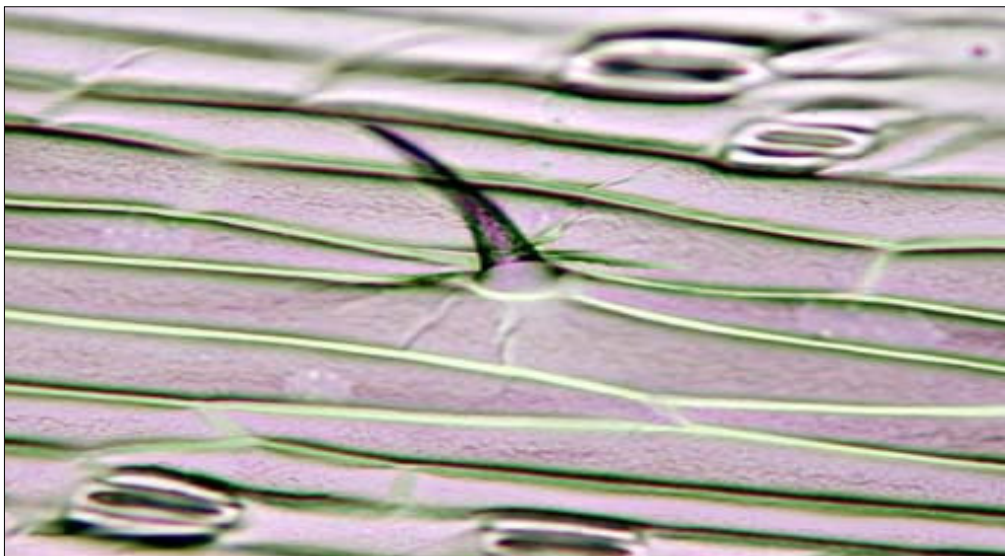


Endbericht

Projekt: GZ 21.210/49-II/1/02

Kulturpflanzen im Klimawechsel:

Interaktionen von Wasserversorgung und Stickstoffverfügbarkeit im Osten Österreichs. Der Einfluss von erhöhtem CO₂ auf Wachstum und Produktivität landwirtschaftlicher Kulturpflanzen.



Projektnehmer:

Institut für Ökologie und Naturschutz – IECB - der Universität Wien,
Abteilung für gärtnerische Pflanzenphysiologie und Primärproduktion HP4
Althanstrasse 14, A-1090 Wien

Projektleiter:

Prof. Dr. Dr.h.c. H. R. Bolhàr-Nordenkamp
Mag. Dr. Margit H. Meister

Laufzeit:

Oktober 2002 bis August 2004

Berichtsentwurf:
MMag. Rita Linke

I. Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung und theoretischer Hintergrund der Arbeit	2
2. Material und Methode	6
3. Ergebnisse und Diskussion	12
3.1. Photosynthesemessungen	12
3.2. Fluoreszenzmessungen	19
3.3. Blattleitfähigkeit und Transpiration	23
3.4. Wasserpotential und osmotisches Potential	27
3.5. Blattanatomie	31
4. Zusammenfassung	37
5. Summary	39
6. Literaturverzeichnis	41
Anhang I: Ergebnisse im Detail	46
A.1.1. Gasstoffwechsel	46
A.1.2. Lichtabhängigkeitskurven	53
A.1.3. Fluoreszenz	57
A.1.4. Blattleitfähigkeit	61
A.1.5. Transpiration	63
A.1.6. Wasserpotential	65
A.1.7. Osmotisches Potential	67
A.1.8. Funktionelle Anatomie	69
A.1.9. Epidermiszelldichte	72
A.1.10. Spaltöffnungsdichte (Stomatadichte)	74
A.1.11. Spaltöffnungsindex (Stomataindex)	76
Anhang II: Tagungsbeiträge	78

1. EINLEITUNG UND THEORETISCHER HINTERGRUND DER ARBEIT

Entsprechend dem Forschungsvertrag sollten im Rahmen eines an die AGES vergebenen Projektes die anatomischen und physiologischen Anpassungen von landwirtschaftlichen Kulturpflanzen an veränderte Umweltbedingungen dokumentiert werden, wobei das für 2100 prognostizierte Szenario als Voralge diente: Eine Temperaturerhöhung von plus 3°C bei einer Verdoppelung der CO₂ Konzentration auf ca. 700 mg CO₂.m⁻³.

Entsprechend der Versuchplanung in den Klimakammern an der AGES wurde zusätzlich der Synergismus zwischen den Reaktionen auf die veränderten Klimabedingungen und die Auswirkungen unterschiedlicher Wasser- und Stickstoffversorgung in die Untersuchungen miteinbezogen.

Im Rahmen der an der Abteilung HP4 (IECB Wien) entwickelten Diagnosestrasse zur Erfassung der Pflanzen-Fitness (Fitness of Plants) nehmen neben der Wachstumsanalyse die Bestimmungen des photosynthetischen Leistungsprofils und des Wasserhaushaltes eine zentrale Stellung ein, da der ungestörte Ablauf beider Prozesse nicht nur überlebenswichtig, sondern auch produktivitätsbestimmend ist. Die Plastizität der Pflanzen auf veränderte Wachstumsbedingungen zu reagieren ist, obwohl grundsätzlich hoch, sehr unterschiedlich, wobei die mit der pflanzlichen Ontogenie in Wechselbeziehung stehenden variablen Lokalklimabedingungen eine große Bedeutung haben.

Die prognostizierte Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration und damit einhergehend der Temperatur zusammen mit anderen, teilweise maskierenden Faktoren (Niederschläge, Wind, Bewölkung, ...) stellen Modifikationen im Klimageschehen (Kulturbedingungen) dar, ähnlich jenen, die seit dem Beginn der Industrialisierung beobachtet wurden. Das Ausmaß, mit dem sich Pflanzen an neue Umweltbedingungen anpassen können, wird unter anderem auch davon abhängen, welche Interaktionen zwischen den veränderten Klimafaktoren des Klimaszenarios 2100 auftreten und wie diese den pflanzlichen Metabolismus und die Ontogenie beeinflussen.

Die in den nächsten 50 bis 100 Jahren zu erwartende Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentration sollte sich grundsätzlich wachstumsfördernd, insbesondere auf annuelle Pflanzen, auswirken (Bowes, 1991). In welchem Ausmaß dies der Fall sein wird und welche Pflanzenorgane hauptsächlich davon profitieren werden, hängt nicht nur von der jeweiligen Pflanzenart ab, sondern wird auch stark davon bestimmt sein, unter welchen limitierenden Bedingungen oder sogar Stressbedingungen die Pflanzen heranwachsen müssen, folglich kann sich eine erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration auf die Biomasseproduktion und speziell den Ertrag (Harvest Index) sehr unterschiedlich auswirken.

Das Zusammenspiel verschiedener Einflüsse:

Die heutigen CO₂-Konzentrationen wirken limitierend auf die Photosynthese von Pflanzen, da unter diesen Bedingungen das CO₂-fixierende Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase / Oxygenase (RubisCO) nicht seine maximale Leistung erbringen kann, da auch eine Reaktion mit Sauerstoff erfolgt (Lichtatmung). Ein höheres CO₂-Angebot, wie es prognostiziert wird, steigert die Nettphotosyntheseraten aus zwei Gründen: zum einen steigt die CO₂-Aufnahme in das Blatt proportional zum Konzentrationsgradienten zwischen der Umgebungsluft und den Interzellularen, zum anderen tritt durch hohe CO₂ Konzentrationen eine kompetitive Hemmung der Oxygenasereaktion der RubisCO und damit der Lichtatmung auf. Dies bedeutet, dass die Bindung von CO₂ an die RubisCO im Verhältnis zur Bindung von O₂ bevorzugt wird und dadurch die Photorespiration (sauerstoffkonsumierende Reaktion; Lichtatmung) im Verhältnis zur Karboxylierung (Aufbau von Kohlenstoffgerüsten) reduziert wird (Bolhàr-Nordenkamp, 1976; Lawlor, 2001). Da die Photorespiration mit steigender Temperatur zunimmt und bei höherem CO₂ stärker gehemmt wird, kann erhöhtes CO₂ bei höheren Temperaturen die Photosynthese stärker fördern als bei niedrigeren. Dies führt in letzter Konsequenz dazu, dass sich das Temperaturoptimum für die Photosynthese mit steigender CO₂-Konzentration zu höheren Temperaturen hin verschiebt. Verschiedene Studien haben gezeigt, dass sich das Temperaturoptimum bei einer Verdopplung der CO₂-Konzentration um etwa 5°C nach oben verschieben kann (Long, 1991).

Erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen fördern, bedingt durch einen steileren Konzentrationsgradienten die Diffusion von CO₂ in das Blattinnere. Pflanzen können infolgedessen trotz verminderter Öffnungsweite der Spaltöffnungen (Stomata) weiter Photosynthese betreiben und gleichzeitig den Wasserverlust aus dem Blattinneren minimieren (Knoppik, 1999, Meister und Bolhàr-Nordenkamp, 1999). Bei mildem Trockenstress könnte demnach die Erhöhung der CO₂-Konzentration, die durch Trockenheit bedingten Verluste in Wachstum und Produktivität kompensieren (Saralabai, 1997). Eine erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration hat sehr wohl eine Verminderung der Spaltöffnungsweite zur Folge, aber basierend auf vielfältiger Literatur wurde die „Lehrbuchmeinung“, etabliert, dass Pflanzen unter erhöhtem CO₂ weniger Spaltöffnungen und eine verringerte Transpirationsrate haben, während bei Trockenheit die Spaltöffnungen vermehrt werden, sodass eine sehr diffizil, auf kleinste Blattflächenanteile (patchiness) beschränkte Reaktion möglich ist (Woodward, 1987; Bolhàr-Nordenkamp und Draxler, 1991).

Der positive CO₂ Effekt (höhere Photosyntheseraten) hat aber auch häufig zur Folge, dass die Blattanzahl und damit auch die transpirierende Fläche größer werden, sodass oft für gesamte Pflanzen(bestände) höhere Transpirationsraten ermittelt wurden (Bowes, 1991; Drake, 1997; Meister und Bolhàr-Nordenkamp, 1999). Wie sich diese beiden gegenläufigen Tendenzen auf den Wasserhaushalt von Pflanzen und die Wasserversorgung über den Boden auswirken, lässt sich im Detail nur schwer vorhersagen.

Höhere Photosyntheseraten, wie sie unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration auftreten, führen grundsätzlich zu einer vermehrten Biomassebildung, aber die CO₂-Konzentration scheint oft auch die Verteilung der Assimilate auf die Pflanzenorgane zu beeinflussen. So werden über ‚elevated‘ CO₂ Konzentrationen hohe Biomassezuwächse bei den Wurzeln beobachtet werden, woraus Pflanzen während Trockenperioden einen Vorteil erzielen können (Lawlor, 1991; Bolhàr-Nordenkamp et al. 1996).

Bedingt durch raschere Wachstumsraten bei Kultur unter höheren Temperaturen, wird die Zeitspanne, die Pflanzen für die Assimilation von Kohlenstoff zur Verfügung haben, verkürzt. Dies kann schließlich zu einer Verminderung oder auch zur Kompensation des CO₂-Düngeeffekts führen. Unter erhöhter CO₂-Konzentration

kultivierte Pflanzen zeigen daher vielfach einen negativen Zusammenhang zwischen Ertrag und Temperatur (Bowes, 1991).

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration alleine kann auch zu einer Beschleunigung der Ontogenie führen (Lawlor, 1991; Meister und Bolhàr-Nordenkampff, 1999).

Der Hauptteil des im Blatt vorhandenen Stickstoffs ist im CO₂-fixierenden Enzym, der RubisCO, gebunden. Verminderte N-Düngung kann daher zu einer Reduktion des RubisCO-Gehaltes im Blatt führen und somit eine Reduktion der Photosyntheseraten nach sich ziehen.

Wie erwähnt wird unter erhöhter CO₂-Konzentration die Karboxylierungsreaktion an der RubisCO gefördert, zusätzlich wird auch der Anteil im aktivierten Enzym gesteigert. Durch diese Effizienzsteigerung ist die Pflanze in der Lage, mit einer geringeren Menge an Enzym-Protein hohe Photosyntheseraten aufrechtzuerhalten, beziehungsweise gegenüber jenen, die bei gegenwärtigen CO₂-Konzentrationen gemessen wurden, noch zu steigern. Das ist als Grund für die vielfach beobachtete Tatsache, dass trotz geringer RubisCO-Gehalte unter erhöhter CO₂-Konzentration eine Steigerung der Stickstoffnutzungseffizienz (Nitrogen Use Efficiency, NUE) zu beobachten ist, was durch zahlreiche Publikationen gut belegt ist (Long, 1991; Stitt, 1991; Drake et al., 1997).

2. Material und Methode

Hartweizen, *Triticum durum* L. cv. Helidur, wurde in Kick-Brauckmann Gefäßen in zwei Klimakammern der AGES angebaut. Als Kultursubstrat wurde eine Mischung aus zwei Teilen Ackererde (6,33 kg; A-Horizont, Fuchsenbigl) und einem Teil Quarzsand (3,17 kg) verwendet. In der einen Klimakammer wurden die Pflanzen unter gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen ($367 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-3}$) kultiviert, während in der zweiten Klimakammer ein Klimaszenario für das Jahr 2100 ($700 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-3}$ bei gleichzeitiger Erwärmung um $+3^\circ\text{C}$; IPCC, Modell A1B), unter Bedachtnahme des Jahreszeitenverlaufs während der Vegetationsperiode, simuliert wurde. Zusätzlich wurden den Pflanzen in jeder der Kammern unterschiedliche Wasser- und N-Versorgungsstufen geboten: Optimale Wasserversorgung (75 % Wasserhaltekapazität des Bodens) und milder Trockenstress (45 % Wasserhaltekapazität des Bodens) wurden kombiniert mit geringer Stickstoffgabe (105 kg N/ha) und reichlicher Stickstoffgabe (315 kg N/ha). Die Kombination der unterschiedlichen Wasser- und Stickstoffversorgung ergaben in den beiden Klimakammern (Klimaszenario (KS) 2002, „ambient“; KS 2100, „elevated“) jeweils vier verschiedene Versuchansätze:

N1W1 - geringe Stickstoffversorgung, milder Trockenstress;

N1W3 - geringe Stickstoffversorgung, optimale Wasserversorgung;

N3W1 - gute Stickstoffversorgung, milder Trockenstress;

N3W3 - gute Stickstoffversorgung, optimale Wasserversorgung.

Die Wachstumsperiode wurde in drei Jahreszeiten untergliedert:

Frühling: Tag: $07\text{-}14^\circ\text{C}$ / 60-80% RH; Nacht: $06\text{-}12^\circ\text{C}$ / 75-90% RH

Frühsommer: Tag: $13\text{-}23^\circ\text{C}$ / 50-90% RH; Nacht: $12\text{-}20^\circ\text{C}$ / 60-90% RH

Sommer: Tag: $17\text{-}28^\circ\text{C}$ / 40-85% RH; Nacht: $14\text{-}20^\circ\text{C}$ / 50-90% RH

In dem Klimaszenario für das Jahr 2100 wurden die hier angegebenen Temperaturwerte um $+3^\circ\text{C}$ erhöht.

Die Photoperiode nahm von 13,5h im Frühling auf 15,5h im Frühsommer und schließlich auf 17,17h im Sommer zu. Die maximale Lichtintensität ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) wurde nach einer Stunde Morgendämmerung (1,3h im Sommer) erreicht und blieb konstant bis zur Abenddämmerung. Die gewählten Temperaturwerte und Luftfeuchtigkeiten basieren auf Durchschnittswerten lokaler Klimadaten der letzten zehn Jahre.

Die pflanzenphysiologischen Untersuchungen wurden zu drei ontogenetischen Zeitpunkten durchgeführt: im Stadium des Schossens (Frühling), im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und im Stadium der frühen Milchreife (Sommer).

Der sich durch die Einwirkung von erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur ergebende Unterschied in der pflanzlichen Entwicklung, wurde bei den einzelnen Messungen berücksichtigt. Alle physiologischen Untersuchungen wurden jeweils am jüngsten voll entwickelten Blatt durchgeführt.

Für die Messung der Photosyntheseraten (A-Ci Kurven) wurde ein portables Photosynthesemessgerät verwendet (Li 6400 Portable Photosynthesis System; LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). Die Photosyntheseraten wurden bei sättigendem Licht (600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) sowie aktueller Temperatur und Luftfeuchte gemessen.

Mit Hilfe von Fluoreszenzparametern (PAM-2000, Walz, Deutschland) wurden „Rapid Light Curves“ (RLC) aufgezeichnet, die die Chlorophyllfluoreszenzinduktionskinetik während sukzessiv erhöhter Lichtintensitätsstufen dokumentieren. Bei bekannter, idealisierter Stöchiometrie zwischen dem durch Photosystem II vermitteltem Elektronenfluss und den Anforderungen des Calvin-Zyklus kann aus der mit einer RLC ermittelten Elektronentransportrate auf die Bruttphotosynthese geschlossen werden.

Die Messung der Chlorophyllfluoreszenz wurde mit einem Plant Efficiency Analyzer (PEA), einem portablen, zeitauflösenden Fluorimeter der Firma Hansatech Ltd., King's Lynn, U.K. durchgeführt. Es wurden sowohl Daten für die Blattober- als auch für die Blattunterseite ermittelt. Gemessen wurde vor der Morgendämmerung, unter aktuellen Bedingungen sowie nach 20-minütiger Verdunkelung der Blätter.

Die Messungen der aktuellen Blattleitfähigkeit und der Transpirationsraten wurden mit einem Porometer (steady state porometer; PMR-1, PP-Systems, U.K.) durchgeführt. Es wurden zu drei verschiedenen Entwicklungszeitpunkten Messungen an der Blattoberseite (adaxial) und der Blattunterseite (abaxial) durchgeführt.

Das Gesamtwasserpotential der Pflanzen wurde mit Hilfe einer Scholanderbombe bestimmt (Scholander, 1965). Es wurden hier Messungen sowohl vor der Morgendämmerung als auch nach mehrstündiger Belichtung, durchgeführt.

Für die Bestimmung des osmotischen Potentials wurden im Stadium des Schossens, des Ährenschiebens und der frühen Milchreife Blattproben vor der Morgendämmerung und nach mehrstündiger Belichtung entnommen. Diese wurden bei -18°C in Eppendorf Eproutetten gelagert und zu einem späteren Zeitpunkt das osmotische Potential bestimmt. Für die Messung des osmotischen Potentials wurde ein Gefrierpunktsmometer (The advanced TM Micro Osmometer, Model 3MO Plus, Norwood, Massachusetts, USA) verwendet.

Vor den Messungen wurde das Pflanzenmaterial aufgetaut. In die Eppendorf Eproutetten wurde ein kleines Loch gestanzt, diese Eproutette auf eine zweite aufgesetzt und anschließend bei 10000 rpm drei Minuten zentrifugiert. Der so gewonnene Presssaft wurde in das Osmometer eingespritzt.

Für die Herstellung der Blattabdrücke wurden Objektträger aus polymethyliertem Polymetracrylat (PMMA) verwendet. Die Oberfläche wurde mit Hilfe eines Tropfens Methylethylketon „aufgeweicht“ und ein kleines Stück eines jüngsten voll entwickelten Blattes mit Hilfe eines Bleizylinders daraufgepresst. Nach etwa fünf Minuten wurden der Metallzylinder und das Blattstückchen entfernt (Details siehe Meister und Bolhàr-Nordenkampf, 2002).

Unter dem Mikroskop wurden die Epidermiszelldichte und die Spaltöffnungsichte an jeweils 10 verschiedenen Stellen bei 250facher Vergrößerung ausgezählt.

Tabelle 1: Arbeitskalender: DAS: days after sowing, M: measurements

Date	DAS	Activity
30.09.2002	0	start of cultivation;
10.10.2002	10	transfer of pots to phytotrons: “ambient – 2002”; “elevated –2100”
16.10.2002	16	ambient: 2 - 3 leaf stage; elevated: 3 - 4 leaf stage.
21.10.2002	21	ambient: shooting of 2 nd tillers; elevated: 2 nd tillers fully developed.
04.11.2002	35	elevated: M - CO ₂ gas exchange, chlorophyll fluorescence and rapid light curves;
05.11.2002	36	2 nd N-supply in both phytotrones; elevated: M – CO ₂ gas exchange, H ₂ O porometry;
06.11.2002	37	elevated: M – CO ₂ gas exchange, H ₂ O porometry;
07.11.2002	38	elevated: M - CO ₂ gas exchange, predawn chlorophyll fluorescence, rapid light curves, chlorophyll determination with the SPAD-502, sampling of plant material for determining the osmotic potential, stomata imprints;
08.11.2002	39	elevated: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O porometry;
18.11.2002	49	ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, chlorophyll fluorescence, chlorophyll determination - SPAD-502;
19.11.2002	50	ambient: M - CO ₂ gas exchange, predawn chlorophyll fluorescence, determination of water potential, sampling of plant material for determining the osmotic potential, stomata imprints;
20.11.2002	51	ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry;
21.11.2002	52	ambient: M - CO ₂ gas exchange; elevated: determination of water potential, sampling of plant material for determining the osmotic potential;
22.11.2002	53	ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry;

23.11.2002	54	ambient and elevated: application of Amistar;
28.11.2002	58	change of climatic scenario from spring to early summer;
05.12.2002	66	third N-supply in both phytotrons; new weight for water supply (under consideration of plant material);
09.12.2002	70	ambient: determination of water potential, sampling of plant material for determining the osmotic potential, predawn chlorophyll fluorescence; elevated: M - CO ₂ gas exchange, predawn chlorophyll fluorescence;
10.12.2002	71	elevated: M - CO ₂ gas exchange, chlorophyll fluorescence, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
11.12.2002	72	elevated: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry, chlorophyll determination - SPAD-502, determination of volumetric soil moisture content;
12.12.2002	73	ambient: M of gas exchange, rapid light curves, chlorophyll fluorescence, H ₂ O - porometry, chlorophyll determination with the SPAD-502, determination of volumetric soil moisture content;
13.12.2002	74	ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
16.12.2002	77	elevated: M - CO ₂ gas exchange, H ₂ O - porometry, determination of water potential, sampling of plant material for determining the osmotic potential, determination of volumetric soil moisture content;
17.12.2002	78	ambient: determination of water potential, sampling of plant material for determining the osmotic potential, sampling of plant material for determining absolute chlorophyll content via spectrophotometer, determination of volumetric soil moisture content; elevated: M - H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
18.12.2002	79	elevated: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;

19.12.2002	80	ambient: M of gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
20.12.2002	81	elevated: plants were placed in a lower position in the phytotron; ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry determination of volumetric soil moisture content; elevated: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves;
30.12.2002	91	change of climatic scenario from spring to summer ambient: M - rapid light curves, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
31.12.2002	92	ambient: M - CO ₂ gas exchange, rapid light curves, H ₂ O - porometry, chlorophyll determination with the SPAD-502, determination of volumetric soil moisture content;
02.01.2003	94	ambient: M - CO ₂ gas exchange, chlorophyll fluorescence, H ₂ O - porometry, stomata imprints (ambient and elevated);
03.01.2003	95	ambient: M - CO ₂ gas exchange, predawn chlorophyll fluorescence, H ₂ O - porometry, determination of volumetric soil moisture content;
08.01.2003	100	ambient: plants were placed in a lower position in the phytotron;

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Photosynthesemessungen

Die **lichtgesättigte Photosyntheserate** (A_{sat})¹ wurde durch erhöhte CO_2 -Konzentration und Temperatur während der Wachstumsperiode (Ontogenie) unterschiedlich beeinflusst. So führte eine Veränderung der Kulturbedingungen im Stadium des Schossens (Frühling) zu einer Reduktion der Photosyntheserate, während ab dem Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) eine signifikante ($p < 0,001$) Zunahme beobachtet werden konnte. VOGEL und CURTIS (1995) fanden bei *Alnus glutinosa*, dass eine Erhöhung der CO_2 -Konzentration zu einem rascheren Anstieg der Assimilationsraten im Laufe der Ontogenie führte, aber diese auch länger erhalten blieb, als bei Pflanzen unter heutigen klimatischen Bedingungen. Aus dieser Beobachtung ergibt sich, dass die größten Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien gegen Ende der Vegetationsperiode zu erwarten waren. Die vorliegende Studie bestätigt dies auch für Weizen. Sonst stehen diese Beobachtungen weiters in Einklang mit dem theoretischen Modell von FARQUHAR (1980, Bolhàr-Nordenkampf, 1976), das nur eine geringfügige Stimulation der Photosyntheserate von C_3 -Pflanzen durch den Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration bei niedrigen Temperaturen (z.B. $< 15^\circ\text{C}$) vorhersagt. Die größten relativen Zuwächse der Photosyntheseraten wurden bei geringer N-Versorgung in Kombination mit mildem Trockenstress gefunden (+66% im Stadium des Ährenschiebens und +166% im Stadium der frühen Milchreife) und bei optimaler N-Versorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung (+107% im Stadium des Ährenschiebens und +118% im Stadium der frühen Milchreife).

Milder Trockenstress führte unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur zu einer Reduktion der lichtgesättigten Photosyntheserate (durchschnittlich -14%), während unter gegenwärtigen Klimaverhältnissen nur im Stadium der frühen Milchreife eine negative Beeinflussung der Photosyntheseraten durch Trockenheit beobachtet werden konnte (-7%). Verminderte N-Düngung dagegen führte an den

¹ Die lichtgesättigte Photosyntheserate entspricht jener Photosyntheserate, die bei der CO_2 -Konzentration der Umgebungsluft und sättigender Lichtintensität gemessen wird. Dies bedeutet, dass eine weitere Steigerung der Lichtintensität zu keinem weiteren Anstieg der Photosyntheserate führt. A_{sat} wird durch die Enzymaktivität des Calvin-Zyklus (RubisCO) limitiert.

meisten Messterminen zu einer Reduktion der Photosyntheseraten. Weder die Reduktion der Photosyntheserate aufgrund milden Trockenstresses noch jene aufgrund verminderter N-Versorgung war zu irgendeinem Entwicklungszeitpunkt signifikant. SHANGGUAN et al. (2000) fanden bei optimal wasserversorgten Weizenpflanzen eine Reduktion der Assimilationsraten aufgrund von geringer N-Versorgung, wohingegen unter mildem Trockenstress signifikant niedrigere Photosyntheseraten, unabhängig von der N-Versorgung der Pflanzen, gefunden wurden.

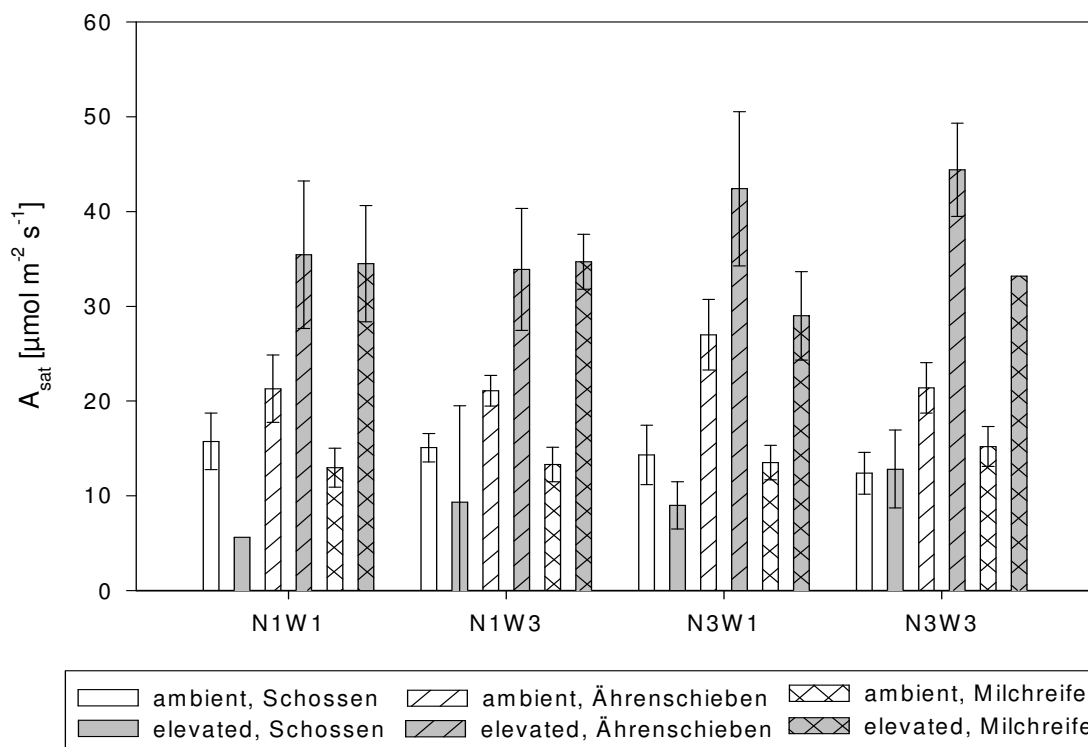


Abb. 3.1.: Lichtgesättigte Photosyntheserate (A_{sat}) im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstresses im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Die **maximale Photosyntheserate**¹ wurde ab dem Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) ebenfalls positiv durch das erwartete Klimaszenario 2100 beeinflusst. Der Zuwachs der maximalen Photosyntheseraten ist allerdings deutlich kleiner als jener von A_{sat} . So zeigte sich im Stadium des Ährenschiebens nur ein geringfügiger Unterschied. Die größte Zunahme war hier bei den optimal N versorgten Pflanzen zu beobachten (+6% unter Trockenstress und +25% bei optimaler Wasserversorgung). Im Stadium der frühen Milchreife wurden die Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien deutlich größer, wobei die größten Unterschiede schließlich bei den gering N versorgten Pflanzen zu beobachten waren (+42% unter Trockenstress und +75% bei optimaler Wasserversorgung). HAMERLYNCK et al. (2000) fanden im Frühling ebenfalls eine Reduktion der Photosyntheseraten bei unter erhöhter CO_2 -Konzentration kultivierten Pflanzen (*Larrea tridentata*).

Milder Trockenstress ließ keinen eindeutigen Einfluss auf die maximale Photosyntheserate erkennen. Eine geringere N-Versorgung der Pflanzen führte allerdings, unabhängig von Wasserversorgung und Klimaverhältnissen, zu einer Reduktion der maximalen Photosyntheseraten (durchschnittlich -16%). Die einzige Ausnahme hiervon stellten die unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur gezogenen Pflanzen zum Zeitpunkt der frühen Milchreife dar, wo geringere N-Versorgung zu einem Anstieg der maximalen Photosyntheseraten führte (+12%). Eine derartige Reduktion der maximalen Photosyntheseraten bei geringerer N-Versorgung der Pflanzen konnte auch von BROADLEY et al. (2001) bei Salatpflanzen beobachtet werden.

Die **Karboxylierungseffizienz**² (V_{cmax}) wurde, wie die Photosyntheserate, im Stadium des Schossens (Frühling) unter dem Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur reduziert ($p=0,015$; durchschnittlich -29%) und ab dem Stadium des Ährenschiebens erhöht (Ährenschieben durchschnittlich +11%; frühe Milchreife durchschnittlich +120%). WANG et al. (1996) fanden bei *Pinus sylvestris* ebenfalls, eine Temperaturabhängigkeit der Karboxylierungseffizienz unter dem Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur. Bei Temperaturen unter 26°C führte

¹ Die maximale Photosyntheserate entspricht jener Photosyntheserate, die weder durch eine weitere Erhöhung der CO_2 -Konzentration noch durch eine Steigerung der Lichtintensität erhöht werden kann. Sie entspricht folglich der maximalen photosynthetischen Leistung eines Blattes.

² Die Karboxylierungseffizienz wird überwiegend durch die Summenaktivität der RubisCO bestimmt und stellt daher ein Maß für den Induktionszustand des Photosyntheseapparats dar.

die Erhöhung der CO₂-Konzentration und Temperatur zu einer Reduktion der Karboxylierungseffizienz, während bei Temperaturen über 26 °C ein Anstieg dieser beobachtet werden konnte. Dieses Ergebnis steht mit jenem des vorliegenden Versuchs im Einklang, denn es wurde ebenfalls erst bei höheren Temperaturen (Frühsommer) eine Zunahme der Karboxylierungseffizienz beobachtet. Berichten in der Literatur zu Folge kann eine Erhöhung der CO₂-Konzentration unterschiedliche Auswirkungen auf die Karboxylierungseffizienz haben. ZISKA et al. (1994; *Dactylis glomerata*), SOCIAS et al. (1993; *Phaseolus vulgaris*) und FARAGE (1998; *Triticum aestivum*) fanden eine Reduktion der Karboxylierungseffizienz bei unter erhöhter CO₂-Konzentration kultivierten Pflanzen, wobei keine deutliche Beziehung zur Temperatur hergestellt wurde. STIRLING et al. (1997) dagegen fanden, dass eine Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration keinen Einfluss auf die Karboxylierungseffizienz zur Folge hatte, eine alleinige Erhöhung der Temperatur jedoch, führte in dieser Studie zu einer höheren Karboxylierungseffizienz.

