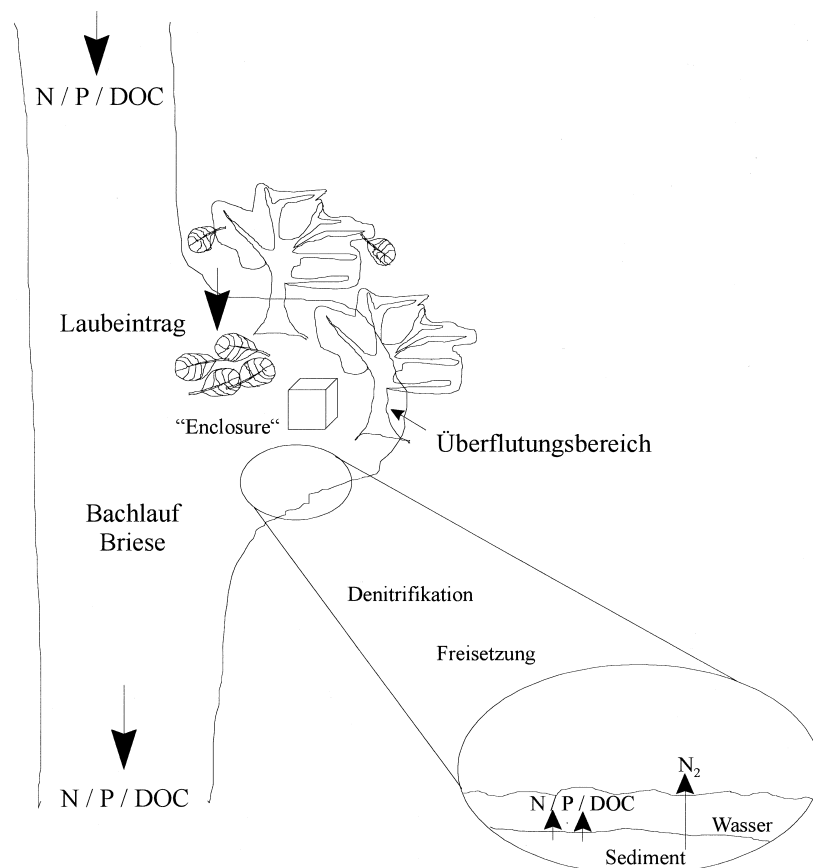


Abb. 1: Untersuchungsparameter
Fig. 1: Investigation parameters

Für die Denitrifikationsmessungen wurde mit einem Moorkammerbohrer ein Sedimentkern entnommen. Der Sedimentkern wurde in 5 cm Bodenschichten unterteilt. Mit den unterschiedlichen Bodentiefen wurden „Slurry Experimente“ (Bodensuspensionen) nach der Methode von STRUWE & KJOLLER (1991) durchgeführt. 30 g Boden wurde mit 20 ml Interstitialwasser gemischt und mit 10 % Acetylen bei 26 °C in den verbleibenden Luftraum (Headspace) versetzt und der N_2O -Gehalt gaschromatographisch ermittelt.

3 Ergebnisse

Einträge/Austräge

Untersuchungen vor und nach dem Erlenbruchwald lassen in den Wintermonaten keine Austräge an Nährstoffen und gelösten organischen Verbindungen erkennen. Für die Sommermonate wurden aufgrund von sinkenden Wasserständen erhöhte Konzentrationen an Ammonium und DOC im Abfluß des Erlenbruchwaldes festgestellt.

Freisetzungen (Enclosure-Versuche)

In dem Erlenbruchwald wurden „Enclosures“ installiert, um die möglichen Freisetzungen an DOC und Nährstoffen zu erfassen. Die maximalen Freisetzungsraten betragen für ortho-Phosphat $13,8 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ PO}_4^{3-}\text{-P}$, für Ammonium bei $17,5 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ NH}_4^+\text{-N}$ und für gelösten organischen Kohlenstoff bei $350,1 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ DOC}$.

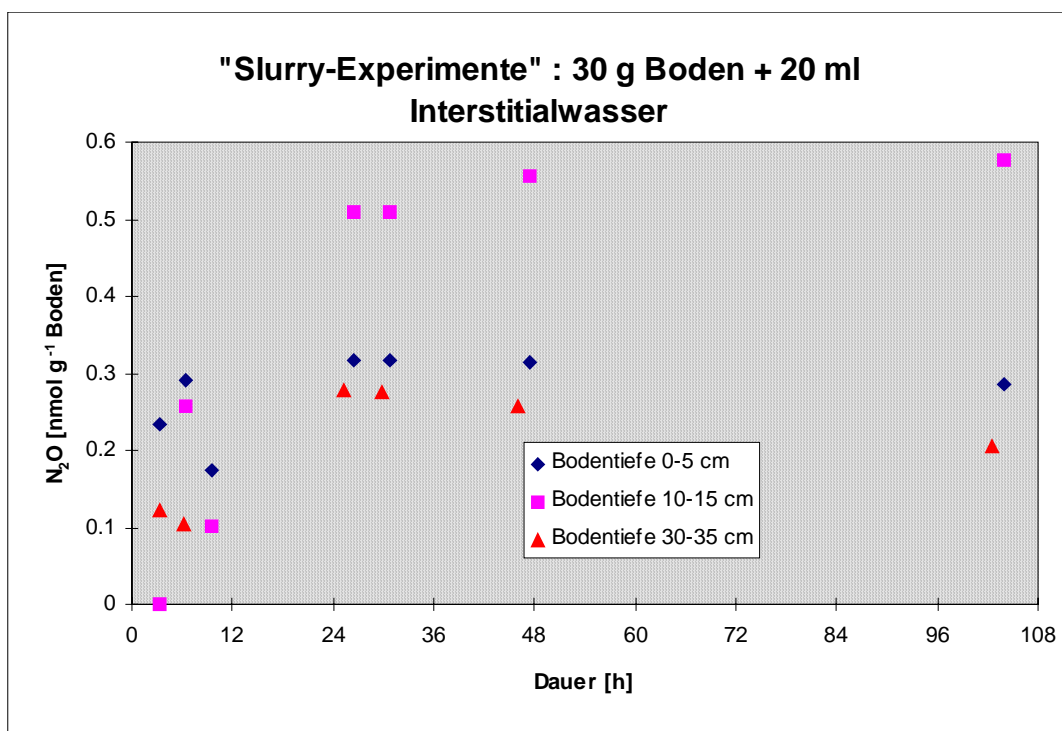


Abb.2 : Denitrifikationsrate, „Slurry-Experimente“ 30 g Boden und 20 ml Interstitialwasser, Untersuchung von unterschiedlichen Bodentiefen

Fig. 2: Denitrification rate, „Slurry-experiments“, 30 g soil and 20 ml intersitital water, investigation of different sample depths

Denitrifikation

Eine Abschätzung ergibt eine tägliche Denitrifikationsrate von $6,2 \text{ mg N}_2\text{-N m}^{-2}$. STRUWE & KJOLLER (1991) haben bei feuchten, aber nicht überschwemmten Erlenbruchwäldern in Dänemark 10-fach höhere Werte gefunden. Die Denitrifikation im Erlenbruchwald an der Briesa ist deutlich nitratlimitiert, wie Untersuchungen durch Zugabe von N- und C-Quellen ergeben haben.

4 Diskussion

In den Sommermonaten konnte nachgewiesen werden, daß es bei niedrigen Wasserständen durchaus zu einem Austrag an Nährstoffen und organischen Kohlenstoffverbindungen kommen kann. In den Wintermonaten konnte keine Konzentrationserhöhung festgestellt werden, da zu dieser Zeit immer eine ausreichende Durchströmung sichergestellt ist. Bei einer starken Durchströmung in den Wintermonaten zeigt sich, daß selbst die höchsten ermittelten Freisetzungsraten im Abfluß der Briesa nur zu Konzentrationsänderungen im $\mu\text{g l}^{-1}$ -Bereich (Ammonium: ca. $7 \mu\text{g l}^{-1}$, Phosphat ca. $5 \mu\text{g l}^{-1}$) führen. Für DOC läge die maximale Konzentrationserhöhung bei $0,13 \text{ mg l}^{-1}$ DOC. Die hohen Freisetzungsraten in den „Enclosures“ zeigen aber, daß die Gefahr der Rücklösung für Nährstoffe und gelöste organische Kohlenstoffverbindungen besteht. Eine Sicherstellung des Wasserstandes scheint bei der Wiederherstellung der Erlenbruchwälder von erheblicher Bedeutung zu sein. Dies betrifft sowohl das Oberflächenwasser, mit dem der Erlenbruchwald eingestaut ist, als auch den Grundwasserstand, wie KAZDA & al. (1995) nachgewiesen haben. Die gemessenen Denitrifikationsrate liegt deutlich unter denen in der Literatur gefundenen Werte. Durch zur Zeit laufende Versuche soll der Stickstoffeintrag durch Erlenlaub quantifiziert werden und durch Bilanzierung abgeschätzt werden, wieviel von dem eingetragenen Stickstoff denitrifiziert wird.

Literatur

- GUNKEL, G., 1996: Renaturierung kleiner Fließgewässer. Jena Stuttgart Gustav Fischer Verlag: 471 S.
- KAZDA, M., 1995: Changes in alder fens following a decrease in the groundwater table: results of a geographical information system application. *Journal of Applied Ecology* 32: 100-110.
- STRUWE, S. & A. KJOLLER, 1991: Denitrification in wet forest soil systems in situ and in slurry experiments. *Forest Ecology and Management* 44: 41-52.

Adresse der Autoren:

Dipl.-Biol. Lilian Busse
PD Dr. Günter Gunkel
Institut für Technischen Umweltschutz
Fachgebiet Wasserreinhaltung / Sekr. KF 4
Straße des 17. Juni 135
10623 Berlin

Bestimmung der Kronendachtranspiration von Waldbeständen unterschiedlicher Struktur: Xylemsaftflußmessung und Modellierung

Barbara Köstner, Eva M. Falge, Martina Alsheimer & John D. Tenhunen

Synopsis

Canopy transpiration and conductance of forests are key parameters describing ecosystem function and defining functional types of vegetation. Xylem sapflow measurements are appropriate tools to scale water use of trees to the forest canopy level. Canopy conductance can be determined from scaled canopy transpiration in order to analyse forest canopy response to environmental factors and linking forest structure to canopy water loss. Examining effects of land-use change or changes of the physical and chemical environment on ecosystem function requires mechanistic models at the stand level predicting ecosystem response from various initial sets of parameters. The presented data demonstrate dependencies of canopy water loss on atmospheric factors and forest structure. Further, canopy transpiration and conductance derived from tree xylem sapflow are compared to data produced by the mechanistic forest gas-exchange model STANDFLUX. Agreement of data and special features of both approaches are discussed.

Keywords

Canopy transpiration, canopy conductance, xylem sapflow, stand gas-exchange model, *Picea abies*, *Fagus sylvatica*

Kronendachtranspiration, Kronendachleitfähigkeit, Xylemsaftfluß, Bestandes-Gaswechsellmodell, *Picea abies*, *Fagus sylvatica*

1 Einleitung

Im Rahmen der Diskussionen um Veränderungen des physikalisch-chemischen Klimas und deren Auswirkungen auf Waldökosysteme, wie auch um Auswirkungen von Struktur- und Nutzungsänderungen von Waldlandschaften (DALE 1997), hat die Quantifizierung von Stoffflüssen auf der Ebene von Bestandesausschnitten bzw. auf der Ebene des Ökosystems große Bedeutung erlangt. Für die Wasserbilanz und Beurteilung von Stoffflüssen in bewaldeten Wassereinzugsgebieten ist es daher erforderlich, ein Instrumentarium aus Messung und Modellierung zu schaffen, um auf unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen die Transpiration bzw. den Gaswechsel des Kronendaches von Wäldern in Abhängigkeit von atmosphärischen Faktoren, Bestandesstruktur, Bestandesalter und Baumarten zu beschreiben (JARVIS 1995).

Die raum-zeitliche Entwicklung des Kronendaches hängt von der natürlichen Sukzession oder forstlich gesteuerten Bestandesstruktur ab. Unter Bestandesstruktur versteht man die räumliche und zeitliche Verteilung bzw. Veränderung von Bäumen in einem Bestand in bezug auf die Baumanzahl, auf Teile von Bäumen, auf Baumarten und Altersklassen (OLIVER 1992). Versucht man die Ergebnisse von Einzeluntersuchungen zum Einfluß der Bestandesstruktur auf bestimmte Stoffflüsse zu systematisieren, lassen diese meist nur sehr eingeschränkte Aussagen zu, da das Untersuchungsmaterial zu uneinheitlich und entweder die Angaben zur Bestandesstruktur oder die funktionellen Angaben (z.B. Bestandesverdunstung) ungenau oder nicht eindeutig sind. So fanden PECK & MAYER (1996) in einer umfassenden Literaturlauswertung kein einheitliches Verhalten der Bestandestranspiration in Abhängigkeit von Baumart, Baumalter und Durchforstungsgrad. Intensive Untersuchungen innerhalb des gleichen Wuchsgebietes jedoch können systematische Ergebnisse liefern, wie z.B. eine einheitliche Abnahme der Bestandestranspiration mit zunehmendem Baumalter und abnehmender Baumdichte bei Altersklassenwäldern von Fichte (ALSHEIMER & al. 1997, KÖSTNER & al. 1996a).

Gaswechselfmessungen von Zweigen bedürfen einer hinreichenden Anzahl von Einzelmessungen, um auf Baum- bzw. Bestandesebene hochgerechnet werden zu können (LEVERENZ & al. 1982). Sie dienen daher vor allem für die Parametrisierung von Photosynthesemodellen auf Zweigebeue (HARLEY & TENHUNEN 1991) und prozeßorientierten Bestandesmodellen (FALGE & al. 1997). Xylemsaftflußmessungen in Bäumen ermöglichen eine unabhängige Messung der Wasserflüsse und Bestimmung der Kronendachtranspiration und -leitfähigkeit von Bestandesausschnitten. Durch sie lassen sich die Wasserflüsse auf der Ebene des Baumes unter natürlichen atmosphärischen Bedingungen integrieren und die kleinräumige Heterogenität der Baumtranspiration in Abhängigkeit von Baumart, -alter und -struktur untersuchen. Xylemsaftflußmessungen werden daher in jüngerer Zeit zunehmend zur Bestimmung und Analyse von Bestandesflüssen sowie zur Ergänzung langzeitlicher Verdunstungsmessungen (Eddy-Kovarianz-Methode) über Wäldern herangezogen (GRANIER & al. 1996b, TENHUNEN & al. 1997).

