

Der Tagesgang des Blattwachstums von Deutsch Weidelgras wird vom CO₂- und Wasserdampfgehalt der Atmosphäre beeinflusst

Baca Cabrera J. C., Hirl R., Zhu J., Schäufele R., Schnyder H.

Technische Universität München, Lehrstuhl für Grünlandlehre, 85354 Freising

juan.baca@tum.de

Einleitung und Problemstellung

Blattwachstum kann als ein integrierender Entwicklungsprozess der Pflanzen angesehen werden (Van Volkenburgh, 1999). Dies ist ganz ausgesprochen bei Futtergrasbeständen im vegetativen Wachstum der Fall. Bei Gräsern beschränkt sich das Blattwachstum auf den, von Blattscheiden älterer Blätter eingehüllten, unteren Teil des wachsenden Blattes. Dort, in der Blattwachstumszone, führt aktive Zellteilung, -streckung und -differenzierung zur Bildung von vollständig entwickeltem Gewebe welches nach dem Erscheinen (Hervortreten aus der umhüllenden Blattscheide) vollständig funktionell ist (Schnyder et al., 2000). Voll ausgewachsene Blätter sind für die Lichtinterzeption, die Photosynthese und die Transpiration von Pflanzen verantwortlich und spielen dementsprechend eine entscheidende Rolle beim Bestandeswachstum. Umgekehrt ist auch der Blattwachstumsprozess selbst von der Verfügbarkeit von Ressourcen wie Wasser, Nährstoffen und Assimilaten abhängig. Schließlich hemmt Wasserstress (durch Bodentrockenheit oder niedrige Luftfeuchte) das Blattwachstum.

Die genannten Faktoren können mit dem Klimawandel variieren. So kann die steigende CO₂-Konzentration die Verfügbarkeit von Kohlenhydraten durch eine Erhöhung der Photosyntheserate beeinflussen (Kimball, 2016). Prinzipiell sind auch hydraulische Limitierungen des Blattwachstumsprozesses (Tardieu et al., 2018), durch Effekte von Luftfeuchte und CO₂ auf die stomatäre Leitfähigkeit und Transpiration denkbar. Diese vermuteten Zusammenhänge zwischen den Klimawandelparametern ‚Luftfeuchte‘ bzw. ‚CO₂-Konzentration‘ und dem Blattwachstum wurden jedoch bisher nicht geprüft.

In der vorliegenden Arbeit untersuchten wir deshalb in Klimakammerexperimenten die Wirkungen kontrastierender CO₂-Konzentrationen und Luftfeuchten auf ein breites Spektrum physiologischer und morphogenetischer Parameter des Blattwachstums in Deutsch Weidelgras (*Lolium perenne* L.): die Endlänge und durchschnittliche Breite der Blätter, den Tagesgang des Blattwachstums, die Länge und Zahl der gebildeten Epidermiszellen, sowie – jeweils am Ende der Licht und Dunkelperiode – das Wasserpotential der jüngsten vollständig entwickelten Blätter, und das osmotische Potential und den Turgordruck in den Blattwachstumszonen. Zusätzlich untersuchten wir die stomatäre Leitfähigkeit und die Transpirationsrate junger vollständig entwickelter Blätter.

Material und Methoden

Einzelpflanzen der Dt. Weidelgras Sorte ‘Acento’ wurden in mit Sand gefüllten Röhren etabliert und in Klimakammern (Convicon PGR15, Convicon, Winnipeg, Canada) bei drei CO₂-Konzentrationsstufen (konstant 200, 400 oder 800 ppm) und zwei Luftfeuchten (50 oder 75% relative Feuchte während der Lichtperiode) angezogen. In allen Verfahren (CO₂ × Luftfeuchte Kombinationen, $n=6$) wurde die Luftfeuchte in der Nacht auf 75% gesetzt. In der 16-h Lichtperiode wurde die photosynthetisch aktive Strahlung bei konstant $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gehalten. Die Tag-/Nachttemperatur betrug 20/16 °C. Jedes Verfahren wurde mit mindestens zwei Kammerwiederholungen repliziert.