Milder Trockenstress bedingte einen Anstieg der Karboxylierungseffizienz der unter gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen (durchschnittlich +29%). Bei Kultur im für 2100 erwarteten Szenario konnte dagegen kein konsistenter Einfluss von Trockenstress auf die Karboxylierungseffizienz gefunden werden. Die Beobachtung höherer Karboxylierungseffizienzen unter mildem Trockenstress entsprechen den Beobachtungen von STRONACH et al. (1994; *Arachis hypogea* L.) und VAN DEN BOOGAARD (1999; *Triticum aestivum* L.), die ebenfalls eine Zunahme der Karboxylierungseffizienz bei geringer Trockenheit beobachten konnten.

Eine reduzierte N-Versorgung der Versuchspflanzen führte im Stadium des Schossens, unabhängig von der Wasserversorgung und der CO₂-Konzentration zu einem Anstieg der Karboxylierungseffizienz (durchschnittlich +56%). Ab dem Stadium des Ährenschiebens zeigten jene Pflanzen, die unter heutigen Klimaverhältnissen kultiviert wurden eine Reduktion der Karboxylierungseffizienz (durchschnittlich -18%) und die im KS 2100 kultivierten einen Anstieg dieser (durchschnittlich +196%), wobei diese Beobachtung sowohl mit der CO₂-bedingten Aktivierung der RubisCO als auch mit der Änderungen in der Assimilatverteilung (Kohlenstoffpartizipation, „Sink-Source“-Relation) zusammenhängen.

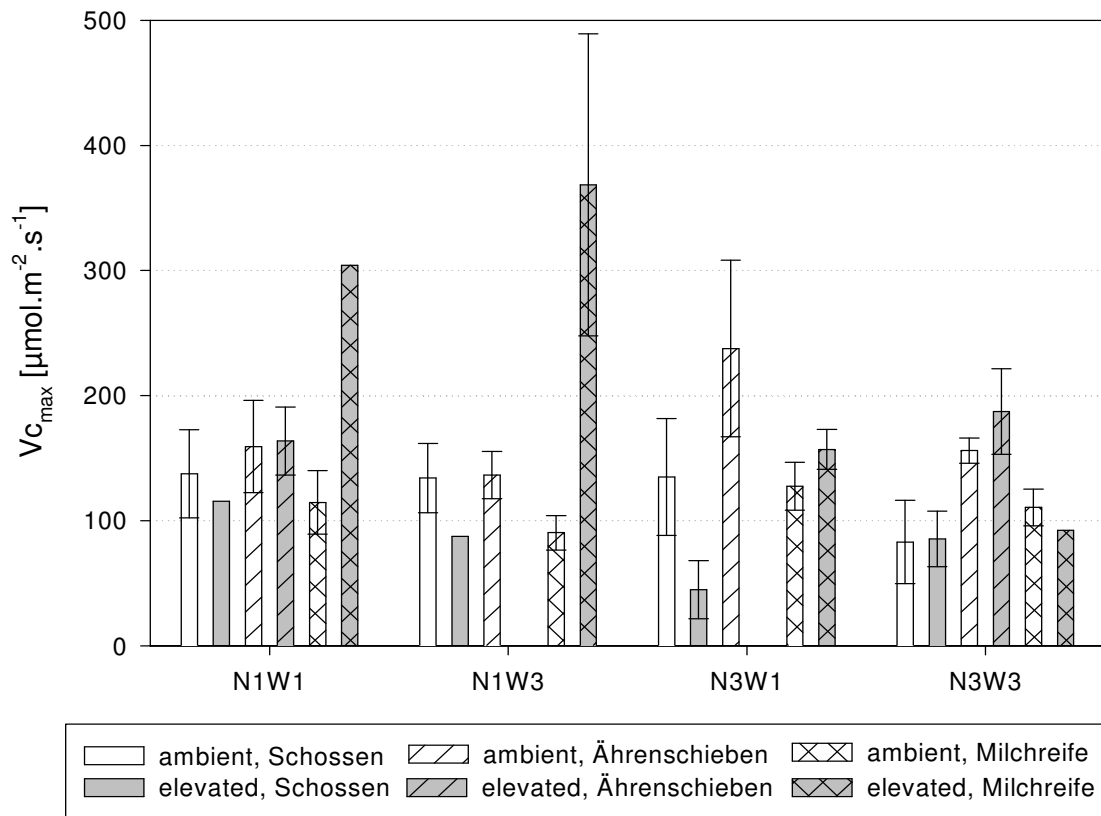


Abb. 3.2.: Maximale Karboxylierungseffizienz ($V_{c_{max}}$) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung. (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstresses im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Die **maximale Elektronentransportrate**¹ (J_{\max}) wurde im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) unter erhöhter CO_2 -Konzentration reduziert (durchschnittlich -14%), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife eine Zunahme dieser beobachtet werden konnte (durchschnittlich +74%). Die größte Zunahme der maximalen Elektronentransportrate unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur wurde in der vorliegenden Studie bei den gering N versorgten Pflanzen gefunden. Kongruente Ergebnisse wurden bei *Pinus sylvestris* L. von (WANG et al., 1996) erzielt: Sowohl eine alleinige Zunahme der Temperatur als auch die kombinierte Erhöhung von CO_2 -Konzentration und Temperatur führte bei einem Temperaturbereich über 25°C zu einer Zunahme der maximalen Elektronentransportrate

Milder Trockenstress bedingte bei gegenwärtigem Klimaszenarium eine Zunahme der maximalen Elektronentransportrate (durchschnittlich +27%), beim KS 2100 jedoch zu eine Reduktion (durchschnittlich -15%). Angaben in der Literatur über die Auswirkung von Trockenstress auf die maximale Elektronentransportrate sind unterschiedlich. VAN DEN BOOGAARD et al. (1999) fanden bei *Triticum aestivum* L. eine Zunahme der maximalen Elektronentransportrate unter Trockenheit wie es hier bei den unter heutigen klimatischen Bedingungen kultivierten Pflanzen ebenfalls beobachtet werden konnte. PANKOVIC et al. (1999) fanden dagegen bei Sonnenblumen eine Reduktion der maximalen Elektronentransportrate wie sie im vorliegenden Versuch unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur gefunden wurde.

Eine verminderte N-Versorgung der Pflanzen ließ zwischen den beiden Klimaszenarien ebenfalls Unterschiede erkennen. So führte eine geringere N - Düngung unter gegenwärtigen klimatische Verhältnissen zu einer Reduktion der maximalen Elektronentransportrate (durchschnittlich -22%) und unter dem für 2100 erwartetem KS zu einem Anstieg dieser (durchschnittlich +86%).

Das KS 2100 verursachte im Stadium der frühen Milchreife (Sommer) eine Reduktion (durchschnittlich -13% und -8%) der maximalen CO_2 - und **lichtgesättigten Photosyntheserate** (A_{Cmax} ; aus Lichtabhängigkeitskurven ermittelt), während im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) eine Zunahme

¹ Die Elektronentransportrate (J_{\max}) ergibt sich aus der Energiekonversion Photonen in Elektronen und der maximalen Lichtintensität und ist ein Maß für das Potential der maximal möglichen Photosyntheserate oder der maximal möglichen CO_2 -Fixierung.

dieser ($p < 0,001$; durchschnittlich +24%) beobachtet werden konnte. Letzteres Ergebnis ist durch zahlreiche Publikationen gut belegt (MAREK et al., 2001, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*; BOWES, 1991; LOATS UND REBBECK, 1999, *Prunus serotina* Ehrh., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Liriodendron tulipifera* L.).

Moderater Trockenstress führte zu sehr unterschiedlichen Resultaten: Pflanzen im KS 2100 kultiviert, zeigten eine Reduktion von A_{cmax} im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens (durchschnittlich -6% bzw. -5%), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife eine Zunahme von A_{cmax} erfolgte (durchschnittlich +4%). Bei jenen Pflanzen, die unter derzeitigem KS kultiviert wurden, zeigte sich kein eindeutiger Trend, es war jedoch eine tendenzielle Reduktion von A_{cmax} unter mildem Trockenstress erkennbar.

Geringere N-Versorgung im Stadium des Schossens und der frühen Milchreife zog eine Reduktion von A_{cmax} nach sich verursachte aber im Stadium des Ährenschiebens einen Anstieg (durchschnittlich +11%), dagegen wurde bei Pflanzen im KS 2100 eine Reduktion von A_{cmax} im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens ($p = 0,004$) beobachtet Und im Stadium der frühen Milchreife wurden höhere maximale Photosyntheseraten gefunden ($p = 0,038$).

Das KS 2100 bedingte im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens einen signifikanten Anstieg der **apparenten Quantenausbeute**¹ (Q_{yapp} ; $p = 0,002$ bzw. $p = 0,001$). Im Stadium der frühen Milchreife dagegen kam es zu einer Reduktion dieser (durchschnittlich -1,5%). Ein Anstieg der apparenten Quantenausbeute unter dem Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration wurde auch von BOWES et al. (1991) und LOATS UND REBBECK (1999) beschrieben. Aus diesen Resultaten kann gefolgert werden, dass Pflanzen unter erhöhter CO_2 -Konzentration (und Temperatur) das vorhandene Lichtangebot effizienter nutzen können (Bolhàr-Nordenkamp, 1976).

Milder Trockenstress reduzierte unter gegenwärtigem KS die apparente Quantenausbeute (durchschnittlich -3%). Das KS 2100 zeigte erst verzögert eine Dezimierung der apparenten Quantenausbeute bedingt durch den Einfluss moderaten Trockenstresses .

¹ Als Quantenausbeute wird die Effizienz bezeichnet, mit der Lichtenergie in der Pflanze umgesetzt werden kann. Sie definiert, wie viel mol CO_2 pro Mol absorbiertem Lichtquantum fixiert werden können. Je höher die Quantenausbeute, desto effizienter erfolgt die Lichtnutzung.

Auch bezüglich der Auswirkung vermindelter N-Applikation zeigte sich ein Unterschied zwischen den beiden Klimaszenarien. Gegenwärtiges KS in Kombination mit einer verminderten N-Gabe reduzierten die apparente Quantenausbeute in allen Entwicklungsstadien geringfügig, das zu erwartende KS 2100 zeigte dagegen bei geringerer N-Gabe nur zu Beginn der Vegetationsperiode zu einer Beeinträchtigung der apparenten Quantenausbeute, ab dem Stadium des Ährenschiebens war sogar eine tendenzielle Zunahme zu beobachten.

3.2. Fluoreszenzmessungen

Ein Vergleich der Ergebnisse der **Fluoreszenzmessungen** aus der vorliegenden Studie mit Berichten aus der Literatur gestaltet sich dahingehend schwierig, da in den meisten Fällen Messungen nur auf der Blattoberseite und auch nur nach 30-60 minütiger Verdunkelungsdauer durchgeführt wurden. Die Verdunkelungsdauer in der vorliegenden Studie betrug dagegen nur 20 min. Angaben über Messungen vor der Morgendämmerung („predawn“) und aktueller Messungen fanden sich nicht.

Die „**remaining photochemical capacity**“ (**RCPC**)¹ wurde weder durch eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration noch durch moderaten Trockenstress oder verminderte N-Versorgung der Versuchspflanzen merklich verändert.

Der „**current photochemical use**“ (**CPU**)² zeigte auf der Blattoberseite eine Stickstoffabhängigkeit in der Reaktion auf erhöhte CO₂-Konzentration und Temperatur. Pflanzen, die eine geringere N-Versorgung hatten, zeigten einen leichten Anstieg des „current photochemical use“ (durchschnittlich +19%), während optimale N-Versorgung der Pflanzen zu einer Reduktion des „current photochemical use“ unter diesen Bedingungen führte (durchschnittlich -15%). Auf der Blattunterseite konnte bei erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur während der gesamten Wachstumsperiode eine Reduktion des „current photochemical use“ beobachtet

¹ Die Remaining Current Photochemical Capacity (RCPC) steht für den Anteil der im Moment ungenutzten Reaktionszentren und gibt somit an, wieviel „Reserven“ der Pflanze noch zur Verfügung stehen.

² Der Current Photochemical Use (CPU) beschreibt welcher Anteil der RCPC gerade für photochemische Prozesse genutzt wird.

werden. Moderater Trockenstress ließ weder auf der Blattober- noch auf der Blattunterseite einen eindeutigen Einfluss auf den „current photochemical use“ erkennen. Eine verminderte N-Versorgung der Versuchspflanzen führte, sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite, unter gegenwärtigem KS zu einer Reduktion des „current photochemical use“ (durchschnittlich -10%). Bei Pflanzenkultur unter KS 2100 dagegen zeigte sich auf der Blattoberseite eine Zunahme (durchschnittlich +25%) und auf der Blattunterseite eine Abnahme des „current photochemical use“ als Folge einer verminderten N-Versorgung der Pflanzen.

Die **Photoinhibition (Pi)**¹ wurde zu Beginn der Vegetationsperiode durch Erhöhung der CO₂-Konzentration und Temperatur reduziert ($p=0,067$ und $p=0,003$ auf der Blattober- und der Blattunterseite), nahm jedoch später in der Ontogenie, so im Stadium des Ährenschiebens, zu ($p=0,040$ Blattoberseite und $p=0,077$ Blattunterseite).

Milder Trockenstress zeigte kein einheitliches Ergebnis bezüglich der Photoinhibition. Eine verminderte N-Versorgung der Pflanzen führte unter heutigen klimatischen Bedingungen auf beiden Blattflächen zu einem signifikanten Anstieg der Photoinhibition ($p=0,040$ und $p=0,053$ auf der Blattoberseite im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens; $p=0,262$ und $p<0,001$ auf der Blattunterseite im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens). Unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur führte eine geringere N-Gabe ebenfalls zu einem Anstieg der Photoinhibition auf der Blattoberseite, während auf der Blattunterseite keine einheitliche Auswirkung von Stickstoff auf die Photoinhibition erkennbar war.

Die Pflanzenanzucht in Klimakammern bei circa $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ lässt nur wenig Photoinhibition erwarten, sodass der generell relativ kleine Anteil der Photoinhibition völlig erklärbar ist.

Die **photochemische Kapazität des Photosystem II (Fv/Fm)** wurde, ebenso wie die „remaining photochemical capacity“, weder durch einen Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration noch durch moderaten Trockenstress oder geringere N-Versorgung der Versuchspflanzen beeinflusst. Die Beobachtung

¹Zu der Photoinhibition (PI) werden jene Reaktionszentren gezählt, die im Moment nicht an photochemischen Prozessen beteiligt sein können (z.B. durch "Reparaturprozesse", Wärmedeaktivierung). Photoinhibition tritt insbesondere im Starklicht, oft kombiniert mit niedrigen Temperaturen auf (Photochilling).

unveränderter Fv/Fm-Werte unter erhöhter CO₂-Konzentration steht in Einklang mit jenem von EAMUS et al. (1995), die bei *Eucalyptus tetradonta* ebenfalls keine Veränderung in der photochemischen Kapazität, Fv/Fm, unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration gefunden haben. Anderenorts finden sich aber auch Berichte über reduzierte photochemische Kapazität des Photosystem II unter erhöhter CO₂-Konzentration (KEUTGEN and CHEN, 2001; MAREK et al., 2001) oder eine Zunahme dieser (HAMERLYNCK et al., 2000; KELOMÄKI et al., 1997).

Eine Untersuchung an Weizen zeigte, dass dessen Photosyntheseapparat nicht besonders sensitiv gegenüber Trockenstress ist (DI MARCO, 1993). Dies spiegelt sich auch in den nicht vorhandenen Unterschieden zwischen den optimal wasserversorgten Pflanzen und den unter moderatem Trockenstress kultivierten der gegenwärtigen Studie wider. PANKOVIC et al. (1995) konnten auch bei der Sonnenblume keine Reduktion der photochemischen Kapazität unter Trockenstress feststellen.

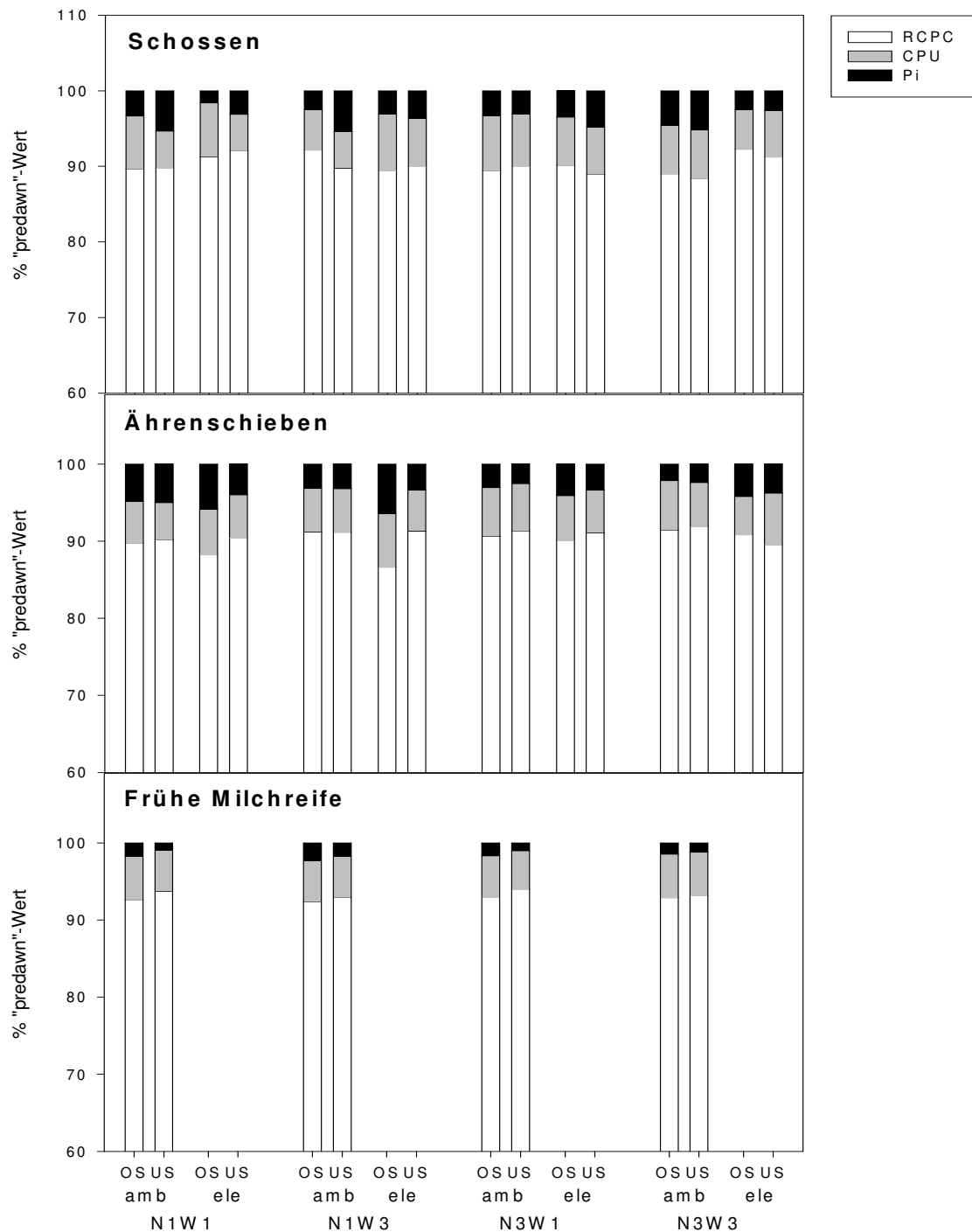


Abb. 3.3.: Vergleich der „remaining photochemical capacity“ (RCPC), des „current photochemical use“ und der Photoinhibition (Pi) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

amb: gegenwärtige Klimaverhältnisse; ele: angenommenes Klimaszenario für das Jahr 2100; OS: Blattoberseite; US: Blattunterseite.

3.3. Blattleitfähigkeit und Transpiration

Genauso wie bei der Photosyntheserate konnte auch bei der **Blattleitfähigkeit**¹ für Wasserdampf und CO₂ eine Veränderung der Reaktion auf das simulierte KS 2100 im Verlauf der Wachstumsperiode (Ontogenie) festgestellt werden. Weiters zeigten sich auf der Blattober- und der Blattunterseite unterschiedliche Auswirkungen auf eine Klimaveränderung. Auf der Blattoberseite wurde im Stadium des Schossens (Frühling) eine signifikante ($p < 0,001$) Reduktion der Blattleitfähigkeit festgestellt, während ab dem Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) ein signifikanter ($p < 0,001$) Anstieg der Leitfähigkeit beobachtet werden konnte. Die größten Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien konnten bei den optimal wasserversorgten Pflanzen beobachtet werden. Das Ergebnis höherer Blattleitfähigkeiten bei höheren Temperaturen stimmt mit jenem von FERRIS et al. (1996) überein, die bei *Lolium perenne* L. eine Reduktion der Blattleitfähigkeit im Frühling und einen leichten Anstieg dieser im Sommer gefunden haben.

Die Beobachtung einer Reduktion der Blattleitfähigkeit unter erhöhter CO₂-Konzentration auf der Blattunterseite (durchschnittlich -32%) dagegen steht in Einklang mit den meisten Berichten in der Literatur (z.B. FERRIS et al., 1996; MITCHELL et al., 2001; RADOGLU et al., 1992; TUBA et al., 1994). Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht jenes von APPLE et al. (2000), die keine Veränderung der Blattleitfähigkeit durch den Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration fanden, aber eine Zunahme unter erhöhter Temperatur. Die höchsten Blattleitfähigkeiten wurden in dieser Studie unter erhöhter CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung gefunden. Dies führt zu dem Schluss, dass die erhöhten Blattleitfähigkeiten, die in der vorliegenden Studie gefunden wurden, zumindest zum Teil, auf die Temperaturerhöhung zurückzuführen sind. LIU et al. (2002) führten Paralleluntersuchungen mit drei verschiedenen Weizensorten durch und fanden, dass die Reaktion auf eine Erhöhung der CO₂-Konzentration nicht bei allen untersuchten Kultivaren die gleiche war. Die Blattleitfähigkeit nahm nur in zwei von den drei untersuchten Sorten unter erhöhter CO₂-Konzentration ab. Bei der Sorte

¹Die Blattleitfähigkeit (g_L) stellt ein Maß für die Leitfähigkeit des Blattes für Wasserdampf dar. Dieser Wert kann grob der stomatären Leitfähigkeit gleichgesetzt werden, da die Transpiration über die Blattoberfläche in der Regel klein und somit vernachlässigbar ist.

Jiangdong 8 dagegen wurde ein Anstieg der Blattleitfähigkeit ab einer CO₂-Konzentration von 500mg CO₂.m⁻³ beobachtet.

Trockenstress führte, unabhängig von klimatischen Bedingungen, Stickstoffdüngung oder der Blattseite zu einer geringeren Leitfähigkeit. Weiters ließ sich eine tendenzielle Zunahme der Blattleitfähigkeit bei geringerer Stickstoffgabe feststellen. VAN DEN BOOGAARD (1995) fand ebenfalls eine negative Korrelation zwischen Bodenstickstoffgehalt und Blattleitfähigkeit, dagegen fanden SHANGGUAN et. al (1999) bei optimal wasserversorgten Pflanzen eine Abnahme der Blattleitfähigkeit bei ausreichender Stickstoffgabe. Die Weizenpflanzen der ‚KIK-Studie‘ ließen jedoch keinen Zusammenhang zwischen Stickstoffgabe und Blattleitfähigkeit erkennen. RADOGLU et. al (1993) und BROADLY et. al (2001), fanden ebenso wie SHANGGUAN et. al (1999) unter Trockenstress, eine reduzierte Leitfähigkeit bei geringerer Nähstoffgabe.

Eine Erhöhung der Blattleitfähigkeit, wie sie hier beobachtet werden konnte, lässt den Schluss zu, dass unter den für das Jahr 2100 prognostizierten Klimabedingungen mehr Wasser verbraucht wird. Die täglich zugegossenen Wassermengen zeigten tatsächlich einen höheren Wasserverbrauch der unter CO₂- und Temperatur-Erhöhung gewachsenen Pflanzen.

Der Gesamtwasserverbrauch wurde durch die Veränderung der Klimabedingungen aber reduziert, was einerseits durch die um zwei Wochen verkürzte Vegetationsperiode und andererseits durch den Umstand, dass die Pflanzen im KS 2100 zu dem Zeitpunkt der Umstellung auf das Sommerprogramm schon deutlich weiter entwickelt waren und damit der Wasserverbrauch niedriger war, erklärbar ist (siehe Projektbericht AGES).

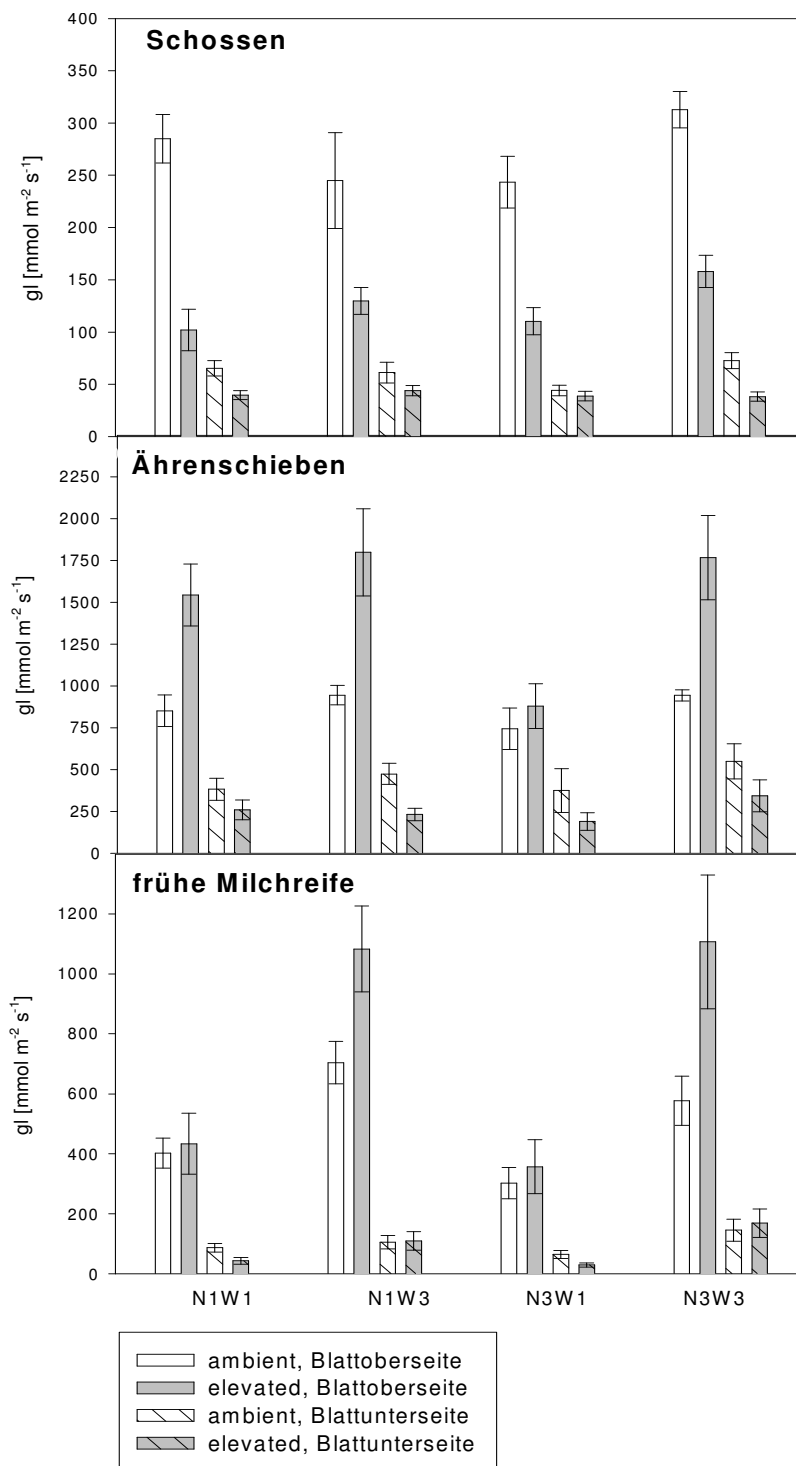


Abb. 3.4.: Darstellung der Blattleitfähigkeit (Wochenmittelwert) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Die **Transpiration** steht in engem Zusammenhang mit der Blattleitfähigkeit, sowie der Stomatadichte, daher gehen Veränderungen in der Blattleitfähigkeit mit parallelen Veränderungen in der Transpirationsrate einher.

Der Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur führte, sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite, im Stadium des Schossens (Frühling) zu einer Reduktion der Transpirationsraten (durchschnittlich -6% bzw. -6%) und ab dem Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) zu einem signifikanten Anstieg dieser (durchschnittlich +19%).

Moderater Trockenstress reduzierte die Transpirationsraten auf der Blattoberseite, unabhängig von der N-Versorgung der Pflanzen und den klimatischen Verhältnissen ($p \leq 0,001$). Auf der Blattunterseite zeigte sich ein etwas anderes Bild. Auch hier führte milder Trockenstress bei den Weizenpflanzen unter gegenwärtigem KS zu einer Reduktion der Transpirationsraten. Bei Weizen im KS 2100 dagegen ließ sich eine N-Abhängigkeit bezüglich der Reaktion auf milden Trockenstress erkennen. Optimal mit Stickstoff versorgte Pflanzen zeigten geringere Transpirationsraten unter moderatem Trockenstress (durchschnittlich -9%), während jene Pflanzen, die geringere N-Gaben erhielten, höhere Transpirationsraten aufwiesen (durchschnittlich +15%). Die zu erwartende Beobachtung geringerer Transpirationsraten durch den Einfluss von Trockenheit geht mit zahlreichen ähnlichen Experimenten konform (z.B.: LOBODA, 1993; LOBODA, 2000; ROWAN et al., 2001).

STRONACH et al. (1994) fanden eine Stickstoffabhängigkeit in der Reaktion auf Trockenstress wie sie auch im vorliegenden Versuch auf der Blattunterseite bei Pflanzen im KS 2100 gefunden wurde. Weizen, der optimal mit Stickstoff versorgt war, zeigte reduzierte Transpirationsraten bei Trockenheit, während bei geringer N-Versorgung ein Anstieg der Transpiration beobachtet wurde.

Eine verminderte N-Versorgung der Pflanzen führte bei gleichzeitigem Trockenstress zu höheren Transpirationsraten und bei optimaler Wasserversorgung zu einer Reduktion dieser.

3.4. Wasserpotential und Osmotisches Potential

Aufgrund der Tatsache, dass das Mittagswasserpotential von verschiedenen Umweltfaktoren beeinflusst werden kann, unterliegt es größeren Schwankungen als das vor der Morgendämmerung bestimmte **Wasserpotential**¹ ("predawn" Wasserpotential), das den über Nacht erreichten Gleichgewichtszustand zwischen dem Wasserpotential der Pflanze und dem des Bodens widerspiegelt. Dieses stellt daher ein besseres Maß für den Wasserstatus der Pflanze dar (CENTRITTO et al., 1999). Die Ergebnisse der vorliegenden Studie betreffend zeigte sich, dass die größten Unterschiede im Wasserpotential zwischen den beiden Klimaszenarien bei den vor der Morgendämmerung gemessenen Proben gefunden wurden. Hier zeigte sich, dass das KS 2100 zu einer signifikanten Reduktion (negativer) des Wasserpotentials führte (durchschnittlich -60%). Bei dem zu Mittag bestimmten Wasserpotential war eine Reduktion der Werte nur im Stadium des Ährenschiebens zu beobachten (durchschnittlich -5%). Im Stadium der frühen Milchreife dagegen wurde ein Anstieg (weniger negativ) der Werte beobachtet (durchschnittlich +14%; $p=0,016$).

Ein Vergleich mit Ergebnissen aus der Literatur wird durch die Tatsache erschwert, dass die meisten Messungen zu Mittag durchgeführt wurden und es nur wenige Angaben über das vor der Morgendämmerung bestimmte Wasserpotential gibt. CENTRITTO et al. (1999) fanden keine Beeinflussung des vor der Morgendämmerung bestimmten Wasserpotentials durch erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration, CHEN et al. dagegen beschrieben 1999 eine Reduktion des Wasserpotentials unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration.

Milder Trockenstress führte sowohl bei den vor der Morgendämmerung gemessenen Wasserpotentialen als auch bei den zu Mittag gemessenen zu einer Reduktion der Werte (durchschnittlich -42% vor der Morgendämmerung und -12% zu Mittag). Eine Reduktion des Wasserpotentials als Reaktion auf milden Trockenstress ist ein bekanntes Phänomen (z.B. GARCÍA et al., 1998; MISHRA et al., 1998; REKIKA, 1998; SHANGGUAN et al., 1999; GUPTA et al., 2001).