2 Methoden und Skalierung

Untersuchungsflächen

Die vorgestellten Untersuchungen beziehen sich im wesentlichen auf zwei Fichtenreinbestände (*Picea abies*) unterschiedlichen Alters, ein 40-jähriges Stangenholz und ein 140-jähriger Altbestand im Wassereinzugsgebiet Lehstenbach im Fichtelgebirge / Nordbayern (MANDERSCHIED & GÖTTLEIN 1995, ALSHEIMER 1997). In diesem Gebiet wurden insgesamt 6 Fichtenbestände, die sich in Alter, Struktur und Standortsbedingungen unterscheiden, intensiv untersucht (ALSHEIMER & al. 1997, KÖSTNER & al. 1996a). Der 40-jährige Fichtenbestand (Weiden Brunnen) wie auch der benachbarte 140-jährige Bestand (Coulissenhieb) befinden sich in SW-exponierter Hanglage (2-4°) auf ca. 770 m NN Höhe (50° 9' nördl. Breite, 11° 52' östl. Länge). Sie stocken auf granitischem Ausgangsgestein in relativ nährstoffarmen Braunerde Podsolen bzw. podsoligen Braunerden mit Moder- oder Rohhumusaufgaben. Es handelt sich um gut wasserversorgte, frische bis sehr frische Standorte. Hinsichtlich der Nährstoffversorgung mangelt es diesen nicht gedüngten Standorten allerdings vor allem an Magnesium ($0,36 \pm 0,02$ bzw. $0,45 \pm 0,11$ mg gTG⁻¹ \pm Stabw. für 1-jährige Nadeln des 40-jährigen bzw. 140-jährigen Bestandes).

Desweiteren werden in der vorliegenden Arbeit Vergleichsdaten aus einem Fichtenaltbestand (teils mit Buche in der Verjüngungsschicht) im Wassereinzugsgebiet Große Ohe / Bayerischer Wald (Standort Schachtenau; ENDERS & al. 1989, POSCHENRIEDER 1992) sowie von einer Fichten- und Buchenmeßfläche bei Bayreuth (Hohe Warte; KÖSTNER, unpubliziert) vorgestellt (Tab. 1).

Tab. 1: Bestandescharakteristika der Untersuchungsflächen (dbh = Brusthöhendurchmesser; n.d. = nicht bestimmt).

Tab. 1: Stand characteristics of study sites (dbh = diameter at breast height; n.d. = not determined).

	Lehstenbach Fichtelgebirge ca. 770 m NN		Große Ohe Bayerischer Wald ca. 800 m NN	Hohe Warte Bayreuth ca. 380 m NN	
Tree species	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i> / <i>Fagus sylvatica</i> (> 10 cm dbh)	<i>Picea abies</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
Stand age (years)	40	140	120 / -30	60	90
Tree density (trees ha ⁻¹)	1010	320	250 / 200	890	680
stem basal area (m ² ha ⁻¹)	31	35	46 / 6	36	42
Mean stand height (m)	16	25	28 / -20	20	25
Mean stem diameter at breast height (cm)	19	37	47 / 17	21	26
Leaf area index (projected)	5.3	6.5	6.2	n.d.	n.d.

Xylemsaftfluß

Die Kronendachtranspiration der Bäume wurde mittels thermoelektrischer Xylemsaftflußmessungen sowohl nach der Konstant-Temperaturdifferenz-Methode von Cermák und Kucera (CERMÁK & al. 1973; KUCERA & al. 1977, KÖSTNER & al. 1996b) als auch nach der Konstant-Heizungs-Methode von GRANIER (1985, 1987) bestimmt. Erstere bezieht sich auf ein definiertes Xylemvolumen und berechnet den Massenfluß über die physikalische Wärmekapazität von Wasser. Die technisch wesentlich einfacheren, nadelförmigen Sensoren nach Granier erfassen ein nicht definiertes, geringeres Xylemvolumen und bedürfen einer empirischen Kalibrierung zur quantitativen Berechnung. Unter Berücksichtigung prinzipieller Unsicherheiten dieser Methoden und der hohen natürlichen Variabilität von Xylemsaftflüssen in Waldbeständen, liefern beide Methoden übereinstimmende Ergebnisse im Tageslaufverhalten (ALSHEIMER 1997, KÖSTNER & al. 1997a) und in der Streubreite der Xylemsaftflußdichte (FD, Wasserfluß pro leitende Splintfläche) innerhalb eines

Bestandes (Abb. 1). Hierbei können die Streubreiten von Einzelmessungen auf gleicher Stammhöhe innerhalb eines Baumes jedoch ähnlich hoch sein wie zwischen Bäumen.

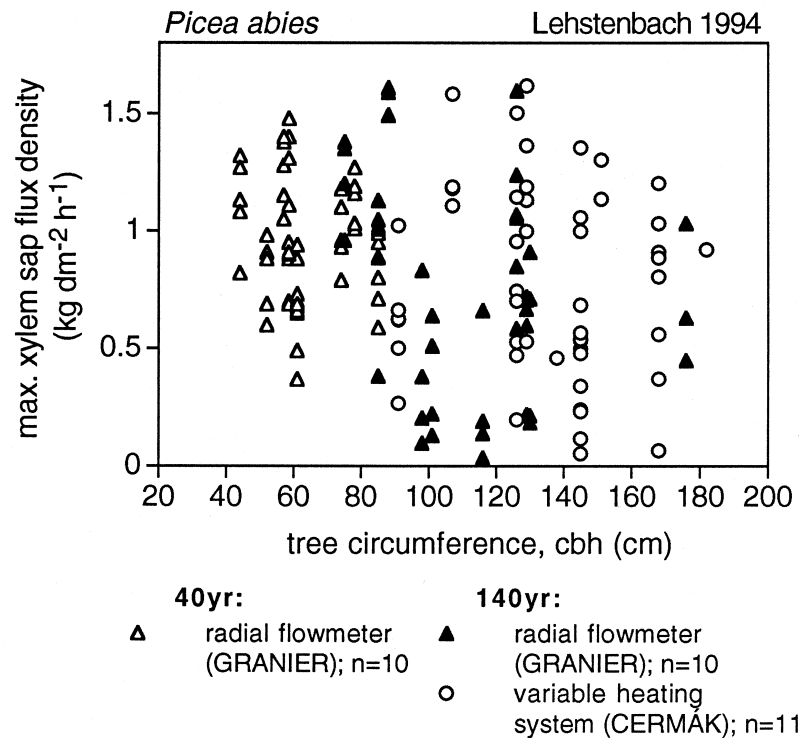


Abb. 1: Maximale halbstündige Xylemsaftflußdichte in Abhängigkeit vom Brusthöhenumfang (BHU) der Meßbäume des 40-jährigen und 140-jährigen Fichtenbestandes, gemessen mit dem Konstant-Heizungsverfahren nach Granier und dem Konstant-Temperaturdifferenz-Verfahren nach Cermák für 6 ausgewählte Sommertage.

Fig. 1: Relationship of maximum half-hourly xylem sapflux density with circumference at breast height (cbh) of sample trees of the 40- and 140-year-old spruce site measured by the constant heating system of Granier and the variable heating system of Cermák for 6 selected summer days.

Berechnung der Kronendachtranspiration und -leitfähigkeit

Um aus Einzelmessungen des Xylemsaftflusses auf die Kronendachtranspiration eines Bestandes hochzurechnen, können verschiedene strukturelle Skalare wie Splintfläche, Blattfläche, Brusthöhenumfang (BHU) etc. herangezogen werden. Für die Fichtenbestände des Lehstenbacheinzugsgebietes wurde die kumulative Splintfläche des Bestandes (Tab. 1) verwendet. Sie wurde durch die BHU-Verteilung der Bestände und durch Bohrkern (2-3 pro Baum) und Stammscheiben von Erntebäumen ermittelt. Für die Splintflächen (SF) der Einzelbäume ergab sich für den 40-jährigen bzw. 140-jährigen Bestand folgende Beziehung: $SF_{40} \text{ (cm}^2\text{)} = 0.047 \times BHU \text{ (cm)}^{2.02}$; ($r^2=0,93$; $n=40$) bzw. $SF_{140} = 0,03 \times BHU^{1,98}$; ($r^2=0,82$; $n=50$). Da sich innerhalb eines Bestandes keine Abhängigkeit der Xylemsaftflußdichte (FD) vom BHU der Bäume nachweisen ließ, wurde die Kronendachtranspiration (E_c , Wasserfluß der Bäume pro

Grundfläche des Bestandes) als Produkt der mittleren FD-Wertes der Meßbäume und der kumulativen Splintfläche des Bestandes berechnet.

Die Berechnung der Kronendachleitfähigkeit (g_c) erfolgte nach der Formulierung von MCNAUGHTON & BLACK (1973) unter der Annahme einer starken Kopplung von Vegetation und Atmosphäre. Zur Berechnung von g_c wurde der Zeitverzug zwischen Transpirationsbeginn und Beginn des Xylemsaftflusses im Stamm anhand der modellierten Transpirationsverläufe berücksichtigt (GRANIER & al. 1996a). Die aus den Xylemsaftflußmessungen abgeleitete Kronendachleitfähigkeit bezeichnet hierbei die Leitfähigkeit bis zur Meßhöhe des Wasserdampf-sättigungsdefizites der Luft (VPD; ca. 4 m über dem Bestand). Um sich daraus die Leitfähigkeit der "mittleren Stomata" des Kronendaches zu erschließen, wurde für Abb. 2 g_c um die, in Abhängigkeit von der Blattflächenverteilung und Windgeschwindigkeit berechnete, aerodynamische Leitfähigkeitskomponente (berechnet in STANDFLUX) korrigiert (KÖSTNER & al. 1992).

Das Bestandesmodell STANDFLUX

Das Modell STANDFLUX (FALGE 1997, FALGE & al. 1997) beruht auf der dreidimensionalen Beschreibung der Bestandesstruktur eines Waldes, der dreidimensionalen Berechnung der Lichtinterzeption für einen Bestandesausschnitt in Abhängigkeit von den Nachbarbäumen, der eindimensionalen Beschreibung bzw. Berechnung des vertikalen Mikroklimagradienten und der räumlich differenzierten Berechnung des Gaswechselferhaltens einzelner Pflanzenorgane (z.B. benadelte und unbenadelte Zweige). Das Modell läßt sich auf verschiedenen Ebenen validieren. Für die Validierung der Transpiration auf Baum- und Bestandesebene wurden Xylemsaftflußmessungen verwendet. Die Validierung der CO_2 -Flüsse auf Bestandesebene wird derzeit mit Eddy-Kovarianz-Messungen durchgeführt.

3 Ergebnisse und Diskussion

Vergleich von E_c und g_c von Wäldern unterschiedlicher Struktur

In Abb. 2 ist das Tageslaufverhalten verschiedener Bestandesgrößen für den 40-jährigen und 140-jährigen Fichtenbestand im Vergleich dargestellt. Als Beispiele wurden Sommertage mit vergleichbar hoher Strahlungsintensität (Abb. 2A), jedoch unterschiedlichem Verlauf von VPD, der treibenden Kraft der Transpiration (Abb. 2B), ausgewählt. Trotz des sehr unterschiedlichen VPD-Verlaufes erreicht die Kronendachtranspiration an allen drei Tagen ähnlich hohe Werte (Abb. 3C, D). Diese sind im 40-jährigen Stangenholz jedoch um ca. 30% höher ($1,7\text{-}2,1 \text{ mm d}^{-1}$) als im 140-jährigen Altbestand ($1,1\text{-}1,6 \text{ mm d}^{-1}$). Die absoluten Unterschiede von E_c sind bei vergleichbarer Streubreite der Flußdichte der Einzelbäume (Abb. 1) auf relativ größerer Anteile der leitenden Splintfläche der Bäume im Stangenholz und vor allem auf die höhere kumulative Splintfläche des Stangenholzes aufgrund der höheren Baumdichte im Vergleich zum Altbestand zurückzuführen. Die Gesamtverdunstung der Bestände (ca. $2,0\text{-}2,5 \text{ mm d}^{-1}$) unterscheidet sich jedoch nur geringfügig, da der höhere Transpirationsanteil des Unterwuchses (bis zu 40 %, WEDLER & al. 1996) die Unterschiede von E_c auf der Ebene des Gesamtbestandes weitgehend kompensiert. Der Verlauf von g_c (Abb. 2E, F) kann als Ausdruck der Regulation von E_c betrachtet werden, das an allen drei Tagen einen entsprechenden, glockenförmigen Verlauf zeigt. Diese typischen dreiecksförmigen Verläufe von g_c , wie sie auch auf Blattebene beschrieben werden (KÖRNER 1994) erreichen an warmen, trockenen Tagen ihr

Maximum bereits am Morgen bei niedrigem VPD. Bei relativ hohen Nachtwerten des VPD (Abb. 2B, 28.7.) erfolgt ein verzögerter Anstieg von g_c am Vormittag. Bei der Interpretation dieser aus Xylemflüssen abgeleiteten Leitfähigkeiten ist jedoch zu beachten, daß sie, trotz der Anpassung des Xylemflußverlaufes an den Beginn der Blatttranspiration, stärker von den hydraulischen Widerständen und Speichereffekten zwischen Stamm und Krone beeinflusst sind und somit eine im Vergleich zur Blattleitfähigkeit verschiedene zeitliche Dynamik aufweisen können (LOUSTAU & al. 1996, KÖSTNER & al. 1997b). Die maximalen Werte von g_c unterscheiden sich entsprechend den Unterschieden im maximalen VPD bis um das dreifache, wobei Bestandeswerte von 5 - 15 mm s^{-1} (40-j.) auf der Blattebene etwa 35 - 105 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und Werte von 2,5 - 7,5 mm s^{-1} (140-j.) etwa 15-45 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Umrechnung mit proj. Blattflächenindex) entsprechen.

