Einfluss von erhöhter atmosphärischer CO_2 Konzentration und Trockenstress auf die Photosynthese von *Aronia melanocarpa* und *Ulmus glabra*

Auswirkungen physiologischer Prozesse auf die Baumentwicklung

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften, Fachbereich Biologie

der Universität Hamburg

vorgelegt von Verena Katharina Becker

Hamburg, 2014

Effect of elevated carbon dioxide concentration and drought stress on photosynthesis of *Aronia melanocarpa* and *Ulmus glabra*

Impacts of physiological processes on tree growth

Dissertation with the aim of achieving a doctoral degree at the Faculty of Mathematics, Informatics and Natural Sciences, Department of Biology

of Universität Hamburg

submitted by Verena Katharina Becker

2014 in Hamburg

– Korrigierte Fassung –

Tag der Disputation: 29. August 2014

Folgende Gutachter empfehlen die Annahme der Dissertation:

Erstgutachter:	Prof. Dr. Jörg Fromm Zentrum Holzwirtschaft, Universität Hamburg Leuschnerstr. 91 D-21031 Hamburg
Zweitgutachter:	Prof. Dr. Michael Köhl Zentrum Holzwirtschaft, Universität Hamburg Leuschnerstr. 91 D-21031 Hamburg

Mitglieder der Prüfungskommission:

Prof. Dr. Udo Mantau (Vorsitz)
Zentrum Holzwirtschaft, Universität Hamburg
Leuschnerstr. 91, D-21031 Hamburg

Prof. Dr. Jörg Fromm
Zentrum Holzwirtschaft, Universität Hamburg
Leuschnerstr. 91, D-21031 Hamburg

Prof. Dr. Michael Köhl
Zentrum Holzwirtschaft, Universität Hamburg
Leuschnerstr. 91, D-21031 Hamburg

Meinen Eltern

Meiner Schwester

Meinen Großeltern

Danksagung

Beginnen möchte ich mit den Personen, denen meine Arbeit gewidmet ist, mit meiner Familie. Ihr vorbehaltloses Vertrauen in meine Entscheidungen hat mich stets bestärkt, meinen eigenen Weg zu gehen. Ohne mich zu lenken, haben sie mich zu dem gemacht, was ich heute bin.

"I sustain myself with the love of family."

— Maya Angelou

Meinen Freunden möchte ich für die vielen Worte und Taten danken. Zu wissen, auf wen man sich verlassen kann, ist eine gute Sache ☺ Tag & Nacht!

Prof. Dr. Jörg Fromm danke ich für das interessante Promotionsthema und für die Möglichkeit, die Arbeit am Zentrum Holzwirtschaft durchzuführen.

Für fachlichen, technischen und persönlichen Beistand am Institut danke ich Gabriele Lütje, Silke Lautner, Daniela Nissen, Regina Schröter, Tanja Potsch, Walter Liese und Eckhard Melcher. Für die Betreuung meiner Versuchspflanzen danke ich den Gärtnern, insbesondere Otto Rühmann und Christian Csala.

"Nothing in life is to be feared, it is only to be understood.
Now is the time to understand more, so that we may fear less."

— Marie Curie

[*] Sir John Tenniel, Tenniel Illustrations for Alice in Wonderland (1864)

Eidesstattliche Versicherung

Declaration on oath

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Dissertationsschrift selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

I hereby declare, on oath, that I have written the present dissertation by my own and have not used other than the acknowledged resources and aids.

Hamburg, 3. Juni 2014 Verena Katharina Becker

Abstract

Still progressively increasing its atmospheric concentration, the main greenhouse gas carbon dioxide (CO_2) is accelerating the on going climate change and its consequences. An increase in drought is associated with climate change in temperate zones. The hence induced changes in the natural environment also impact the growth characteristics of trees. With this in mind, two tree species (*Aronia melanocarpa* and *Ulmus glabra*) were cultivated for one growing season in greenhouses under actual conditions (≈ 380 ppm), as well as under strongly elevated (950 ppm) atmospheric CO_2 concentration (eCO_2). In addition, half of the individuals of each variation sustained drought stress.