Alle Untersuchungen wurden innerhalb eines 2-Wochenintervalls nach Bestandesschluss (7 Wochen nach Ansaat) durchgeführt. Blattwachstumsraten (mm h^{-1}) wurden aus täglichen Längenmessungen wachsender Blätter berechnet. Dargestellt sind hier Blattwachstumsraten aus der Phase, in welcher die Blattspreiten 45-65% ihrer Endlänge erreicht hatten. Zusätzlich wurden die Blattwachstumsraten an zwei aufeinanderfolgenden Tagen am Ende der Licht- und Dunkelperiode gemessen. Alle Messungen erfolgten jeweils beim Haupttrieb von acht zufällig gewählten Pflanzen pro Kammer. Am Ende der Messperiode wurden die Pflanzen geerntet, um morphologische Merkmale (Zelllänge, Zellzahl, Blattfläche, Blattbreite, Blattdicke) sowie die Trockenmasse zu bestimmen.

Parallel wurde bei anderen Pflanzen vom gleichen Bestand die stomatäre Leitfähigkeit und die Transpiration vollständig entwickelter Blätter ($n=6-12$ pro Verfahren) mit Hilfe eines portablen Blatt- $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechselsystems (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA) gemessen. Außerdem wurde das Wasserpotential vollständig entwickelter Blättern ($n=8$) mit einer Schölander Bombe (Turner, 1981) und das osmotische Potential der Wachstumszonen ($n=4$) mit einem Osmometer (Wescor 5100C, Wescor Inc., Logan, UT, USA) bestimmt. Diese Messungen wurden sowohl am Ende der Licht- als auch der Dunkelperiode durchgeführt. Der Turgordruck wurde aus der Differenz zwischen Wasserpotential und osmotischem Potential berechnet.

Ergebnisse und Diskussion

Die CO_2 Konzentration und Luftfeuchte übten einen markanten Einfluss auf den Tagesgang des Blattwachstums aus. Insbesondere bei 200 ppm CO_2 und niedriger Luftfeuchte variierte die Blattwachstumsrate im Tagesgang enorm. Der Tagesgang wurde durch die Erhöhung von CO_2 und Luftfeuchte stark gedämpft, obwohl in allen Verfahren die nächtliche Blattwachstumsrate höher war (Abbildung 1). Interessanterweise hatten die Verfahren keinen signifikanten Effekt auf die tägliche Blattwachstumsrate; d.h. je stärker die Blattwachstumsrate im Licht gemindert war, umso stärker wurde sie im Dunkeln gefördert. Im Übrigen hatten CO_2 und Luftfeuchte kaum bzw. keine Effekte auf die untersuchten morphologischen Merkmale (s.o.), die mit dem Blattwachstumsprozess zusammenhängen (nicht dargestellt).

Niedrige CO_2 -Konzentration und Luftfeuchte hatten einen besonders starken Effekt auf den Tagesgang von Wasserpotential, osmotischem Potential und Turgordruck (nicht dargestellt). Besonders das Wasserpotential und der Turgordruck wurden durch die Kombination von niedriger CO_2 -Konzentration und niedriger Luftfeuchte (d.h. hohem Wassersättigungsdefizit der Luft) sehr stark erniedrigt. Messungen am Ende der Dunkelperiode zeigten jedoch keine Verfahrensunterschiede in den Wasserstatusvariablen (nicht dargestellt). Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass die beobachtete, verfahrensabhängige Variation im Tagesgang des Blattwachstums auf CO_2 - und Luftfeuchteeffekten in der Lichtperiode beruhten, und diese kompensatorisches Wachstum in der Nacht nach sich zogen.