¹ Das Wasserpotential ist ein Maß für die Wasserverfügbarkeit eines wässrigen Systems (Zelle, Pflanze) und wird bezogen auf das Potential reinen Wassers angegeben. Je schlechter die Wasserversorgung durch den Boden, desto negativer wird das Wasserpotential der Pflanze, wodurch diese in der Lage ist den Wasserstrom aus dem Boden dennoch aufrecht zu erhalten.

Eine verminderte N-Versorgung der Versuchspflanzen ließ bei den vor der Morgendämmerung bestimmten Wasserpotentialen keinen konsistenten Einfluss erkennen. Bei den zu Mittag durchgeführten Messungen zeigte sich allerdings eine leichte Zunahme (weniger negativ) bei den gering mit Stickstoff versorgten Pflanzen im Vergleich zu den optimal versorgten (durchschnittlich +9%). Auch SHANGGUAN et al. (2000) konnte bei Weizen einen leichten Anstieg des Wasserpotentials aufgrund geringerer N-Versorgung der Pflanzen feststellen. Eine länger zurück liegende Studie von MORGAN et al. (1984), ebenfalls an Weizen durchgeführt, ergab jedoch eine Reduktion des Wasserpotentials bei geringer N-Versorgung.

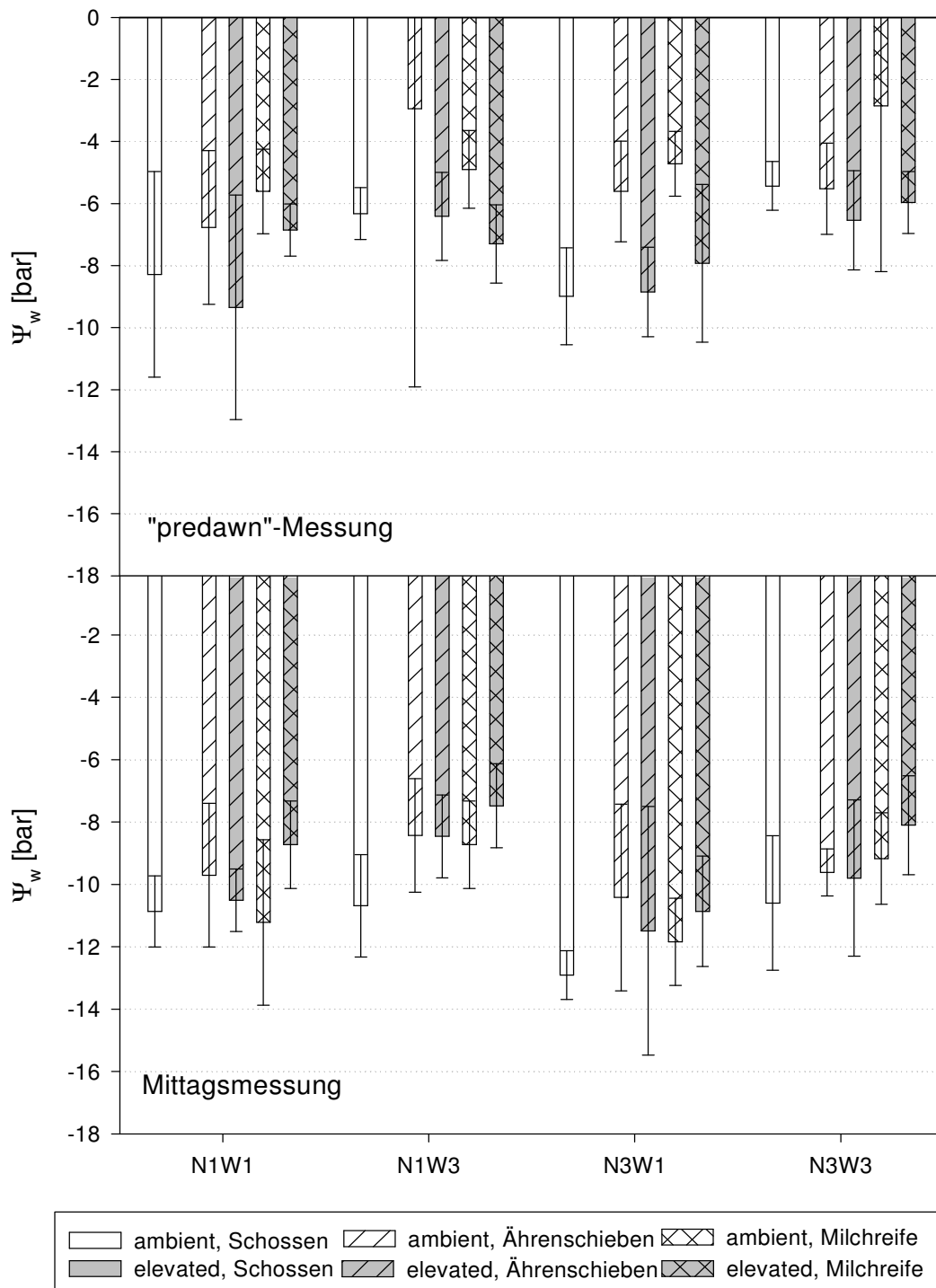


Abb. 3.5.: Darstellung des Wasserpotentials (Ψ_w) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress;

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Das **osmotische Potential**¹ der Blätter wurde unter dem Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens signifikant reduziert (negativer; $p \leq 0,001$), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife ein signifikanter Anstieg (weniger negativ) dieses beobachtet werden konnte ($p=0,002$ und $p=0,001$ vor der Morgendämmerung bzw. zu Mittag). SIONIT et al. (1980) beschrieben ebenfalls eine Reduktion des osmotischen Potentials unter dem Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration bei Weizen. Auch CENTRITTO et al. (1999) fanden eine Reduktion des osmotischen Potentials von Kirschkeimlingen unter dem Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration, konnten aber keine weiteren Hinweise auf eine erhöhte Toleranz gegenüber Trockenheit finden. Aufgrund der Tatsache, dass viele der Substanzen, die zu einer osmotischen Anpassung der Pflanze beitragen, Produkte aus der Photosynthese sind, ist es nicht überraschend, dass eine erhöhte CO₂-Konzentration das osmotische Potential der Pflanzen beeinflussen kann (MORGAN, 1984).

Milder Trockenstress führte ebenfalls zu einer Reduktion des osmotischen Potentials. Es ist bekannt, dass Trockenheit zu einer Reduktion des osmotischen Potentials führt (z.B. SCHONFELD et al., 1988; REKIKA, 1998) und dadurch die Aufrechterhaltung des Turgors ermöglicht. Eine Reduktion des osmotischen Potentials durch den Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration kann also einen positiven Einfluss auf physiologische Prozesse wie die Blattleitfähigkeit oder die Photosynthese haben, wie dies auch von CONROY et al. (1988) bei der Sonnenblume beobachtet wurde.

¹Um auch bei geringerer Wasserverfügbarkeit an das im Boden gebundene Wasser zu kommen, muss die Pflanze unter diesen Bedingungen versuchen, ein niedrigeres Wasserpotential aufzubauen als es im Boden vorhanden ist. Dies wird durch osmotische Adaptation, definiert durch eine aktive Anreicherung von osmotisch wirksamen Substanzen (z.B. Zucker, Zuckeralkohole, Aminosäuren, organische Säuren), erreicht. Je schlechter also die Wasserversorgung des Bodens ist, desto mehr osmotisch wirksame Substanzen werden in die Zellen eingelagert und damit das osmotische Potential reduziert (stärker negativ).

3.5. Blattanatomie

Die **Anzahl der Epidermiszellen** war bei Weizenpflanzen, unabhängig von den klimatischen Bedingungen, auf der Blattoberseite höher als auf der Blattunterseite. Im Verlauf der Ontogenie nahm die Anzahl der Epidermiszellen pro mm² Blattfläche deutlich zu und war zur frühen Milchreife etwa doppelt so hoch wie im Stadium des Schossens.

Pflanzen, die bei unter dem KS 2100 kultiviert wurden, wiesen mehr Epidermiszellen auf als jene unter derzeitigen KS (durchschnittlich +15% und +22% auf der Blattober- und -unterseite). REDDY et. al (1998) beschrieben für Baumwolle ebenfalls eine Zunahme der Epidermiszellendichte durch eine erhöhte CO₂-Tension.

Trockenstress führte, mit wenigen Ausnahmen, bei geringerer Stickstoffversorgung zu einer vermehrten Bildung von Epidermiszellen (durchschnittlich +7%), bei gut stickstoffversorgten Pflanzen zu einer Reduktion dieser (durchschnittlich -5%). Dieses Phänomen Ergebnis steht in Einklang mit jenem von QUARRIE und JONES (1977) und GINDEL (1969), die bei Versuchen an *Triticum aestivum* ebenfalls eine Erhöhung der Anzahl der Epidermiszellen unter Trockenstressbedingungen feststellen konnten.

Im Stadium des Schossens führte eine geringere Stickstoffversorgung, unabhängig von der Blattoberfläche, der Wasserversorgung oder der Klimaverhältnisse, zu einer signifikant ($p \leq 0,001$) höheren Epidermiszellendichte (durchschnittlich +19%). Im Stadium der frühen Milchreife dagegen hatte verminderte N-Düngung eine negative Auswirkung auf die Epidermiszellendichte ($p \leq 0,027$; durchschnittlich -6%).

Die Anzahl der **Stomata pro mm² Blattfläche** nimmt, ebenso wie die Anzahl der Epidermiszellen, im Laufe der Ontogenie zu und beläuft sich gegen Ende der Wachstumsperiode etwa auf den doppelten Wert gegenüber dem Stadium des Schossens.

Erhöhte CO₂-Konzentration in Verbindung mit einer Temperaturerhöhung um +3 °C führte zu einer signifikanten Zunahme der Stomatadichte ($p \leq 0,006$). Milder Trockenstress bewirkte bei gegenwärtigem KS zunächst auf beiden Blattseiten zu einer Reduktion der Stomatadichte, im Stadium der frühen Milchreife wies die Unterseite jedoch eine Zunahme um etwa +28%.

Bei den unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen führte Trockenstress auf der Blattoberseite im Stadium des Schossens zu einer Zunahme der Stomatadichte (durchschnittlich +16%) und im Stadium der frühen Milchreife zu einer Reduktion der Stomatadichte (durchschnittlich -20%). Auf der Blattunterseite dagegen wurde eine stickstoffabhängige Reaktion der Stomatadichte auf moderaten Trockenstress gefunden (durchschnittlich +12% bei den gering stickstoffversorgten Pflanzen und durchschnittlich -9% bei den optimal stickstoffversorgten Pflanzen).

CROXDALE et. al (1998) beschreiben ebenfalls eine Reduktion der Anzahl der Stomata pro Blatt durch den Einfluss von Trockenstress oder die Applikation von Abscisinsäure. Zwischen den verschiedenen Stickstoffregimen lässt sich hier kein Unterschied erkennen.

Untersuchungen an Gräsern zeigen bezüglich der Veränderung der Stomatadichte bei unterschiedlicher Wasserversorgung divergierende Ergebnisse. QUARRIE und JONES (1977) fanden bei Versuchen mit *Triticum aestivum* unter Trockenstress am Fahnenblatt eine Erhöhung der Stomatadichte, wobei die Stomata unter diesen Bedingungen signifikant kleiner waren als bei optimaler Wasserversorgung. SAM et al. (2000) hingegen zeigten an *Lycopersicon esculentum*, dass sich die Stomatadichte vor allem adaxial als Folge von Trockenstress verringerte.

Bezüglich der Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentration auf die Stomatadichte zeigt sich ebenfalls ein uneinheitliches Bild. Am häufigsten sind Berichte, denen zu Folge die Anzahl der Stomata pro mm² Blattfläche bei erhöhter CO₂-Konzentration abnimmt (CROXDALE, 1998; MORISON, 1998; WOODWARD, 1988) oder unverändert bleibt (DE MOTHE, 1996). REDDY et al. (1998), beschreiben jedoch eine Zunahme der Stomatadichte als Folge einer Verdoppelung der CO₂-Konzentration, wie sie auch im vorliegenden Versuch beobachtet werden konnte. Eine Veränderung des Stomata-Index wurde von REDDY et al. (1998) aber nicht gefunden. Auch bei GINDEL et al. (1969) und RADOGLU (1993) finden sich Berichte über eine Erhöhung der Stomatadichte durch eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration.

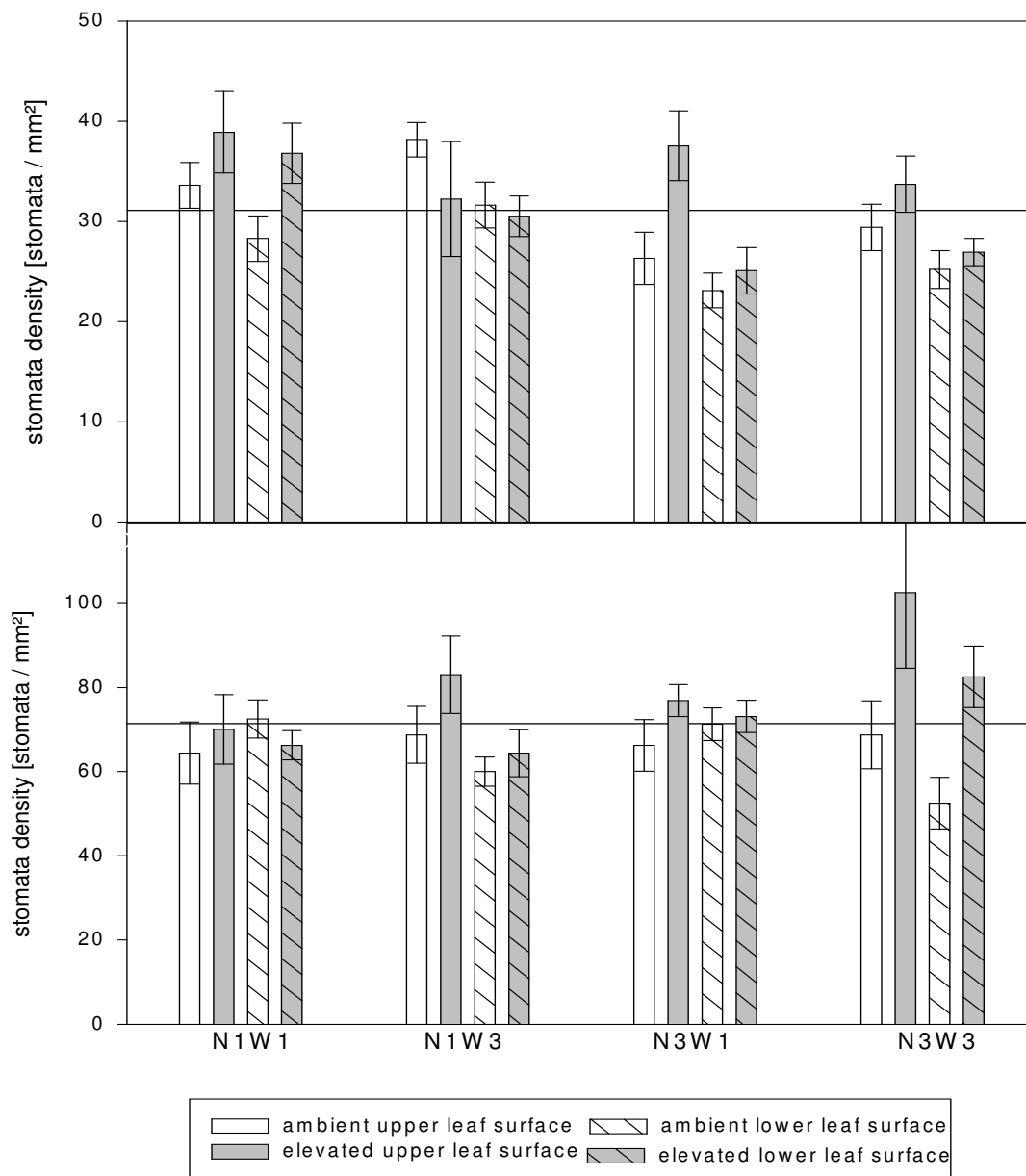


Abb. 3.6.: Vergleich der Stomatadichte der einzelnen Versuchsansätze zwischen den unterschiedlichen klimatischen Verhältnissen im Stadium des Schossens und der frühen Milchreife (n = 10; Konfidenzintervall 90%; Horizontale Linie: Mittelwert aller Werte).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Der **Stomataindex**¹ zeigte im Stadium des Schossens (Frühling) sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite eine Zunahme unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (durchschnittlich +8%) wohingegen im Stadium der frühen Milchreife (Sommer) eine Reduktion dieses beobachtet werden konnte (durchschnittlich -9%).

In der Literatur werden sehr unterschiedliche Effekte von erhöhter CO₂-Konzentration auf den Stomata-Index beschrieben. BETTARINI et al. (1998) beschrieben, dass eine Erhöhung der CO₂-Konzentration entweder keine Auswirkung auf den Stomata-Index hatte oder zu einem leichten Anstieg dessen führte. Das Ergebnis des vorliegenden Versuchs zeigt allerdings, wie auch von WOODWARD et al. (1988) beschrieben wurde, eine tendenzielle Abnahme des Stomata-Index, die in diesem Fall vermutlich auf die vermehrte Zunahme der Epidermiszellen gegenüber den Stomata zurückzuführen ist. FERRIS und TAYLOR (1994) untersuchten den Einfluss erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration am Beispiel von vier unterschiedlichen Grasarten. Die Resultate sind sehr unterschiedlich. So findet sich bei *Sanguisorba minor* L. eine Zunahme des Stomata-Index auf beiden Blattflächen. Bei *Lotus corniculatus* L. zeigte sich dagegen keine Veränderung des Stomata-Index, da sich die Zahl der Stomata und der Epidermiszellen parallel veränderte und somit der Index unverändert blieb. Die Veränderung des Stomata-Index bei *Sanguisorba minor* L., *Plantago media* L. und *Anthyllis vulneraria* L. wird in diesem Fall auf eine ungleichmäßige Veränderung der Anzahl der Stomata und der Epidermiszellen zurückgeführt, wie es auch bei dem vorliegenden Projekt der Fall sein dürfte.

Milder Trockenstress führte zu divergierenden Ergebnissen. Bei den unter heutigen klimatischen Verhältnissen gezogenen Pflanzen lässt sich eine Stickstoffabhängigkeit der Reaktion auf Trockenstress erkennen. Trockenstress bei gleichzeitig geringer N-Versorgung reduzierte den Stomata-Index (durchschnittlich -7%), während Trockenstress und optimale N-Versorgung zu einem Anstieg dieses führten (durchschnittlich +2%). Bei den unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen führte Trockenheit, unabhängig von der N-Versorgung, zu einer Zunahme des Stomata-Index (durchschnittlich +9%; Ausnahme: Blattoberseite, frühe Milchreife: -13%).

¹ Der Stomata-Index beschreibt die Anzahl der Stomata pro Epidermiszelle. Er zeigt, ob sich die Stomatadichte unabhängig von der Epidermiszellzahl verändert hat, oder ein rein passives Ergebnis der Zellexpansion darstellt.

Eine verminderte N-Versorgung führte ebenfalls zu divergierenden Ergebnissen. Pflanzen, die optimal mit Wasser versorgt waren, ließen, mit Ausnahme der Blattoberseite der unter erhöhter CO₂ Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen, eine Zunahme des Stomata-Index erkennen (durchschnittlich +7%). Die gleichzeitige Applikation von verminderter N-Düngung und mildem Trockenstress lässt keinen eindeutigen Trend erkennen.

4. Schlussbemerkung

Ein Vergleich des vorliegenden Versuchs, gegenwärtiges KS versus KS 2100, mit Ergebnissen aus der Literatur gestaltet sich schwierig, da einerseits kaum kombinierte Versuche mit permanent geringer Wasserversorgung beziehungsweise unterschiedlicher Stickstoffversorgung durchgeführt wurden und andererseits keine Untersuchungen gefunden wurden, die eine Simulation von Jahreszeiten in Klimakammern berücksichtigen haben.

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um +3°C führte zu einer Steigerung der Photosyntheseleistung bei Weizenpflanzen. Durch die gleichzeitige Verkürzung der Vegetationsperiode unter diesen Bedingungen konnte aber kein positiver Effekt auf die Biomasseakkumulation oder den geernteten Pflanzenteil beobachtet werden. Im Gegenteil, Pflanzen die unter veränderten Kulturbedingungen gewachsen waren, zeigten einen deutlich geringeren Ertrag (siehe Projektbericht AGES).

Der vorliegende Versuch wurde nur mit einer Weizensorte durchgeführt. Es ist daher unklar ob Versuche mit anderen Sorten zu dem selben Ergebnis führen würden. Aus der Literatur geht hervor, dass zwischen verschiedenen Sorten mehr oder minder große Unterschiede in der Reaktion auf eine Veränderung der Klimaverhältnisse auftreten können (vgl. LIU et al. 2002). Um für die Züchtung neuer, an veränderte Klimabedingungen angepasste, Sorten wichtige Parameter zu etablieren, wäre es notwendig, weitere Versuche mit gängigen Weizensorten durchzuführen. Erst aus der Information über die Reaktion verschiedener Sorten auf veränderte Klimabedingungen wäre ein genereller Trend in der Reaktion auf zukünftige Klimaverhältnisse ablesbar, wobei auch an eine Modifikation der Versuchsführung zu denken wäre.

4. Zusammenfassung

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie zeigen im Klimaszenario 2100, dass eine Erhöhung der CO₂-Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung (+3°C) einen deutlichen Einfluss auf die Ontogenie (Entwicklung) und den Metabolismus von Hartweizen (*Triticum durum* L. ‚Helidur‘) während der ganzen Vegetationsperiode hat. Die Photosyntheseleistung der Pflanzen (A_{sat}) zeigte einen saisonal-ontogenetischen Verlauf und wurde ab dem Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) deutlich erhöht, um bis zum Ende der Kornfüllungsphase wieder abzufallen. Unter KS-2100 Bedingungen reagierten die Pflanzen zu Beginn der Ontogenie (vegetative Phase) mit einer Reduktion der A_{sat} , um während der generativen Phase deutlich anzusteigen. Geringe Wasserversorgung reduzierte A_{sat} unter KS 2100 während der ganzen Ontogenie, unter KS 2002 konnte dies nur am Ende der Entwicklung beobachtet werden. Eine N-Unterversorgung führte unter beiden Klimaszenarien zu einer Erniedrigung der A_{sat} Werte. Im Zusammenhang mit den höheren Photosyntheseraten konnte insbesondere unter KS 2100 eine Erhöhung des osmotischen Wertes und damit eine Reduktion (negativer) des osmotischen Potentials der Pflanze festgestellt werden, die auf eine Ein- bzw. Zwischenlagerung von Photosyntheseprodukten in die Vakuole der Zelle schließen lässt. Die Reaktion der A_{sat} sowie des osmotischen Wertes sollten sich auf eine Veränderung in der „Source-Sink“ (Produktion-Bedarf) Beziehung zurückführen lassen.

Die saisonale Veränderung der Klima- bzw. Wachstumsbedingungen hatte zusammen mit der ontogenetischen Entwicklung signifikanten Einfluss auf die Blattleitfähigkeit (~ stomatäre Leitfähigkeit), wobei die Reaktionen auf der Blattober- und der Blattunterseite verschieden waren. Im KS-2100 wurden im Frühjahr (vegetative Phase) auf der Blattoberseite erniedrigte Werte (vgl. KS-2002) gemessen, in der Phase des Ährenschiebens (Frühsommer) zeigten sich jedoch deutlich erhöhte Blattleitfähigkeiten. Die Blattunterseite reagierte durchgehend auf KS-2100 mit verminderter Blattleitfähigkeit. Milder Trockenstress führte zu jedem Zeitpunkt der Entwicklung zu einer Reduktion der Leitfähigkeit, wohingegen eine geringere Stickstoffversorgung durchgehend zu höheren Leitfähigkeiten führte, während gut mit Wasser versorgte Pflanzen verringerte Leitfähigkeit aufwiesen.

Die Transpirationsraten folgten der Blattleitfähigkeit (~ stomatäre Leitfähigkeit), wie dies bei Pflanzen in Kulturkammern mit gut regulierten Klimabedingungen regelmäßig zu beobachten ist.

Neben den Veränderungen physiologischer Prozesse unter KS-2100 (+ CO₂, +3 °C) konnte auch ein Einfluss auf die Blattanatomie festgestellt werden. Sowohl die Epidermiszellendichte als auch die Stomata-Dichte (pro mm²) hatte zugenommen. Der Stomata-Index (pro Epidermiszelle) zeigte allerdings eine geringfügige Abnahme unter diesen Kulturbedingungen. Dies bedeutet, dass zwar die Anzahl der Stomata und der Epidermiszellen pro mm² Blattfläche zugenommen haben, die Vermehrung der Epidermiszellen im Verhältnis aber überwiegt. Sowohl für die Stomata-Dichte als auch für die Epidermiszellendichte wurde eine signifikante Interaktion zwischen dem KS-2100 und der Wasserversorgung gefunden. Eine vergleichbare Interaktion zwischen KS-2100 und N-Versorgung der Versuchspflanzen war allerdings nur im Stadium der frühen Milchreife (Sommer) signifikant. Den Stomata-Index betreffend, ergeben sich für die beiden Klimaszenarien und die unterschiedlichen Entwicklungsstadien verschiedene Trends. So zeigte sich unter KS-2100 eine Zunahme des Stomata-Index im Stadium des Schossens (Frühling) und eine Abnahme im Stadium der frühen Milchreife (Sommer). Die Interaktion zwischen KS-2100 und Wasserversorgung bzw. N-Versorgung war nur im Stadium des Schossens signifikant.

5. Summary

Durum wheat (*Triticum durum* L. 'Helidur') was cultivated in two growth rooms (climate scenario 2002, CS-2002, "ambient": 365mg CO₂.m⁻³, local, seasonal temperature regime and climate scenario 2100, CS-2100, "elevated": 700mg CO₂.m⁻³, local, seasonal temperature regime + 3°C). Plants, chosen for the anatomical and physiological "check up" were submitted to a controlled watering regime (per weight) to achieve well watered ones (75% water holding capacity) and those exposed to mild drought stress (45% WHC). Nitrogen supply was either sub – (105kg N.ha⁻¹) or supra (315kg N.ha⁻¹) – optimal.

Net CO₂-assimilation of plants from both climate scenarios showed a seasonal and ontogenetic pattern: At Mid-season (early summer), maximum assimilation rates were attained, which declined in late season. The CS-2100 (+CO₂, +3°C) modified the ontogenetic response of photosynthesis. In spring (vegetative phase) a reduction in photosynthetic rates was observed, during early summer and summer (generative phase) an increase of the rates became evident, which could be related to a shift in the source-sink relation. Mild water shortage reduced light saturated assimilation rates (A_{sat}) only during the late stages of ontogenesis under CS-2002 conditions, whereas in CS-2100 the reduction in A_{sat} occurred throughout the whole vegetation period independently of the ontogenetic stage. Lower N-nutrition reduced light saturated assimilation rates more or less persistently.

Plants grown in CS-2100 had significantly lowered osmotic potential, which is not surprising since most of the solutes contributing to osmotic adjustment are the products of photosynthesis.

Also the leaf (~stomata) conductance developed a seasonal and ontogenetic pattern. Different responses to growth in CS-2100 (+CO₂, +3°C) became evident for the adaxial (upper) and abaxial (lower) leaf surface. In spring, on the upper leaf side conductance was reduced and it was significantly increased in early summer and summer, whereas on the lower leaf surface, a reduction of leaf conductance could be observed throughout the whole ontogenesis. Mild water shortage led to a reduction in leaf conductance, which was more pronounced in plants receiving a higher level of N-fertilization. Lower N- fertilization generally increased leaf conductance on the upper side. On the lower leaf surface a lack of nitrogen in combination with mild water shortage increased stomata conductance in contrast to well watered plants

which showed under lower N-fertilization a reduced leaf conductance. Transpiration rates were frequently mirroring leaf (~stomata) conductance, as regularly observed with plants cultivated in growth rooms (controlled environment).

The epidermis cell density (epidermis cells per mm²) as well as the stomata density (stomata/mm²) increased in CS-2100, whereas the stomata index (stomata / epidermis cells) showed a slight decrease, which led to the assumption that the increase in epidermis cell number and number of stomata did not concurrently occur. Regarding stomata and epidermis cell density in CS-2100 a significant interaction with the water availability was observed.

6. Literaturverzeichnis

- Apple M., et al. (2000). "Morphology and stomatal function of douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature." *Int. J. Plant Sci.* 161(1): 127 - 132.
- Bettarini I., V. F. P., Miglietta F., (1998). "Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy." *Global Change Biology* 4: 17 - 22.
- Bolhàr-Nordenkamp H.R. (1976). „Messungen und Modellvorstellungen zum CO₂-Gasstoffwechsel von *Phaseolus vulgaris* var. *nanus* L. mit besonderer Berücksichtigung der Photorespiration sowie der Atrazinwirkung“. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 169, 121-161.
- Bolhàr-Nordenkamp H.R., Draxler G. (1993). „Functional leaf anatomy. Photosynthesis and Production in a changing environment: a field and laboratory manual. Scurlock J.M., Hall D.O., Bolhàr-Nordenkamp H.R., Leegood R.C., Long S.P., London, Chapman and Hall: 91-112.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Postl W.F., Ledl D., Meister M.H. and Nemeth K. (1996): Dry matter and energy partitioning in plants under climatic stress. *World Resource Review* 8, 448-454.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Postl W.F., Ledl D., Meister M.H., Donis D., Ledl D. and Nemeth K. (1996): The Influence of Climatic Change on Dry Matter and Energy Partitioning in Plants. In: *Proceedings of the Thai-Swedish Symposium on Biodiversity and Biotechnology*, pp. 106-107.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R., Unger M.Th. and Meister M.H. (1998): Dry matter partitioning in *Phaseolus vulgaris* var. *nanus*, cultivated under elevated CO₂, modified by light intensity and the mode of nitrogen supply. In: Garab (ed.), *Photosynthesis. Mechanism and Effects*, Vol. V, 3967-3972.
- Bowes G. (1991). "Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂." *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 1993: 309 - 332.
- Broadley M. R., Escobar-Gutierrez A. J., Burns A., Burns I. G., (2001). "Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance." *New Phytologist* 152: 97 - 106.
- Centritto M., Lee H. S. J., Jarvis P. G., (1999). "Interactive effects of elevated [CO₂] and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings
- Chen K., Hu G., Keutgen N., Janssens M. J.J. and Lenz F., (1999). "Effects of NaCl salinity and CO₂ enrichment on pepino (*Solanum muricatum* Ait.). II. Leaf photosynthetic properties and gas exchange." *Scientia Horticulturae* 81(1): 43-56.
- Conroy J.P., Virgona J. M., Smillie R.M. and Barlow E.W., (1988). "Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought." *Plant Physiology* 86: 1108-1115.
- Croxdale J. (1998). "Stomatal patterning in monocotyledons: *Tradescantia* as a model system." *Journal of Experimental Botany* 49: 279 - 292.

- DeMothes, M. A. G. (1996). "Effects of enhanced CO₂ concentration on wheat photosynthesis and long- and short-term stomatal behaviour." *Photosynthetica* 32(2): 193 - 200.
- Di Marco G. Tricoli D., (1993). "Effects of water deficit on photosynthesis and electron transport in wheat grown in a natural environment." *Journal of Plant Physiology* 142: 156-160.
- Drake B. G., Gonzales-Meler M. A. (1997). "More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂?" *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 609 - 639.
- Eamus D., Duff G. A., and Berryman C.A., (1995). "Photosynthetic responses to temperature, light flux-density, CO₂ concentration and vapour pressure deficit in *Eucalyptus tetradonta* grown under CO₂ enrichment." *Environmental Pollution* 90(1): 41-49.
- Farage P. K., McKee I. F., Long S. P., (1998). "Does a low nitrogen supply necessarily lead to acclimation of photosynthesis to elevated CO₂." *Plant Physiology* 118: 573 - 580.
- Farquhar G. D., v. Caemmerer S., Berry J. A., (1980). "A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species." *Planta* 149: 78 - 90.
- Ferris R., Nijs I., Behaeghe T., Impens I., (1996). "Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer." *Annals of Botany* 78: 489 - 497.
- Ferris R., Taylor G. (1994). "Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO₂." *Annals of Botany* 73: 447 - 453.
- García A. L., Nicolas N. (1998). "Influence of the degree of solvent impurity on the spectrophotometric determination of chlorophylls in 80% aqueous acetone and dimethyl formamide. Application to non-abrasive extraction of leaves of *Citrus aurantium*." *Photosynthetica* 35(4): 545 - 550.
- Gindel I. (1969). "Stomata constellation in the leaves of cotton, maize and wheat. Plants as a function of soil moisture and environment." *Physiologia Plantarum* 22: 1143 - 1151.
- Gupta N.K., Gupta S. and Kumar A. (2001). "The effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages." *Journal of Agronomy and Crop Science* 186(1): 55-62.
- Hamerlynck E.P., Huxman T. E., Nowak R.S., Redar S., Loik M.E., Jordan D.N., Zitzer S.F., Coleman J.S., Seemann J.R. and Smith S.D., (2000). "Photosynthetic responses of *Larrea tridentata* to a step-increase in atmospheric CO₂ at the Nevada Desert FACE Facility." *Journal of Arid Environments* 44: 425-436.
- II. Photosynthetic capacity and water relations." *New Phytologist* 141: 141 - 153.
- Kellomäki S. and Wang K.-Y. (1997). "Effects of elevated O₃ and CO₂ on chlorophyll fluorescence and gas exchange in scots pine during the third growing season." *Environmental Pollution* 97(1-2): 17-27.