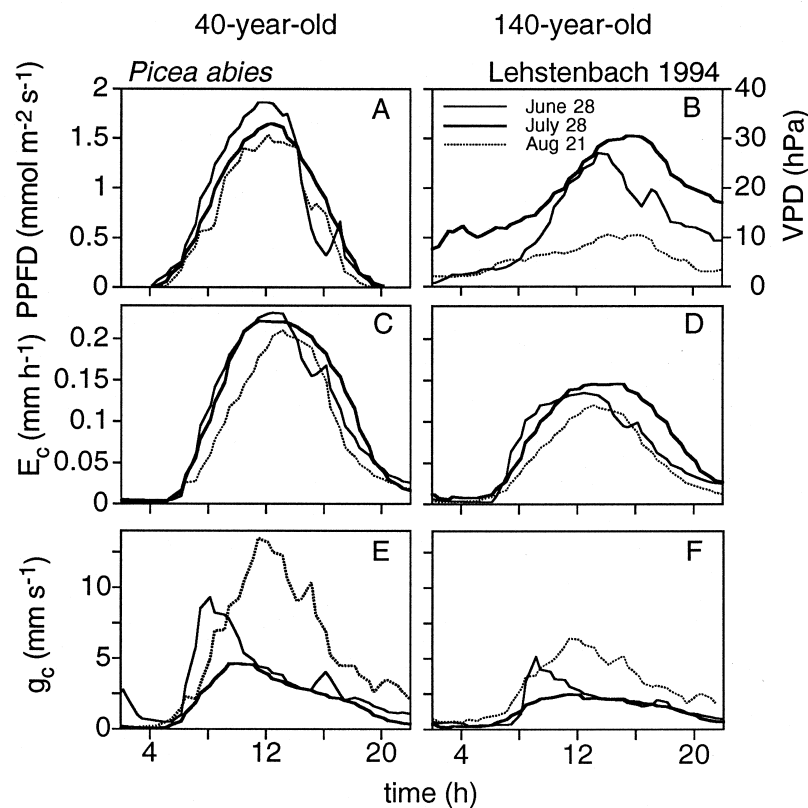


Abb. 2: Tagesverlauf der photosynthetisch aktiven Photonenflußdichte, PPFD (A), des Wasserdampf-sättigungsdefizites der Luft, VPD (B), der Kronendachtranspiration, E_c , gemessen als Xylemsaftfluß für den 40-jährigen (C) und 140-jährigen Fichtenbestand (D) sowie die daraus abgeleitete Kronendachleitfähigkeit, g_c jeweils für den 40- (E) und 140-jährigen (F) Bestand an drei ausgewählten Sommertagen.

Fig. 2: Daily courses of photosynthetic active photon flux density, PPFD (A), vapor pressure deficit of the air, VPD (B), canopy transpiration, E_c , measured by xylem sapflow for the 40- (C) and 140-year-old spruce stand (D) as well as canopy conductance, g_c for the 40- (E) and 140-year-old site (F) on three selected summer days.

Will man diese Befunde hinsichtlich der Kopplung von Vegetation und Atmosphäre interpretieren, kann durch zusätzliche Bestimmung der aerodynamischen Leitfähigkeit (g_a : Komponenten der Turbulenz und der Blattgrenzschicht) der Entkopplungsfaktor Ω

(MCNAUGHTON & JARVIS 1983) bestimmt werden. Ω ist ein dimensionsloser Gewichtungsfaktor, der Werte zwischen 1 (vollkommene Entkopplung) und 0 (vollkommene Kopplung) annehmen kann. Da sich während des Tages g_a kaum änderte und typischerweise eine Größenordnung über g_c lag (60-80 mm s^{-1} am 28.6. u. 28.7., 30-40 mm s^{-1} am 21.8.), war die Kopplung von Vegetation und Atmosphäre wesentlich von der stomatären Komponente, d.h. vom Verlauf von g_c abhängig. Werte von Ω betragen an den trockenen Tagen im Mittel ca. 0,2 bzw. 0,1 für den 40- bzw. 140-jährigen Bestand, während an dem humiden Tag (21.8.) aufgrund des niedrigeren g_a - und höheren g_c -Wertes eine stärkere Entkopplung mit Werten von 0,4 bzw. 0,25 für den 40- bzw. 140-jährigen Bestand zu verzeichnen war. Ω -Werte von 0,1 bis 0,2 gelten als typisch für Wälder hoher Rauigkeit (JARVIS & MCNAUGHTON 1986), bemerkenswert bleiben jedoch die deutlich niedrigeren Werte im Altbestand, die sowohl auf ein niedrigeres g_c als auch auf ein höheres g_a (größere Baumhöhe) zurückzuführen sind.

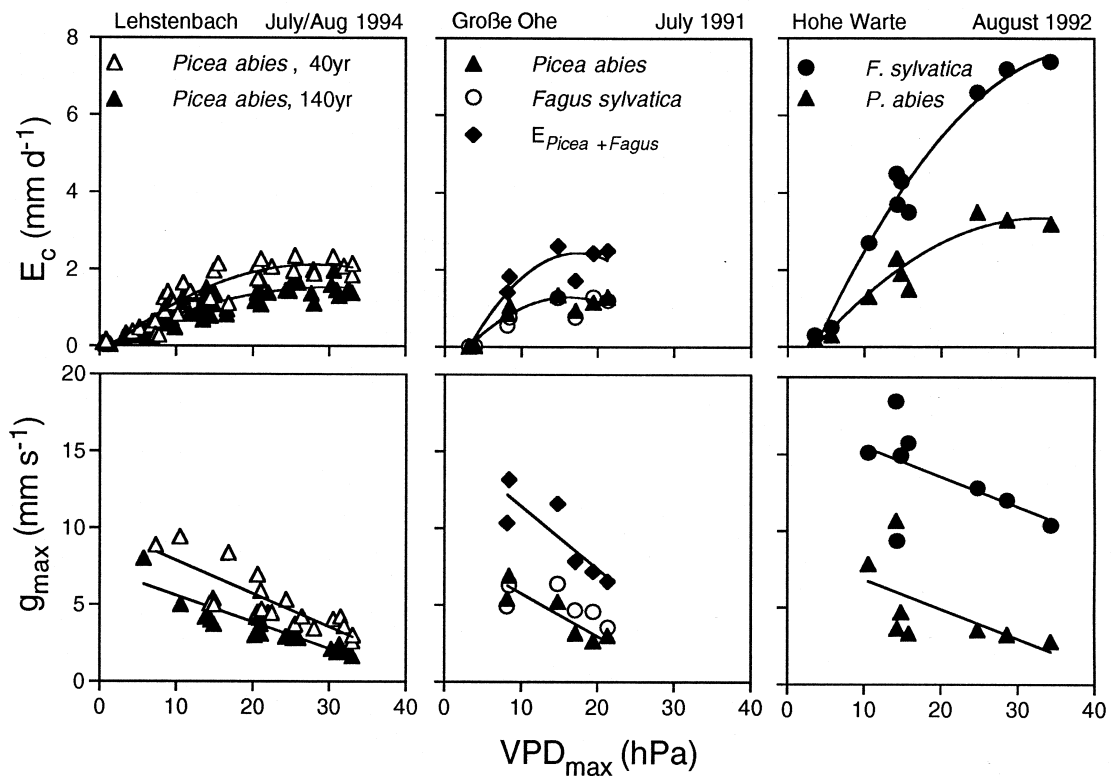


Abb. 3: Korrelation der Tagessumme der Kronendachtranspiration, E_c sowie des halbstündigen Tagesmaximums der Kronendachleitfähigkeit, g_{\max} mit dem halbstündigen Tagesmaximum des Wasserdampfsättigungsdefizites der Luft, VPD für die zwei unterschiedlich alten Fichtenreinbestände (Lehstenbach), einen Fichten-Jungbuchen-Mischbestand (Große Ohe) sowie benachbarte Altbestände von Fichte und Buche (Hohe Warte).

Fig. 3: Correlation of daily sums of canopy transpiration, E_c and half-hourly maximum of canopy conductance, g_{\max} with half-hourly maximum of vapor pressure deficit of the air, VPD for the different aged spruce stands (Lehstenbach), a mixed forest of old spruce and young beech (Große Ohe) and neighboring stands of old spruce and beech (Hohe Warte).

Untersucht man das Verhalten der Tagesraten von E_c und maximalem g_c in Beziehung zum maximalen VPD des Tages, läßt sich für beide Fichtenbestände ein linearer Anstieg von E_c mit zunehmendem VPD_{max} bis ca. 15 hPa feststellen (Abb. 3A). Bei höherem VPD_{max} wird E_c offensichtlich auf einem für die Bestände maximalen Niveau kontrolliert (Abb. 3B). Ein entsprechendes Verhalten konnte in einem Fichtenaltbestand im Bayerischen Wald (Große Ohe) beobachtet werden. Während maximale Werte von E_c der Altfichten etwa denen des Altbestandes im Fichtelgebirge entsprachen, erreichten Gesamtwerte von E_c am Standort Große Ohe aufgrund der zusätzlichen Transpiration von jungen Buchen in einer zweiten Kronenschicht etwa doppelt so hohe Raten (Abb. 3C). Trotz des geringen Stammflächenanteils der Buchen (Tab. 1) entsprachen grundflächenbezogene Werte von E_c und g_c einander und führten zu Gesamtwerten des Bestandes, die mit dem des 40-jährigen Fichtenbestandes im Fichtelgebirge vergleichbar sind. Deutlich höhere Werte von E_c und g_c wurden auf benachbarten Meßflächen von Fichte und Buche bei Bayreuth gemessen (Abb. 3E, F). Maximale Raten von E_c betragen für die 60-jährigen Fichten etwa 3 mm d^{-1} , die Raten des kleinflächigen Buchenbestandes (320 m^2) innerhalb des Koniferenbestandes erreichten bei hohem VPD die 2,5-fachen Raten.

Obwohl höhere Transpirationsraten von Buche im Vergleich zu Fichte bekannt sind, scheinen die maximalen Werte der Buchenfläche von Advektion beeinflußt zu sein, da sonst die für die Verdunstung zur Verfügung stehende Energie nicht ausreichen und das BOWEN-Verhältnis negativ werden würde (0,5 bis -0,8). Denkbar wäre ein Transport sensibler Wärme aus dem Koniferenbestand in die Buchenfläche. Als weitere Quelle sensibler Wärme kommt in diesem Fall auch die in der Nähe liegende Freifläche (Pflanzgarten) in Frage, auf der sich die Klimastation befand. Auswirkungen des Waldumbaus auf die Verdunstung von Waldlandschaften, die aufgrund der meist hinter Zaun vollzogenen Laubwaldverjüngung zunehmend aus mosaikartigen Zusammensetzungen von koniferen- und buchendominierten Flächen bestehen werden, sind daher auch unter dem Aspekt möglicher advektiver Effekte zwischen Laub- und Nadelwald zu betrachten.

Vergleich von gemessenen und modellierten Bestandeswerten

Die Anwendung von Xylemsaftflußmethoden zur Bestimmung der Kronendachtranspiration hat den Vorteil, daß die Baumkronen dabei, im Gegensatz zu Küvettenmessungen, in ihrer natürlichen Umwelt belassen bleiben. Zudem können sie über einen gesamten Baum integrieren und die Beiträge der Bäume von anderen Verdunstungsquellen, wie sie von mikrometeorologischen Methoden miterfaßt werden, trennen. Andererseits haben Saftflußmessungen für den Vergleich mit Transpirationswerten den Nachteil, daß Effekte des Baumwasserspeichers und der hydraulischen Widerstände im Xylem die Vergleichbarkeit von Xylemsaftfluß und Blatttranspiration einschränken (LOUSTAU & al. 1996). Dies trifft insbesondere auf Werte kleiner Zeitkonstanten (Stunden, Tage) und für Altbäume mit großem Wasserspeicher zu (KÖSTNER & al. 1997b, SAUGIER & al. 1997). Es ist daher bei Vergleichen von Saftflußmessungen und Modellberechnungen zu berücksichtigen, daß gemessene und modellierte Werte nur über längere Zeitkonstanten zu übereinstimmenden Werten führen.

Die Tagessummen der Transpiration zeigten beim Vergleich von gemessenen und mit STANDFLUX modellierten Werten eine geringere Streuung beim 40-jährigen Stangenholz als beim 140-jährigen Altbestand (Abb. 4A). Die gemessene Wasseraufnahme der Altbäume war im Frühjahr höher, im Sommer niedriger als die

modellierten Werte der Transpiration. Insgesamt führten Monatssummen und saisonale Summen bei beiden Beständen zu gut übereinstimmenden Werten (Abb. 4B). Die quantitativen Unterschiede bzw. die Dynamik der modellierten Kronendachtranspiration der beiden Bestände beruhen im wesentlichen auf der vorgegebenen, unterschiedlichen Struktur der Bestände (räumliche Verteilung von Nadel-, Astbiomasse und Bäumen), die durch Biomasseernten und biometrische Erhebungen gewonnen wurden und auf der Variation des Mikroklimas, das aus meteorologischen Eingangsparametern (photosynthetisch aktive Strahlung, Temperatur, Luftfeuchte, Windgeschwindigkeit) als Bestandesprofil bzw. räumliche Lichtverteilung berechnet wurde (FALGE 1997, FALGE & al. 1997). Übereinstimmung zwischen Meß- und Modelldaten konnte mit dem gleichen physiologischen Parametersatz für beide Bestände erzielt werden, ohne die Sensitivität der Stomata gegenüber Umweltfaktoren zu ändern (FALGE & al. 1996). Aufgrund der ausreichenden Bodenwasserversorgung während der Meßjahre 1994/95 war es nicht notwendig, Effekte der Boden-austrocknung auf die Transpiration zu berücksichtigen.