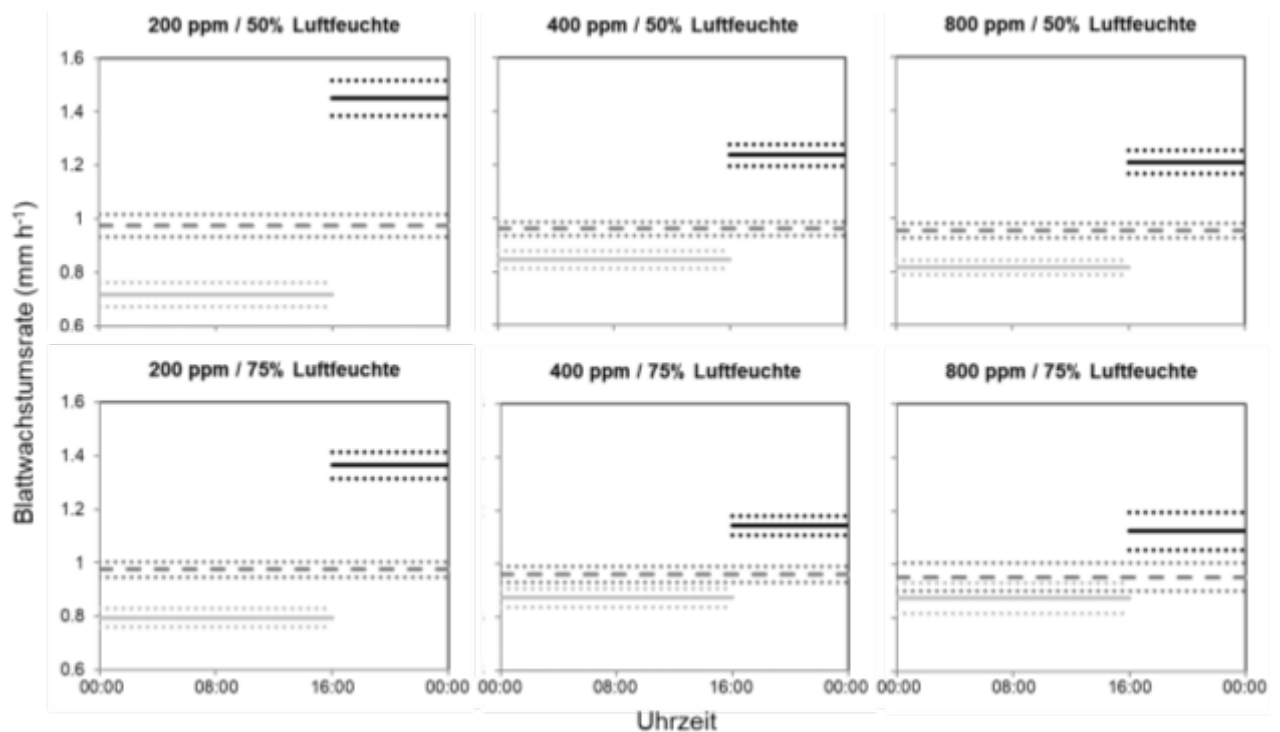


Abb. 1: Effekt von CO₂-Konzentration und Luftfeuchte auf die Blattwachstumsrate während der Licht- (durchgezogene, hellgraue Linie) und Dunkelperiode (durchgezogene, schwarze Linie), sowie mittlere tägliche Blattwachstumsrate (gestrichelte, dunkelgraue Linie). Die gepunkteten Linien zeigen den Standardfehler für jede Behandlung und Blattwachstumsperiode.