- Keutgen N., Chen K. (2001). "Responses of citrus leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence, macronutrition and carbohydrate contents to elevated CO₂." *Journal of Plant Physiology* 158: 1307 - 1316.
- Knoppik D. (1999). "Bedeutung der Photosynthese für die Agrarproduktion und den Kohlenstoffhaushalt der Erde". In: "Photosynthese". Häder D.-P., Thieme, S.244-259.
- Lawlor D. W. and Mitchell R. A. C. (1991). "The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies." *Plant Cell and Environment* 14: 807 - 818.
- Lawlor D.W. (2001). *Photosynthesis*, BIOS Scientific Publishers Ltd. S.309-353.
- Liu H. Q., Jang G. M., Zhang Q. D., Sun J. Z., Guo R. J., Gao L. M., Bai K. Z., Kuang T. Y., (2002). "Gas exchange responses to CO₂ concentration instantaneously elevated in flag leaves of winter wheat cultivars released in different years." *Photosynthetica* 40(2): 237 - 242.
- Loats K.V. and Rebbeck J. (1999). "Interactive effects of ozone and elevated carbon dioxide on the growth and physiology of black cherry, green ash and yellow-poplar seedlings." *Environmental Pollution* 106(2): 237-248.
- Loboda T. (1993). "Gas exchange of different spring cereal genotypes under normal and drought conditions." *Photosynthetica* 29(4): 567 - 572.
- Loboda T. (2000). "Gas exchange of spring barley and wheat grown under mild water shortage." *Photosynthetica* 38(3): 429 - 432.
- 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.
- Marek M.V., Sprtova M., De Angelis P. and Scarascia-Mugnozza G., (2001). "Spatial distribution of photosynthetic response to long term influence of elevated CO₂ in a mediterranean machhia mini-ecosystem." *Plant Science* 160(6): 1125-1136.
- Meister M.H; Bolhàr-Nordenkamp H.R. (1999). Effects of CO₂ enrichment on plant's growth and development as studied in OTCs, FACE experiments and natural CO₂ springs e.g. SNACE. In: SNACE, FACE and OTCs, CO₂ enrichment at the leaf/air and/or at the root/soil interface; results in growth and development of plants. Eds. M. Kaligaric and S. Skornik, COBISS-ID 44269313, Pedagogoska fak., Maribor, pp. 28-29.
- Meister M.H. and Bolhàr-Nordenkamp H.R. (2002). Stomata imprints: A new and quick method to count stomata and epidermis cells. *Handbook of plant ecophysiology*. R. R. Manuel J., Kluwer Academic Publishers.
- Mishra R. S., A. M. Z., Uprety D. C., (1998). "Interactive effects of elevated CO₂ and moisture stress on the photosynthesis, water relation and growth of *Brassica* species." *Journal of Agronomy and Crop Science* 182: 223 - 229.
- Mitchell R. A. C., Mitchell V. J., Lawlor D. W., (2001). "Response of wheat canopy CO₂ and water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO₂." *Global Change Biology* 7: 599 - 611.
- Morgan J.M., (1984). „Osmoregulation and water stress in higher plants.“ *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 35: 299 - 319.

- Morison J. I. L. (1998). "Stomatal response to increased CO₂ concentration." *Journal of Experimental Botany* 49: 443 - 452.
- Pankovic D., Sakac Z., Kevresan S., Plesnicar M., (1999). "Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism." *Journal of Experimental Botany* 50: 127 - 138.
- Quarrie S. A., Jones H. G. (1977). "Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat." *Journal of Experimental Botany* 28(102): 192 - 203.
- Radoglou K. M., Aphalo P., Jarvis P. G., (1992). "Response of photosynthesis, stomatal conductance and water use efficiency to elevated CO₂ and nutrient supply in acclimated seedlings of *Phaseolus vulgaris* L." *Annals of Botany* 70: 257 - 264.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G. (1992). "The effects of CO₂ enrichment and nutrient supply on growth morphology and anatomy of *Phaseolus vulgaris* L. seedlings." *Annals of Botany* 70: 245 - 256.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G. (1993). "Effects of atmospheric CO₂ enrichment on early growth of *Vicia faba*, a plant with large cotyledons." *Plant Cell and Environment* 16: 93 - 96.
- Reddy K. R., Robana R. R., Hodges H. F., Liu X. J., McKinion J. M., (1998). "Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics." *Environmental and Experimental Botany* 39: 117 - 129.
- Rekika D., Nachit N. M., Araus J. L., Monneveux P., (1998). "Effects of water deficits on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheat." *Photosynthetica* 35(1): 129 - 138.
- Sam O., Jerez E., Dell'Amico J., Ruiz-Sanchez M. C., (2000). "Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermis." *Biologia Plantarum* 43(2): 275 - 277.
- Saralabai V. C., Vivekanandan M., Suresh Babu R., (1997). "Plant responses to high CO₂ concentration in the atmosphere." *Photosynthetica* **33(1)**: 7 - 37.
- Scholander P.F., Hammel H.T., et al., (1965). "Sap pressure in vascular plants." *Science* 148: 339-346.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., Carver B.F., Mornhinweg D.W., (1988). "Water relations in winter wheat as drought resistance indicators." *Crop Science* 28: 526 - 531.
- Shangguan Z. P., Shao. M. A., Dyckmanns J., (1999). "Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought." *Journal of Plant Physiology* 154: 753 - 758.
- Shangguan Z. P., Shao. M. A., Dyckmanns J., (2000). "Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat." *Journal of Plant Physiology* 156: 46 - 51.
- Sionit N., Hellmers H., Strain B. R., (1980). "Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress." *Crop Science* 20: 687 - 690.

- Sionit N., Rogers H. H., Bingham G. E., Strain B. R., (1984). "Photosynthesis and stomatal conductance with CO₂ enrichment of container- and field-grown soybean." *Agronomy Journal* 76: 447 - 451.
- Socias F. X., M. H., Sharkey T. D., (1993). "Feedback limitation and photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* L. grown in elevated CO₂." *Plant Cell and Environment* 16: 81 - 86.
- Stirling C. M., Davey P. A., Williams T. G., Long S. P., (1997). "Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ and temperature in five British native species of contrasting functional type." *Global Change Biology* 3: 237 - 246.
- Stitt M. (1991). "Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells." *Plant Cell and Environment* 14: 741 - 762.
- Stronach I. M., Clifford S. C., Mohamed A. D., Singleton-Jones P. R., Azam-Ali S. N., Crout N. M. J., (1994). "The effects of elevated carbon dioxide, temperature and soil moisture on the water use of stands of groundnut (*Arachis hypogaea* L.)." *Journal of Experimental Botany* 45: 1633 - 1638.
- Tuba Z., S. K., Koch J., (1994). "Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat." *Journal of Plant Physiology* 144: 661 - 668.
- Van Boogard R., Kostadinova S., Veneklaas E., Lambers H., (1995). "Association of water use efficiency and nitrogen use efficiency with photosynthetic characteristics of two wheat cultivars." *Journal of Experimental Botany* 46: 1429 - 1438.
- Vogel C. S., Curtis P. S. (1995). "Leaf gas exchange and nitrogen dynamics of N₂-fixing, field-grown *Alnus glutinosa* under elevated atmospheric CO₂." *Global Change Biology* 1: 55 - 61.
- Wang K.Y., Kellomäki S., Laitinen K., (1996). "Acclimation of photosynthetic parameters in Scots pine after three years exposure to elevated temperature and CO₂." *Agricultural and Forest Meteorology* 82: 195-217.
- Woodward F. I., Bazzaz F. A. (1988). "The response of stomatal density to CO₂ partial pressure." *Journal of Experimental Botany* 39(209): 1771 - 1781.
- Ziska L. H., Bunce J. A. (1994). "Increasing growth temperature reduces the stimulatory effect of elevated CO₂ on photosynthesis or biomass in two perennial species." *Physiologia Plantarum* 91: 183 - 190.

Anhang I: Ergebnisse im Detail

A.I.1. Gasstoffwechsel

Die Photosyntheseraten von *Triticum durum* L. zeigten eine deutliche Beeinflussung durch eine Erhöhung der CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um +3°C (Abb1.). Im Stadium des Schossens (Frühling) führte eine Veränderung der klimatischen Verhältnisse zu einer Reduktion der **lichtgesättigten Photosyntheserate** (A_{sat} ; gemessen bei den jeweiligen Wachstumsbedingungen), während im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und der frühen Milchreife (Sommer) signifikant höhere Photosyntheseraten beobachtet werden konnten ($p < 0,001$). Die größten Steigerungen der Photosyntheseraten wurden bei geringer N-Versorgung in Kombination mit mildem Trockenstress gefunden (+66% im Stadium des Ährenschiebens und +166% im Stadium der frühen Milchreife) und bei optimaler N-Versorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung (+107% im Stadium des Ährenschiebens und +118% im Stadium der frühen Milchreife).

Milder Trockenstress reduzierte A_{sat} bei erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur während der gesamten Wachstumsperiode, dagegen war unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen, eine Reduktion der Photosyntheseraten nur im Stadium der frühen Milchreife erkennbar.

Weder Interaktionen zwischen CO₂ x N-Versorgung noch zwischen CO₂ x Wasserversorgung führten zu signifikanten Veränderungen der lichtgesättigten Photosyntheseraten.

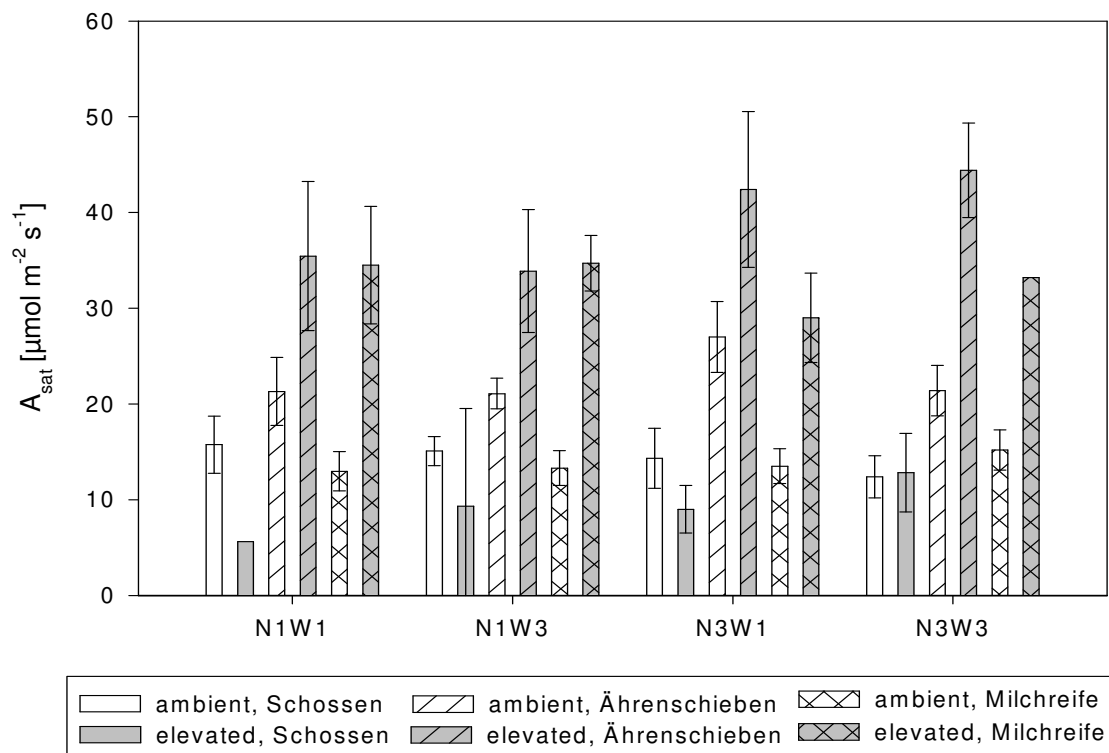


Abb. 1.: Lichtgesättigte Photosyntheserate (A_{sat}) im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

Die Unterschiede in der **maximalen Photosyntheserate** (A_{\max}) zwischen den beiden Klimaszenarien sind deutlich geringer als jene in A_{sat} (Abb.2.). So zeigte sich im Stadium des Ährenschiebens nur ein geringfügiger Unterschied, wobei die größte Zunahme bei optimal N versorgten Pflanzen zu beobachten war (+6% unter Trockenstress und +25% bei optimaler Wasserversorgung). Im Stadium der frühen Milchreife wurden die Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien deutlich größer, wobei die größten Unterschiede schließlich bei den gering N versorgten Pflanzen zu beobachten waren (+42% unter Trockenstress und +75% bei optimaler Wasserversorgung). Milder Trockenstress zeigte keinen konsistenten Einfluss auf A_{\max} . Eine geringere N-Versorgung der Pflanzen führte, unabhängig von der CO_2 -Konzentration und der Wasserversorgung zu geringeren maximalen Photosyntheseraten.

Auch hier gibt es keine signifikanten Interaktionen zwischen $\text{CO}_2 \times \text{N-Versorgung}$ und $\text{CO}_2 \times \text{Wasserversorgung}$.

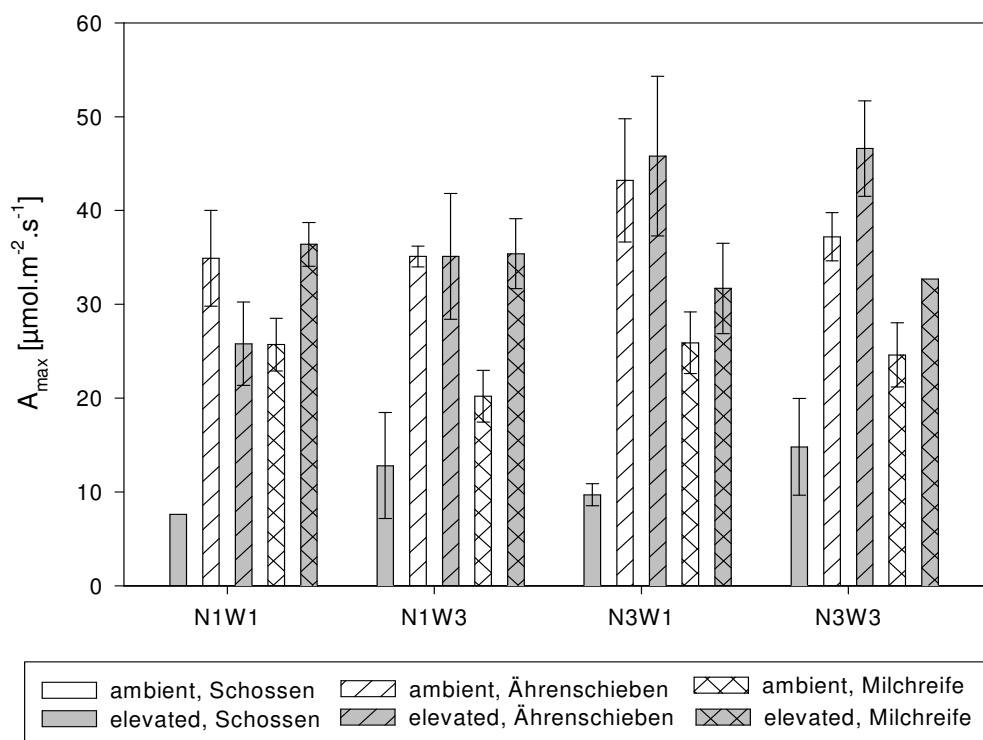


Abb. 2.: Maximale Photosyntheserate (A_{\max}) im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

Bei der **maximalen Karboxylierungseffizienz** (V_{cmax}) lassen sich die gleichen Trends wie bei A_{sat} und A_{max} erkennen (Abb.3.). Auch hier führte eine Erhöhung der CO_2 -Konzentration in Kombination mit einer Erwärmung zu signifikant ($p=0,015$) geringeren Werten im Stadium des Schossens (durchschnittlich -29%) und zu höheren Werten im Stadium des Ährenschiebens (durchschnittlich +11%) und der frühen Milchreife (durchschnittlich +120%).

Milder Trockenstress führte bei den unter gegenwärtigen Klimaverhältnissen kultivierten Pflanzen zu einer Zunahme der maximalen Karboxylierungseffizienz (durchschnittlich +29%), während unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur divergierende Ergebnisse gefunden wurden.

Geringere N-Versorgung der Versuchspflanzen führte im Stadium des Schossens, unabhängig von CO_2 -Konzentration und Wasserversorgung, zu einer Erhöhung der maximalen Karboxylierungseffizienz (durchschnittlich +56%). Ab dem Stadium des Ährenschiebens jedoch, konnte bei derzeitigen klimatischen Verhältnissen eine Reduktion (durchschnittlich -18%) der Karboxylierungseffizienz beobachtet werden. Pflanzen, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration kultiviert wurden, zeigten auch im Stadium der frühen Milchreife noch eine erhöhte Karboxylierungseffizienz bei geringer N-Versorgung (durchschnittlich +196%).

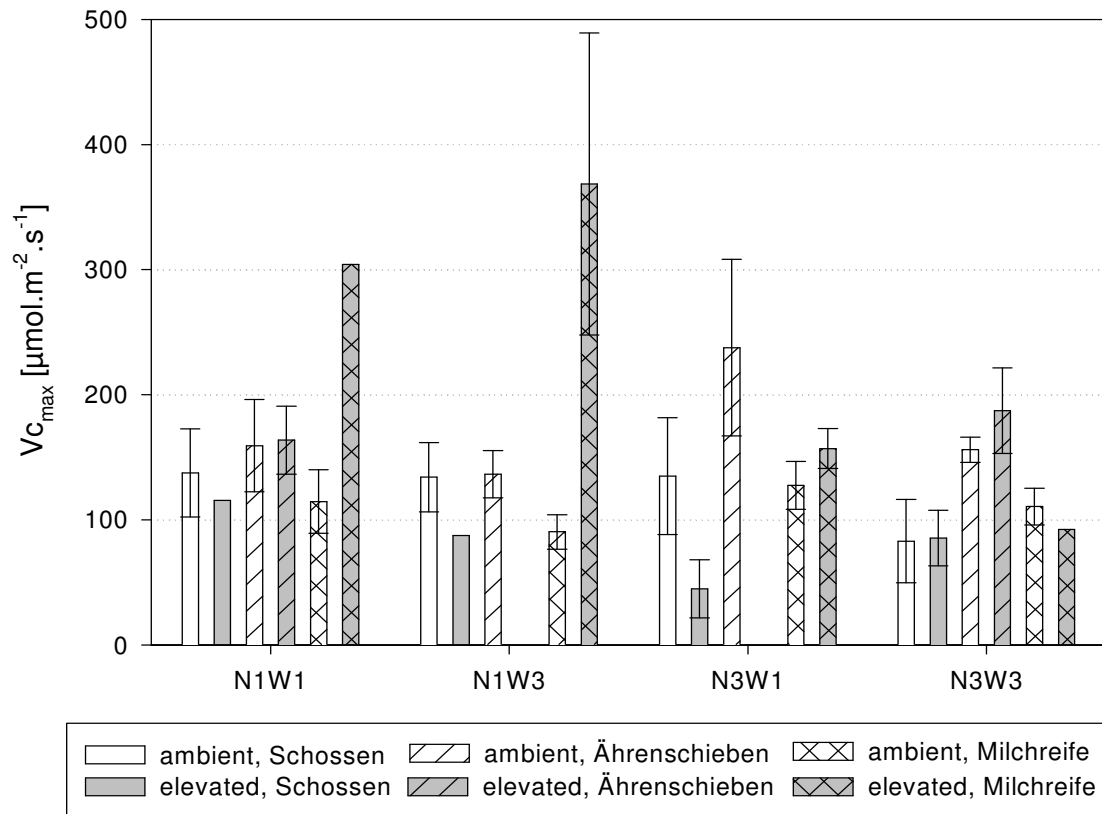


Abb. 3.: Maximale Karboxylierungseffizienz ($V_{c_{max}}$) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

Die **maximale Elektronentransportrate** (J_{\max}) wurde zum Zeitpunkt des Ährenschiebens durch den Einfluss von erhöhter CO_2 -Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung reduziert (durchschnittlich -14%), während im Stadium der frühen Milchreife eine Erhöhung der maximalen Elektronentransportrate gemessen wurde (durchschnittlich +74%). Die größte prozentuelle Zunahme der maximalen Elektronentransportrate durch den Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur wurde bei den gering N versorgten Pflanzen gefunden (Abb.4.).

Milder Trockenstress führte in den beiden Klimaszenarien zu unterschiedlichen Ergebnissen. Während unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen eine Zunahme der Werte gefunden wurde (durchschnittlich +27%), zeigte sich unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur eine Reduktion dieser (durchschnittlich -15%).

Auch die geringere N-Versorgung der Versuchspflanzen führte in den unterschiedlichen Klimaszenarien zu verschiedenen Ergebnissen. Pflanzen, die unter heutigen Klimaverhältnissen kultiviert wurden, zeigten eine negative Beeinflussung der maximalen Elektronentransportrate durch geringere N-Versorgung (durchschnittlich -22%), wohingegen die unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten eine Steigerung (durchschnittlich +86%) dieser erkennen ließen.

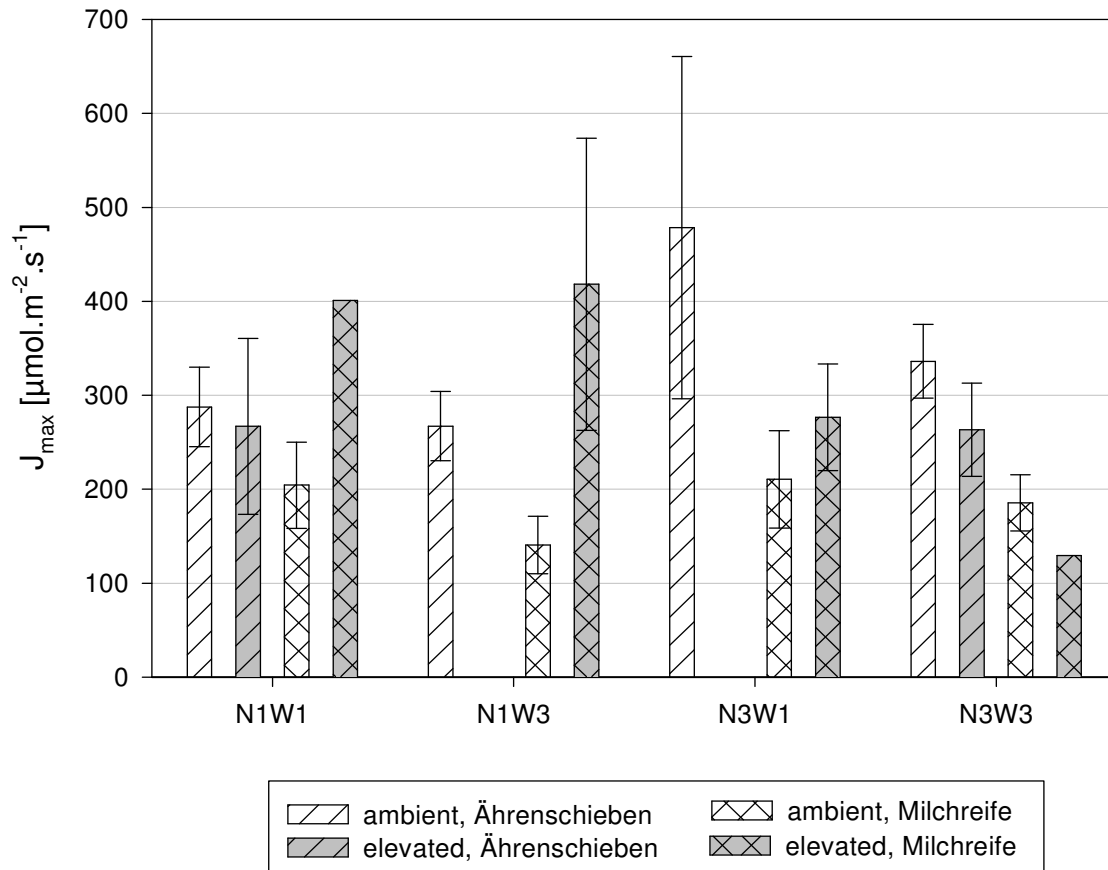


Abb. 4.: Maximale Elektronentransportrate (J_{\max}) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

A.1.2. Lichtabhängigkeitskurven

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung um +3°C führte im Stadium des Schossens und der frühen Milchreife zu einer Reduktion der **lichtgesättigten Photosyntheserate** (A_{cmax} ; durchschnittlich -13% und -8% im Stadium des Schossens und der frühen Milchreife), während im Stadium des Ährenschiebens eine signifikante ($p < 0,001$; durchschnittlich +24%) Erhöhung dieser erfolgte (Abb.5.).

Milder Trockenstress führte zu uneinheitlichen Ergebnissen. Unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur führte ein moderater Wassermangel im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens zu einer Reduktion der lichtgesättigten Photosyntheserate (durchschnittlich -6% bzw. -5%), während im Stadium der frühen Milchreife eine Zunahme (durchschnittlich +4%) der Werte unter derartigen Bedingungen beobachtet werden konnte. Bei der Kultivierung unter heutigen klimatischen Verhältnissen lässt sich kein eindeutiger Trend erkennen.

Eine geringe N-Versorgung der Pflanzen reduzierte die lichtgesättigte Photosyntheserate unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens signifikant ($p = 0,004$), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife ein signifikanter Anstieg ($p = 0,038$) dieser beobachtet werden konnte. Unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen führte eine geringe N-Versorgung der Versuchspflanzen im Stadium des Ährenschiebens zu höheren Photosyntheseraten (durchschnittlich +11%) und im Stadium der frühen Milchreife zu einer Reduktion (durchschnittlich -4%) dieser.

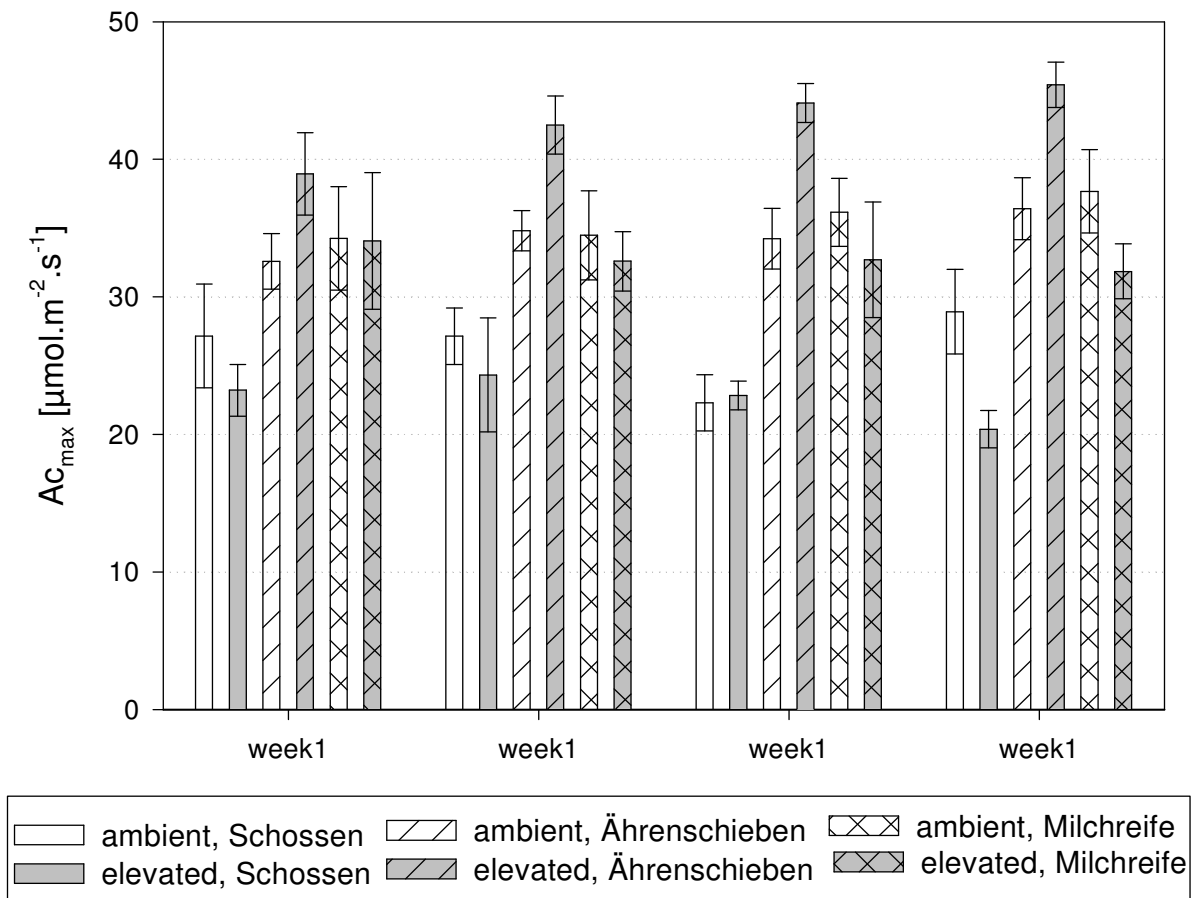


Abb. 5.: Maximale, lichtgesättigte Photosyntheserate ($A_{c_{max}}$; ermittelt aus Lichtabhängigkeitskurven) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung; (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

Als **Quantenausbeute** (engl.: quantum yield) wird die Effizienz bezeichnet, mit der Lichtenergie in der Pflanze umgesetzt werden kann. Sie definiert wie viel Mol CO₂ pro absorbiertem Quantum aufgenommen werden. Streng genommen muss die Quantenausbeute auf die absorbierten Quanten (absolute Quantenausbeute) und nicht auf die auf das Blatt auftreffenden Quanten (apparente Quantenausbeute) bezogen werden. Dies erfordert aber eine relativ aufwendige Messmethodik, weshalb in den meisten Fällen mit der apparenten Quantenausbeute operiert wird.

Die **apparente Quantenausbeute** (apparent quantum yield, $Q_{y_{app}}$) ließ im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens einen signifikanten Anstieg ($p=0,002$ bzw. $p=0,001$) bei den unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen erkennen. Im Stadium der frühen Milchreife jedoch zeigte sich eine negative Beeinflussung der apparenten Quantenausbeute unter veränderten Kulturbedingungen (Abb.6.).

Trockenheit führte bei den meisten Messterminen zu einer Reduktion der apparenten Quantenausbeute. Eine geringere N-Versorgung hingegen zeigte eine unterschiedliche Auswirkung in den beiden Klimaszenarien. Bei den unter gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen führte eine geringere N-Versorgung während der gesamten Wachstumsperiode zu einer Reduktion der apparenten Quantenausbeute (durchschnittlich -2%), während unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur nur zu Beginn der Vegetationsperiode, im Stadium des Schossens, eine Reduktion (durchschnittlich -3%) beobachtet werden konnte. Im Stadium des Ährenschiebens und der frühen Milchreife wurde ein leichter Anstieg der Werte unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur gefunden (durchschnittlich +2% bzw. +4%).