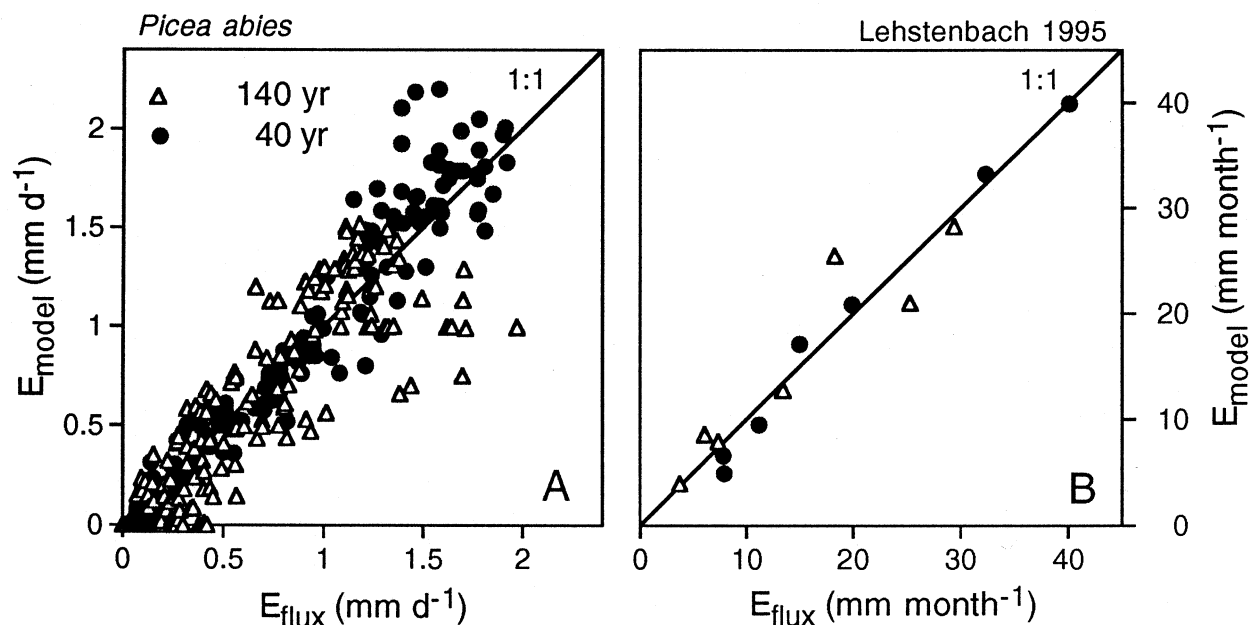


Abb. 4: Korrelation der Tagessummen (A) und Monatssummen (B) der Kronendachtranspiration, gemessen als Xylemsaftfluß, mit den Tagessummen der Kronendachtranspiration, berechnet mit STANDFLUX, für den 40- und 140-jährigen Fichtenbestand von Mai bis Oktober 1995 im Lehstenbach-Einzugsgebiet.

Fig. 4: Correlation of daily sums (A) and monthly sums (B) of canopy transpiration, measured by xylem sapflow with daily sums of canopy transpiration modelled by STANDFLUX for the 40- and 140-year-old spruce stands from May to October 1995 in the Lehstenbach catchment.

Vergleicht man aus Saftflußmessungen abgeleitete Leitfähigkeitswerte für Wasser mit der aus der modellierten Photosynthese berechneten Leitfähigkeit, ergibt sich eine übereinstimmende Streubreite der Einzelwerte (Abb. 5). Beide Methoden zeigen eine scharfe Begrenzung und Abnahme maximaler Werte mit zunehmendem VPD. Diese Abnahme von g_c erscheint bei den modellierten Werten linear im Vergleich zu einem eher kurvilinearen Verlauf der Saftflußwerte, so daß maximale Tageswerte im VPD-Bereich zwischen 5 und 20 hPa für die Saftflußwerte niedriger ausfallen. Dies kann durch zusätzliche Effekte hydraulischer Widerstände verursacht sein. Die Ableitung und Interpretation von g_c aus Saftflußwerten im Vergleich zu direkt an Zweigen gewonnenen Werten stößt hier auf ihre Grenzen (LOUSTAU & al. 1996). Maximale Begrenzungen von E_c bzw. g_c sind nicht nur für die Validierung mechanistischer Modelle von entscheidender Bedeutung, sondern auch für die empirische Modellierung (KELLIHER & al. 1993, McNAUGHTON 1994, JARVIS 1995). Sie können als Schlüsselparameter für die Definition funktioneller Vegetationstypen (plant functional types, GRIME 1992) herangezogen werden. Desweiteren werden für die funktionelle Charakterisierung verschiedener Lebensformtypen (Nadel-, Laubwald, Grasländer) unter dem Aspekt globaler Umweltveränderungen zukünftig vor allem auch Einflüsse der Stickstoffversorgung auf den verschiedenen Integrationsebenen (SCHULZE & al. 1994, MEDLYN 1996, NIINEMETS & TENHUNEN 1997) eine wesentliche Rolle spielen.

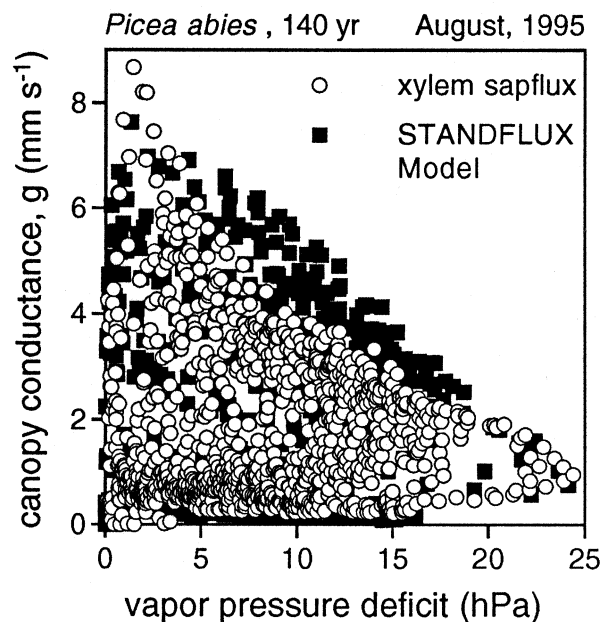


Abb. 5: Korrelation der Kronendachleitfähigkeit (Stundenmittelwerte) mit dem Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft für Werte, die aus dem Xylemsaftfluß und aus der modellierten Bestandesphotosynthese für den 140-jährigen Fichtenaltbestand im Lehstenbach-Einzugsgebiet abgeleitet wurden.

Fig. 5: Correlation of canopy conductance (hourly values) with vapor pressure deficit of the air for values derived from xylem sapflow as well as derived from modelled canopy photosynthesis for the 140-year-old spruce stand in the Lehstenbach catchment.

Danksagung

Wir bedanken uns bei Frau A. Suske für ihre technische Hilfe sowie bei Herrn R. Geyer für die Unterstützung der Modellierungsarbeiten. E. Falge wurde durch das Bayerische Klimaforschungsprogramm (BayFORKLIM) gefördert. Die Arbeiten wurden finanziert vom Bundesminister für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie im Rahmen der Projektförderung BEO 51-0339476A.

Literatur

- ALSHEIMER, M., 1997: Charakterisierung räumlicher und zeitlicher Heterogenität von unterschiedlichen Fichtenbeständen (*Picea abies* (L.) Karst.) durch Xylemflußmessungen. Dissertation, Universität Bayreuth.
- ALSHEIMER, M., KÖSTNER, B. & J. D. TENHUNEN, 1997: Canopy transpiration of Norway spruce stands: seasonal trends and stand differences. *Ann. Sci. Forest.*, in press.
- CERMÁK, J., DEML, M., & M. PENKA, 1973: A new method of sap flow determination in trees. *Biol. Plant.* 15: 171-178.
- DALE, V. H., 1997: The relationship between land-use change and climate change. *Ecol. Appl.* 7 (3): 753-769.
- ENDERS, G., DLUGI, R., STEINBRECHER, R., CLEMENT, B., DAIBER, R., V. EIJK, J., GÄB, S., HAZIZA, M., HELAS, G., HERRMANN, U., KESSEL, M., KESSELMEIR, J., KOTZIAS, D., KOURTIDIS, K., KURTH, H.-H., McMILLEN, R.T., ROIDER, G., SCHÜRMAN, W., TEICHMANN, U. & L. TORRES, 1992: Biosphere/atmosphere interactions: integrated research in a European coniferous forest ecosystem. *Atmospheric Environment Vol 26A*, 1: 171-189.
- FALGE, E. M., 1997: Berechnung der Kronendachtranspiration von Fichtenbeständen (*Picea abies* (L.) Karst.) mit unterschiedlichen Modellierungsansätzen. Dissertation, Universität Bayreuth.
- FALGE, E. M., GRABER, W., SIEGWOLF, R. & J. D. TENHUNEN, 1996: A model of the gas exchange response of *Picea abies* to habitat conditions. *Trees* 10: 277-287.
- FALGE, E. M., RYEL, R. J., ALSHEIMER, M. & J. D. TENHUNEN, 1997: Effects of stand structure and physiology on forest gas exchange: A simulation study for Norway spruce. *Trees* 11: 436-448.
- GRANIER, A., 1985: Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42: 193-200.
- GRANIER, A., 1987: Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.
- GRANIER, A., BIRON, P., KÖSTNER, B., GAY, L. W. & G. NAJJAR, 1996a: Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theor. App. Clim.* 53, 115-122.
- GRANIER, A., BIRON, P., BRÉDA, N., PONTAILLER, J. Y. & B. SAUGIER, 1996b: Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology* 2: 265-274.
- GRIME, J. P., 1992: Vegetation functional classification systems as approaches to predicting and quantifying global vegetation change. In: A. M. Solomon, & H. H.

- SHUGART (eds.): Vegetation dynamics and global change. Chapman and Hall, London: 293-305.
- HARLEY, P. C. & J. D. TENHUNEN, 1991: Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environmental factors. In: K. J. Boote & R. S. Loomis (eds): Modeling crop photosynthesis - from biochemistry to canopy. ASA (Amer. Soc. Agron. and Crop Science Society of America) Symposium, Madison, Wisconsin: 17-39.
- JARVIS, P. G., 1995: Scaling processes and problems. Plant Cell Environ. 18: 1079-1089.
- JARVIS, P. G. & K. G. MCNAUGHTON, 1986: Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. Adv. Ecol. Res. 15: 1-49.
- KELLIHER, F. M., LEUNING, R. & E.-D. SCHULZE, 1993: Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grassland. Oecologia 95: 153-163.
- KÖRNER, C., 1994: Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In: SCHULZE, E. D. & CALDWELL, M. M. (eds.): Ecophysiology of photosynthesis. Ecol. Studies, Vol. 100, Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 463-490.
- KÖSTNER, B., ALSHEIMER, M., & J. D. TENHUNEN, 1996a: Water fluxes in a spruce forest ecosystem: tree canopy transpiration at different sites. Verh. Ges. Ökol. 26: 61-68.
- KÖSTNER, B., BIRON, P., SIEGWOLF, R. & A. GRANIER, 1996b: Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different sap flow methods. Theor. App. Clim. 53: 105-113.
- KÖSTNER, B. M. M., SCHULZE, E.-D., KELLIHER, F. M., HOLLINGER, D. Y., BYERS, J. N., HUNT, J. E., MCSEVENY, T. M., MESERTH, R. & P. L. WEIR, 1992: Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. Oecologia 91: 350-359.
- KÖSTNER, B., GRANIER, A. & J. CERMÁK, 1997a: Sap flow measurements in forest stands: methods and uncertainties. Ann. Sci. For., in press.
- KÖSTNER, B., FALGE, E., ALSHEIMER, M., GEYER, R. & J. D. TENHUNEN, 1997b: Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. Ann. Sci. For., in press.
- KUCERA, J., CERMÁK, J., & M. PENKA, 1977: Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. Biol. Plant. 19: 413-420.
- LEVERENZ, J., DEANS, J. D., FORD, E. D., JARVIS, P. G., MILNE, R. & D. Whitehead, 1982: Systematic spatial variation of stomatal conductance in a Sitka spruce plantation. Journal of Applied Ecology 19: 835-851.
- LOUSTAU, D., BERBIGIER, P., ROUMAGNAC, P., ARRUDA-PACHECO, C., DAVID, J. S., FERREIRA, M. I., PEREIRA, J. S. & R. TAVARES, 1996: Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. Oecologia 107: 33-42.
- MANDERSCHIED, B. & A. GÖTTLEIN, 1995: Wassereinzugsgebiet 'Lehstenbach' - das BITÖK-Untersuchungsgebiet am Waldstein (Fichtelgebirge, NO-Bayern). Bayreuther Forum Ökologie, Bd. 18: pp 84.

- MCNAUGHTON, K. G., 1994: Effective stomatal and boundary-layer resistances of heterogeneous surfaces. *Plant, Cell Environ.* 17: 1061-1068.
- MCNAUGHTON, K. G. & T. A. BLACK, 1973: A study of evapotranspiration from a Douglas fir forest using the energy balance approach. *Water Resource Research* 9: 1579-1590.
- MCNAUGHTON, K. G. & P. G. JARVIS, 1983: Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. In: T. T. Kozlowski (ed.): *Water deficits and plant growth*, Vol VII, Academic Press, New York, London: 1-47.
- MEDLYN, B. E., 1996: Interactive effects of atmospheric carbon dioxide and leaf nitrogen concentration on canopy light use efficiency: a modeling analysis. *Tree Physiol.* 16: 201-209.
- NIINEMETS, Ü. & J. D. TENHUNEN, 1997: A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell Environ.* 20: 845-866.
- OLIVER, C. D., 1992: Similarities of stand structures and stand development processes throughout the world - some evidence and applications to silviculture through adaptive management. In: M. J. KELTY (ed): *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Press, Dordrecht: 11-26.
- PECK, A. & H. MAYER, 1996: Einfluß von Bestandesparametern auf die Verdunstung von Wäldern. *Forstw. Cbl.* 115: 1-9.
- POSCHENRIEDER, W., 1992: Die Bestimmung der Transpiration eines Fichtenaltbestandes (*Picea abies* (L.) Karst.) mit der Konstant-Temperaturdifferenz-Methode unter Vergleich mit dem Eddy-Korrelationsverfahren. Diplomarbeit, Universität Bayreuth.
- SAUGIER, B., GRANIER, A., PONTAILLER, J. Y., DUFRENE, E. & D. D. BALDOCCHI, 1997: Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bags, sapflow and micrometeorological methods. *Tree Physiol.* 17: 511-519.
- SCHULZE, E.-D., KELLIHER, F.M., KÖRNER, C., LLOYD, J. & R. LEUNING, 1994: Relationships between plant nitrogen nutrition, carbon assimilation rate, and maximum stomatal and ecosystem surface conductances for evaporation: A global ecology scaling exercise. *Ann. Rev. Ecol. System.* 25: 629-660.
- TENHUNEN, J. D., VALENTINI, R., KÖSTNER, B., ZIMMERMANN, R. & A. GRANIER, 1997: Variation in forest gas exchange at landscape to continental scales. *Ann. Sci. For.*, in press.
- WEDLER, M., KÖSTNER, B. & J. D. TENHUNEN, 1995: Understory contribution to stand total water loss at an old Norway spruce forest. *Verh. Ges. Ökologie* 26: 69-77.