Gas exchange was measured for the two species through one growth period. The results showed significant differences to the impact of eCO_2 and drought as to be expected. For gas exchange an increased CO_2 uptake and decreased transpiration were observed under eCO_2 and normal irrigation, whereas CO_2 uptake and transpiration decreased under drought stress and actual CO_2 level. To understand further the interaction between these two impacts, three interaction schemes were applied. They are based on the direction of changes caused by eCO_2 and drought. A distinction is made between "parameter is increased by both, eCO_2 and drought", "parameter is decreased by both, eCO_2 and drought" and "eCO_2 increases, whereas drought decreases the parameter". The schemes predict if the single effect of eCO_2 or drought is increased or decreased when factors act in combination. Hence we can answer the question,

- how the effect of eCO_2 changes under drought, compared to normal irrigation and
- how the effect of drought changes under eCO_2, compared to actual CO_2 concentration.

Changes in biomass production show that eCO_2 and drought led to specific growth characteristics. Biomass production is stimulated by eCO_2 and decreases by drought stress. Leaves were investigated for leaf thickness, stomata density and stomata size. All parameters adapt in the expected way. An increase in leaf thickness occurred caused by both environmental factors. Elevated CO_2 led to a bigger size but lower density, whereas drought led to a smaller size but higher density of the stomata. Above named schemes predicted the changes caused by interaction of eCO_2 and drought. They were confirmed by the actual results.

With regard to the carbon to nitrogen (C/N) ratio, different parts of the plants were examined. The C concentration was not affected by the two environmental factors. The concentration of N changes as a reaction to eCO_2 and drought. Its concentration decreases under eCO_2 and increases under drought stress. This interaction scheme for opposite effects of eCO_2 and drought on a parameter fits for most parts of *U. glabra*. Chemical analysis of the cell wall components shows no changes in cellulose and lignin contents, however the monomers of hemicelluloses change. In addition, the analysis of cell shapes shows a trend towards changes in hemicelluloses.

Aronia melanocarpa developed fruits (chokeberries) throughout the growth season. The ripening process was accelerated by eCO_2 and slowed down by drought stress.

The reaction of *A. melanocarpa* and *U. glabra* to short-term exposure of eCO_2 and drought stress confirmed the present state of knowledge. Interaction schemes were able to predict the interplay of eCO_2 and drought in most cases. Further investigation is needed to elucidate changes in hemicelluloses.

Kurzfassung

Die fortschreitende Erhöhung der Konzentration des Treibhausgases Kohlenstoffdioxid (CO_2) in der Atmosphäre beschleunigt den Klimawandel und seine Folgen, verbunden mit einer verstärkten Trockenheit in den gemäßigten Breiten. Die dadurch verursachten Veränderungen beeinflussen auch die Eigenschaften des Baumwachstums. Vor diesem Hintergrund wurden zwei Gehölze (*Aronia melanocarpa* und *Ulmus glabra*) für eine Wachstumsperiode in einem Gewächshaus gezogen, unter normaler (≈ 380 ppm) und stark erhöhter CO_2 Konzentration (950 ppm) (eCO_2). Zusätzlich wurde die Hälfte der Individuen beider CO_2 Varianten unter Trockenstress gesetzt.

Der Gaswechsel wurde über die Wachstumsperiode hinweg für beiden Arten gemessen. Die Ergebnisse zeigen signifikante Unterschiede für den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress in der erwarteten Form. Beobachtet wurden eine erhöhte CO_2 Aufnahmerate und eine reduzierte Transpiration für den Gaswechsel bei Einfluss von eCO_2 und normaler Bewässerung, wohingegen die CO_2 Aufnahmerate und auch die Transpiration durch den Einfluss von Trockenstress unter aktueller CO_2 Konzentration reduziert wurde.

Um die Interaktion der zwei Einflussfaktoren besser zu erkennen, wurden drei Interaktionsschemen entwickelt. Sie basieren auf der Richtung der Veränderung, die durch eCO_2 und Trockenstress hervorgerufen wird. Unterschieden wird zwischen „der Parameter nimmt durch eCO_2 und Trockenstress zu“, „der Parameter nimmt durch eCO_2 und Trockenstress ab“ sowie „der Parameter nimmt durch eCO_2 zu, durch Trockenstress hingegen ab“. Anhand dieser Schemen ist eine Aussage möglich, ob die Veränderung durch den alleinigen Einfluss von eCO_2 oder Trockenstress in kombinierter Wirkung verstärkt oder abgeschwächt wird. Folglich können die Fragen beantworten werden,

- wie sich der Einfluss von eCO_2 bei Trockenstress im Vergleich zu normaler Bewässerung verändert und
- wie sich der Einfluss von Trockenstress bei erhöhter CO_2 Konzentration im Vergleich zu normaler CO_2 Konzentration verändert.