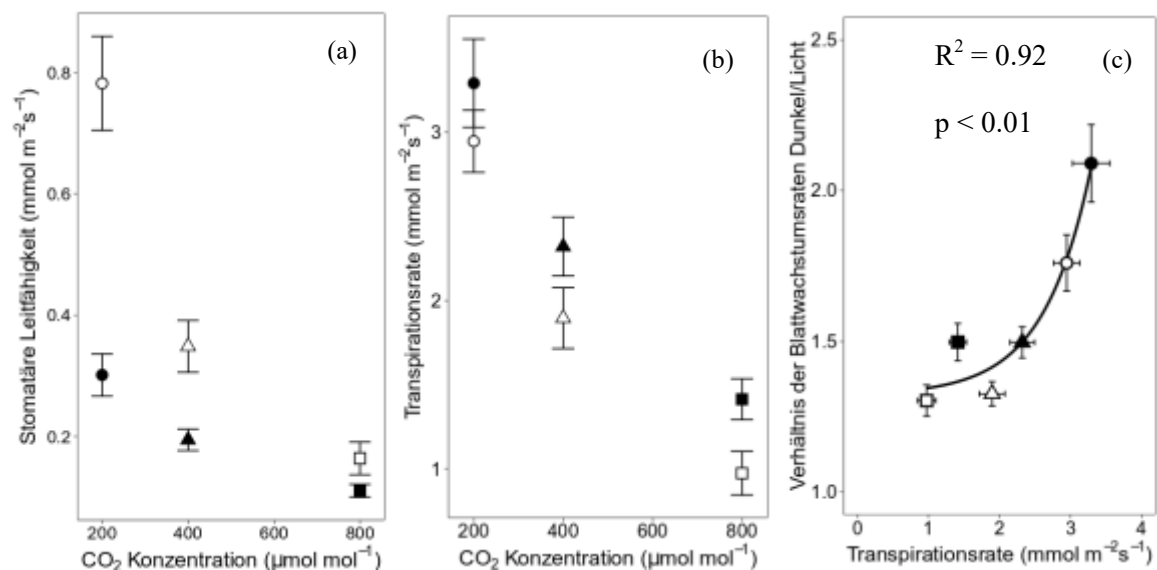


Abb. 2: Effekt von CO₂-Konzentration und Luftfeuchte auf stomatäre Leitfähigkeit (a) und Transpirationsrate (b) in der Lichtperiode; und Zusammenhang zwischen Transpiration und dem Verhältnis der Blattwachstumsraten im Dunkeln und Licht (c). Offene Symbole: 75% relative Luftfeuchte; geschlossene Symbole: 50% relative Luftfeuchte. Kreise: CO₂ = 200 ppm; Dreiecke: CO₂ = 400 ppm und Rechtecke: CO₂ = 800 ppm. Durchgezogene Linie in (c): gefittetes exponentielles Modell.

Die beobachteten Verfahrenseffekte auf Blattwachstum und Wasserstatus im Licht beruhen wahrscheinlich auf den Wirkungen der Umweltparameter auf die Transpiration (man beachte den engen Zusammenhang zwischen der Transpiration und dem Verhältnis der Blattwachstumsraten im Dunkeln und Licht; Abbildung 2c). Die Transpiration ihrerseits wurde maßgeblich von CO₂ und Luftfeuchteffekten auf die stomatäre Leitfähigkeit beeinflusst (Transpiration = stomatäre Leitfähigkeit × Wassersättigungsdefizit der Luft).

Die starken Effekte von CO₂ und Luftfeuchte auf die stomatäre Leitfähigkeit beruhen auf deren Regelfunktion bei der CO₂-Aufnahme (Photosynthese) und Wasserabgabe (Transpiration). Unsere Untersuchungen deuten also darauf hin, dass die Reaktion der Blätter im Licht stärker von der (stomatären) Optimierung des Gaswechsels kontrolliert wird, als von dessen Auswirkungen auf den Wasserstatus in der Blattwachstumszone und ihre Regulation. Interessant ist, dass dieser Effekt keine negativen Folgen für das Blattwachstum hatte, da die Blattwachstumszonen Minderwachstum im Licht durch Mehrwachstum im Dunkeln kompensieren konnten.

Schlussfolgerungen

Unsere Ergebnisse zeigen, dass das Blattwachstum ein hoch komplexer Prozess ist, der nicht nur von der CO₂-Konzentration in der Atmosphäre (CO₂-Düngung) abhängig ist, sondern auch u. a. auf der Regulierung des Wasserstatus, den Interaktionen mit anderen Umweltvariablen und dem Wachstumstageszyklus beruht. Die gewonnenen Erkenntnisse leisten einen Beitrag zur Diskussion über Source- und Sinklimitierung (siehe z.B. Körner, 2015), und liefern neue Einsichten bezüglich der Wachstumsoptimierung bei Gräsern im Rahmen des Klimawandels.

Literatur

- Kimball B.A. (2016): Crop responses to elevated CO₂ and interactions with H₂O, N, and temperature. *Current Opinion in Plant Biology*, 31, 36-43.
- Körner C. (2015): Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 107-114.
- Schnyder H., Schäufele R., de Visser R., Nelson C.J. (2000). An integrated view of C and N uses in leaf growth zones of defoliated grasses. In: Lemaire G., Hodgson J., Moraes A., Cavalho P.C., Nabinger C., eds. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. Cambridge, UK: CAB International, 41–60.
- Tardieu F., Simonneau T., Muller B. (2018): The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 733-759.
- Van Volkenburgh E. (1999): Leaf expansion – an integrating plant behaviour. *Plant, Cell and Environment*, 22, 1463-1473.