Adressen der Autoren

Dr. B. Köstner

Dr. E. Falge

Prof. J.D. Tenhunen

Lehrstuhl Pflanzenökologie II, BITÖK

Universität Bayreuth

D-95440 Bayreuth

Dr. M. Alsheimer

Elsa-Brandstöm-Str. 14

D-97218 Gerbrunn

Die Vorhersage des Verhaltens von Ökosystemen unter veränderten Umweltbedingungen: Von meßbaren ökophysiologischen Prozessen zu regionalen Modellen

Bertram Ostendorf

Synopsis

In this paper the argument is made that it is possible and necessary to link models across several scales. Base data can only be gathered at small scales, yet the needs for applications often arise at large scales. The success of models largely depends on the choice of the essential processes and patterns incorporated into the models. To develop models across scales it is necessary to study the relative importance of processes and model at each level separately. Exemplified for the scale transition between canopy and landscape, vegetation patterns of tundra, spruce forest, and alpine ecosystems have been compared. For Tundra systems, a model complex has been developed that includes a canopy model based on the FARQUHAR approach, a hydrological model (TOPMODEL) and an empirical soil respiration routine. This model linkage has been applied to study the potential whole catchment response to climate change scenarios.

Keywords

Ecological modelling, scale transition, landscape, TOPMODEL, GAS-FLUX

Ökologische Modellierung, Skalenübergang, Landschaft, TOPMODEL, GAS-FLUX

Einleitung

Fragestellungen in der modernen Ökologie bedingen oft eine Projektion unseres derzeitigen Wissens in die Zukunft. Wie verhalten sich Ökosysteme, wenn sich ökologische Steuergrößen ändern? Klima, Landnutzung, Bewirtschaftungsintensität, aber auch rechtliche Rahmenbedingungen oder sozio-ökonomische Faktoren haben einen großen Einfluß auf Ökosysteme. Während früher das Erfahrungswissen über Generationen fortgegeben wurde und Gültigkeit behielt, werden unsere nachfolgenden Generationen in einer Welt leben, in der viele der über Jahrhunderte evolvierten Bauernregeln nicht mehr gelten. Die Möglichkeit, Aussagen über zukünftige Reaktionen von Ökosystemen auf harte, experimentelle Daten zu gründen, ist trotz moderner Computertechnologie weiterhin eine große Herausforderung. Die im mathematischen Sinne hohe Dimensionalität der Einflüsse bedingt die Notwendigkeit, sich in Experimenten auf wenige einzelne Faktoren zu konzentrieren. Synergismen können nur im kleinen Versuchsmaßstab analysiert werden und Schlußfolgerungen für größere Maßstäbe sind auf eine Extrapolation angewiesen.

Während auf dem Skalenniveau von Einzelpflanzen noch relativ einfache Experimente durchgeführt werden können, ist der Aufwand auf Bestandes- oder gar Landschaftsmaßstab extrem hoch oder nicht mehr tragbar. Es gibt wenige experimentelle Freilandversuche, die in ihrer räumlichen Dimension über die Bestandeskala hinaus gehen wie z. B. die Analyse des Einflusses von Kahlschlägen auf Wasser- und Nährstoffhaushalt (ENGLER 1919, BATES & HENRY 1928, BORMANN & LIKENS 1967). Solche Versuche eignen sich jedoch nicht, um das Verhalten von Ökosystemen unter bisher nicht dagewesenen Bedingungen (verdoppeltes CO₂, erhöhte Temperatur, veränderter Niederschlag und Bewölkung und deren Interaktionen) abzuschätzen. Hier muß auf Daten aus Versuchen in kleinem Maßstab zurückgegriffen werden.

Ökohydrologische Prozesse in Tundra-Ökosystemen

Tundra-Ökosysteme sind für eine Betrachtung der Extrapolation über mehrere Skalendimensionen hinweg ein gutes Beispiel, da es sich in mehrerer Hinsicht um ein einfaches System handelt. Die anthropogenen Einflüsse sind minimal; es hat in der Geschichte kaum Besiedlungen in der 'North Slope' gegeben. Die Nutzung des Ökosystems bezieht sich vornehmlich auf die Jagd; die Vegetation wurde in weiten Regionen nie vom Menschen direkt genutzt. Es handelt sich also um einen weitgehenden Gleichgewichtszustand zwischen Vegetation und Umwelt. Die zweite 'Vereinfachung' betrifft die unterirdischen Wasserflüsse, eine Variable, die nur in den seltensten Fällen raum-zeitlich gemessen werden kann. Die Tiefe der getauten Bodenschicht liegt im gesamten Einzugsgebiet zwischen ca. 20 und 100 cm. Der Permafrostboden bildet also eine für Wasser undurchlässige Schicht, die nahezu parallel zur Oberflächentopographie verläuft (WALKER & al. 1989).

Die großen Fragestellungen der Ökosystemforschung in Nord-Alaska beziehen sich auf Klimaänderung und eine verstärkte Nutzung durch den Menschen (CHAPIN & al. 1992, REYNOLDS & TENHUNEN 1996, LEADLEY & al. 1996). Bleibt das System unter geänderten Umweltbedingungen eine Senke oder wird es zu einer globalen Quelle für CO₂? Welche Auswirkungen haben menschliche Eingriffe (Rohstoffgewinnung, Landnutzung, Straßenbau etc.) auf das fragile System? Bei beiden Fragenkomplexen gibt es einen Bezug zur Regionalität. Wie sind die Wirkungen im regionalen Maßstab; welche Auswirkungen hat ein Eingriff hier auf das System dort? Insbesondere die Klimaproblematik macht deutlich, daß ökophysiologische Grundlagenforschung als Basis fungieren muß, da durch die Blattoberflächen die wichtigsten Austauschprozesse zwischen Boden und Atmosphäre stattfinden. Nicht zuletzt aus diesem Grunde wurden wahrscheinlich alle im Review von REYNOLDS & LEADLEY (1992) verglichenen Modelle im Quadratmeter-Maßstab entwickelt und dementsprechend nur mit wenigen Ausnahmen auf größere Maßstäbe angewendet. Keine Studien beschäftigten sich mit der räumlichen Variabilität und dem Schritt zur einer wissenschaftlich fundierten Extrapolation. Dies ist um so erstaunlicher, als bekannt ist, daß sich in Tundra-Systemen entlang von kleinräumigen Gradienten Pflanzengesellschaften ausprägen können, die typisch für Nord-Süd-Gradienten von mehreren hundert Kilometern sind (BILLINGS 1987, WALKER & al. 1989).

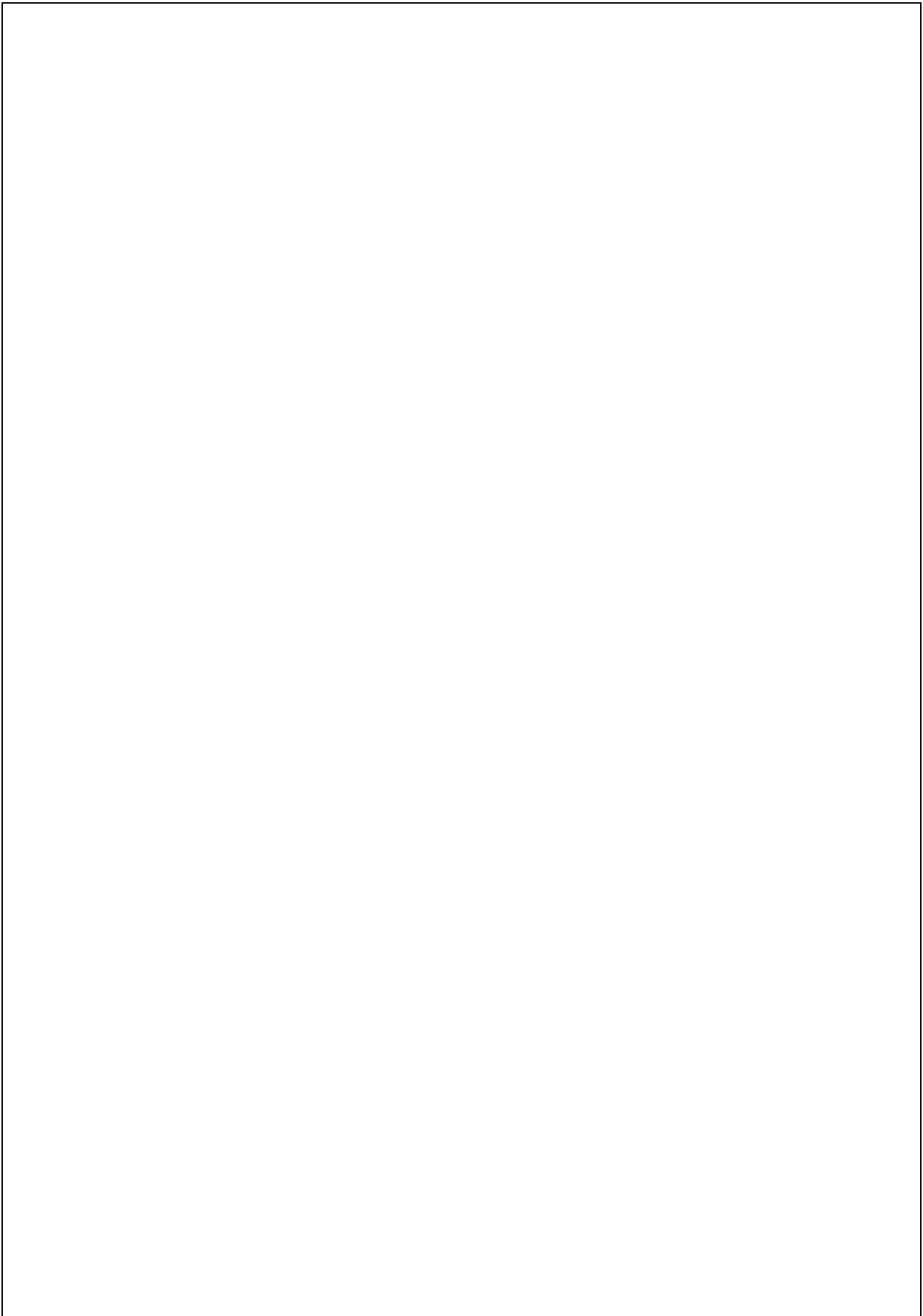
Aus diesem Grunde wurde die Variabilität innerhalb von Einzugsgebieten untersucht. Ausgehend von der Hypothese, daß die Topographie alleine einen entscheidenden Einfluß auf die abiotischen Unterschiede ausübt, entwickelten OSTENDORF & REYNOLDS (1993) ein einfaches Schema zur Berechnung von Wasserflüssen aus dem digitalen Höhenmodell. Die Abflußmuster konnten etwa 40% der Variation des Vegetationsindex (NDVI - normalized difference vegetation index) von einer SPOT-

Satellitenaufnahme erklären. In einer weiteren Studie wurden die Abflußmuster und Hangneigung in Relation zur Vegetationskarte analysiert (OSTENDORF & REYNOLDS 1997). Aus der Topographie konnten so etwa 70% der Variation der Vegetation in diesem anthropogen unbeeinflussten Gebiet erklärt werden. Quantitative Auswertungen von digitalen Karten ermöglichen die Erstellung von Diagrammen (OSTENDORF 1998), die den Ökogrammen von ELLENBERG ähneln. Der größte Unterschied besteht darin, daß sie mit quantitativ reproduzierbaren Kriterien erstellt werden. Sie knüpfen in ihrer Skalenebene an den Bestandesmaßstab an und stellen somit ein Bindeglied zum Maßstab von ökophysiologischen Experimenten dar. Ein Beispiel (Abb. 1) zeigt den Vergleich von Vegetationstypen in dem intensiv untersuchten Einzugsgebiet Imnavait Creek (149°20' W, 68°37' N) mit den Mustern aus einer Standortkarte im Lehstenbach-Einzugsgebiet (Fichtelgebirge, 11°52' E, 50°08' N) und einem alpinen Gebiet im Pässeiertal (11°17' E, 46°50' N). In beiden ersten Beispielen kristallisieren sich hydrologische Komponenten als wesentliche Einflußgrößen heraus. Im Gegensatz hierzu spielen diese Variablen als Kombination in dem untersuchten alpinen Gebiet eine untergeordnete Rolle. Hier sorgen hohe Infiltrationsraten für einen von der Vegetation entkoppelten unterirdischen Wasserfluß. Ein Effekt der Hangneigung ist sichtbar, möglicherweise jedoch direkt an die historische Bewirtschaftungsintensität gekoppelt (OSTENDORF & al. 1998, TASSER & al. 1998a,b).

Während Erkenntnisse aus statischen Analysen an sich interessante Ergebnisse liefern (Welche Umweltfaktoren lassen sich mit der aktuellen Situation korrelieren?), liegt jedoch eine ebenso wichtige Bedeutung darin, daß sie einen Beitrag zur Definition von Modellstrukturen liefern können. Die Ergebnisse ließen sich für die Untersuchungen von Tundra-Ökosystemen nutzen. Zur Bearbeitung der Fragestellung, unter welchen Bedingungen Tundra atmosphärischen Kohlenstoff aufnehmen kann, wurde ein dynamisches Modell entwickelt. Das hydrologische Modell TOPMODEL (BEVEN & KIRKBY 1979) benutzt als topographischen Index (ATB hydrologischer Ähnlichkeitsindex) den Quotient aus Abflußfläche und Hangneigung, also die beiden oben skizzierten Variablen, um räumliche Ähnlichkeitsbeziehungen des hydrologischen Verhaltens von Landschaftseinheiten zu charakterisieren. Da diese mit der Vegetation nahezu übereinstimmen, war es relativ einfach, das hydrologische Modell mit einer räumlichen biologischen Komponente zu verbinden. Parallel lagen Ergebnisse aus ökophysiologischen Untersuchungen der häufigsten Arten vor, die in einem Bestandesmodell für mehrere Ökosystemtypen zusammengefaßt wurden (TENHUNEN & al. 1994, OBERBAUER & al. 1996). In diesen Ökosystemen spielt die Bodenatmung, die wiederum maßgeblich vom Grundwasserstand abhängt, eine ganz entscheidende Rolle. Daher war die Entwicklung eines räumlich differenzierten Modellkomplexes mit einer ökophysiologischen Komponente, einem hydrologischen Modell (TOPMODEL, BEVEN & KIRKBY 1979, OSTENDORF & MANDERSCHIED 1997) sowie einem Modul zur Berechnung der Bodenatmung (SOIL-RSP, OBERBAUER & al. 1992) notwendig und vorbereitet. Sowohl das ökophysiologische Bestandesmodell als auch das hydrologische Modell lassen sich im Zeittakt von Stunden für die gesamte Saison betreiben. Außerdem läßt sich die Auflösung der räumlichen Muster im hydrologischen Modell an die der statischen Analysen von OSTENDORF & REYNOLDS (1993, 1997) angleichen.