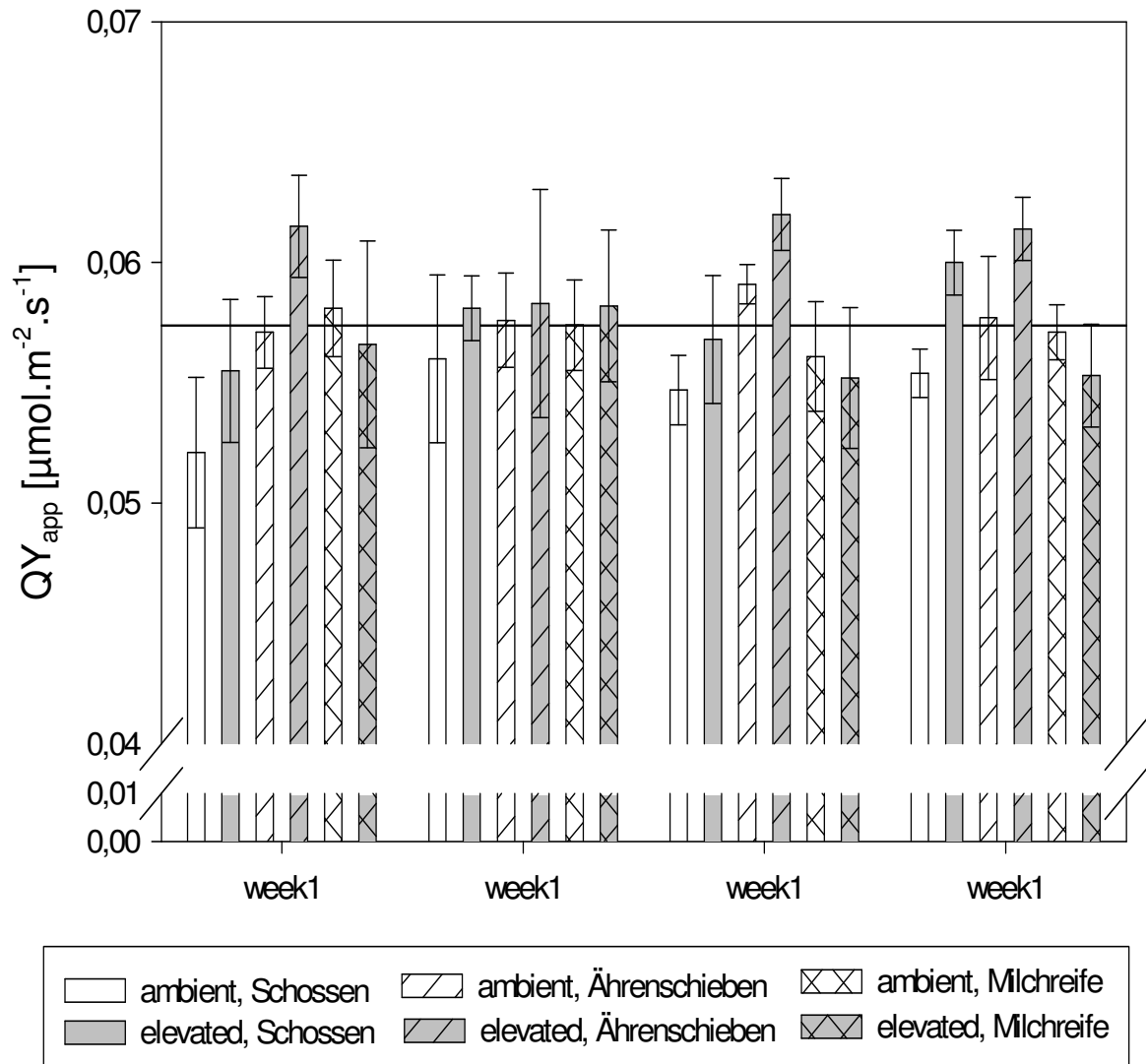


Abb. 6.: Vergleich der apparenten Quantenausbeute (QY_{app} ; ermittelt aus Lichtabhängigkeitskurven) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung; (Konfidenzintervall: 90%; Horizontale Linie: Mittelwert aller Einzelwerte).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

A.I.3. Fluoreszenz

Die Chlorophyllfluoreszenz wurde bei aktuellen Licht- und Wachstumsbedingungen gemessen. Mit den gemessenen Fluoreszenzwerten wurden die Parameter RCPC (Remaining Current Photochemical Capacity), CPU (Current Photochemical Use) und PI (Photoinhibition beziehungsweise „non functional centers“) berechnet und in Form von „Stacked Bars“ dargestellt. Die Parameter sind in Prozent der „Predawn“-Werte (Morgendämmerungsmessung) angegeben.

Die **Remaining Current Photochemical Capacity (RCPC)** steht für den Anteil der im Moment ungenutzten Reaktionszentren und gibt somit an, wieviel „Reserven“ der Pflanze noch zur Verfügung stehen.

Der **Current Photochemical Use (CPU)** stellt die Differenz zwischen der dunkeladaptierten und der aktuellen Messung im Licht dar. Dieser Parameter beschreibt, welcher Anteil der RCPC gerade für photochemische Prozesse genutzt wird. In diesem Parameter ist sowohl jener Teil der Reaktionszentren enthalten, der im Moment für photochemische Prozesse genutzt wird (q_p), wie auch der Anteil der „downward regulated centers“, die durch Protonierung verstärkt Energie in Form von Wärme deaktivieren (q_{E1}). Zwischen diesen beiden Anteilen des CPU kann allerdings nicht unterschieden werden.

Photoinhibierte Reaktionszentren (PI) sind Reaktionszentren gezählt, deren D₁-Protein geschädigt ist und durch ein neu synthetisiertes ersetzt werden muss, sowie Reaktionszentren, die durch Wärmedeaktivierung nicht photochemisch aktiv sind (q_{E2}). q_{E2} stellt den Anteil der Reaktionszentren dar, der überschüssige Energie mit Hilfe von Zeaxanthin deaktiviert. Bei Starklichtbedingungen wird Violaxanthin über Antheraxanthin zu Zeaxanthin umgewandelt, das überschüssige Energie von Chlorophyll aufnehmen und in Form von Wärme deaktivieren kann. Die Deaktivierung von Anregungsenergie über Zeaxanthin erfolgt parallel zu der Konformationsänderung durch Protonierung der Antennenproteine (q_{E1}).

Die „**remaining current photochemical capacity**“ (**RCPC**) wurde weder auf der Blattober- noch auf der Blattunterseite durch die Erhöhung der CO₂-Konzentration und der Temperatur sichtbar beeinflusst. Auch milder Trockenstress und geringere N-Versorgung der Pflanzen führte nur zu vernachlässigbaren Veränderungen.

Der „**current photochemical use**“ (**CPU**) zeigte auf der Blattoberseite bei den unter geringer N-Versorgung kultivierten Pflanzen eine Zunahme unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (durchschnittlich +19%). Bei den optimal N-Versorgten Pflanzen dagegen wurde eine Reduktion des CPU unter diesen Bedingungen beobachtet (durchschnittlich -15%). Auf der Blattunterseite zeigte sich ein etwas anderes Bild. Hier führte eine Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration und der Temperatur in den meisten Fällen zu einer Reduktion des CPU.

Milder Trockenstress führte zu keinen konsistenten Ergebnissen. Bei den unter heutigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen zeigte sich zu Beginn der Vegetationsperiode, im Stadium des Schossens, sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite, eine leichte Zunahme des CPU (durchschnittlich +14%), wobei diese Zunahme auf der Blattoberseite deutlich größer war als auf der Blattunterseite. Ab dem Stadium des Ährenschiebens lässt sich dann kein Trend bezüglich der Reaktion auf Trockenheit erkennen. Bei den unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen zeigte sich auf der Blattoberseite eine Stickstoffabhängigkeit der Reaktion auf moderaten Trockenstress. Trockenheit bei geringer N-Versorgung der Pflanzen hatte eine Reduktion des CPU zur Folge (durchschnittlich -10%), während Trockenheit bei optimaler N-Versorgung zu einem Anstieg des CPU führte (durchschnittlich +20%). Auf der Blattunterseite ist wiederum kein konsistenter Effekt erkennbar.

Eine verminderte N-Versorgung der unter heutigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen führte sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite zu einer Reduktion des CPU (durchschnittlich -10%). Bei jenen Pflanzen, die unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultiviert wurden, führte eine geringere N-Gabe auf der Blattoberseite zu einer Zunahme des CPU (durchschnittlich +25%), während auf der Blattunterseite kein einheitlicher Trend zu beobachten war.

Ein Anstieg in der atmosphärischen CO₂-Konzentration und Temperatur führte zu Beginn der Wachstumsperiode (Stadium des Schossens) auf beiden Blattoberflächen zu einer Abnahme der **Photoinhibition** ($p=0,067$ und $p=0,003$ auf der Blattober- und der Blattunterseite). Im Stadium des Ährenschiebens konnte dagegen eine Zunahme ($p=0,040$ und $p=0,077$ auf der Blattober- und der Blattunterseite) beobachtet werden.

Eine verminderte N-Versorgung der Pflanzen führte unter heutigen klimatischen Bedingungen auf beiden Blattflächen zu einem signifikanten Anstieg der Photoinhibition ($p=0,040$ und $p=0,053$ auf der Blattoberseite im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens; $p=0,262$ und $p<0,001$ auf der Blattunterseite im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens). Unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur führte eine geringere N-Gabe ebenfalls zu einem Anstieg der Photoinhibition auf der Blattoberseite, während auf der Blattunterseite keine einheitliche Auswirkung von N auf die Photoinhibition erkennbar war.

Die **Quantenausbeute des Photosystem II (Fv/Fm)** wurde durch den Einfluss erhöhter atmosphärische CO₂-Konzentration und Temperatur nicht verändert. Auch milder Trockenstress und eine geringere N-Versorgung der Pflanzen hatten keine merkliche Auswirkung. Die Werte bewegen sich um 0,8 mit durchschnittlichen Abweichungen von $\pm 0,2 - 4\%$.

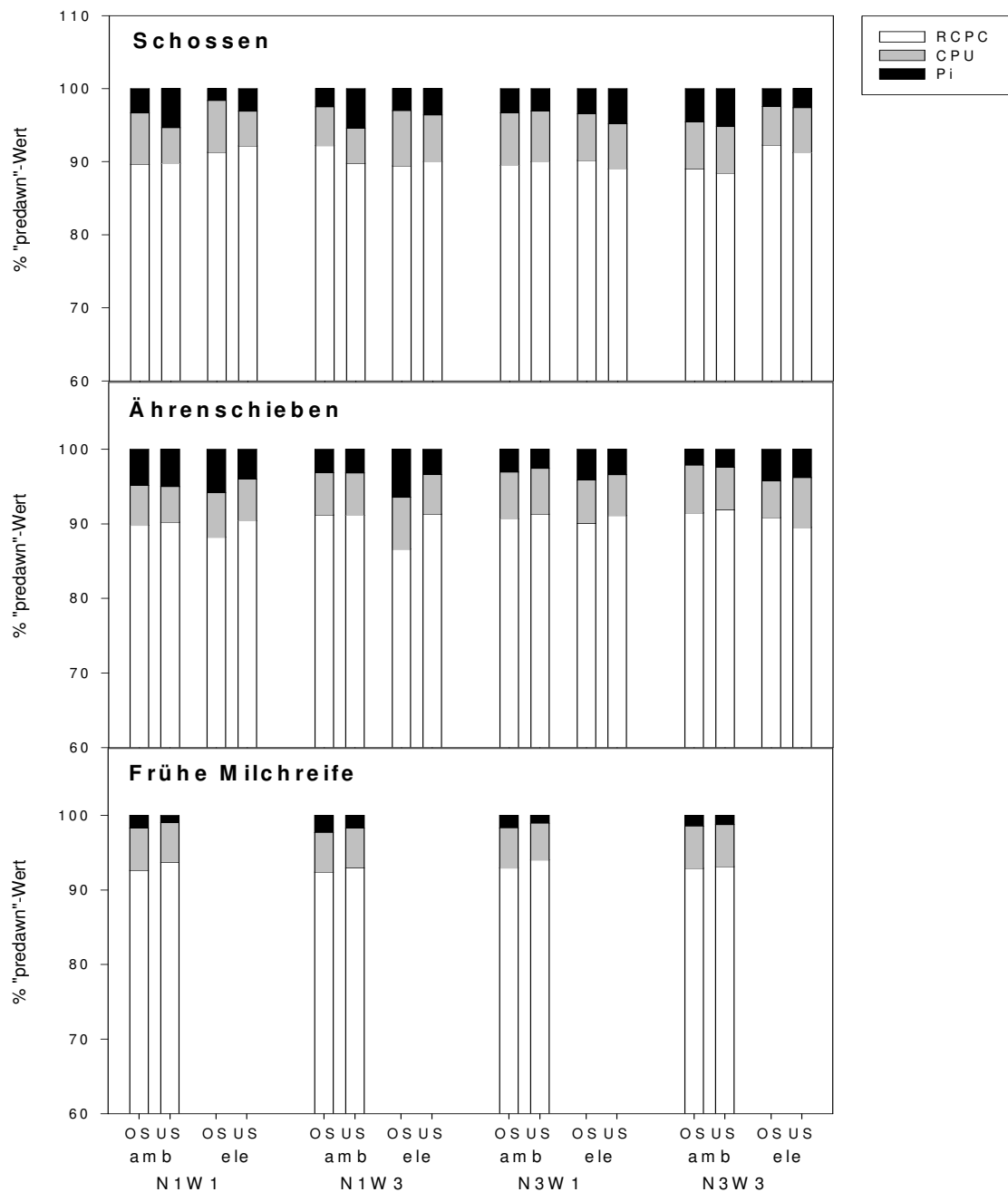


Abb. 7.: Vergleich der „remaining photochemical capacity“ (RPCP), des „current photochemical use“ und der Photoinhibition (Pi) der verschiedenen Versuchsansätze im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

amb: gegenwärtige Klimaverhältnisse; ele: angenommenes Klimaszenario für das Jahr 2100; OS: Blattoberseite; US: Blattunterseite.

A.I.4. Blattleitfähigkeit

Ein Anstieg der CO₂-Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung führte zu unterschiedlichen Ergebnissen auf der Blattober- und -unterseite. Im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite der unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen eine signifikant ($p < 0,001$) geringere Leitfähigkeit als bei den unter gegenwärtigen Bedingungen kultivierten. In der weiteren Entwicklung kehrte sich dieser Trend um und führte zu signifikant ($p < 0,001$) erhöhten Leitfähigkeitswerten unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (Abb.8.).

Die größten Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien wurden bei optimaler Wasserversorgung sichtbar, wo die Blattleitfähigkeit im Stadium des Ährenschiebens bei den gering N versorgten Pflanzen um +90% und bei den optimal N versorgten Pflanzen um +87% zunahm, sowie um +54% bzw. +92% im Stadium der frühen Milchreife.

Milder Trockenstress reduzierte die Blattleitfähigkeit signifikant ($p \leq 0,003$), wobei diese Reduktion bei den optimal N versorgten Pflanzen stärker zum Ausdruck kam. Eine verminderte N-Versorgung der Versuchspflanzen führte, unabhängig von CO₂-Konzentration und Wasserversorgung der Pflanzen, bei den meisten Messungen zu einem Anstieg der Blattleitfähigkeit.

Auf der Blattunterseite führte ein Anstieg der CO₂-Konzentration und Temperatur während der gesamten Wachstumsperiode zu einer Reduktion der Blattleitfähigkeit (durchschnittlich -32%). Milder Trockenstress führte ebenfalls zu einer signifikanten ($p \leq 0,004$) Reduktion der Blattleitfähigkeit, wobei die Reduktion bei Pflanzen mit optimaler N-Versorgung größer war. Bezüglich der Auswirkung von geringer N-Versorgung auf die Blattleitfähigkeit zeigte sich auf der Blattunterseite, dass diese von der Wasserversorgung der Pflanzen abhängig ist. Während eine geringe N-Versorgung der Versuchspflanzen bei optimaler Wasserversorgung zu einer Reduktion der Blattleitfähigkeit führte (durchschnittlich -18%), zeigte sich bei den unter mildem Trockenstress kultivierten Pflanzen eine Zunahme dieser (durchschnittlich +28%).

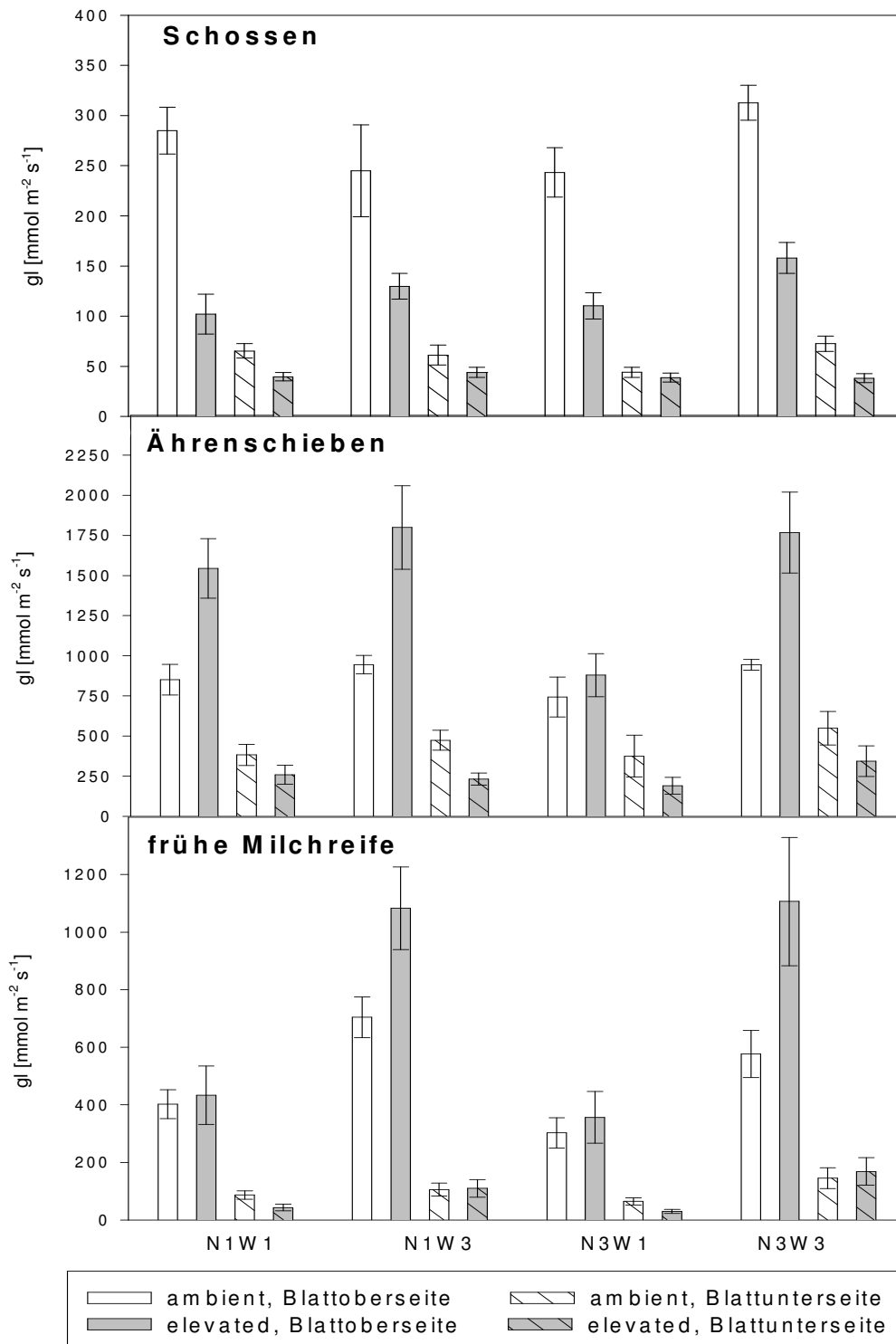


Abb. 8.: Darstellung der Blattleitfähigkeit (Wochenmittelwert) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

A.5. Transpiration

Die Transpiration steht in engem Zusammenhang mit der Blattleitfähigkeit, sowie der Anzahl der Stomata pro mm² Blattfläche (s.u.), daher gehen Veränderungen in der Blattleitfähigkeit mit parallelen Veränderungen in der Transpirationsrate einher.

Im Stadium des Schossens zeigten die unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur gezogenen Pflanzen sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite geringere Transpirationsraten als die unter gegenwärtigen Bedingungen kultivierten (durchschnittlich -6% bzw. -6%). Im Verlauf der Ontogenie kehrte sich dieser Trend um und führte, wie auch bei der Blattleitfähigkeit, zu höheren Werten unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (durchschnittlich +19%; Abb.9.).

Auf der Blattoberseite zeigten sich, unabhängig von klimatischen Verhältnissen, Wasser- und Stickstoffversorgung, signifikant ($p < 0,001$) höhere Transpirationsraten als auf der Blattunterseite. Trockenheit führte, ebenfalls unabhängig von den verschiedenen Kulturbedingungen, zu einer signifikanten ($p \leq 0,001$) Reduktion der Transpirationsraten. Auf der Blattunterseite der unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen lässt sich allerdings eine Stickstoffabhängigkeit der Reaktion auf Trockenheit erkennen. So führte hier milder Trockenstress bei geringer N-Versorgung zu einem Anstieg der Transpirationsraten (durchschnittlich +15%), während bei optimaler N-Versorgung eine Reduktion der Transpirationsraten (durchschnittlich -9%) beobachtet werden konnte.

Eine verminderte N-Düngung führte bei unter Trockenheit kultivierten Pflanzen zu einem Anstieg der Transpirationsraten (durchschnittlich +11%), während bei optimaler Wasserversorgung eine Reduktion der Transpirationsraten (durchschnittlich -3%) unter verminderter N-Versorgung festgestellt werden konnte.

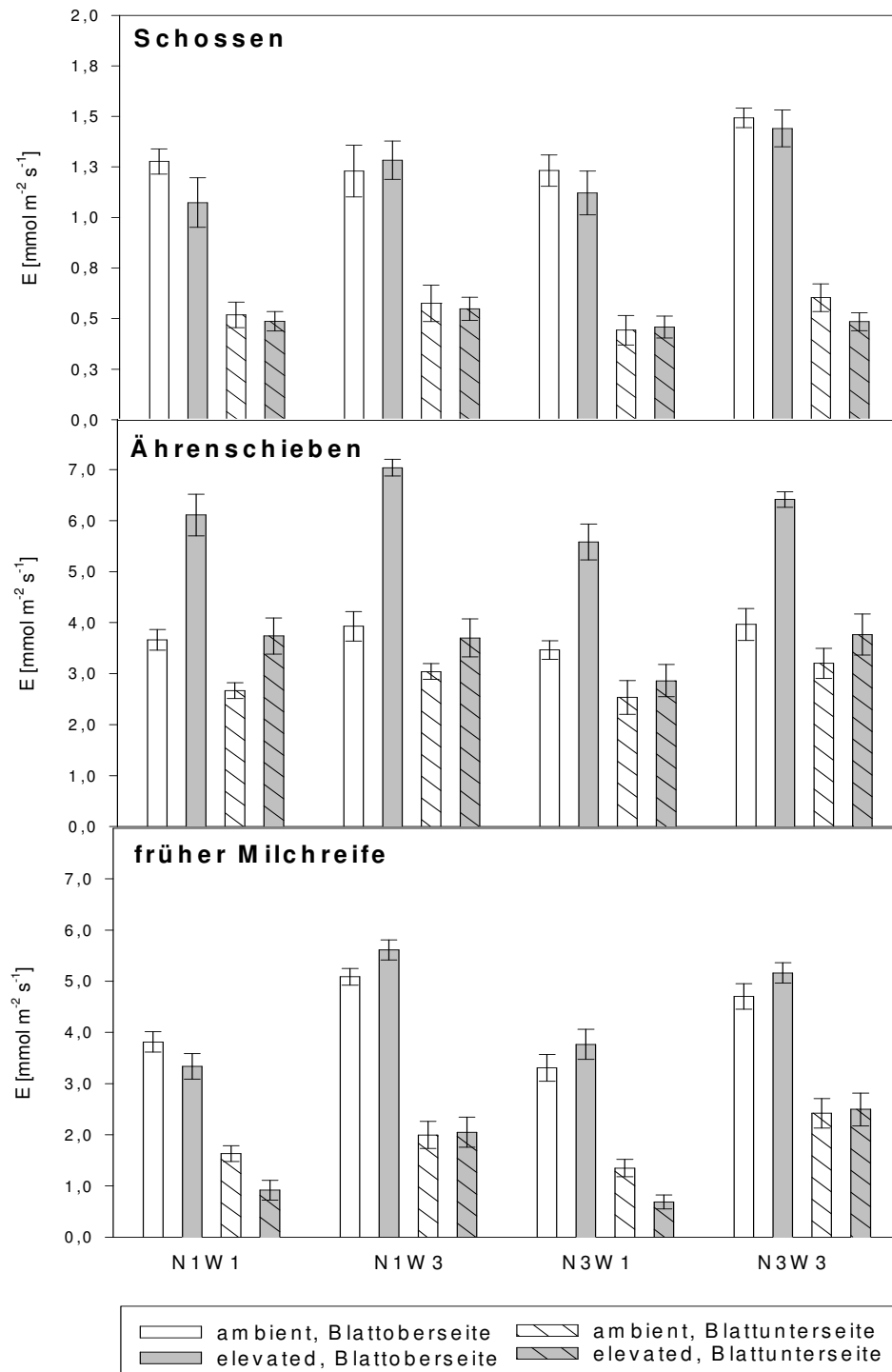


Abb. 9.: Darstellung der Transpirationsraten (Wochenmittelwerte) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

A.I.6. Wasserpotential

Das Wasserpotential (Ψ_w) wurde sowohl vor der Morgendämmerung („predawn“) als auch zu Mittag bestimmt (Abb.10.). Die größten Unterschiede zwischen den Pflanzen der beiden Klimaszenarien wurden bei der Messung vor der Morgendämmerung gefunden. Im Stadium des Ährenschiebens lagen hier die unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur gemessenen Werte um durchschnittlich 58% unter (negativer; $p=0,048$) jenen der bei heutigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen. Im Stadium der frühen Milchreife waren es durchschnittlich 62% ($p=0,003$). Bei der Mittagsmessung waren die Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien deutlich kleiner. Im Stadium des Ährenschiebens lagen hier die Werte der unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen um durchschnittlich 5% unter den bei heutigen Bedingungen kultivierten, während im Stadium der frühen Milchreife ein Anstieg des Wasserpotentials (weniger negativ) um durchschnittlich 14% ($p=0,016$) bei den unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen zu beobachten war.

Trockenheit führte in beiden Klimaszenarien zu einer Reduktion des Wasserpotentials (negativer). Der Einfluss geringer N-Versorgung der Versuchspflanzen unterscheidet sich zwischen der Morgendämmerungs- und der Mittagsmessung. In der Früh gemessene Werte zeigten divergierende Ergebnisse. Hier wurde bei den meisten Versuchsansätzen eine Reduktion des Wasserpotentials durch geringere N-Versorgung festgestellt. Bei der Mittagsmessung hingegen ließ eine geringe N-Versorgung der Pflanzen eine negative Beeinflussung des Wasserpotentials erkennen (weniger negativ).

Eine signifikante Interaktion zwischen CO_2 x N-Versorgung beziehungsweise zwischen CO_2 x Wasserversorgung konnte zu keinem Messtermin festgestellt werden.

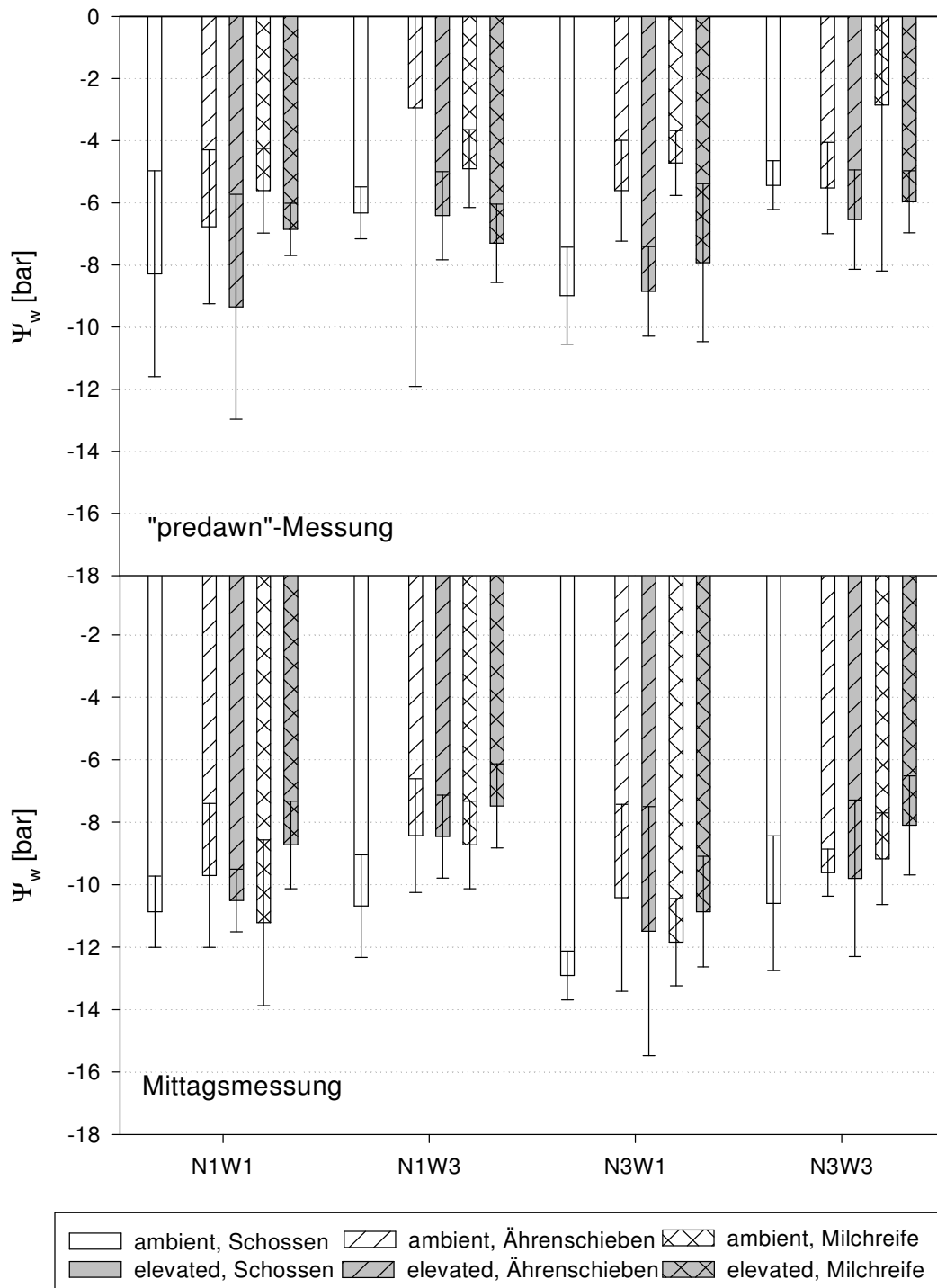


Abb. 10.: Darstellung des Wasserpotentials (Ψ_w) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

A.I.7. Osmotisches Potential

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung führte im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens zu einer signifikanten Reduktion ($p \leq 0,001$) des osmotischen Potentials (negativer), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife ein signifikanter Anstieg (weniger negativ) dieses beobachtet werden konnte ($p=0,002$ und $p=0,001$ vor der Morgendämmerung bzw. zu Mittag; Abb.11.).

Milder Trockenstress führte, unabhängig von CO₂-Konzentration und N-Versorgung der Pflanzen, bei den meisten Messterminen zu einer Reduktion des osmotischen Potentials. Eine verminderte N-Düngung führte bei den unter heutigen klimatischen Bedingungen kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens bei gleichzeitigem Trockenstress zu einer leichten Reduktion des osmotischen Potentials (+1,1% predawn und +10,3% zu Mittag), während die optimal wasserversorgten Pflanzen unter diesen Bedingungen einen Anstieg des osmotischen Potentials erkennen ließen (-8,4% predawn und -10,6% zu Mittag). Pflanzen, die unter erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur kultiviert wurden, zeigten dagegen eine Reduktion des osmotischen Potentials unabhängig von der Wasserversorgung. Im Stadium des Ährenschiebens führte eine verminderte N-Düngung zu einer Reduktion des osmotischen Potentials des vor der Morgendämmerung entnommenen Materials (durchschnittlich +13%) und zu einem Anstieg (durchschnittlich -1,3%) in den zu Mittag entnommenen Proben. Im Stadium der frühen Milchreife schließlich erfolgte eine Zunahme des osmotischen Potentials (weniger negativ) bei verminderter N-Versorgung der Pflanzen, unabhängig von CO₂-Konzentration und Temperatur, Wasserversorgung und Zeitpunkt der Probenentnahme.