Beobachtet wurden Veränderungen in der Biomasseproduktion, die zeigen, dass eCO_2 und Trockenstress zu spezifischen Veränderungen der Wachstumseigenschaften führen. Eine erhöhte Konzentration von CO_2 stimuliert die Biomasseproduktion, während Trockenstress diese reduziert. Die Blätter wurden auf Blattdicke, Stomagröße und Stomadichte untersucht. Die Blattdicke erhöht sich, stimuliert durch beiden Umweltfaktoren. Erhöhte Konzentrationen von CO_2 führen zu einer größeren Größe aber verringerter Dichte, während Trockenstress zu einer kleineren Größe, aber erhöhter Dichte der Stomata führt. Über die oben aufgezeigten Schemen konnten die Veränderungen beim Zusammenwirken von eCO_2 und Trockenstress für Blattdicke, Stomagröße und Stomadichte prognostiziert werden. Die Prognosen korrelieren mit den gemessenen Ergebnissen.

Unterschiedliche Pflanzenteile werden auf ihr Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff (C/N) untersucht. Die Kohlenstoffkonzentration verändert sich nicht durch die zwei

Umwelteinflüsse. Die Stickstoffkonzentration verändert sich als Reaktion auf eCO_2 und Trockenstress, sie sinkt durch eCO_2 und steigt durch Trockenstress. Das oben genannte Interaktionsschema für Parameter, die durch eCO_2 und Trockenstress in unterschiedliche Richtungen wirken wird abgesehen von einem Pflanzenteil von *U. glabra* bestätigt. Chemische Analysen der Zellwandbestandteile zeigen keine nennenswerten Veränderungen im Cellulose- und Ligningehalt, die Monomere der Hemicellulosen jedoch markante Veränderungen. In Verbindung mit den Ergebnissen der räumlichen Zelleigenschaften, besteht ein Trend zur Änderungen von Hemicellulosen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa hat während der Wachstumsperiode Früchte (Aroniabeeren) ausgebildet. Der Reifeprozess wurde durch eCO_2 beschleunigt und durch Trockenstress verlangsamt.

Die Kurzzeitadaption von *A. melanocarpa* und *U. glabra* an eCO_2 und Trockenstress bestätigt den aktuellen Wissenstand. Die Interaktionsschemen konnten die Wechselwirkungen von eCO_2 und Trockenstress in dem Gros der Fällen vorausbestimmen. Weitere Untersuchungen sollen die Veränderungen der Hemicellulosen genauer zu klären.

INHALT

1. KAPITEL – ALLGEMEINE EINLEITUNG 4

1.1. HINTERGRUND 5
1.2. ZIELSETZUNG DES ARBEIT 7
1.3. VERSUCHSMATERIAL 8
1.3.1. Die schwarze Apfelbeere – Aronia melanocarpa 8
1.3.2. Die Bergulme – Ulmus glabra 11
1.4. VERSUCHSAUFBAU 13
1.4.1. Gewächshaus 15
1.5. UNTERSUCHUNGEN 16
1.5.1. Untersuchungen während der Vegetationszeit 16
1.5.2. Untersuchungen des geernteten Materials 16
1.6. STATISTISCHES VERFAHREN 17

2. KAPITEL – HABITUS 19

2.1. EINLEITUNG 20
2.2. MATERIAL UND METHODEN 20
2.2.1. Ablauf der Ernte 20
2.2.1.1. Ulmus glabra 21
2.2.1.2. Aronia melanocarpa 22
2.3. ERGEBNISSE 22
2.3.1. Höhe der Pflanzen 22
2.3.2. Querschnittsflächen 23
2.4. DISKUSSION 25