Abb. 1: Analyse des Einflusses von den topographischen Variablen Drainagefläche und Hangneigung (als Maß für Wassermenge und -Rückhaltevermögen) auf Vegetation und Standort. Das Beispiel Imnavait Creek (a) zeigt deutlich die klare Gruppierung von Vegetationstypen in Abhängigkeit von den beiden Variablen. Weniger deutlich, aber dennoch klar und von großer Ähnlichkeit mit den Mustern in Alaska zeigt sich die Verteilung von Standorttypen in einem intensiv forstwirtschaftlich genutzten Einzugsgebiet im Fichtelgebirge (b). Die geringsten Beziehungen lassen sich zwischen den beiden betreffenden Variablen auf wenig intensiv genutzten Almwiesen im Passeiertal finden (c).

Fig. 1: Analysis of the effect of the topography-based variables drainage area and slope (surrogates for water amount and retention) on spatial patterns. The example from the tundra watershed 'Imnavait Creek' (a) shows a clear separation of vegetation types as a function of the two variables. Less clear, yet distinct and very similar to the patterns from the arctic location is the distribution of site types from an intensively managed spruce forest catchment in the slope/drainage area phase diagram (b). Only weak relationships between vegetation and the two topographic variables can be found on an alpine meadow site in the Passeier valley (c).



Die Ergebnisse des Modellkomplexes zeigen (OSTENDORF & al. 1996), daß innerhalb von kleinen Einzugsgebieten sowohl Zonen existieren können, die Kohlendioxid aufnehmen, aber auch solche, die Kohlendioxid abgeben. Bezeichnend ist, daß gerade die mittleren Hanglagen, die in Feldversuchen üblicherweise als repräsentativ angenommen werden, eine Sonderstellung einnehmen und einen großen CO₂-Ausstoß vorweisen. Sie sind besser mit Feuchtigkeit versorgt als die Hangrücken und besser mit Sauerstoff als die flachen, extrem nassen Gebiete in der Talmitte.

Sowohl in den Senken (hier ist die Durchlüftung des Bodens verhindert) als auch auf den Hangrücken (hier ist die Trockenheit der begrenzende Faktor) kann CO₂ aus der Atmosphäre entzogen werden (OSTENDORF & al. 1996). Abschätzungen der Gesamtbilanz (OECHTEL & al. 1993), die auf experimentellen Untersuchungen unter der Annahme räumlicher Homogenität und regionaler Übertragbarkeit einzelner Versuchsflächen basieren, sind daher sehr kritisch zu betrachten.

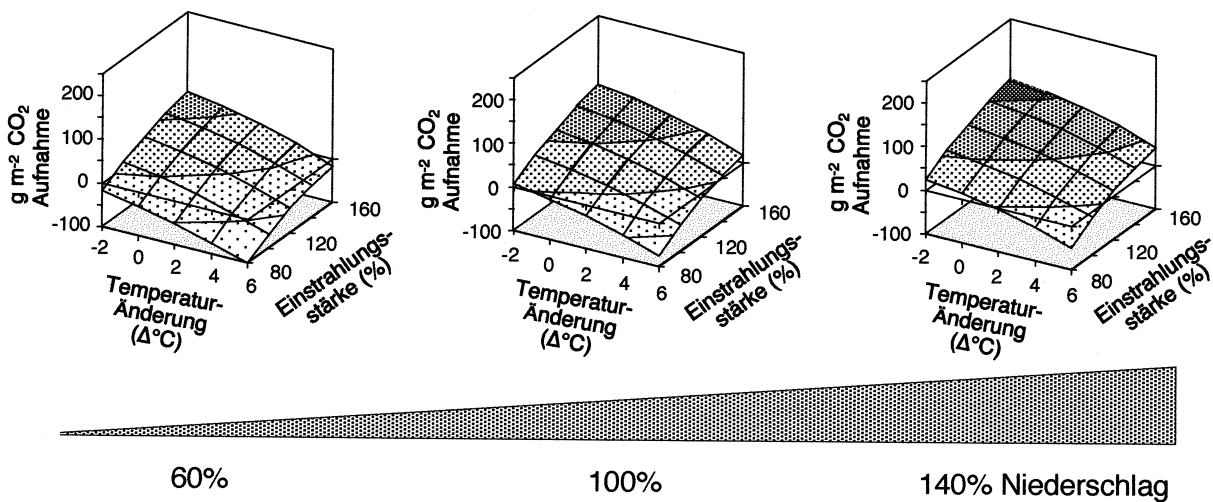


Abb. 2: Modellergebnisse für das Imnavait Creek Einzugsgebiet. Der Modellkomplex aus GAS-FLUX, TOPMODEL und SOIL-RSP wurde genutzt, um die Abhängigkeit des Kohlenstoffhaushalts von klimatischen Variablen zu untersuchen. Das System befindet sich nahe an einer ausgeglichenen Bilanz und kann sowohl als Quelle als auch als Senke für atmosphärische CO₂ fungieren. Der starke Effekt des Niederschlags auf die Netto-CO₂-Aufnahme ergibt sich aus einer Rückkopplung zwischen Grundwasserstand, Transpiration und Bodenatmung.

Fig. 2: Model results for Imnavait Creek catchment. The model complex consisting of GAS-FLUX, TOPMODEL, and SOIL-RSP was applied to analyze the response of the carbon budget to changing climatic variables. The system is in a delicate balance between functioning as a source (negative) or a sink (positive) for atmospheric CO₂. The strong effect of precipitation on net CO₂-uptake arises from a feedback between ground water level, transpiration, and soil respiration.

Durch das eingebaute ökophysiologische Modell können die in kleinskaligen Experimenten quantifizierten Abhängigkeiten auch im Landschaftsmaßstab untersucht werden. Abb. 2 zeigt eine Simulation des CO₂-Austausches unter veränderten Umweltbedingungen. Als Standard dienen die aktuell gemessenen Bedingungen der Saison 1986. Wenig überraschend sind die Abhängigkeiten des CO₂-Gaswechsels

(Integral über die gesamte Saison und das gesamte Einzugsgebiet) von Temperatur und Einstrahlungsstärke; der wesentliche Unterschied zu den Abhängigkeiten in kleinerem Zeitmaßstab auf Blatt- oder Bestandesebene ist eine Glättung. Mit einem gekoppelten Modell lassen sich jedoch komplexere Zusammenhänge analysieren. So konnten beispielsweise ein möglicher Zusammenhang zwischen Niederschlagsveränderung und Kohlenstoffhaushalt gezeigt werden (OSTENDORF 1996). Deutlich zeigt sich eine Verringerung der Netto-CO₂-Aufnahme bei einer Zunahme des Niederschlags. Dieser Effekt entsteht durch eine Rückkopplung zwischen Wassergehalt und dessen räumlicher Verteilung im Einzugsgebiet, Wasserpegel und Bodenatmung. Ebenfalls nur mit einem gekoppelten Modell ist eine Analyse der Interaktionen mit der Vegetation möglich. Bei erhöhtem CO₂-Gehalt in der Atmosphäre verbessert sich die Wassernutzungseffizienz; eine möglicherweise verminderte Transpiration erhöht den Grundwasserspiegel und reduziert dadurch die Bodenatmung. Allein durch diesen Effekt wird bei einer angenommenen Veränderung der Einstrahlungsstärke um 20% (in beide Richtungen) oder einer Temperaturänderung um 3 K die Bodenatmung um ca. 5% verändert. Während die genauen Zahlen aufgrund von experimentellen Datendefiziten mit Vorsicht zu betrachten sind (OSTENDORF 1996), weisen die Modelle jedoch mögliche Effekte auf, die in Experimenten Beachtung finden sollten.

Diskussion

Trotz großer Variabilität ist es notwendig, Basiswissen, welches auf kleinen Maßstäben gewonnen wurde, auch großräumig anzuwenden. Die Ergebnisse verdeutlichen die Notwendigkeit der Betrachtung der räumlichen Heterogenität, indem sie aufzeigen, wie die räumlichen Unterschiede für die Bewertung von experimentellen Ergebnisse an Einzelpunkten maßgeblich entscheidend sein kann. Diese Beispiele sollen veranschaulichen, wie Modellstrukturen es erlauben, die potentielle Spannweite der Reaktionen von Ökosystemen unter geänderten Umweltbedingungen zu analysieren.

Für eine objektive und quantitative Betrachtung sind mathematische Vorhersagemodelle in der modernen anwendungsorientierten, ökologischen Forschung unersetzbare Werkzeuge (REYNOLDS & al. 1996, OSTENDORF 1995). Es darf jedoch nicht der Fehler begangen werden, die Ergebnisse unreflektiert in größeren Skalen zu nutzen, sondern es müssen in allen einbezogenen Skalenschritten die emergenten Prozesse gefunden werden. Eine wichtige Voraussetzung für ein erfolgreiches Modell ist, daß die wichtigen Prozesse und räumlichen Muster des Systems eingebaut werden. Die statische, räumliche Analyse kann dazu wesentliche Informationen beitragen. Eine Aufgabe in diesem Zusammenhang ist es, Maßstäbe zu finden, die eine optimale Abgrenzung von Skalenbereichen darstellen. Die Beispiele demonstrieren, daß sich bei einer Auflösung von 10 m sehr deutliche, hydrologisch bedingte Muster zeigen, die sich dann als Klassen (oder Attribut-Tabellen im GIS-Jargon) in das Modell einbauen lassen (QUINN & al. 1996).

Eine Extrapolation über mehrere Skalenschritte hinweg ist schwierig, aber nicht generell unlösbar (OSTENDORF & TENHUNEN 1995). Da es jedoch nur im kleinen Maßstab möglich ist, ein Untersuchungsobjekt kontrolliert zu manipulieren, bleiben wenig andere methodische Möglichkeiten. Vor dem Hintergrund der Nichtmeßbarkeit kleinräumiger und zeitlich variabler Kenngrößen in größeren Skalen besteht die Notwendigkeit, experimentelle Erkenntnisse zu extrapolieren. Modellhierarchien über mehrere Skalensprünge sind möglich, wie am Beispiel der Analysen von Tundra-Systemen dargelegt werden konnte. Eine Voraussetzung hierfür liegt jedoch in dem

Verständnis der Gründe für räumliche Muster, die sich aus den Rückkopplungen zwischen Vegetation, Geomorphologie und Umweltbedingungen ergeben. Die Vegetationszusammensetzung, sofern zumindest teilweise von anthropogenen Maßnahmen entkoppelt, liefert selbst den Schlüssel für räumliche Unterschiede in der Reaktion des Systems auf Umweltbedingungen.

Im Modellkomplex konnten Schnittstellen der einzelnen Modelle definiert werden und so die Modelle direkt gekoppelt werden. GAS-FLUX beinhaltet mit dem FARQUHAR-Modell (FARQUHAR & VON CAEMMERER 1982) einen auf biochemischen Grundprinzipien beruhenden Algorithmus und bildet somit einen Rahmen zur Integration von Prozessen im Blatt über den gesamten Bestand. Das hydrologische Modell TOPMODEL kann als Rahmen für eine Integration von Pflanzenbeständen in der Landschaft gesehen werden. Die vorgestellten Ergebnissen basieren also auf einer hierarchischen Parameterisierung des FARQUHAR-Modells auf Landschaftsebene. Die Rückkopplungen im Landschaftsmaßstab für den Kohlenstoffhaushalt werden allerdings erst durch das hydrologische Modell im Zusammenhang mit dem empirischen Bodenatmungsmodell von OBERBAUER & al. (1992) quantifiziert.

Danksagung

Die Untersuchungen der alpinen Vegetation im Passeiertal wurden im Rahmen ECOMONT-Projektes (ENV4-CT95-0197) durchgeführt.