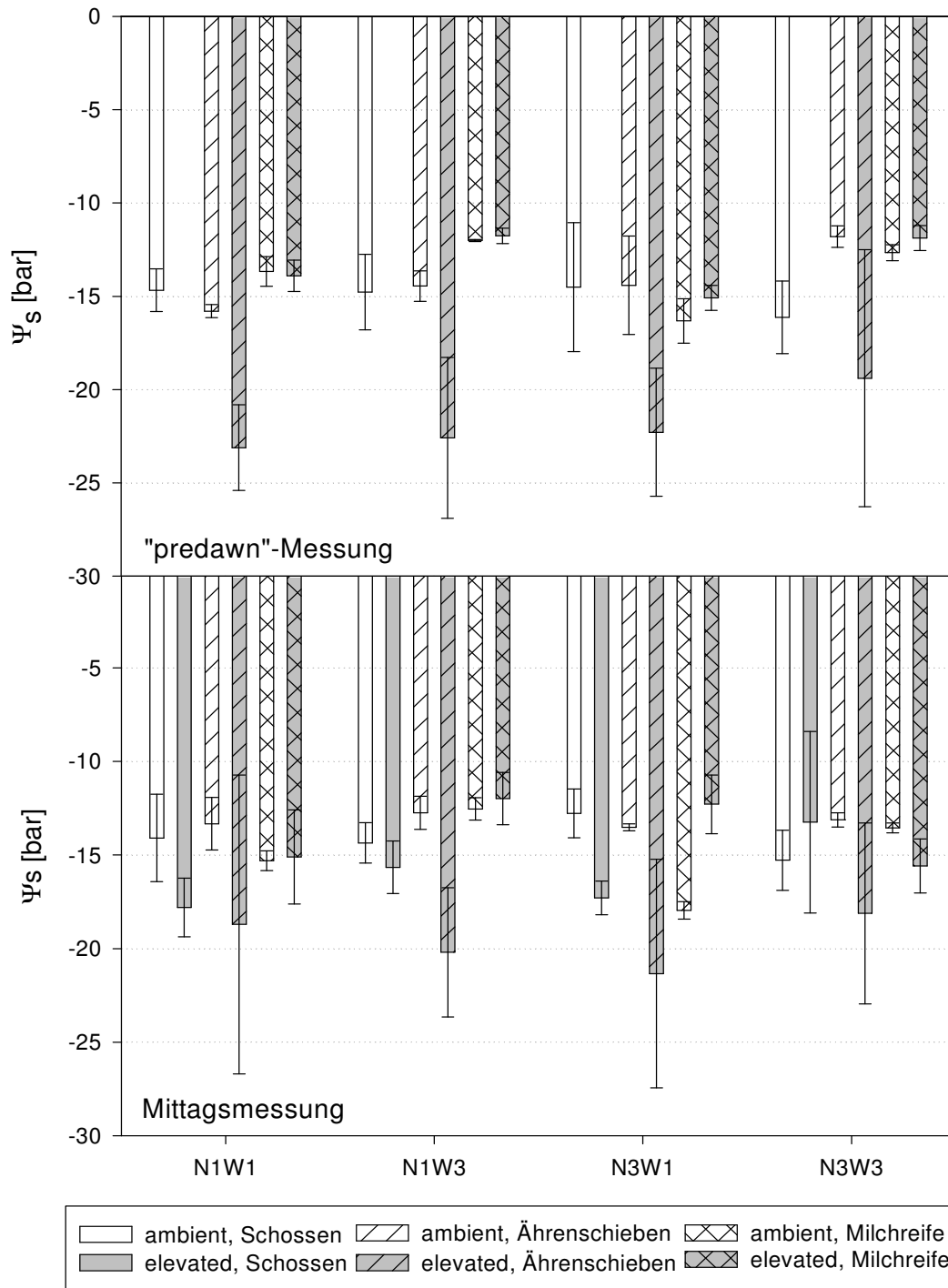


Abb. 10.: Darstellung des osmotischen Potentials (Ψ_s) der verschiedenen Versuchsansätze unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen und erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und Temperatur im Verlauf der Entwicklung (Konfidenzintervall: 90%).

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: reichliche Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

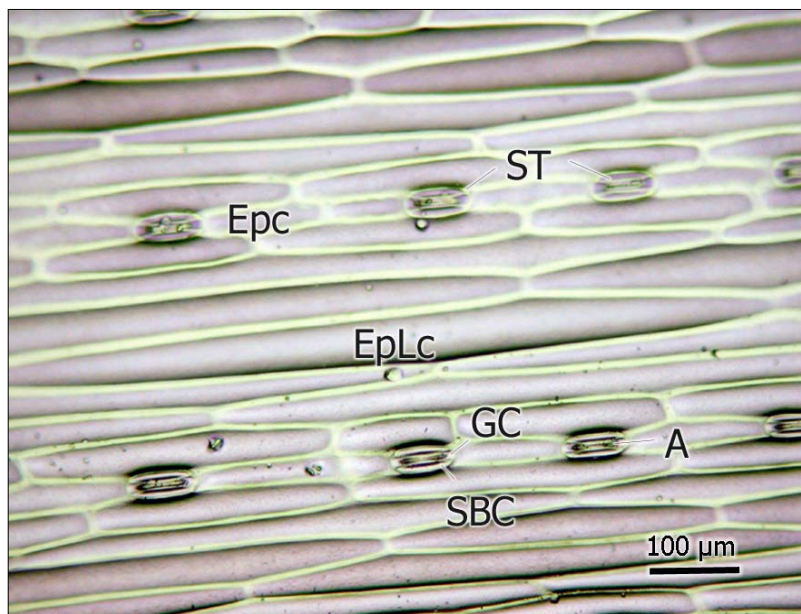
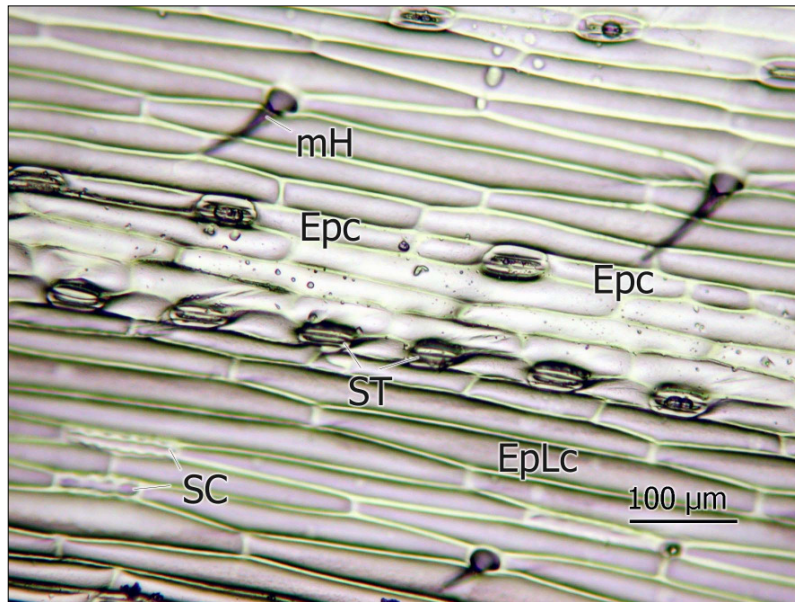
A.I.8. Funktionelle Anatomie

Weizenblätter sind amphistomatär (Spaltöffnungen sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite), wobei die Anzahl der Stomata auf der Blattoberseite (adaxiale Blattfläche) größer war als auf der Blattunterseite (abaxiale Blattfläche). Die Epidermiszellen (Epc) der Blattunterseite waren deutlich größer als jene der Blattoberseite. Die Spaltöffnungen (Stomata; ST) standen in Reihen, wobei jeweils zwei Reihen eng nebeneinander gelegen sind. Im Bereich zwischen diesen „Doppelreihen“ lagen langgestreckte Epidermiszellen (EpLc). Die Zellen in der unmittelbaren Umgebung der Stomata waren jedoch deutlich kürzer (Abb. 12a und 12b).

Im Bereich der Epidermislängszellen fanden sich auf der Blattoberseite Kieselkurzzellen (SC), die jedoch auf der Blattunterseite fast gänzlich fehlten. Mikrohaare (mH) fanden sich ebenfalls vermehrt auf der Blattoberseite und dort vor allem im Randbereich des Blattes.

Zur frühen Milchreife waren die Epidermiszellen deutlich kleiner als zum Zeitpunkt des Schossens. Die Anzahl der Stomata war in diesem Stadium höher als zu Beginn der Wachstumsperiode (s.u.). Mikrohaare standen auf der Blattoberseite in dichten Reihen im Bereich der Epidermislängszellen. Auf der Blattunterseite fanden sich die Mikrohaare vor allem in unmittelbarer Nachbarschaft der Stomata. Die Anzahl der Mikrohaare war auch in diesem Stadium auf der Blattoberseite deutlich größer als auf der Blattunterseite.

Auf der Blattunterseite ließ sich zur frühen Milchreife eine deutliche Verdickung der Zellwände beobachten, die auf der Blattoberseite nicht oder nur ansatzweise sichtbar war (Abb. 12c und 12d).



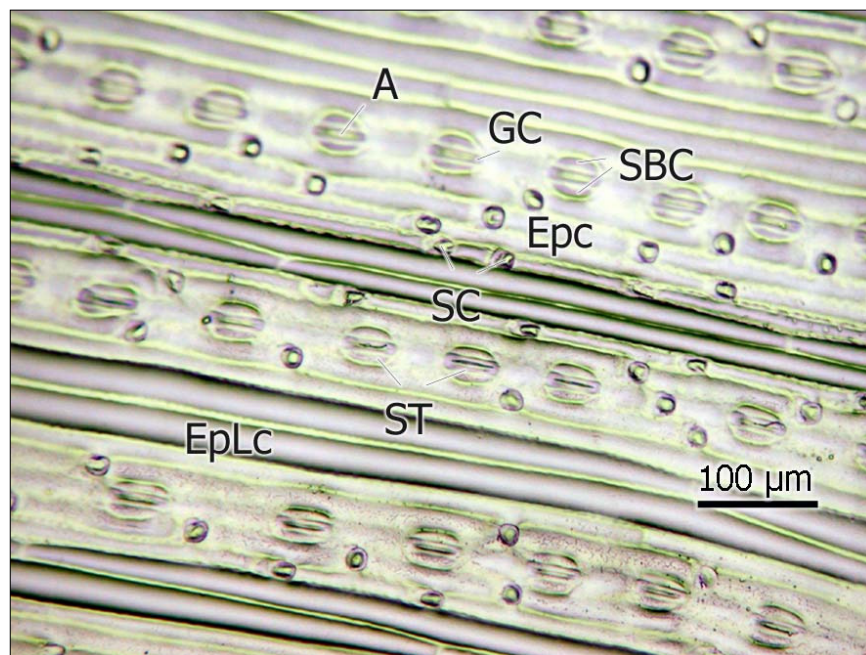
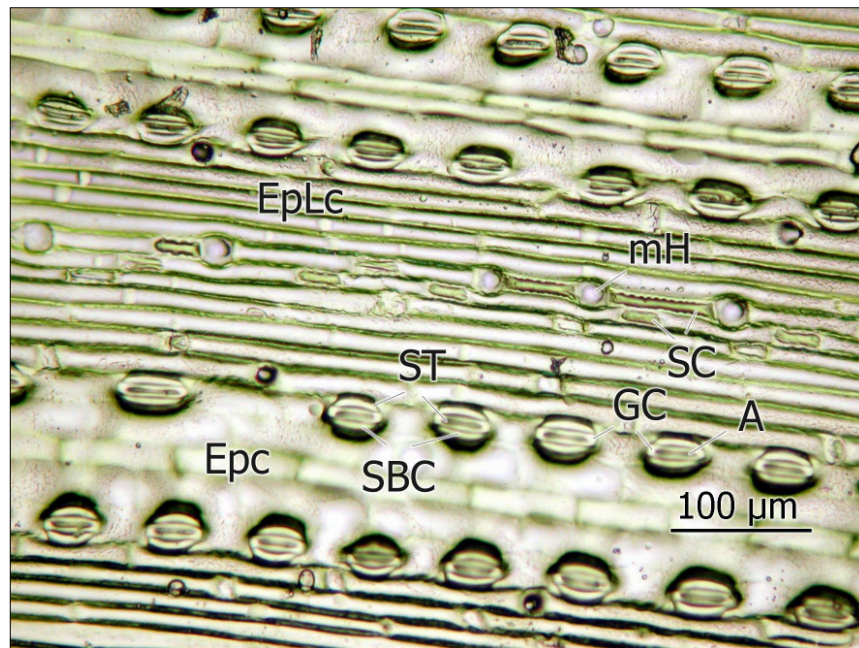
a
b

Abb. 12a-d: Abdrücke der Blattober- und -unterseite der optimal wasserversorgten (W3) und gut stickstoffversorgten (N3) Pflanzen im Stadium des Schossens und der frühen Milchreife. (Vergrößerung : 100x)

Abkürzungen: A: Apertur; Epc: Epidermiszelle; EpLc: Epidermislangzelle; EpSc: Epidermiskurzzele;
 GC: Schließzelle; mH: Mikrohaare; SBC: Begleitzele; SC: Kieselkurzzele; ST: Stoma (Spaltöffnung);
 N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress
 N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung
 N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress
 N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

12a: Stadium des Schossens: Adaxiale Blattfläche. Spaltöffnungen in Reihen; Zwischen den Reihen Kieselkurzzele; Haare nur sehr vereinzelt.

12b: Stadium des Schossens: Abaxiale Blattfläche. Spaltöffnungen in Reihen; Kaum bis keine Kieselkurzzele und Haare.



c
d

12c: Stadium der frühen Milchreife: Adaxiale Blattfläche. Schmalere Epidermiszellen; deutlich mehr Kieselkurzzellen und Haare.

12d: Stadium der frühen Milchreife: Abaxiale Blattfläche. Deutlich Verdickung der Epidermiszellwände; vermehrte Bildung von Haaren und Kieselkurzzellen im Vergleich zu den jüngeren Pflanzen.

Anmerkung: die Photos entstanden mit freundlicher Unterstützung der Abteilung für Zellphysiologie und Wissenschaftlicher Film des IECB der Univ. Wien.

A.I.9. Epidermiszelldichte

Die Anzahl der Epidermiszellen war, unabhängig von den klimatischen Bedingungen, auf der Blattoberseite signifikant ($p=0,006$) höher als auf der Blattunterseite (Abb. 13.). Im Verlauf der Ontogenie nahm die Anzahl der Epidermiszellen pro mm^2 Blattfläche deutlich zu und war zur frühen Milchreife etwa doppelt so hoch wie im Stadium des Schossens ($p<0,001$).

Pflanzen, die bei der doppelten CO_2 -Konzentration und erhöhter Temperatur kultiviert wurden, wiesen sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite mehr Epidermiszellen pro mm^2 auf als jene, die unter heutigen Klimaverhältnissen kultiviert wurden ($p\leq 0,006$).

Milder Trockenstress führte in den beiden Klimaszenarien zu unterschiedlichen Ergebnissen. Bei den im gegenwärtigen KS kultivierten Pflanzen führte Trockenheit im Stadium des Schossens sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite zu einer leichten Reduktion der Anzahl der Epidermiszellen pro mm^2 Blattfläche (durchschnittlich -7% auf der Blattoberseite und -7% auf der Blattunterseite) und im Stadium der frühen Milchreife zu einer Zunahme dieser (+4% auf der Blattoberseite und +28% auf der Blattunterseite). Jene Pflanzen, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultiviert wurden, ließen bei der Reaktion auf Trockenstress eine Stickstoffabhängigkeit erkennen. So führte milder Trockenstress bei gleichzeitig geringer N-Düngung zu einer Zunahme der Epidermiszelldichte (durchschnittlich +7% und +6% auf der Blattober- und Blattunterseite), während bei optimaler N-Versorgung eine Reduktion der Anzahl der Epidermiszellen pro mm^2 Blattfläche zu beobachten war (durchschnittlich -6% und -18% auf der Blattober- und Blattunterseite).

Im Stadium des Schossens führte eine geringere Stickstoffversorgung, unabhängig von der Blattoberfläche, der Wasserversorgung oder den Klimaverhältnissen, zu einer signifikant ($p\leq 0,001$) höheren Epidermiszelldichte (durchschnittlich +19%). Im Stadium der frühen Milchreife dagegen hatte verminderte N-Düngung eine negative Auswirkung auf die Epidermiszelldichte ($p\leq 0,027$; durchschnittlich -6%).

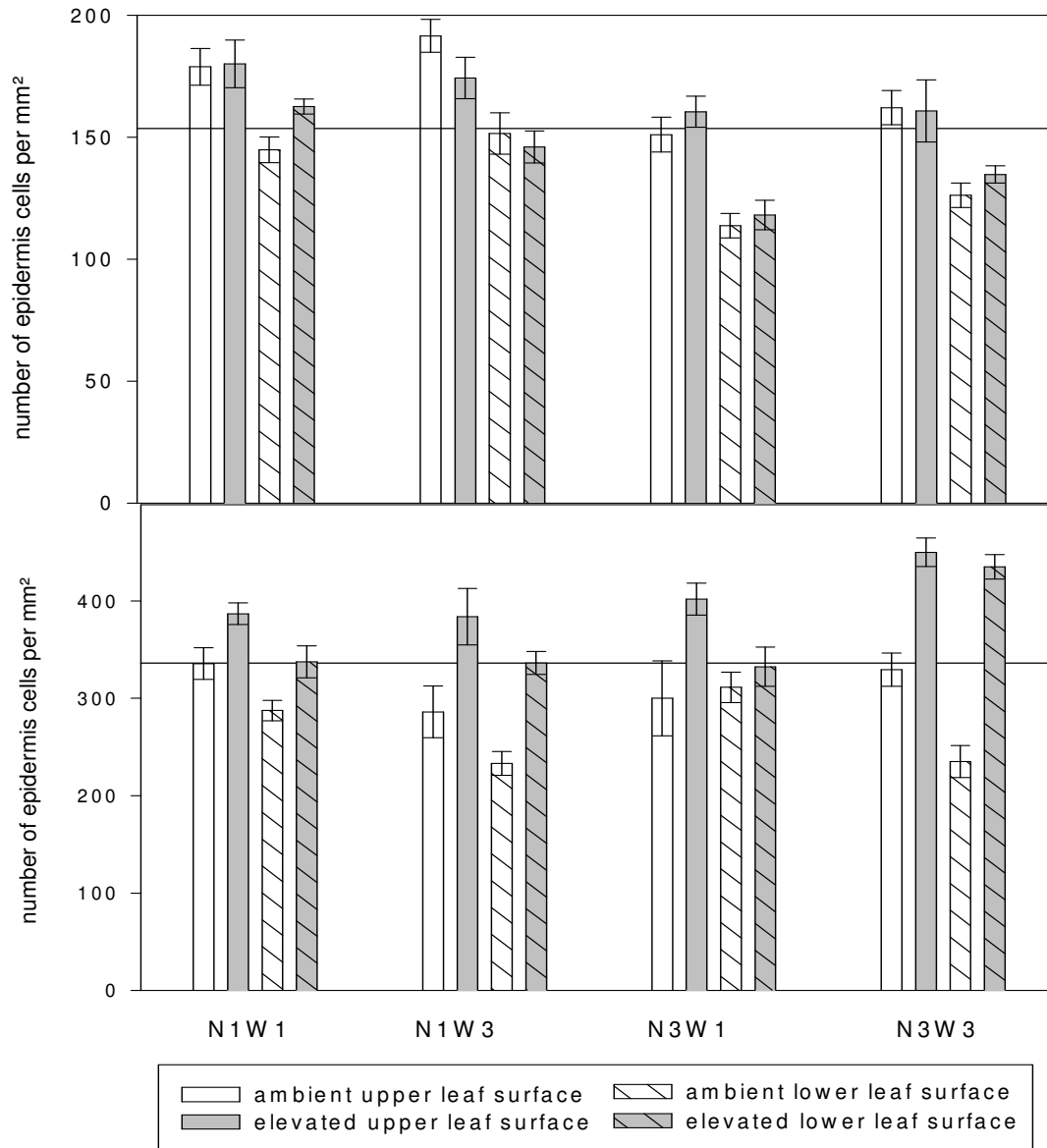


Abb. 13.: Vergleich der Anzahl der Epidermiszellen pro mm² Blattfläche zwischen den unter derzeitigen Klimaverhältnissen und den unter erhöhter atmosphärischer CO₂ Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens (oben) und der frühen Milchreife. (unten); n = 10; Konfidenz-Intervall 90%; Horizontale Linie: Mittelwert aller Einzelwerte;

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

A.I.10. Spaltöffnungsdichte (Stomatadichte)

Auf der Blattoberseite lag die Zahl der Stomata deutlich über jener der Blattunterseite ($p=0,079$; vgl. Daten zur Blattleitfähigkeit Kap. A.4.).

Die Anzahl der Stomata pro mm^2 Blattfläche nahm, ebenso wie die Anzahl der Epidermiszellen, im Laufe der Ontogenie zu und belief sich gegen Ende der Wachstumsperiode etwa auf den doppelten Wert gegenüber dem Stadium des Schossens ($p=0,001$).

Erhöhte CO_2 -Konzentration in Verbindung mit einer Temperaturerhöhung um $+3^\circ\text{C}$ führte sowohl zu Beginn der Vegetationsperiode (Schossen) als auch gegen Ende (frühe Milchreife) zu einer signifikanten Zunahme der Stomatadichte ($p\leq 0,006$; Abb. 14.).

Mit Ausnahme der unter erhöhter CO_2 -Konzentration kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite, dass milder Trockenstress zu einer Reduktion der Stomatadichte führt (durchschnittlich -12%). Auf der Blattunterseite führte Trockenheit bei den unter heutigen klimatischen Verhältnissen kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens zu einer Reduktion der Stomatadichte (durchschnittlich -9%), während im Stadium der frühen Milchreife eine signifikante ($p=0,003$) Zunahme der Stomatadichte beobachtet werden konnte (durchschnittlich $+28\%$). Bei den unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen wurde eine Stickstoffabhängigkeit der Reaktion auf Trockenstress gefunden. So führte eine verminderte Wasserversorgung bei gleichzeitig geringer N-Düngung zu einer Zunahme der Stomatadichte (durchschnittlich $+7\%$), wohingegen bei optimaler N-Versorgung eine Abnahme der Stomatadichte gefunden wurde (durchschnittlich -14%).

Verminderte N-Gabe führte auf der Blattoberseite sowie auf der Blattunterseite der unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens zu einer signifikant ($p\leq 0,003$) höheren Stomatadichte und im Stadium der frühen Milchreife zu einer Reduktion dieser. Auf der Blattunterseite der bei gegenwärtigen Klimaverhältnissen kultivierten Pflanzen führte eine reduzierte N-Düngung sowohl im Stadium des Schossens als auch in der frühen Milchreife zu einer signifikanten ($p\leq 0,039$) Reduktion der Stomatadichte.

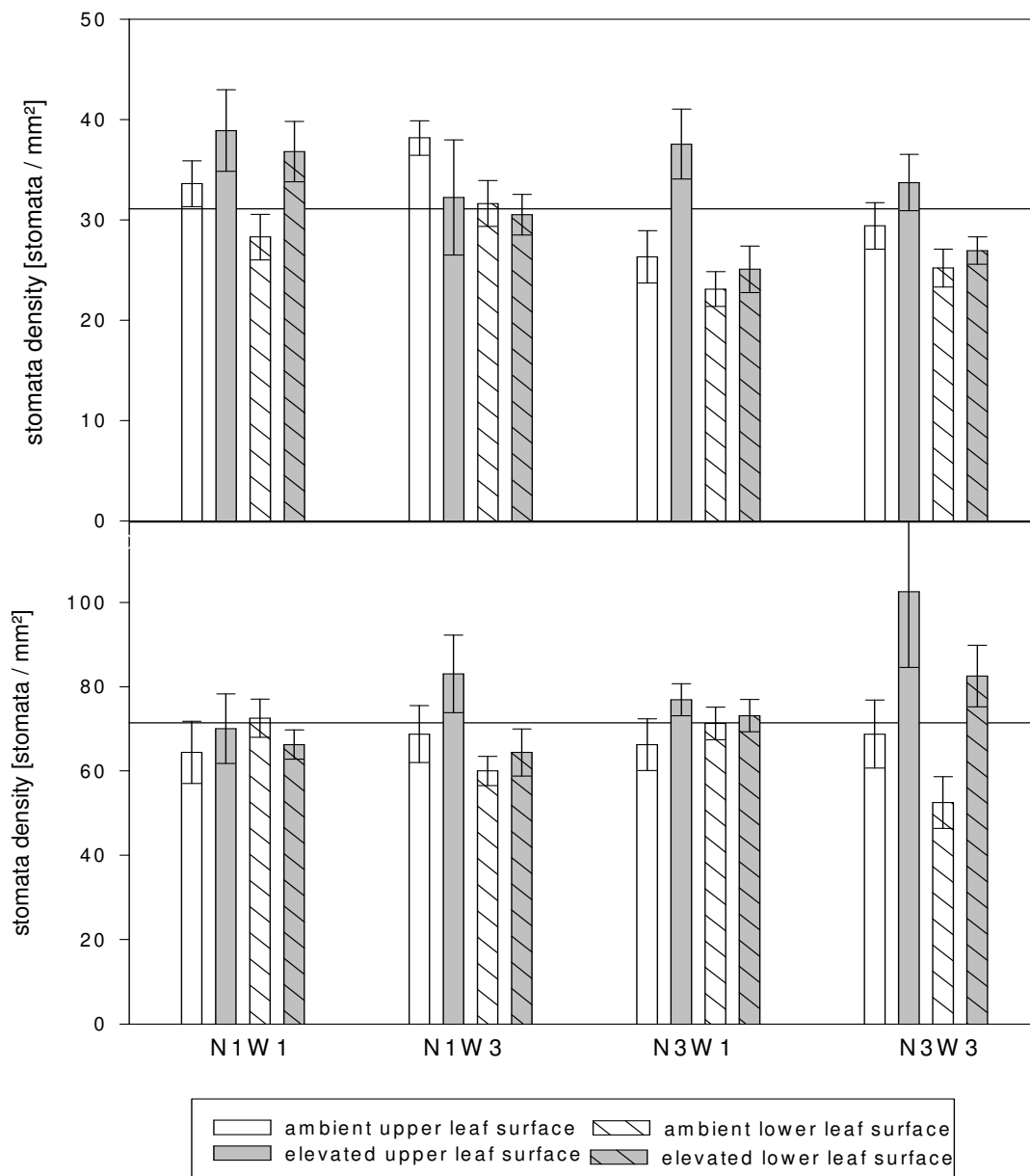


Abb. 14.: Vergleich der Stomatadichte der einzelnen Versuchsansätze zwischen den unterschiedlichen klimatischen Verhältnissen im Stadium des Schossens (oben) und der frühen Milchreife (unten); $n = 10$; Konfidenzintervall 90%; Horizontale Linie: Mittelwert aller Einzelwerte;

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen.

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung

N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

A.I.11. Spaltöffnungsindex (Stomataindex)

Im Verlauf der Ontogenie ergibt sich für den Stomataindex ein signifikanter Unterschied ($p=0,003$). Die Ergebnisse, sowohl die verschiedenen Versuchsansätze als auch die beiden Blattflächen betreffend, sind allerdings sehr divergierend (Abb.15.).

Eine Verdoppelung der CO_2 -Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung um $+3^\circ\text{C}$ führte, sowohl auf der Blattober- als auch auf der Blattunterseite, im Stadium des Schossens zu einer signifikanten ($p\leq 0,051$) Zunahme (durchschnittlich $+8\%$) und im Stadium der frühen Milchreife zu einer Reduktion (durchschnittlich -9%) des Stomataindex.

Milder Trockenstress führte zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen. Bei unter derzeitigen Klimaverhältnissen kultivierten Pflanzen führte milder Trockenstress bei geringer N-Düngung zu einer Reduktion des Stomataindex während bei optimaler N-Versorgung ein Anstieg des Stomataindex beobachtet werden konnte. Bei jenen Pflanzen, die bei erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur gezogen wurden, führte Trockenheit im Stadium des Schossens auf der Blattoberseite sowie auf beiden Blattoberflächen im Stadium der frühen Milchreife zu einem leichten Anstieg des Stomataindex. Auf der Blattoberseite im Stadium der frühen Milchreife wurde hingegen eine Reduktion des Stomataindex festgestellt.

Eine verminderte N-Versorgung führte ebenfalls zu divergierenden Ergebnissen. Pflanzen, die optimal mit Wasser versorgt waren, ließen, mit Ausnahme der Blattoberseite der unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen, eine Zunahme des Stomataindex erkennen. Die gleichzeitige Applikation von verminderter N-Düngung und mildem Trockenstress lässt keinen eindeutigen Trend erkennen.

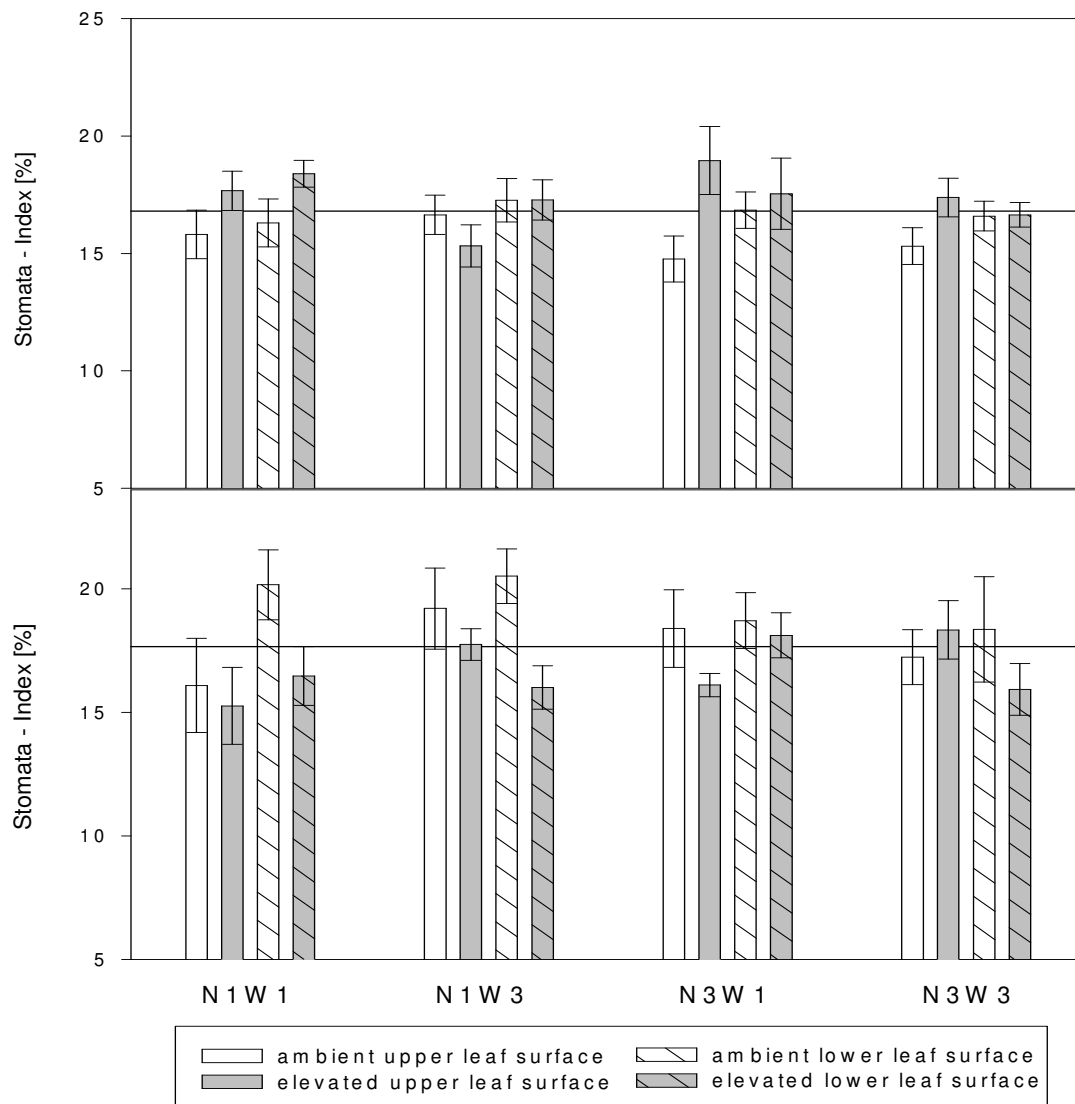


Abb. 15.: Vergleich des Stomataindex der verschiedenen Versuchsansätze zwischen den beiden Klimaszenarien im Stadium des Schossens (oben) und der frühen Milchreife (unten); $n = 10$; Konfidenzintervall 90%; Horizontale Linie: Mittelwert aller Einzelwerte;

Dauer des Trockenstress im Stadium des Schossens etwa 5 Wochen, im Stadium der frühen Milchreife etwa 13 Wochen

N1W1: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N1W3: geringe Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung;

N3W1: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit mildem Trockenstress

N3W3: gute Stickstoffversorgung in Kombination mit optimaler Wasserversorgung.