Literatur

- BATES, C. G. & A. J. HENRY, 1928: Forest streamflow experiments at Wagon Wheel Gap, Colorado. U.S. Weather Bureau Monthly Weather Review Suppl. No. 30. U. S. Department of Agriculture, Washington, DC.
- BEVEN, K. J. & M. J. KIRKBY, 1979: A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences Bulletin* 24 (1): 43-69.
- BILLINGS, W. D., 1987: Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments. *Arctic and Alpine Research*, 19: 357-365.
- BORMANN, F. H. & G. E. LIKENS, 1967: Nutrient Cycling. *Science* 155: 424-429.
- CHAPIN, F. S., JEFFERIES, R., REYNOLDS, J. F., SHAVER G., & J. SVOBODA, 1992: Arctic Physiological Processes in a Changing Climate. Academic Press, San Diego: 469 S.
- ENGLER, A., 1919: Untersuchungen über den Einfluß des Waldes auf den Stand der Gewässer. *Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchswesen* 12: 1-626
- FARQUHAR, G. D. & VON CAEMMERER, S., 1982: Modelling of photosynthetic response to environment. In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., & H. ZIEGLER (eds): *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12B, Physiological H. Plant Ecology II, Water Relations and Carbon Assimilation. Springer-Verlag, Berlin: 549-587.
- LEADLEY, P., LI, H., OSTENDORF, B., & J. F. REYNOLDS, 1996: Road-Related Disturbances in an Arctic Watershed: Analyses by a Spatially-Explicit Model of Vegetation and Ecosystem Processes. In: REYNOLDS, J. F. & J. D. TENHUNEN

- (eds): Landscape function and disturbance in arctic tundra. Ecological Studies Series 120. Springer Verlag, Berlin: 387-415.
- OBERBAUER, S. F., GILLESPIE, C. T., CHENG, W., GEBAUER, R., SALA SERRA, A., & J. D. TENHUNEN, 1992: Environmental effects on CO₂ efflux from riparian tundra in the northern foothills of the Brooks Range, Alaska, USA. *Oecologia* 92: 568-577.
- OBERBAUER, S., CHENG, W., GILLESPIE, C., OSTENDORF, B., SALA, A., GEBAUER, R., VIRGINIA, R., & J. D. TENHUNEN, 1996: Landscape Patterns of CO₂ Exchange in Tundra Ecosystems. In: REYNOLDS, J. F. & J. D. TENHUNEN (eds): Landscape function and disturbance in arctic tundra. Ecological Studies Series 120. Springer Verlag, Berlin: 223-256.
- OECHEL, W. C., HASTINGS, S. J., VOURLITES, G., JENKINS, M., RIECHERS, G., & N. GRULKE, 1993: Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature* 361: 520-532.
- OSTENDORF, B., 1995: Räumlich differenzierte Modellierung von Ökosystemen. Bayreuther Forum Ökologie Band 13, ISSN 0944-4122. BITÖK, Bayreuth: 141 S.
- OSTENDORF, B., 1996: The influence of hydrological processes on spatial and temporal pattern of CO₂ soil efflux from an arctic tundra catchment. *Arctic and Alpine Research* 28(3): 316-325.
- OSTENDORF, B., 1998: The G-Model Approach. In: CERNUSCA, A. & U. TAPPEINER (eds): ECOMONT: Ecological effects of Land-use changes in Mountain Areas of Europe. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin (im Druck).
- OSTENDORF, B. & B. MANDERSCHIED, 1997: Modeling spatial hydrological pattern and processes in a spruce forest catchment. *Hydrological Processes* 11: 1231-1242.
- OSTENDORF, B., MAYR, V. & U. TAPPEINER, 1998: The ECOMONT GIS contents and goals. In: CERNUSCA, A. & U. TAPPEINER (eds): ECOMONT: Ecological effects of Land-use changes in Mountain Areas of Europe. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin (im Druck).
- OSTENDORF, B., QUINN, P., BEVEN, K., & J. D. TENHUNEN, 1996: Hydrological Controls on Ecosystem Gas Exchange in an Arctic Landscape. In: REYNOLDS, J. F. & J. D. TENHUNEN (eds): Landscape function and disturbance in arctic tundra. Ecological Studies Series 120. Springer Verlag, Berlin: 369-386.
- OSTENDORF, B. & J. F. REYNOLDS, 1993: Relationships between a terrain-based hydrologic model and patch-scale vegetation pattern in an arctic tundra landscape. *Landscape Ecology* 8(4): 229-237.
- OSTENDORF, B. & J. F. REYNOLDS, 1997: A Model of Arctic Tundra Vegetation Derived from Topographic Gradients. *Landscape Ecology* (in press).
- OSTENDORF, B., TASSER, E., MULSER, J., & U. TAPPEINER (1998) Spatial pattern and processes in an alpine landscape. In: CERNUSCA, A. & U. TAPPEINER (eds): ECOMONT: Ecological effects of Land-use changes in Mountain Areas of Europe. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin (im Druck).
- OSTENDORF, B. & J. D. TENHUNEN, 1995: Möglichkeiten zur räumlich differenzierten Parameterisierung von Bestandesmodellen. In: OSTENDORF, B. (ed): Räumlich

differenzierte Modellierung von Ökosystemen. Bayreuther Forum Ökologie Band 13. BITÖK, Bayreuth: 17-29

- QUINN, P. F., OSTENDORF, B., & J. D. TENHUNEN, 1996: Spatial and temporal variability and its functional representation. *Aspects of Applied Ecology* 46: 195-202.
- REYNOLDS, J. F. & P. LEADLEY, 1992: Modelling the response of arctic plants to changing climate. In: CHAPIN, F. S., JEFFERIES, R., REYNOLDS, J. F., SHAVER G., & J. SVOBODA (eds): *Arctic Physiological Processes in a Changing Climate*. Academic Press, San Diego: 469 S.
- REYNOLDS, J. F. & J. D. TENHUNEN, 1996: Landscape function and disturbance in arctic tundra. *Ecological Studies Series 120*. Springer Verlag, Berlin: 437 S.
- REYNOLDS, J. F., TENHUNEN, J. D., LEADLEY, P., LI, H., MOORHEAD, D., OSTENDORF, B., & F. S. III. CHAPIN, 1996: Patch and Landscape Models of Arctic Tundra: Potentials and Limitations. In: REYNOLDS, J. F. & J. D. TENHUNEN (eds): *Landscape function and disturbance in arctic tundra*. *Ecological Studies Series 120*. Springer Verlag, Berlin: 293-324.
- TASSER, E., TAPPEINER, U., MULSER, J., TAPPEINER, G., MAYR, V. & B. OSTENDORF 1998a: Kausalanalyse von Vegetationsveränderungen im Gebirge in Abhängigkeit von Landnutzung und Standortfaktoren. *Verh. Ges. Ökol.* (im Druck).
- TASSER, E., PROCK, S. & J. MULSER 1998b: The Impact of Land-use on the Vegetation in the mountain region. In: CERNUSCA, A. & U. TAPPEINER (eds): *ECOMONT: Ecological effects of Land-use changes in Mountain Areas of Europe*. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin (im Druck).
- TENHUNEN, J. D., SIEGWOLF R. A., & S. F. OBERBAUER, 1994: Effects of phenology, physiology, and gradients in community composition, structure, and microclimate on tundra ecosystem CO₂ exchange. In: SCHULZE, E. -D., & M. M. CALDWELL (eds): *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer Verlag, Berlin: 431-460.
- WALKER, D. A., BINNIAN, E., EVANS, B. M., LEDERER, N. D., NORDSTRAND, E., & P. J. WEBER, 1989: Terrain, vegetation, and landscape evolution of the R4D research site, Brooks Range Foothills, Alaska. *Holarctic Ecology*, 12: 238-261.

Adresse des Autors

Dr. Bertram Ostendorf
Europäische Akademie, Bozen
Domplatz 3
I-39100 Bozen
Italien

Diskussionsbeiträge und Fazit

1. Sektion: Zur ökologischen Bedeutung von Gaswechselfmessungen

Der erste Vortragende (KÜPPERS, Stuttgart-Hohenheim) verdeutlichte, daß die Ergebnisse von Gaswechselfmessungen mit Hilfe von relativ komplexen, jedoch bereits sehr weit entwickelten Theorien (Modellen), wesentlich zum Verständnis der Mechanismen der Photosynthese auch unter multifaktoriellen Feldbedingungen beitragen. Kritisch wurde angemerkt, daß sog. A/C_i -Kurven häufig noch fehlinterpretiert werden, weil die biotischen und abiotischen Rahmenbedingungen unbeachtet bleiben. Außerdem seien die Zielsetzungen der Messungen oft so unterschiedlich, daß deren Ergebnisse nicht miteinander verglichen werden könnten. Allgemeine Zustimmung fand die Feststellung, daß Atmungsraten, von denen die Bilanzen stark abhängen, besonders schwer zu quantifizieren seien. Letzteres kann, nach Meinung des Sprechers des Arbeitskreises auch daran liegen, daß die methodischen Fehler der CO_2 -Gaswechselfmessung die gleiche Größenordnung erreichen wie die bei Atmungsprozessen freigesetzte CO_2 -Menge, d.h. oft ergeben sich durch einen kleinen Meßfehler höhere oder niedrigere Atmungsraten und dadurch eine erhebliche Verschiebung der errechneten CO_2 -Kompensationspunkte.

Die Feststellung des zweiten Vortragenden (KÖRNER, Basel), die Photosynthese sei nur ein Prozeß unter mehreren, die das Wachstum von Pflanzen im Bestand draußen, aber auch z.T. von im Topfexperiment isolierten Individuen bestimmt, fand breite Zustimmung. Der Photosynthese müsse demnach keineswegs ein Vorrang eingeräumt werden. Die sich daraus konsequent ergebende Forderung, in Zukunft das Wachstum von einzelnen Pflanzen nicht isoliert zu betrachten, sondern von den im Ökosystem herrschenden Kräften bestimmt zu sehen, wurde dementsprechend weitgehend unterstützt. Es wurde darauf hingewiesen, daß die Photosyntheseleistung z. B. von Morphologie, Menge und Anordnung der Blätter abhängt, da diese das Licht sowohl entlang der einzelnen Pflanze als auch im Bestand unterschiedlich verteilen können. Auch auf die verschiedenen Formen der Konkurrenz bis hin zur Allelopathie als Einflußgröße wurde aufmerksam gemacht. Zudem wurde bemängelt, es würde häufig vergessen, daß die im Boden verfügbaren Ressourcen und deren Bedarf das Wachstum stärker beeinflussen als die auf der Blattebene erzielten Photosyntheseleistungen. Die Frage, ob man dennoch weiterhin CO_2 -Gaswechselfmessungen betreiben solle, wurde mit einem klaren „Ja“ beantwortet. Mehr als bisher sollte man die Photosyntheseleistung als „Inputgröße“ sehen, welche die Basis für alle Prozesse in den Pflanzen des Bestandes ist, die allerdings von einer Vielzahl von Faktoren beeinflusst wird, weshalb direkte Beziehungen zur Wachstumsleistung nur mit äußerster Vorsicht herzustellen seien.

Weiterhin wurde geäußert, die Meßtechnik der Gaswechselfmessungen und die Methoden zur Auswertung ihrer Ergebnisse seien bereits „ausgereizt“. Dieser Meinung konnten sich nicht alle anschließen, denn, so wurde entgegnet, selbst in „Klimakammern“ mit einer sehr ausgefeilten Technik, könnten nur naturnahe Verhältnisse simuliert werden. Analog zu den Flux-Messungen in Pflanzenbeständen seien solche an Pflanzenorganen vorstellbar, die mit neu zu entwickelnden Mikrosensoren auf kleinste Entfernungen zum Objekt eingesetzt werden können. Auch sei die Miniaturi-

sierung auf dem Sektor der CO₂-Meßgeräte (Infrarot-Absorptions-Messung) noch nicht so weit fortgeschritten, daß keine technischen Entwicklungen mehr zu erwarten seien. Darüber hinaus sei es denkbar, daß in naher Zukunft neue Theorien an die Stelle des bisher nur mühsam experimentell zu verifizierenden Modells zur Berechnung der internen CO₂-Konzentration treten werden.

2. Sektion: Gaswechsel und Wachstum

Es ist möglich, die oberirdischen Atmungsverluste von Erlen (STEINBORN & al., Kiel) über detaillierte Messungen an Zweigen zu berechnen. An diesen Verlusten nimmt die Temperatur größeren Einfluß als andere Faktoren. Allerdings wäre denkbar, daß für verschiedene Phänophasen unterschiedliche Temperaturabhängigkeiten zu berücksichtigen sind (Anmerkung der Verfasser). Bei der Erle macht der Atmungsverlust von Stamm und Ästen etwa 6% der jährlichen Nettoassimilation aus.

Die ökophysiologische Forschung sollte sich stärker als bisher dem Komplex der Atmung zuwenden. Bedeutend, jedoch experimentell besonders schwierig zu erschließen, ist die Atmung der Feinwurzeln. Neben bekannten Korrelationen mit der Bodenfeuchtigkeit und der Bodentemperatur sollte die Jahresdynamik der Feinwurzelatmung berücksichtigt werden.

Wegen der derzeit stattfindenden atmosphärischen CO₂-Konzentrationserhöhung kommt der Wechselwirkung zwischen CO₂- und Nährstoffangebot (bzw. Nährstoffgehalt der Pflanzenorgane) besondere Aufmerksamkeit zu (MANDERSCHIED & al., Braunschweig). Eindeutig korreliert der Anteil der Wurzelbiomasse an der Gesamtbiomasse negativ mit dem N-Angebot.

Einem verwandten Thema war das Poster von BURKART & al. (Braunschweig) gewidmet. Die Auffassung, daß die CO₂-Konzentration in der Umgebungsluft weniger Einfluß auf die Allokation hat als die N-Pegel des durchwurzelten Bodens bzw. die N-Konzentrationen in den Geweben, blieb vorerst unwidersprochen. Wenn sich dies weiterhin bestätigt, dürften auch die anderen Nährelemente wie z. B. Phosphor und Kalium bei der C-Allokation ähnlich bedeutende Rollen spielen wie Stickstoff.

Immissionswirkungen auf Gaswechsel hier am Beispiel des Ozons erläutert (GÖTZ, Freising - Weihenstephan) und vermutlich auch auf C-Allokation nehmen im Verlauf der Vegetationsperiode zu. Dies hängt beim Ozon, wie auch bei anderen Schadgasen, mit einer oft im Jahresverlauf zunehmend ungünstigeren Wasserversorgung zusammen.

Während der Vorstellung der Poster zu diesem Themenkomplex wurde gefordert, bei Gaswechselfmessungen an Blättern, die einer Bilanzierung des CO₂-Umsatzes ganzer Pflanzen dienen sollen (STRASSEMAYER & FORSTREUTER, Berlin), vorab die Kronenstruktur des Bestandes zu erfassen. Bei vordergründig nicht ökologischen Zielsetzungen wie z. B. der Erfassung von Wirkungsmechanismen von Umweltparametern auf biochemische Vorgänge bei der Photosynthese sei, dies jedoch nicht unbedingt notwendig. Ein weiteres interessantes Problem blieb ungelöst, nämlich wie gut dynamische Photosyntheseprozesse mit den seit längerem zum Standardrepertoire gehörenden Lichtkurven bei CO₂-Gaswechselfmessungen an Blättern erklärt werden können.

Eine allgemeine Forderung wurde laut, die Güte der Berechnungen von Tagesbilanzen aus Einzelblattmessungen generell zu ermitteln, d.h. Vertrauensgrenzen für solche Bilanzwerte zu berechnen. Für Ergebnisvergleiche unseres Arbeitskreises auf diesem Sektor wäre es sehr hilfreich, wenn einmal zusammengestellt werden könnte, wo es

umfangreiche, mehrjährige C-Bilanzen gibt. Dann ließe sich auch die Frage beantworten, ob die interannuelle Variabilität größer als die individuelle ist.

Aus der Arbeit dieser Sektion ergab sich, daß dem Bereich Wurzelatmung, Wurzelatmungs-scheidungen, Stoffverluste verschiedenster Art im Feinwurzelbereich eine Schlüsselrolle beim Verständnis des Einflusses der Wirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen zukommt. In der Abschlußdiskussion am Ende des Treffens wurde hierzu die Frage gestellt, ob die Mykorrhiza-Forschung im Arbeitskreis voranzutreiben sei. Dies wurde nicht als sinnvoll angesehen, weil Wissenschaftler anderer Fachrichtungen, z. B. Mikrobiologen bereits seit langem verstärkt daran arbeiten, auch wenn hier eine interessante "Übergangsstelle" von der Pflanze zum Ökosystem (und umgekehrt) vorläge. Allerdings sollten Kontakte gerade zu diesen Gruppen, wie auch zu anderen ökologisch, nicht jedoch allein pflanzlich orientierten Gruppen, wesentlich verbessert werden. Diese Überlegung führte zu dem weitergehenden Vorschlag, ökophysiologisch arbeitende Zoologen und Mikrobiologen in den Arbeitskreis aufzunehmen. In der Gründungsphase des Kreises war dies vorgesehen. Allerdings bekundeten seinerzeit nur sehr wenige Mikrobiologen und Zoologen aus der Gesellschaft für Ökologie ihr Interesse an einer Mitarbeit, so daß die Arbeit zunächst nur mit Pflanzenökologen aufgenommen wurde. Zu einem späteren Zeitpunkt könnte diese Idee realisiert werden.

3. Sektion: Kohlenstoffallokation

Bei den Beiträgen OMMEN & al. (Braunschweig) u. a. zu dieser Sektion wurde erneut hervorgehoben, daß Erträge ermittelt aus Topfversuchen, ausgedrückt als Samen- oder Fruchtproduktion, aber auch als Biomasse-Einheiten, nicht ohne Verifizierung im Bestand draußen auf Hektarerträge umgerechnet werden dürfen. Dies gilt auch für die in Gefäßversuchen gefundenen Allokationsmuster. In Zukunft sollte auch die Allokation des Kohlenstoffs, wie die anderer Elemente stärker von abiotischen Faktoren abhängig gemacht werden. Dabei seien die Mengen löslicher C-Verbindungen (lösliche Kohlenhydrate) nicht aussagekräftig, da sich ihre Gehalte recht "konservativ" verhielten, d.h. unabhängig von externen Steuergrößen auf mehr oder weniger konstantem Niveau gehalten würden. Nach Erfahrung vieler Teilnehmer des Treffens empfehlen sich eher Gehaltsbestimmungen von Makromolekülen, wie z. B. Stärke, wenn man ohne Isotopen-Markierungsversuche zu Aussagen über Allokation gelangen möchte. Dabei sollte man verschiedene pflanzliche Lebensformen (z. B. Gräser und Gehölze), sowie Pflanzen, die Stärke bilden und solche, die Fructosane als Reservestoff führen, nur sehr vorsichtig miteinander vergleichen. Dennoch können sogar positive Korrelationen zwischen CO₂-Angebot und Ligningehalten festgestellt werden. Dazu wurde bemerkt, daß eine unter dem Einfluß steigender CO₂-Konzentrationen veränderte Holzqualität eine nicht zu vernachlässigende wirtschaftliche Bedeutung hätte.

In der abschließenden Diskussion wurde beklagt, daß bei Untersuchungen zur Allokation oft feste Bezugsgrößen fehlen oder sehr unterschiedliche gewählt worden sind, so daß die Ergebnisse bisher oft schlecht vergleichbar wären. Bei zukünftigen Untersuchungen sollte dies verbessert werden. Des weiteren wurde gefordert, bei solchen Untersuchungen der Allometrie (Proportionsänderungen eines Organs im Verhältnis zu anderen) besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Allgemein wurde bedauert, daß man gerade bei Untersuchungen zur Allokation, die mit einer Vielzahl von chemischen Analysen unterschiedlichster Inhaltstoffe verbunden sind, sehr bald sowohl personell als auch materiell an die Grenzen des Realisierbaren stößt. Neue Methoden könnten hier weiterhelfen.

4. Sektion: Stickstoff- und Schwefelallokation

Es wurde die Aufnahme von NH_4^+ - und NO_3^- - Stickstoff in Gehölzen diskutiert (MARMANN & HEILMEIER, Bayreuth u.a.). Inwieweit stets eine enge Beziehung zwischen pflanzenverfügbaren Mineralstoffmengen im Boden und den Gehalten von Pflanzen besteht, ist allerdings fraglich. An der Zusammensetzung des Xylemsaftes ließe sich die N-Aufnahme und die Möglichkeit N zu speichern, erkennen.

Im einem einzigen Beitrag zum Themenkomplex Schwefelallokation wurde dessen Aufnahme und Verteilung, insbesondere über Xylem- und Phloemtransport angesprochen.

Die Allokation der beiden Elemente N und S mit Hilfe von stabilen Isotopen zu ermitteln, hat große Vorteile im Labor, ist jedoch ungeeignet für viele ökologische Untersuchungen im Freiland. Ein weiterer Nachteil kann sein, daß die Marker zwar Transportwege aufzeigen, jedoch häufig keine genauen quantitativen Angaben ermöglichen. Deshalb werden nach wie vor einfache Analysen des C/N-Verhältnisses in lebenden Geweben und im System Pflanze/Boden propagiert, aus denen sich erste Hinweise auf die Verteilung dieser beiden Elemente unter dem Einfluß von Umweltfaktoren ergeben können.

Für semiterrestrische Ökosysteme ergibt sich die Besonderheit, daß unter O_2 -Mangel in der Rhizosphäre die wurzelnahe Nitrifizierung eine wichtige Rolle bei der N-Versorgung von dort wachsenden Pflanzen spielt (JANIESCH & al., Oldenburg).

In der allgemeinen Diskussion am Schluß des Treffens wurde gefordert, ohne N und S zu vernachlässigen, den Blick in Zukunft auch auf P zu richten und die Allokation dieses Elementes genauer zu untersuchen.

5. Sektion: Aufnahme und Verteilung seltener Elemente

Der Vortrag (van SAAN, Ulm & WERNER, Trier), der sich mit Al-, Pb- und Cd-Gehalten in höheren Farnen beschäftigte, machte deutlich, daß man für Faktoren, die das Verhältnis zwischen Konzentrationen in der Pflanze und denen ihrer Umgebung angeben, eine zutreffende Bezeichnung finden muß. In wenigen Fällen ist die Bezeichnung Anreicherungsfaktor zutreffend und dies scheint über diese Fallstudie hinaus allgemein gültig zu sein. In weiteren Diskussionen sollte nach zutreffenden Begriffen gesucht werden. (Angereichert gegenüber dem Boden wurde Pb in den Farnwurzeln und Mn in den Wedeln von *Dryopteris*-Arten. Al wurde nicht angereichert.)

In der allgemeinen Diskussion wurde betont, daß besonders viele Wissenslücken über Wechselwirkungen der seltenen Elementen untereinander und zwischen ihnen und den in größeren Mengen aufgenommenen Elementen klaffen. Dies begünstige leider noch viele Fehleinschätzungen. Wie auch in anderen Sektionen (s.o.) wurde darauf hingewiesen, daß sich Laborergebnisse dieses Arbeitsgebietes schwer auf die Verhältnisse im Freiland übertragen lassen.

Aus der Sicht der Mitglieder des Arbeitskreises ist es bedauerlich, daß Forschungen zu den Themenkomplexen dieser Sektion häufig nicht an ökologisch relevante Fragestellungen geknüpft sind.

6. Sektion: Nährstoffdynamik

Der Beitrag von FANGMEIER (Gießen) hätte auch gut in die Sektionen Gaswechsel und Wachstum, Kohlenstoffallokation und Stickstoffallokation gepaßt. Wegen seiner Komplexität ist er hier eingeordnet worden. Das C/N-Verhältnis bleibt auch bei steigendem N-Angebot unter dem Einfluß erhöhter CO₂-Konzentrationen stets erhöht. Der Quotient verhält sich relativ zur Größe des N-Pools. Dies deutet auf eine überraschend geringe Limitierung des CO₂-Effektes durch die N-Versorgung hin. Wie die Ergebnisse der umfassenden Untersuchung zeigen, sollte man in der Zukunft bei CO₂-Anreicherungsversuchen anderen wichtigen Nährelementen wie Ca, Mg, K und P besondere Aufmerksamkeit schenken. Im Gegensatz zu älteren Untersuchungsergebnissen wird klar nachgewiesen, daß auch der P-Gehalt von Blättern im Verhältnis zum C-Gehalt bei steigendem CO₂-Angebot abnimmt. Eine Limitierung des CO₂-Effektes durch die RuBisCo-Menge ist nach dieser Untersuchung ebenfalls unwahrscheinlich. Sie verändert sich mit steigendem CO₂-Angebot nicht.

Als wesentliches Fazit aus Topfversuchen mit *Carex*-Arten, die für Erlenbruchwälder typisch sind (KAZDA, Ulm), ergab sich, daß sie in wasserversorgten Mineralböden besser als in Torfböden wachsen. Dies dürfte für den Standort draußen bedeuten, daß *Carex*-Arten bei Wiedervernässung besonders konkurrenzfähig sind und durchaus sehr kurzfristig wesentlich zur gewünschten Regeneration von Niedermoorstandorten beitragen können. Das Topf-Experiment steht im Einklang mit der im Feld beobachteten kleinräumigen Heterogenität von Substraten und der auf ihnen gedeihenden Vegetation. Außerdem bestätigen die vorgestellten Ergebnisse erneut eindeutig, daß der durch Grundwasserabsenkung bewirkte Wechsel von anaeroben zu aeroben Verhältnissen die Mineralisierung vorantreibt. Es ist nicht zu erwarten, daß Pflanzen des Erlenbruches dies durch verstärkten N-Entzug (z. B.) auspendeln können, weil dazu nicht einmal ein 'Urtica-Nitrophyten-Urwald' in der Lage sei.

Ausgehend von der Kenntnis, daß das Großklima des Havelraumes mit seinen in der Tendenz trockenen Sommern und feuchten Wintern besonders Niedermoorpflanzen und Röhrichten häufig Wasserstreß aussetzt, wäre für den Schutz solcher Bestände und für eine verbesserte Grünlandnutzung, ein Indikator für beginnenden Streß zu fordern, der routinemäßig eingesetzt werden kann (GZIK, Potsdam). Im Beitrag selbst und in der sich daran anschließenden Diskussion wurde dargelegt, daß Fluoreszenzmessungen diesen Zweck nur sehr bedingt erfüllen können. Die Feststellung, daß die Messung eines Anstieges des Prolin-Gehaltes wie auch ein solcher des N-Gehaltes dafür besser geeignet seien, fand allgemeine Zustimmung.

Über den Prozeß der Streuzersetzung wurde angemerkt, daß die Dynamik dieses Vorganges im Verlauf der Sukzession zunimmt, obwohl es keine klaren Unterschiede zwischen den Streuqualitäten von Pionier- und Schlußgesellschaften gibt; es sei denn, es handelt sich um unterschiedliche Anteile von Nadel- und Laubstreu in den Entwicklungsstadien. Zu beachten sei hierbei, daß Klimafaktoren - z. B. auch Schattenwurf - Streuabbau und Nährstoffturnover so stark beeinflussen, daß der Einfluß der Streuqualität am Standort nicht sichtbar werden kann.

Die Posterbeiträge zu dieser Sektion widmeten sich sehr unterschiedlichen Themen:

Die Mortalität von *Polytrichum*-Jungpflanzen (BECHTEL & al., Bielefeld) hängt von einer Reihe abiotischer Faktoren ab und kann zusätzlich durch Allelopathie gefördert werden.

Die Frage, welche Pflanzenwurzeln zur Torfbildung am Standort beitragen können (HARTMANN, Greifswald), sollte noch durch weitere Experimente geklärt werden.

Im Anschluß an den Beitrag von BUSSE & GUNKEL (Berlin) wurde diskutiert, daß auch laterale Stoffflüsse für den Stoffhaushalt von Erlenbruchwäldern wichtig sein könnten, ohne daß dazu konkrete quantitative Angaben gemacht werden konnten. Der Nährstoffaustrag ins Grundwasser läßt sich jedoch besser quantifizieren. Es wurde gefordert, daß in diesem Zusammenhang die Frage nach den N- und P-Mengen gestellt werden müsse, die langfristig in die Bäume aufgenommen werden, wenn man zu einer Gesamtbilanz kommen möchte.

In der allgemeinen Abschlußdiskussion der Beiträge dieser Sektion wurde gefordert, zusammenzustellen, wie Interaktionsexperimente sowohl im Freiland als auch im Labor durchgeführt werden sollten. Ein Vergleich bisher gängiger Methoden sei dazu der erste Arbeitsschritt. Nach Herstellung der Vergleichbarkeit könnten mathematische Modelle das Verständnis der Nährstoffdynamik von Ökosystemen wesentlich erleichtern. Dazu wären meßanalytische und modellhafte Methoden eng miteinander zu verzahnen. Auf Seiten der Datenbasis klaffen erhebliche Kenntnislücken im Arbeitsgebiet Pflanzeninteraktionen und Nährstoffdynamik.

7. Sektion: Modelle zur Beschreibung von Stoffflüssen

Die Diskussion zu zwei der drei Beiträge zu diesem Themenkreis (KÖSTNER & al., Bayreuth und OSTENDORF, Bozen), die sich mit CO₂- und Wasserflüssen beschäftigten, machte deutlich, daß es prinzipiell notwendig ist, solche Flüsse vertikal und horizontal zu erfassen. Nähr- und Spurenstoffflüsse wurden nicht erfaßt, jedoch gilt dieses Prinzip auch für sie.

Modelle zur Abschätzung der Wassernutzungseffizienz von Pflanzenbeständen sind gut geeignet für Vorhersagen von Reaktionen der Pflanzenbestände auf N-Einträge und atmosphärische CO₂-Konzentrationsanstiege.

In der allgemeinen Diskussion wurde einmütig betont, daß Modelle auf Dauer stets ein wesentlicher Bestandteil der Arbeiten des Kreises sein sollten; ja, ihnen in Zukunft noch mehr Raum gegeben werden müßte, da Modelle in Wechselwirkung mit den Experimenten unverzichtbare Werkzeuge seien und für naturwissenschaftlich forschende Ökologinnen und Ökologen beschreibbare Wege zu ausreichend zuverlässigen Prognosen anböten. Es ist zu hoffen, daß sich dieser Zweig des Arbeitskreises weiter gut entwickelt, denn der Naturwissenschaftler kann sich immer weniger der von der Gesellschaft gestellten Aufgabe entziehen, Vorhersagen zu wagen.

Berlin, den 1. Dezember 1997

Dieter Overdieck

Manfred Forstreuter