Anhang II: Tagungsbeiträge

Tagungsteilnahmen bzw. Präsentation von Ergebnissen aus dem ‚KIK – Projekt‘ **Der Einfluss von erhöhtem CO₂ auf Wachstum und Produktivität landwirtschaftlicher Kulturpflanzen.**

von MMag. Rita Linke

I.) STARTCLIM-TAGUNG:

Startprojekt Klimaschutz: Präsentation der Ergebnisse und zukünftige Forschungsvorhaben

StartClim 2003: Erste Analysen extremer Wetterereignisse und ihrer Auswirkungen in Österreich (Bezugnahme auf das Hochwasser 2002)

StartClim 2004: Analyse von Hitze und Trockenheit und deren Auswirkungen in Österreich

Projektleitung: Kromp-Kolb

Infos unter: <http://www.austroclim.at/startclim/index.htm>

28.01.2004

Tagungsort: Wien

Teilnahme ohne eigene Präsentation

II.) 41. GARTENBAUWISSENSCHAFTLICHE TAGUNG

der Deutschen gartenbauwissenschaftlichen Gesellschaft und des Bundesverband der Diplom-Ingenieure Gartenbau und Landespflege (BDGL)

25.-28.02.2004

Tagungsort: Wien

Vortragstitel: „Kulturpflanzen im Klimawandel - Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Photosynthese und Wachstum von *Triticum durum* L.“

Abstract in der BDGL-Schriftenreihe: Band 22, 2004

Autoren: R. B. Linke, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, M. H. Meister

III.) ALVA-JAHRESTAGUNG 2004

„Klimawandel – Auswirkungen auf Umwelt und Agrarproduktion“

17.-19. Mai 2004, Wien, Österreich

Tagungsort: Bildungshaus der Jesuiten, 1130 Wien, Österreich

Vortragstitel 1: Kulturpflanzen im Klimawandel Teil I: Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Photosynthese und Wasserhaushalt von *Triticum durum* L.“

Autoren: R. B. Linke, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, M. H. Meister, E. Pfundtner

Vortragstitel 2: Kulturpflanzen im Klimawandel Teil I: Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Ertrag und Qualität von *Triticum durum* L.

Autoren: E. Pfundtner, R. Linke, G. Dersch, M. Mazorek, K. Böhm

IV.) INTERNATIONAL WORKSHOP „DROUGHT AND DROUGHT MONITORING IN AGRICULTURE“

Organisiert von: Ao. Prof. Dr. Josef Eitzinger, Institute of Meteorology, BOKU-Met

07.06.2004

Tagungsort: Marchfeldkanal-Gesellschaft, Deutsch Wagram bei Wien

Teilnahme ohne eigene Präsentation

Manuskript veröffentlicht im Tagungsband der gartenbauwissenschaftlichen Gesellschaft und des Bundesverband der Diplom-Ingenieure Gartenbau und Landespflege (BDGL).

Tagungsbeitrag: Vortrag

Kulturpflanzen im Klimawandel

Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Photosynthese und Wachstum von *Triticum durum* L.

R. B. Linke, H. R. Bolhàr-Nordenkampf, M. H. Meister

Universität Wien, Institut für Ökologie und Naturschutz, Althanstrasse 14, A-1090 Wien

r.linke@gmx.at

Steigende CO₂ Konzentration und damit einhergehende Veränderungen im Wettergeschehen (Häufigkeit und Intensität von Niederschlägen, Temperaturerhöhung) können erheblichen Einfluss auf das Wachstum und den Ertrag von Nutzpflanzen haben. Der vorliegende Versuch bezieht sich auf das Klimaszenario für das Jahr 2100 in der Region Ostösterreichs und wurde in den Klimakammern der AGES Wien durchgeführt. Der Synergismus zwischen Reaktionen auf veränderte Klimabedingungen (Verdoppelung der derzeitigen CO₂ Konzentration, sowie eine Temperaturerhöhung um 3°C) und der Auswirkung unterschiedlicher Wasser- und N-Versorgung wurde in die Untersuchung miteinbezogen.

Die pflanzenphysiologischen Untersuchungen wurden zu drei unterschiedlichen ontogenetischen Zeitpunkten (Schossen, Ährenschieben und frühe Milchreife) durchgeführt. In diesen Stadien wurden Photosyntheseraten (Li-COR 6400, USA) gemessen, Chlorophyllgehalte ermittelt, Messungen zur Blattleitfähigkeit (Steady State Porometer, PP Systems, UK) durchgeführt, Abdrücke der Blattepidermis angefertigt sowie Proben für die Bestimmung des osmotischen Potential entnommen.

Es zeigte sich, dass eine Erhöhung der CO₂ Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung ab dem Ährenschieben zu erhöhten Photosyntheseraten führt. Die Bestimmung des osmotischen Potentials zeigte in diesem Zusammenhang eine vermehrte Einlagerung von osmotisch wirksamen Substanzen unter erhöhter CO₂ Konzentration, die darauf hinweist, dass durch erhöhte Photosyntheseraten im Überschuss vorhandene Assimilate im Zellsaft angereichert wurden. Die Beobachtung höherer Photosyntheseraten

steht in auch Einklang mit den erhöhten Blattleitfähigkeitswerten, die bei diesem Versuch gemessen wurden. In diesem Zusammenhang durchgeführte anatomische Untersuchungen lassen eine vermehrte Bildung von Spaltöffnungen und Epidermiszellen unter erhöhter CO₂ Konzentration erkennen. Die absolute Anzahl an Stomata pro Blatt zeigt bei der frühen Milchreife aber eine Abnahme unter erhöhter CO₂ Konzentration.

Manuskript veröffentlicht im Tagungsband der ALVA-Jahrestagung 2004.
Tagungsbeitrag: Vortrag

Kulturpflanzen im Klimawandel: I. Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Photosynthese und Wasserhaushalt von *Triticum durum* L.

R. B. Linke¹, H. R. Bolhàr-Nordenkamp¹, M. H. Meister¹, E. Pfundtner²

¹Universität Wien, Institut für Ökologie und Naturschutz, Althanstrasse 14, A-1090 Wien

²Agentur für Gesundheits- und Ernährungssicherheit (AGES) Wien, Bereich Landwirtschaft,
Spargelfeldstraße 191, 1220 Wien

Einleitung

Die fortschreitende Klimaänderung wird sowohl natürliche als auch forstliche sowie Agrar-Ökosysteme betreffen. In natürlichen bzw. naturnahen Ökosystemen werden sich die Artenzusammensetzung (Biodiversität) ebenso wie die Netto-Primärproduktion ändern, sodass auch Auswirkungen auf die Konsumenten (Herbivore, Karnivore) zu erwarten sind. Im agrarischen Bereich hingegen kann durch Selektion von Sorten und geeignete kulturtechnische Maßnahmen rasch und zielführend eine Anpassung an die veränderten Bedingungen erreicht werden. Nachdem die Klimaveränderung ein fortschreitender Prozess ist, müssen auch die agrarischen Maßnahmen ein dynamischer Prozess sein. Dies zu bewerkstelligen bedarf es fundierten Wissens über die Reaktionen von Nutzpflanzen auf die sich laufend verändernden Kulturbedingungen. Die Änderungen in den Kulturparametern betreffen die Wasserversorgung (Trockenstress), erhöhtes Temperaturniveau (Atmungsverluste), CO₂-Anreicherung (Kohlenstoffverteilung) und den Einfluss verschiedener Spuren- (Treibhaus)-gase, aber auch die dadurch geförderte Bildung von Ozon.

Das vorliegende Projekt wurde darauf abgestellt, möglichst viele Reaktionen des pflanzlichen Metabolismus im Laufe der Ontogenie zu erfassen, wobei in Klimakammern diverse unterschiedliche Klimaszenarien (CO₂, Temperatur und Trockenheit) simuliert wurden.

Material und Methode

Hartweizen, *Triticum durum* L., wurde in Kick-Brauckmann Gefäßen in zwei Klimakammern der AGES Wien (Agentur für Gesundheits- und Ernährungssicherheit) angebaut. Als Kultursubstrat wurde eine Mischung aus zwei Teilen Ackererde (6,33 kg; A-Horizont, Fuchsenbigl) und einem Teil Quarzsand (3,17 kg) verwendet. In der einen Klimakammer wurden die Pflanzen unter gegenwärtigen klimatischen Verhältnissen (367 µl.l⁻¹) kultiviert, während in der zweiten Klimakammer ein Klimaszenario für das Jahr 2100 (700 µl.l⁻¹ bei gleichzeitiger Erwärmung um +3°C; IPCC, Modell A1B), unter Bedachtnahme des Jahreszeitenverlaufs der Vegetationsperiode, simuliert wurde. Zusätzlich wurden den Pflanzen in jeder der Kammern unterschiedliche Wasser- und N-Versorgungsstufen geboten: Optimale Wasserversorgung (75 % Wasserhaltekapazität des Bodens) und milder Trockenstress (45 % Wasserhaltekapazität des Bodens) wurden kombiniert mit geringer Stickstoffgabe (0,75g N/10kg Erde) und reichlicher Stickstoffgabe (2,25g N/10kg Erde). Die Kombination der unterschiedlichen Wasser- und Stickstoffversorgung ergab in den beiden Klimakammern jeweils vier verschiedene Versuchansätze:

N1W1 - geringe Stickstoffversorgung, milder Trockenstress;

N1W3 - geringe Stickstoffversorgung, optimale Wasserversorgung;

N3W1 - gute Stickstoffversorgung, milder Trockenstress;

N3W3 - gute Stickstoffversorgung, optimale Wasserversorgung;

Die Wachstumsperiode wurde in drei Jahreszeiten untergliedert:

Frühling:	Tag: 07-14°C/ 60-80% RH; Nacht: 06-12°C/ 75-90% RH
Frühsommer:	Tag: 13-23°C/ 50-90% RH; Nacht: 12-20°C/ 60-90% RH
Sommer:	Tag: 17-28°C/ 40-85% RH; Nacht: 14-20°C/ 50-90% RH

In dem Klimaszenario für das Jahr 2100 wurden die hier angegebenen Temperaturwerte um +3°C erhöht. Die Photoperiode nahm von 13,5h im Frühling auf 15,5h im Frühsommer und schließlich auf 17,17h im Sommer zu. Die maximale Lichtintensität ($400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) wurde nach einer Stunde Morgendämmerung (1,3h im Sommer) erreicht und blieb konstant bis zur Abenddämmerung. Die gewählten Temperaturwerte und Luftfeuchtigkeiten basieren auf Durchschnittswerten lokaler Klimadaten der letzten zehn Jahre.

Die pflanzenphysiologischen Untersuchungen wurden zu drei ontogenetischen Zeitpunkten durchgeführt: im Stadium des Schossens (Frühling), im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und im Stadium der frühen Milchreife (Sommer). Der sich durch die Einwirkung von erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur ergebende Unterschied in der pflanzlichen Entwicklung wurde bei den einzelnen Messungen berücksichtigt. Alle physiologischen Untersuchungen wurden jeweils am jüngsten voll entwickelten Blatt durchgeführt.

Die für die folgende Diskussion ausgewählten Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf die optimal N-versorgten Pflanzen. Weiters wird bei der Blattleitfähigkeit und der Spaltöffnungsichte (Stomatadichte) nur auf die Ergebnisse der Blattoberseiten eingegangen.

Für die Messung der Photosyntheseraten (A-Ci Kurven) wurde ein portables Photosynthesemessgerät verwendet (Li 6400 Portable Photosynthesis System; LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). Die Photosyntheseraten wurden bei sättigendem Licht ($600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) sowie aktueller Temperatur und Luftfeuchte gemessen.

Die Messungen der Blattleitfähigkeit wurden mit einem Porometer (steady state porometer; PMR-1, PP-Systems, U.K.) durchgeführt.

Für die Bestimmung des osmotischen Potentials wurden im Stadium des Schossens, des Ährenschiebens und der frühen Milchreife Blattproben vor der Morgendämmerung und nach mehrstündiger Belichtung entnommen. Die Messung des osmotischen Potentials wurde mit einem Gefrierpunktsmometer (The advanced TM Micro Osmometer, Model 3MO Plus, Norwood, Massachusetts, USA) durchgeführt.

Für die Herstellung der Blattabdrücke wurden Objekträger aus polymethyliertem Polymetracrylat (PMMA) verwendet. Die Oberfläche wurde mit Hilfe eines Tropfens Methylethylketon „aufgeweicht“ und ein etwa $0,8\text{cm}^2$ grosses Stück eines jüngsten voll entwickelten Blattes mit Hilfe eines Bleizylinders daraufgepresst. Nach etwa fünf Minuten wurden der Bleizylinder und das Blattstückchen entfernt (Details siehe Meister und Bolhàr-Nordenkampf, 2002).

Ergebnisse und Diskussion

Die **Photosyntheseraten** von *Triticum durum* L. zeigten eine deutliche Beeinflussung durch eine Erhöhung der CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung um +3°C (Abb. 1). Im Stadium des Schossens (Frühling) führte eine Veränderung der klimatischen Verhältnisse zu einer Reduktion der lichtgesättigten Photosyntheserate (A_{sat} ; gemessen unter den jeweiligen Wachstumsbedingungen), während im Stadium des Ährenschiebens (Frühsommer) und der frühen Milchreife (Sommer) signifikant höhere Photosyntheseraten beobachtet werden konnten ($p < 0,001$). VOGEL und CURTIS (1995) fanden bei *Alnus glutinosa*, dass eine Erhöhung der CO₂-Konzentration zu einem rascheren Anstieg der Assimilationsraten in der Entwicklung führte und diese auch länger erhalten blieb als bei Pflanzen unter heutigen klimatischen Bedingungen. Aus dieser Beobachtung ergibt sich, dass die größten Unterschiede zwischen den beiden Klimaszenarien gegen Ende der Vegetationsperiode auftreten, was auch in der vorliegenden Studie der Fall

war. SIONIT et al. (1984) beschreiben ebenfalls eine positive Beeinflussung der Photosyntheseraten durch den Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung.

Milder Trockenstress reduzierte A_{sat} bei erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur während der gesamten Wachstumsperiode, während unter derzeitigen klimatischen Verhältnissen, eine Reduktion der Photosyntheseraten nur im Stadium der frühen Milchreife erkennbar war.

Eine Erhöhung der CO_2 -Konzentration bei gleichzeitiger Erwärmung führte im Stadium des Schossens und des Ährenschiebens zu einer signifikanten Reduktion ($p \leq 0,001$) des **osmotischen Potentials** (negativer), wohingegen im Stadium der frühen Milchreife ein signifikanter Anstieg (weniger negativ) dieses beobachtet werden konnte ($p \leq 0,002$; Abb. 2). SIONIT et al. (1980) beschrieben ebenfalls eine Reduktion des osmotischen Potentials unter dem Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration bei Weizen. Aufgrund der Tatsache, dass viele der Substanzen, die zu einer osmotischen Anpassung der Pflanze beitragen, Produkte aus der Photosynthese sind, ist es nicht überraschend, dass eine erhöhte CO_2 -Konzentration das osmotische Potential der Pflanzen beeinflussen kann (MORGAN, 1984).

Milder Trockenstress hatte ebenfalls, unabhängig von den Klimaverhältnissen, zu eine Reduktion des osmotischen Potentials zur Folge. Es ist bekannt, dass Trockenheit zu einer Reduktion des osmotischen Potentials führt (z.B. REKIKI, 1998; SCHONFELD et al., 1988) und dadurch die Aufrechterhaltung des Turgors ermöglicht. Eine Reduktion des osmotischen Potentials durch den Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration kann also einen positiven Einfluss auf physiologische Prozesse wie die Blattleitfähigkeit oder die Photosynthese haben, wie es auch von CONROY et al. (1988) bei der Sonnenblume beobachtet wurde.

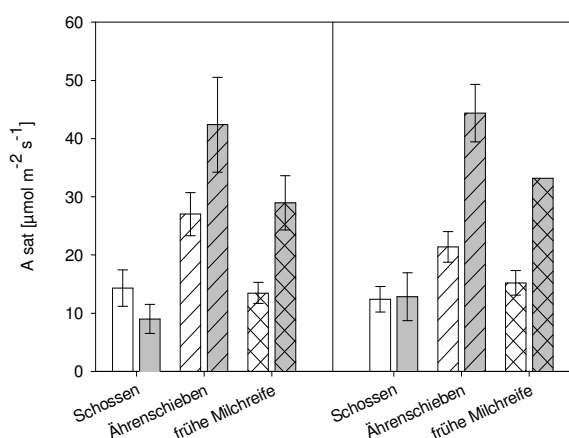


Abb. 1: Darstellung der lichtgesättigten Photosyntheseraten (A_{sat}) im Verlauf der Vegetationsperiode. Pflanzen optimal N-versorgt.

links: Trockenstress; rechts: opt. wasserversorgt

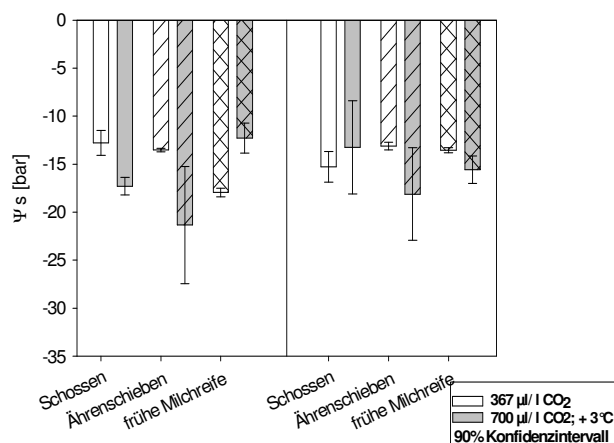


Abb. 2: Darstellung des osmotischen Potentials (Mittagsmessung) der optimal N-versorgten Pflanzen im Verlauf der Entwicklung.

links: Trockenstress; rechts: opt. wasserversorgt

Im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite der unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur kultivierten Pflanzen eine signifikant ($p < 0,001$) geringere **Blattleitfähigkeit** als bei den unter gegenwärtigen Bedingungen kultivierten. In der weiteren Entwicklung kehrte sich dieser Trend um und führte zu signifikant ($p < 0,001$) erhöhten Leitfähigkeitswerten unter erhöhter CO_2 -Konzentration und Temperatur (Abb. 3). Dieses Ergebnis steht in Einklang mit jenem von FERRIS et al. (1996), die bei *Lolium perenne* L. eine Reduktion der Blattleitfähigkeit im Frühling und einen leichten Anstieg dieser im Sommer gefunden haben. Berichten in der Literatur zufolge führt eine Erhöhung der CO_2 -Konzentration in den meisten Fällen zu einer Reduktion der Blattleitfähigkeit (z.B. FERRIS et al., 1996; MITCHELL et al., 2001; RADOGLU et al., 1992; TUBA et al., 1994). Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen steht jenes von APPLE et al. (2000), die keine Veränderung der Blattleitfähigkeit durch den Einfluss erhöhter CO_2 -Konzentration fanden, aber eine Zunahme unter erhöhter Temperatur. Die höchsten Blattleitfähigkeiten wurden in dieser Studie

unter erhöhter CO₂-Konzentration in Kombination mit einer Temperaturerhöhung gefunden. Dies führt zu dem Schluss, dass die erhöhten Blattleitfähigkeiten, die in der vorliegenden Studie gefunden wurden, zumindest zum Teil, auf die Temperaturerhöhung zurückzuführen sind.

Trockenstress führte, unabhängig von den klimatischen Bedingungen auf der Blattober- und -unterseite, zu einer geringeren Leitfähigkeit.

Das angenommene Klimaszenario für das Jahr 2100 führte sowohl zu Beginn der Vegetationsperiode (Schossen) als auch gegen Ende (frühe Milchreife) zu einer signifikanten Zunahme der **Stomatadichte** ($p \leq 0,006$; Abb. 4). Bezüglich der Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentration auf die Stomatadichte zeigt sich ein uneinheitliches Bild. Am häufigsten sind Berichte, denen zu Folge die Anzahl der Stomata pro mm² Blattfläche bei erhöhter CO₂-Konzentration abnimmt (CROXDALE, 1998; MORISON, 1998; WOODWARD, 1988) oder unverändert bleibt (DE MOTHE, 1996). REDDY et al. (1998), beschreiben jedoch eine Zunahme der Stomatadichte als Folge einer Verdoppelung der CO₂-Konzentration, wie sie auch im vorliegenden Versuch beobachtet werden konnte. Auch bei GINDEL et al. (1969) und RADOGLU (1993) finden sich Berichte über eine Erhöhung der Stomatadichte durch eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration.

Mit Ausnahme der unter erhöhter CO₂-Konzentration kultivierten Pflanzen im Stadium des Schossens zeigte sich auf der Blattoberseite, dass milder Trockenstress zu einer Reduktion der Stomatadichte führte. Untersuchungen an Gräsern zeigen bezüglich der Veränderung der Stomatadichte bei unterschiedlicher Wasserversorgung divergierende Ergebnisse. QUARRIE und JONES (1977) fanden bei Versuchen mit *Triticum aestivum* unter Trockenstress am Fahnenblatt eine Erhöhung der Stomatadichte, wobei die Stomata unter diesen Bedingungen signifikant kleiner waren als bei optimaler Wasserversorgung. CROXDALE et. al. (1998) beschreiben ebenfalls eine Reduktion der Anzahl der Stomata pro Blatt durch den Einfluss von Trockenstress oder die Applikation von Abscisinsäure.

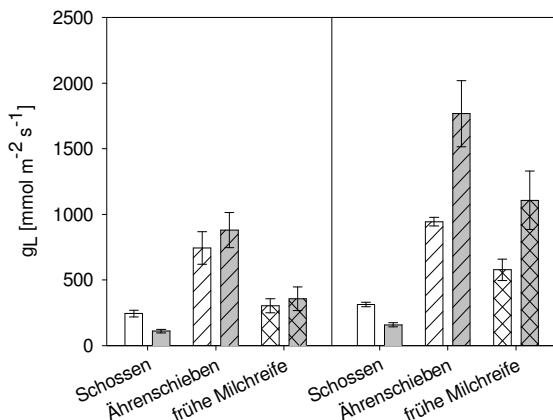


Abb. 3: Darstellung der Blattleitfähigkeit (g_L) der Blattoberseite im Verlauf der Vegetationsperiode. Pflanzen optimal N-versorgt.
links: Trockenstress; rechts: opt. wasserversorgt

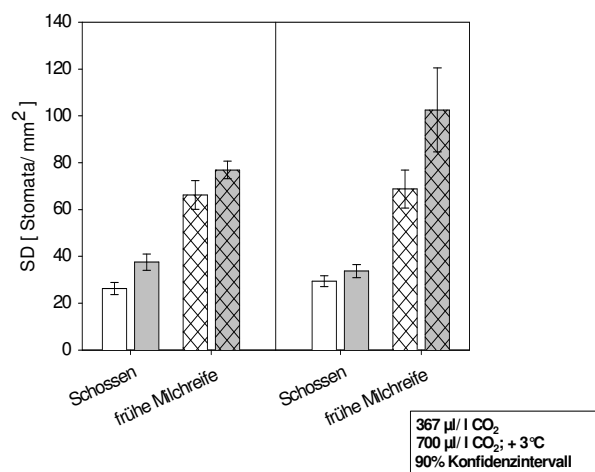


Abb. 4: Darstellung der Stomatadichte auf der Blattoberseite im Verlauf der Entwicklung. Optimal N-versorgte Pflanzen
links: Trockenstress; rechts: opt. wasserversorgt

Literatur

Apple M., et. al. (2000). "Morphology and stomatal function of douglas fir needles exposed to climate change: elevated CO₂ and temperature." Int. J. Plant Sci. 161(1): 127-132.

- Conroy J.P., Virgona J.M., Smillie R.M., Barlow E.W., (1988). "Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence of sunflower during drought." *Plant Physiology* 86: 1108-1115.
- Croxdale J. (1998). "Stomatal patterning in monocotyledons: *Tradescantia* as a model system." *Journal of Experimental Botany* 49: 279-292.
- Ferris R., N. I., Behaeghe T., Impens I., (1996). "Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer." *Annals of Botany* 78: 489 - 497.
- Gindel I., (1969). "Stomata constellation in the leaves of cotton, maize and wheat: Plants as a function of soil moisture and environment". *Physiologia Plantarum* 22: 1143-1151.
- Meister M.H., Bolh ar-Nordenkamp H.R. (2002). „Stomata imprints: A new and quick method to count stomata and epidermis cells“. In: *Handbook of plant ecophysiology*. Ed.: Manuel J. Reigosa Roger, Kluwer Academic Publishers.
- Mitchell R. A. C., Mitchell V. J., Lawlor D. W., (2001). "Response of wheat canopy CO₂ and water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO₂." *Global Change Biology* 7: 599-611.
- Morgan J.M., (1984). „Osmoregulation and water stress in higher plants“. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 35: 299-319.
- Morison J. I. L. (1998). "Stomatal response to increased CO₂ concentration.", *Journal of Experimental Botany* 49: 443-452.
- Quarrie S. A., Jones H. G. (1977). "Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat." *Journal of Experimental Botany* 28(102): 192-203.
- Radoglou K. M., A. P., Jarvis P. G., (1992). "Response of photosynthesis, stomatal conductance and water use efficiency to elevated CO₂ and nutrient supply in acclimated seedlings of *Phaseolus vulgaris* L." *Annals of Botany* 70: 257-264.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G. (1993). "Effects of atmospheric CO₂ enrichment on early growth of *Vicia faba*, a plant with large cotyledons", *Plant Cell and Environment* 16: 93-96.
- Rekika D., N. N. M., Araus J. L., Monneveux P., (1998). "Effects of water deficits on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheats". *Photosynthetica* 35(1): 129-138.
- Schonfeld M.A., Johnson R.C., Carver B.F., Mornhinweg D.W., (1988). "Water relations in winter wheat as drought resistance indicators", *Crop Science* 28: 526-531.
- Sionit N., H. H., Strain B. R., (1980). "Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress." *Crop Science* 20: 687-690.
- Sionit N., R. H. H., Bingham G. E., Strain B. R., (1984). "Photosynthesis and stomatal conductance with CO₂ enrichment of container- and field-grown soybean", *Agronomy Journal* 76: 447-451.
- Tuba Z., S. K., Koch J., (1994). "Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat." *Journal of Plant Physiology* 144: 661-668.
- Vogel C. S., Curtis P. S. (1995). "Leaf gas exchange and nitrogen dynamics of N₂-fixing, field-grown *Alnus glutinosa* under elevated atmospheric CO₂", *Global Change Biology* 1: 55-61.
- Woodward F. I., Bazzaz F. A. (1988). "The response of stomatal density to CO₂ partial pressure", *Journal of Experimental Botany* 39(209): 1771-1781.

Manuskript veröffentlicht im Tagungsband der ALVA-Jahrestagung 2004.
Tagungsbeitrag: Vortrag

Kulturpflanzen im Klimawandel

Teil II: Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3 °C) auf Ertrag und Qualität von *Triticum durum* L.

E. Pfundtner¹, R. Linke², G. Dersch¹, M. Mazorek¹, K. Böhm³

¹ Österr. Agentur für Gesundheit und Ernährungssicherheit, Spargelfeldstr. 191, A-1220 Wien

² Universität Wien, Institut für Ökologie und Naturschutz, Althanstrasse 14, A-1090 Wien

³ Bundesministerium für Land, Forst, Umwelt und Wasserwirtschaft, Stubenbastei 1, 1010

Wien

erwin.pfundtner@ages.at

Einleitung

Der anthropogene Einfluss auf das Klima ist seit Anfang der neunziger Jahre evident. Die Konzentration von klimarelevanten Spurengasen in der Erdatmosphäre ist trotz Kyoto-Protokoll im Ansteigen begriffen. Als Folgen der Klimaveränderung wird durch häufigere klimatische Extremsituationen und dem Verlust von landwirtschaftlicher Nutzfläche mit zunehmenden Problemen bei der Bereitstellung ausreichender Nahrungsmittelmengen gerechnet. Dazu kommt ein weiterer Anstieg der Weltbevölkerung, die im Jahr 2100 schon mehr als 11 Milliarden Menschen betragen könnte. Die Lebensmittelversorgung dieser Zahl von Menschen wird zum Großteil auf einem geringeren Flächenangebot durch die Landwirtschaft der höher entwickelten Länder aufrecht erhalten werden müssen, wobei auf maximale Nutzungseffizienz der Ressourcen Wasser und Stickstoff zu achten sein wird. Aus diesen Gründen ist es für Österreich von großer Bedeutung den Einfluss unterschiedlicher Wasser- und Stickstoffversorgung bei erhöhtem CO₂-Gehalt und erhöhter Temperatur auf die Ertragsbildung von Kulturpflanzen unter den spezifischen klimatischen Bedingungen Ostösterreichs zu erfassen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden durchgeführt, um abschätzen zu können wie sich der Ertrag, der Proteingehalt und die Ertragskomponenten ährentragende Halme, Kornzahl pro Ähre und Tausendkorngewicht von Sommerdurumweizen unter erhöhter Temperatur und erhöhter [CO₂] im Vergleich zu heutigen Klimabedingungen im Osten Österreichs verhalten.

Material und Methode

Die praktische Versuchsdurchführung wird bei LINKE et al. im Teil I: Einfluss erhöhter CO₂-Konzentration und Temperatur (+3°) auf Photosynthese und Wasserhaushalt von *Triticum durum* L. beschrieben.

Ergebnisse und Diskussion

Die Weizenpflanze durchläuft im Zuge ihrer Entwicklung von der Aussaat bis zur Ernte verschiedene phänologische Entwicklungsstadien, die in dem zweistelligen BBCH – Code in 9 Makrostadien (EC Stadien) unterteilt sind. Abbildung 1 zeigt den mittleren Entwicklungsverlauf der Sommerdurumpflanzen in Abhängigkeit von den beiden untersuchten Klimavarianten „ambient“ (heutige Klimasituation im Osten Österreichs) und „elevated“ (prognostizierte Klimasituation im Jahre 2100 mit einer Verdoppelung des [CO₂] und einer Temperaturerhöhung um 3°C). Die Varianten Stickstoffversorgung (N1 und N3) und Wasserversorgung (W1 und W3) führten zu keinen bzw. nur geringfügigen Abweichungen im Entwicklungsverlauf. Die Vegetationszeit, d.h. der Zeitraum von der Aussaat bis Totreife dauerte unter heutigen Klimaverhältnissen 134 Tage und verkürzte sich unter erhöhter [CO₂] und Temperatur auf 116 Tage. Die Weizenpflanzen erreichten das Stadium des

Schossens (EC 30) um 6 Tage, das des Ährenschiebens (EC 50) um 12 Tage und das Stadium der Milchreife (EC 73) um 13 Tage früher. Die Wachstums- und Entwicklungsprozesse wurden v.a. durch die höheren Temperaturen beschleunigt, wodurch sich die einzelnen phänologischen Stadien verkürzten. Erhöhte Temperatur und $[CO_2]$ begünstigen normalerweise zwar die Assimilatbildung und –einlagerung, aber die Temperaturerhöhung führt zu höheren Atmungsverlusten und zu einer früheren Seneszenz der Pflanzen, welche eine kürzere Lebensdauer der Assimilationsfläche zur Folge hat.

Dies könnte die Ursache sein für die in der vorliegenden Studie gefundenen höheren Photosyntheseraten zum Zeitpunkt des Ährenschiebens und der frühen Milchreife (siehe Teil I, LINKE et al.), aber niedrigeren Biomasserträgen (siehe Tabelle 1 und 2) nach der Ernte unter erhöhter $[CO_2]$ und Temperatur. MITCHELL et al. (1993) fanden im Glashaus bei Winterweizen unter erhöhter $[CO_2]$ und Temperatur (+4°C) in früheren Entwicklungsstadien höhere Biomasserträge als unter „ambient“ Klima. Zum Zeitpunkt der Reife waren die Biomasserträge unter den derzeitigen Klimabedingungen jedoch höher als die korrespondierenden Varianten unter „elevated“ Klima. DELGADO et al. (1994) und VAN OIJEN et al. (1998) konnten bei ihren Untersuchungen ebenfalls eine Verkürzung der Lebensdauer des Blattapparates bei Sommerweizen nach einer Temperaturerhöhung feststellen.

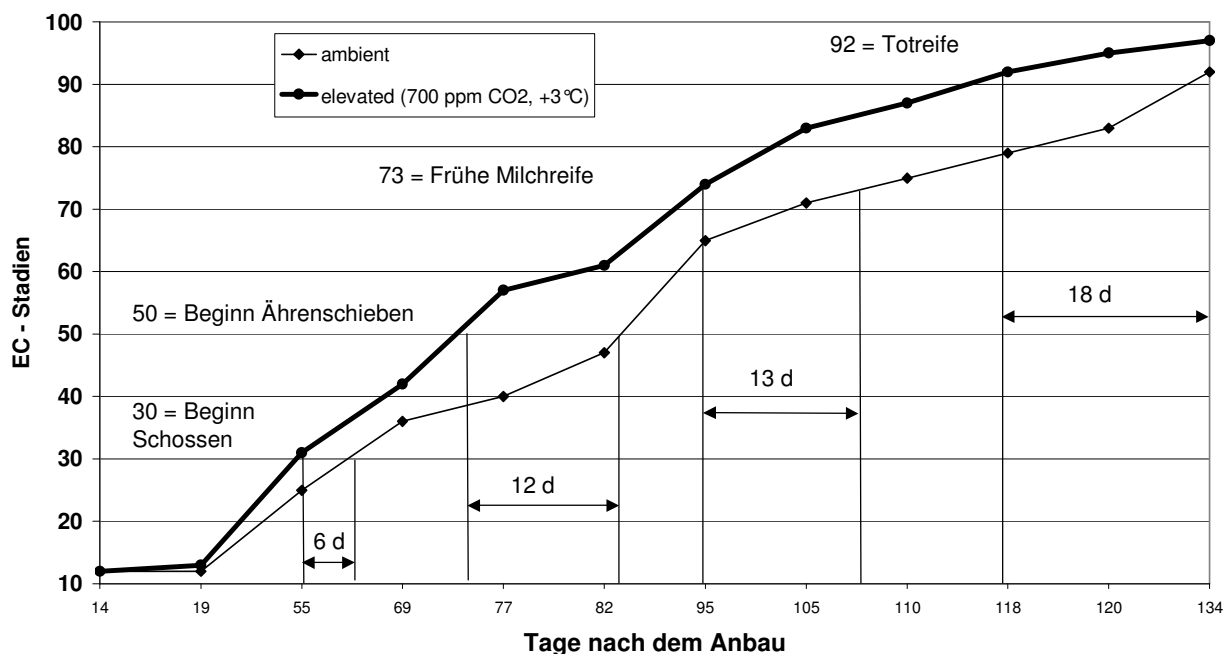


Abbildung 1: Zeitlicher Verlauf der phänologischen Entwicklungsstadien von *Triticum Durum* im Phytotron unter heutigen („ambient“) und für 2100 prognostizierten („elevated“) Klimaverhältnissen

Milder Trockenstress (Tabelle 1) führte im Vergleich mit den optimal mit Wasser versorgten Pflanzen (Tabelle 2) unabhängig von den Klimavarianten und der Stickstoffversorgung zu einer deutlichen Reduktion der **Kornerträge**. Die Ertragssteigerungen durch die höhere Stickstoffversorgung (N3) blieben von erhöhter Temperatur und erhöhtem $[CO_2]$ unbeeinflusst, bei günstiger Wasserversorgung wurde der eingesetzte Stickstoff effizienter verwertet.

Die Erhöhung der CO_2 -Konzentration bei gleichzeitigem Temperaturanstieg führte in allen Fällen zu einer Verminderung des Kornertrages. Diese Mindererträge stehen in Zusammenhang mit den durch die höhere Temperatur verursachten verkürzten Entwicklungsstadien der Weizenpflanzen. BENDER et al. (1999) berichten in diesem Zusammenhang, dass in Open Top Chambers bei Sommerweizen eine Verdoppelung der $[CO_2]$ ohne Veränderung der Temperatur zu Ertragssteigerungen von 11-121% geführt hat. Bei gleichzeitiger Erhöhung der Temperatur kam es jedoch zu signifikanten Mindererträgen. Der positive Effekt auf den Weizenantrag durch die Erhöhung des $[CO_2]$ dürfte durch die negative Auswirkung der Temperaturerhöhung aufgehoben worden sein. Diese negative

Beeinflussung des Weizenenertrages durch eine Temperatursteigerung im Zusammenhang mit einer Verdoppelung des [CO₂] wurde auch von MITCHELL et al. (1993) im Glashaus festgestellt.

Die Ertragsleistung für Getreide setzt sich aus den Ertragskomponenten ährentragende Halme, Kornzahl pro Ähre und Tausendkorngewicht zusammen.

Tabelle 1: Erträge und ertragsbestimmende Parameter sowie Proteingehalt von Durumweizen in Abhängigkeit von Klima und Stickstoffdüngung **bei mildem Trockenstress (W1)**

Klima	ambient		elevated		GD(5%)
	N1	N3	N1	N3	
Stickstoffdüngung					
Biomasse gesamt (gTS/Topf)	72,4	94,1	64,7	83,0	9,1
Kornertrag (gTS/Topf)	33,6	39,4	29,1	35,8	4,1
Strohgewicht (g/Topf)	38,8	54,7	35,6	47,2	4,0
Ährenzahl/Topf	33,7	43,0	31,5	35,7	8
Körner/Ähre	21,8	16,9	22,8	27,7	4
Tausendkorngewicht	45,6	46,9	40,4	40,5	3,2
Proteingehalt (%)	12,2	17,9	12,4	18,7	2,2

TS Trockensubstanz GD Grenzdifferenz

Tabelle 2: Erträge und ertragsbestimmende Parameter sowie Proteingehalt von Durumweizen in Abhängigkeit von Klima und Stickstoffdüngung **bei optimaler Wasserversorgung (W3)**

Klima	ambient		elevated		GD(5%)
	N1	N3	N1	N3	
Stickstoffdüngung					
Biomasse gesamt (gTS/Topf)	85,3	115,3	82,6	109,0	9,1
Kornertrag (gTS/Topf)	41,1	55,5	38,5	49,9	4,1
Strohgewicht (g/Topf)	44,2	59,8	44,1	59,1	4,0
Ährenzahl/Topf	39,0	73,5	37,5	65,0	8
Körner/Ähre	23,1	17,1	25,5	20,1	4
Tausendkorngewicht	45,6	44,2	40,3	38,2	3,2
Proteingehalt (%)	10,4	15,3	11,0	14,7	2,2

TS Trockensubstanz GD Grenzdifferenz

Ausreichende Bestandesdichten gelten als die erste und zugleich wichtigste Voraussetzung für hohe Erträge. Die **Ährenzahl/Topf** konnte in der vorliegenden Untersuchung durch eine hohe Stickstoffgabe erwartungsgemäß deutlich gesteigert werden (siehe Tabellen 1 und 2). Die Steigerungsraten fielen in Verbindung mit mildem Trockenstress deutlich geringer aus (+28% unter heutigen Klimabedingungen und +13 % unter erhöhter Temperatur und erhöhter [CO₂]) als bei optimaler Wasserversorgung (+88% unter heutigen Klimabedingungen und +73 % unter erhöhter Temperatur und erhöhter [CO₂]). Auffallend war die äußerst geringe Stickstoffwirkung auf die Bestandesdichte unter Wasserstress und erhöhter Temperatur und [CO₂].

Die Anlage der Ährenstufen beginnt bereits während der Bestockung, etwa nach dem ersten Drittel der Schoßphase ist dieser Vorgang abgeschlossen. Danach werden die Kornanlagen zahlenmäßig wieder verringert, die verbleibenden Anlagen werden bis zum Korn weiterentwickelt. Die starke Verringerung der **Kornzahl/Ähre** bei hohen Bestandesdichten, wie zum Beispiel bei optimaler N- und Wasserversorgung (W3N3) in beiden Klimaszenarien bzw. höherer Kornzahl/Ähre bei niedriger Bestandesdichte, wie bei W3N3 unter „elevated“ Klimabedingungen, gehören zu den bekannten Kompensationsprozessen in der Ertragsstruktur.

Die Ertragskomponente **Tausendkorngewicht** wurde weder durch die Stickstoffdüngung noch durch die Wasserversorgung beeinflusst. Erhöhte Temperatur und erhöhte [CO₂] reduzierten die

Tausendkorngewichte sowohl bei beiden Stickstoffvarianten, als auch unter Trockenstress und bei optimaler Wasserversorgung. Für die Kornausbildung spielt die Dauer der Kornfüllungsphase eine zentrale Rolle. Ausschlaggebend für die Verminderung der Tausendkorngewichte unter „elevated“ Klimabedingungen war wahrscheinlich die verkürzte Zeit der Kornausbildung. Ein Rückgang des Tausendkorngewichtes in Abhängigkeit von der Kornzahl/Ähre war nicht erkennbar.

Den größten Einfluss auf den **Proteingehalt** der Körner hatte die Stickstoffdüngung. Die höheren Stickstoffgaben führten bei allen Varianten zu einer signifikanten Erhöhung der Proteingehalte. Unter Trockenstress hatten die Körner höhere Eiweißgehalte als bei optimal mit Wasser versorgten Pflanzen. Dieser Effekt war bei der höheren Stickstoffvariante unter erhöhter Temperatur und erhöhter [CO₂] am stärksten ausgeprägt. Die erhöhten Proteingehalte dürften ebenfalls mit der kürzeren Kornfüllungsphase zusammenhängen, weil mit zunehmender und witterungsbedingt (kühlfeucht) längeren Kornfüllung der Eiweißgehalt der Körner kontinuierlich abnimmt, da relativ mehr Kohlenhydrate (Stärke) als Proteine aufgebaut und gespeichert werden (KÜBLER, 1994).

Zusammenfassung

Bei höheren Temperaturen waren keine positiven Ertragseffekte durch erhöhte [CO₂] bei Durumweizen gegeben. Es kam vielmehr bei allen N- und Wasserversorgungsstufen zu Ertragsminderungen, bei hoher N- und optimaler Wasserversorgungsstufe war dieser negative Trend signifikant. Durch den bei höherer Temperatur beschleunigten Entwicklungsverlauf und die damit möglicherweise verursachten höheren Atmungsverluste wurde unter allen geprüften Bewirtschaftungsbedingungen die Kornfüllung massiv beeinträchtigt und das Tausendkorngewicht einheitlich um 11,5 – 13,5% vermindert.

Literatur

- Bender J., U. Hertstein, C.R. Black., 1999. „Growth and yield responses of spring wheat to increasing carbon dioxide, ozone and physiological stresses: a statistical analysis of “ESPACE-wheat” results”. *European Journal of Agronomy* 10: 185-195.
- Delgado, E., Mitchell, R.A.C., Parry, M.A.J., Driscoll, S.P., Mitchell, V.J., Lawlor, D.W., 1994. “Interacting effects of CO₂ concentration, temperature and nitrogen supply on the photosyntheses and composition of winter wheat leaves”. *Plant Cell Environment* 17, 1205-1213
- Kübler Ernst, 1994: “Weizenanbau”. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart 1994
- Mitchell R. A. C., Mitchell V. J., Driscoll S.P., Franklin J. and Lawlor D. W., 1993. “Effects of increased CO₂ concentration and temperature on growth and yield of winter wheat at two levels of nitrogen application”. *Plant Cell Environment* 16: 521-529
- Van Oijen, M., Scharpendonk, A.H.C.M., Jansen, M.J.H., Pot, C.S., van Kleef, J., Goudraan, J., 1998. “Effects of elevated CO₂ on development and morphology of spring wheat grown in cooled and non-cooled open-top chambers.” *Australian Journal Plant Physiology* 25, 617-626.

Präsentation von Ergebnissen aus dem ‚KIK – Projekt‘

Der Einfluss von erhöhtem CO₂ auf Wachstum und Produktivität landwirtschaftlicher Kulturpflanzen.

von Prof. Dr.Dr.h.c. Harald Bolhàr-Nordenkamp

1. 13TH INTERNATIONAL CONGRESS OF PHOTOSYNTHESIS, MONTREAL, CANADA from the 29th of August to the 4th of September 2004

- a) POSTER- Presentation:S6D-1 # 127, plus 3 minutes oral.
(Als Voll-Beitrag in den Proceedings PS2004)

CO₂ enrichment and increasing temperature induce different effects on ontogenesis of *Triticum durum* L. and *Vicia faba*

R.B. Linke¹, H.R. Bolhàr-Nordenkamp¹, M.H. Meister¹, E. Pfundtner²

¹ University of Vienna, Institute of Ecology and Conservation Biology, Althanstr. 14, 1090 Vienna, Austria

² Austrian Agency for Health and Food Safety (AGES), Spargelfeldstraße 191, 1220 Vienna.

- b) Advertisement of the 17th International Botanical Congress in Vienna.
IBC2005s.ppt. <http://www.abc2005.ac.at>

2. DEPARTMENT PLANT BIOLOGY AND CROP SCIENCES UNIVERSITY OF ILLINOIS AT URBANA-CHAMPAIGN, USA: From the 5th to the 12th of August

Head: Prof. Dr. Stephen P. LONG

- a) Working group Seminar: CO₂ enrichment and increasing temperature induce different effects on ontogenesis of *Triticum durum* L. and *Vicia faba*. Linke, Bolhàr-Nordenkamp, Meister, Pfundtner.
- b) Besichtigung des SOY-FACE: 16 Begasungsringe im Feiland: CO₂, Ozon, in Kombination und im Vergleich zu „ambient“ Bedingungen.
Probenentnahme für pflanzenanatomische Untersuchungen am IECB in Wien
- c) Besichtigung des Versuchs *Miscanthus giganteus* – Energy from Biomass.
Entnahme von Rhizomstücken zur Kultur in Wien
- d) Department Seminar: Chlorophyll-Fluorescence, Stress, Photosynthesis: FluorEco03a.ppt. Bolhàr-Nordenkamp et al. 2004
- e) Public Lecture: Green Technology, Green Industry, Global Change, Energy and Carbon accounting.
GreenTechP3aa.ppt, Bolhàr-Nordenkamp & Meister 2004.
- f) Advertisement of the 17th International Botanical Congress in Vienna.
IBC2005s.ppt. <http://www.abc2005.ac.at>

3. SERC, SMITHSONIAN ENVIRONMENTAL RESEARCH CENTER, EDGEWATER, MARYLAND, USA

Head of CO₂ Lab: Prof.Dr.Bert DRAKE

- a) Working group Seminar: CO₂ enrichment and increasing temperature induce different effects on ontogenesis of *Triticum durum* L. and *Vicia faba*. Linke, Bolhàr-Nordenkampf, Meister, Pfundtner.
- b) Besichtigung des weltweit längsten CO₂ - Experimentes mit Open Top Chambers (seit 1987)
- c) Public Lecture: Green Technology, Green Industry, Global Change, Energy and Carbon accounting.
GreenTechP3aa.ppt, Bolhàr-Nordenkampf , Meister 2004.
- d) Advertisement of the 17th International Botanical Congress in Vienna.
IBC2005s.ppt. <http://www.abc2005.ac.at>

Manuskript veröffentlicht in den Proceedings des „13TH INTERNATIONAL CONGRESS OF PHOTOSYNTHESIS, MONTREAL, CANADA”

CO₂ ENRICHMENT AND INCREASING TEMPERATURE INDUCE DIFFERENT EFFECTS ON ONTOGENESIS OF *TRITICUM DURUM* L. AND *VICIA FABA* SSP. *FABA* L.

R.B. Linke¹, H.R. Bolhàr-Nordenkamp¹, M.H. Meister¹, E. Pfundtner²

¹ University of Vienna, Institute of Ecology and Conservation Biology, Althanstraße 14, 1090 Vienna

² Austrian Agency for Health and Food Safety (AGES), Spargelfeldstraße 191, 1220 Vienna

Keywords: CO₂ enrichment, temperature increase, drought stress, seasonal climate, *Triticum durum*, *Vicia faba*

INTRODUCTION

The ongoing rise in the atmosphere's CO₂ concentration has the potential to increase the quantity of global food production. Additional effects are frequently documented regarding plant traits and the concentrations of health-promoting or fitness-reducing plants constituents in animal and human food (LAWLOR AND MITCHELL, 1991). Atmospheric CO₂ enrichment generally enhances photosynthetic and growth rates (Bolhàr-Nordenkamp, 1976; LONG, 1991) causing an increase in standing biomass (IDSO AND IDSO, 2001) and/or an advanced ontogenetic development, as frequently observed with higher temperatures. This substantial shortening of the growth period provides less time for carbon fixation and reduces biomass accumulation, especially of annual species with determinate growth (Morison and Lawlor, 1999). Thus, a combined increase of CO₂ concentration and temperature does not necessarily translate into improved biomass production and higher yield and the limitations by other factors like water relations and the uptake of mineral nutrients become more prominent (AMTHOR, 2001).

MATERIALS AND METHODS

Plants (*Triticum durum* L. cv. Helidur and *Vicia faba* cv. Gloria) were grown in pots (Kick-Brauckmann) containing a mixture of two parts agricultural soil (6,33 kg) and one part (3,17 kg) quartz sand (particle size 0,2-2,0 mm) in two growth chambers supplied with 367 μmol.mol⁻¹ CO₂ (ambient) and 700 μmol.mol⁻¹ CO₂ +3°C (elevated).

Table 1. Climatic conditions (d: day; n: night)

SPRING	temperature	ambient	d: 07-14°C n: 06-12°C
		elevated	d: 10-17°C n: 09-15°C
	relative humidity		d: 60-80% n: 75-90%
	day length		13,5h
EARLY SUMMER	temperature	ambient	d: 13-23°C n: 12-20°C
		elevated	d: 16-26°C n: 15-23°C
	relative humidity		d: 50-90% n: 60-90%
	day length		15,5h
SUMMER	temperature	ambient	d: 17-28°C n: 14-20°C
		elevated	d: 20-31°C n: 17-23°C
	relative humidity		d: 40-85% n: 50-90%
	day length		17h

Plants were subjected to different water regimes (drought: 45% and well watered: 75% of field capacity). *T. durum* plants received a total N amount of 2,25g/pot (315kg/ha) and 5g of the N free basic fertilizer “Flory Basisdünger 1”. Prior to sowing of *V. faba* agricultural soil was fertilized with 0,3g N per pot (42kg/ha). Additionally, plants were fertilized with 5g “Flory Basisdünger 1”. For inoculation a mixed *Rhizobium sp.* Preparation (Radicin) was used.

Gas exchange measurements on wheat were carried out using a Li 6400 Portable Photosynthesis System (LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA) and for gas exchange measurements on bean a CIRAS-I (PP-Systems, U.K.) was used.

Measurements of leaf conductance were performed with a steady state porometer (PMR-4, PP-Systems; U.K.), data being collected for both adaxial (upper) and abaxial (lower) leaf surface.

Calorific values of plant tissue (on a basis of ash-free dry weight) were determined with an adiabatic bomb calorimeter (IKA, Type C5000 A).

RESULTS

Under 'elevated conditions' light saturated photosynthetic rates (A_{sat}) of *Triticum durum* was decreased in spring (-37%), whereas in early summer (flower set; +82%) and summer (early milk dough stage; +117%) A_{sat} significantly increased. *Vicia faba* plants showed an increase in A_{sat} throughout ontogenesis (average: +34%). Additional moderate drought stress reduced A_{sat} of both plants (*T. durum* -16%, *V. faba* -6%; Figure 1).

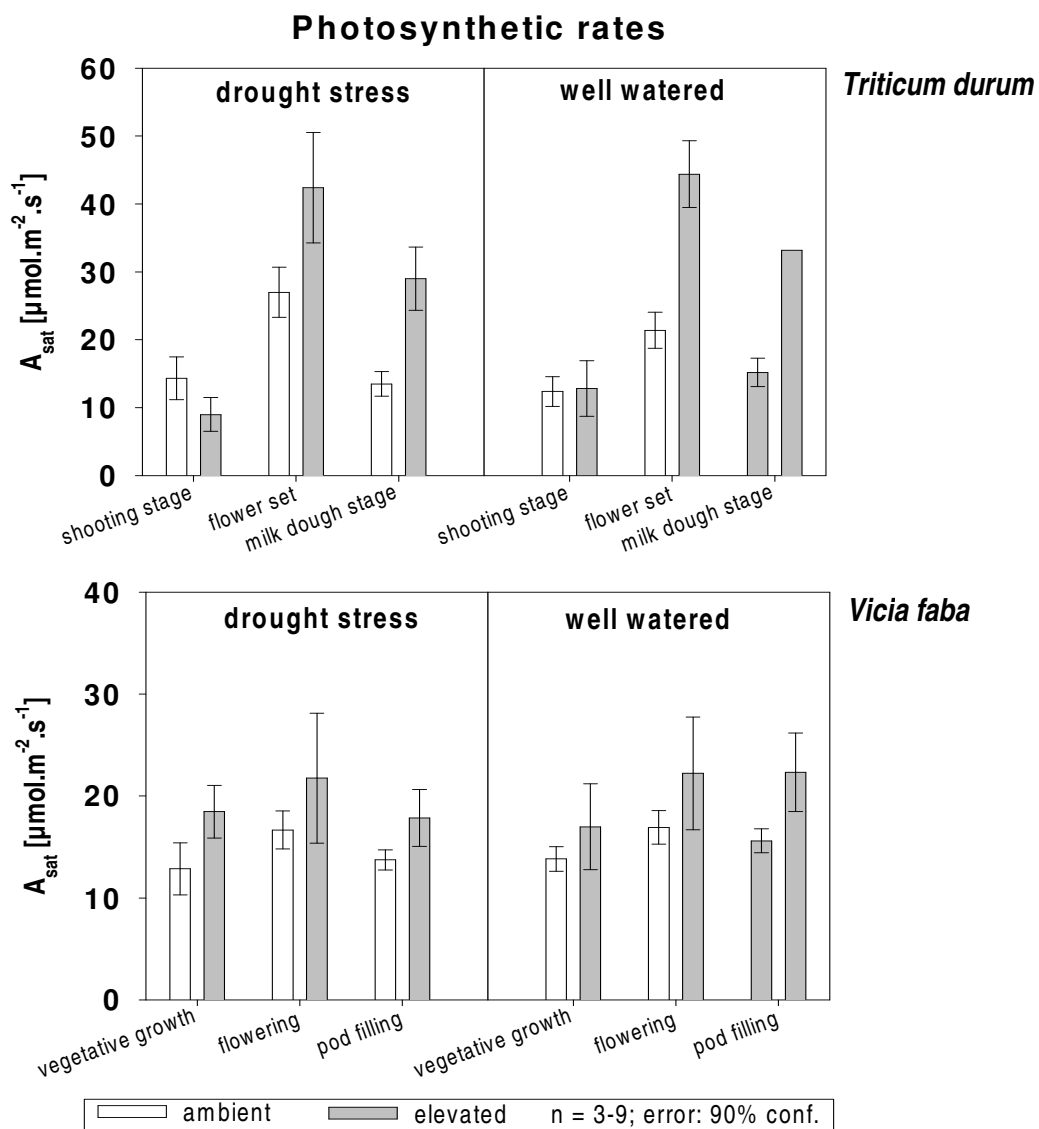


Figure 1. Photosynthetic rates (A_{sat}) of *Triticum durum* and *Vicia faba* grown under ambient ($367 \mu\text{mol.mol}^{-1} \text{CO}_2$) and elevated ($700 \mu\text{mol.mol}^{-1} \text{CO}_2$, $+3^\circ\text{C}$) conditions.

T. durum under 'elevated conditions' showed a significantly higher leaf conductance (g_L) on the adaxial leaf (upper) surface in early summer (+53%) and summer (+55%), but a decrease during spring (-52%). On the abaxial (lower) leaf surface, however, a decrease of g_L could be observed throughout growth (-31%), whereas in *V. faba* the decrease of g_L was observed on both leaf surfaces throughout ontogenesis (upper -18%, lower -32%). Moderate drought stress substantially reduced g_L of both species. Higher reductions were observed with 'elevated grown' plants (*T. durum* -41%, *V. faba* -26%; Figure 2).

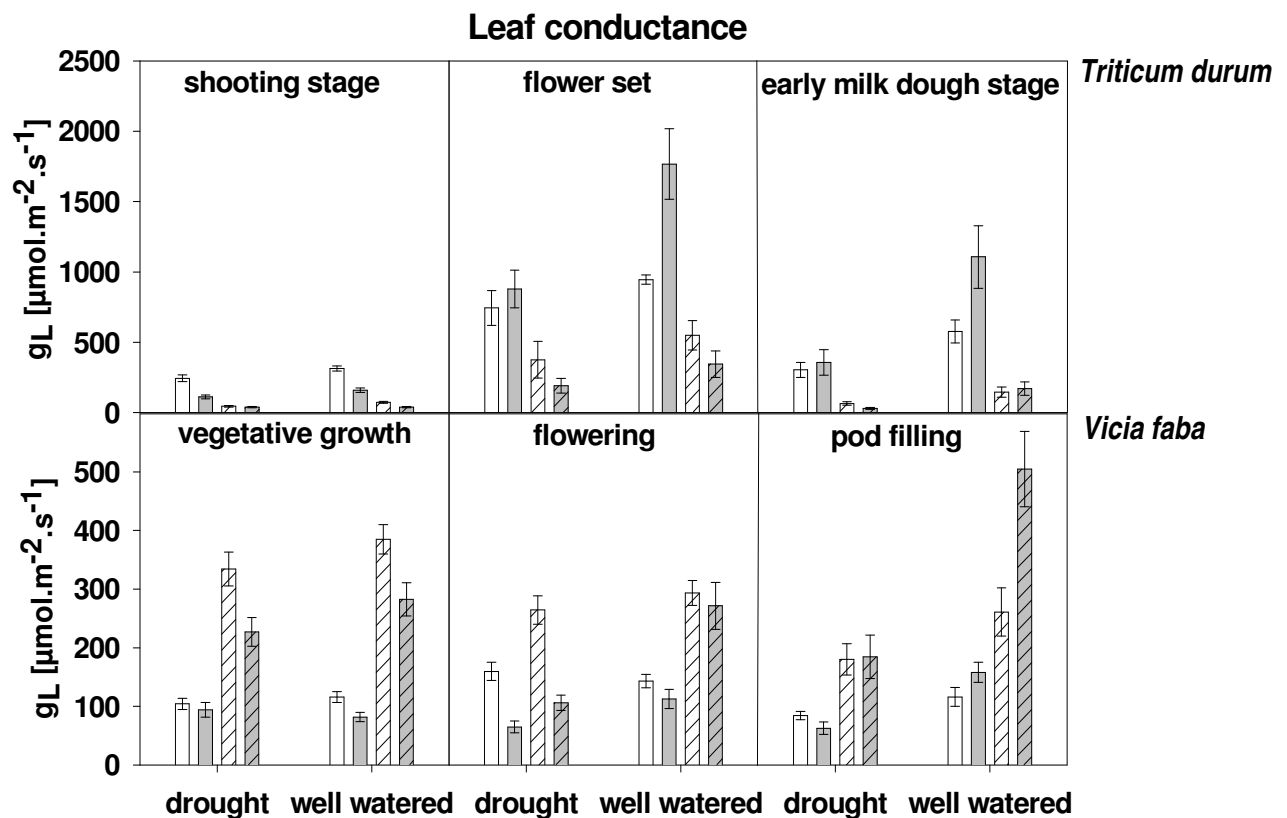


Figure 2. Leaf conductance (g_L) of *Triticum durum* and *Vicia faba* grown under ambient ($367 \mu\text{mol.mol}^{-1} \text{CO}_2$) and elevated ($700 \mu\text{mol.mol}^{-1} \text{CO}_2$, $+3^\circ\text{C}$) conditions.

Under 'elevated conditions' the harvest index (HI) of both plants increased when exposed to moderate drought stress (*T. durum* +6%, *V. faba* +4%). However, with well watered plants a small reduction of the HI was observed (*T. durum* -4%, *V. faba* -8%). Moderate drought stress

reduced HI of 'ambient grown' plants (*T. durum* -2% and *V. faba* -5%) and increased HI of 'elevated grown' plants (*T. durum* +9% and *V. faba* +8%).

'Elevated conditions' led to very small and inconsistent changes in the calorific value of the plant tissue. In the grain of *T. durum* a small but significant increase of the calorific value (+1%) was found, whereas in roots the value decreased (-1%). *V. faba* showed an increase in the calorific value only in the roots (+1,3%) whereas the value decreased in seeds and straw (-1,2% and -1,7%). Subjecting plant to moderate drought stress calorific values generally increased of *T. durum* (+0,6%; n.s.) and in 'elevated grown' *V. faba* (+0,4%; sig.).

DISCUSSION

An increase in the atmospheric [CO₂] is reported to increase photosynthetic rates in a wide range of plants (STIRLING et al., 1997; MORISON, 1999), a result which confirms the present study. In *V. faba* an increase of A_{sat} could be observed throughout the whole vegetation period. However, in *T. durum* a stimulation of photosynthetic rates occurred only at flower set and at early milk dough stage which can be explained by the fact that an increase of photosynthetic rates due to the influence of increased atmospheric [CO₂] becomes more evident under higher temperatures (BOLHAR-NORDENKAMPF, 1976; Vogel and Curtis, 1995). Moderate drought stress reduced photosynthetic rates of *V. faba* and elevated grown *T. durum* throughout the whole vegetation period. In ambient grown *T. durum* a reduction of A_{sat} became evident only at the later stages of development. These reaction patterns were seen as a result of the interactive response to a higher diffusion gradient for CO₂ and to an increasing water vapour saturation deficit with higher temperatures.

The finding of lower leaf conductance in *V. faba* under 'elevated conditions' is in line with most other reports (e.g.: MITCHELL et al., 2001). Both for the assimilation rate and leaf conductance a seasonal pattern could be observed in *T. durum*. APPLE et al. (2000) found no difference in leaf conductance due to the influence of increased [CO₂] but rising temperature caused an increase in leaf conductance. Highest values for leaf conductance were observed under elevated CO₂ and temperature. For the present study this could mean that the increase of leaf conductance observed in *T. durum* under 'elevated conditions' resulted, at least partly, from the increase in temperature. The observation of lower leaf conductance due to mild water shortage in *T. durum* and *V. faba* is in line with other studies (e.g.: MITCHELL et al.,

2001). More severe reductions were observed with 'elevated grown' plants (*T. durum* -41%, *V. faba* -26%) as a result of the higher saturation deficit and the low water potential in air.

VAN OIJEN et al. (1999) reported a decrease in HI due to the influence of growth at elevated [CO₂], WHEELER et al. (1996) did not observe any changes in HI and MCKEE et al. (1994) found an increase in HI under the influence of elevated [CO₂] which corresponds with the present study. HI of well watered plants increased compared to drought stressed plants where HI decreased under 'elevated conditions'. WU et al. (2000) also found an increase of HI in well watered plants of *V. faba* compared to a decrease in drought stressed plants grown under elevated [CO₂]. Water stress is reported to have either positive (SANCHEZ, 1998) or negative effects (MWANAMWENGE, 1999) on HI. In the present study a decrease of HI in drought stressed plants was observed in 'ambient' grown plants compared to an increase in 'elevated' grown plants. It was concluded that drought stress resulted in an intensified carbon allocation to roots, which was partly compensated by elevated CO₂.

Calorific values are mirroring the source sink relations, which are determined by the photosynthetic rates and the possibility to grow. Thus, high photosynthetic rates combined with temporally limited growth will lead to higher calorific values of the organ. The analysis of calorific values (J/g) of plants tissue at final harvest showed only small differences between plant material grown at 'ambient' or 'elevated' conditions. Significant differences were only observed in kernel of *T. durum* and in pods, straw and roots of *V. faba*. This leads to the assumption that most of the assimilated carbon was invested in faster growth and not in the production of higher energy consuming processes and/or substances. Significant changes in calorific values of total biomass were only observed in *V. faba* (decrease). Moderate drought stress increased calorific values of roots, straw and seeds of *T. durum* and *V. faba* irrespectively of growth [CO₂].

REFERENCES

- AMTHOR JS (2001) *Field Crops Research* **73**: 1-34
- APPLE M (2000) *Int. J. Plant Sci.* **161**(1): 127-132.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF HR (1976) *Biochem. Physiol. Pflanzen* **169**: 121-161
- IDSO SB AND IDSO KE (2001) *Env. and Exp. Bot.* **45**: 179-199
- LAWLOR DW AND MITCHELL RAC (1991) *Plant, Cell and Environment* **14**: 807-818

- McKEE IF, WOODWARD FI (1994) *New Phytologist* **127**: 447 - 453.
- MITCHELL RAC, MITCHELL VJ, LAWLOR DW, (2001) *Global Change Biology* **7**: 599-611.
- MORISON JIL AND LAWLOR DW (1999) *Plant, Cell and Environment* **22**: 659-682.
- MWANAMWENGE J, LONG SP, SIDDIQUE KHM AND COCKS PS, (1999) *European Journal of Agronomy* **11**(1): 1-11.
- SÁNCHEZ FJ, MANZANARES M, DE ANDRES EF, TENORIO JL AND AYERBE L, (1998) *Field Crops Research* **59**(3): 225-235.
- STIRLING CM, DAVEY PA, WILLIAMS TG, LONG SP, (1997) *Global Change Biology* **3**: 237-246.
- VAN OIJEN M, SCHAPENDONK HCM, JANSEN MJH, POT CS, MACIOROWSKI R., (1999) *Global Change Biology* **5**: 411-421.
- VOGEL CS, CURTIS PS (1995) *Global Change Biology* **1**: 55-61.
- WHEELER TR, HONG TD, ELLIS RH, BATTIS GR, MORISON JIL, HADLEY P, (1996) *Journal of Experimental Botany* **47**: 623-630
- WU D-X, WANG G-X (2000) *Environmental and Experimental Botany* **43**: 131-139.