3. KAPITEL – BLATT 27

3.1. EINLEITUNG 28
3.1.1. Photosynthese 28
3.1.2. Anatomie des Laubblattes 32
3.1.2.1. Blattdicke 33
3.1.2.2. Stomata 33
3.1.3. Gashaushalt der Pflanze 37
3.1.3.1. Gaswechsel im Hinblick auf Wasserdampf 37
3.1.3.1.1. Stomatäre Transpiration (E) 37
3.1.3.1.2. Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) 38
3.1.3.1.3. Wasserdampfdruckdefizit (VPD) 39
3.1.3.1.4. Zusammenhänge klären – Ohm'sches Gesetz 40
3.1.3.2. Gaswechsel im Hinblick auf Kohlenstoffdioxid 40
3.1.3.2.1. Nettophotosyntheserate (A) 40
3.1.3.2.2. Intrazelluläre CO_2 Konzentration (c_i) 41
3.1.3.2.3. Wassernutzungseffizienz (WUE) als abgeleitete Größe 42
3.1.3.3. Einfluss einer erhöhten CO_2 Konzentration & Trockenstress 42
3.1.4. Chemische Zusammensetzung 43
3.1.4.1. C/N Verhältnis 43
3.2. MATERIAL UND METHODEN 44
3.2.1. Anatomische Untersuchungen 44
3.2.1.1. Blattdicke 44
3.2.1.1.1. Aufbereitung des Materials 44
3.2.1.1.2. Einbettung in Acrylharz (LR White) 44
3.2.1.1.3. Messprinzip 45
3.2.1.1.4. Schneiden, präparieren & vermessen 45
3.2.1.2. Stomata (Aronia melanocarpa) 46
3.2.1.2.1. Aufbereitung des Materials 46
3.2.1.2.2. Messprinzip 47

3.2.2. Physiologische Untersuchungen ... *48*
3.2.2.1. Messung des Gaswechsels ... 48
3.2.2.2. Messprinzip ... 48
3.2.2.3. Messvorgang ... 49
3.2.3. Chemische Untersuchungen ... *50*
3.2.3.1. C/N Verhältnis ... 50
3.3. ERGEBNISSE ... 50
3.3.1. Anatomische Untersuchungen ... *50*
3.3.1.1. Blattdicke ... 50
3.3.1.2. Stomata (Aronia melanocarpa) ... 51
3.3.2. Physiologische Untersuchungen ... *53*
3.3.2.1. Nettophotosyntheserate (A) ... 53
3.3.2.2. Stomatäre Transpiration (E) ... 55
3.3.2.3. Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) ... 56
3.3.2.4. Wasserdampfdruckdefizit (VPD) ... 57
3.3.2.5. Intrazelluläre CO_2-Konzentration (c_i) ... 58
3.3.2.6. Wassernutzungseffizienz (WUE) ... 59
3.3.2.7. Zusammenfassung Gaswechsel ... 60
3.3.3. Chemische Untersuchungen ... *61*
3.3.3.1. C/N Verhältnis ... 61
3.4. DISKUSSION ... 62
3.4.1. Gaswechsel ... *62*
3.4.2. Blattdicke und Stomata ... *64*
3.4.3. C/N Verhältnis ... *66*

4. KAPITEL – STAMM ... 67

4.1. EINLEITUNG ... 68
4.1.1. Jahrringzuwachs ... *68*
4.1.2. Räumliche Zelleigenschaften ... *68*
4.1.3. C/N Verhältnis ... *68*
4.1.4. Kohlenhydrate und Lignin ... *69*
4.2. MATERIAL UND METHODEN ... 69
4.2.1. Jahrringzuwachs (Ulmus glabra) ... *69*
4.2.1.1. Probenentnahme ... 69
4.2.1.2. Schneiden und Färben ... 70
4.2.1.3. Bildanalyse mit ZEN ... 70
4.2.2. Räumliche Zelleigenschaften (Ulmus glabra) ... *71*
4.2.2.1. Aufbereitung des Materials ... 71
4.2.2.2. Messprinzip ... 72
4.2.3. C/N Verhältnis ... *73*
4.2.3.1. Aufbereitung des Materials ... 73
4.2.3.2. Messprinzip ... 74
4.2.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung ... *75*
4.2.4.1. Aufbereitung des Materials ... 75
4.2.4.2. Methode ... 75
4.3. ERGEBNISSE ... 77
4.3.1. Jahrringzuwachs (Ulmus glabra) ... *77*
4.3.2. Räumliche Zelleigenschaften (Ulmus glabra) ... *78*
4.3.2.1. Zusammenfassung räumlicher Zelleigenschaften ... 84
4.3.3. C/N Verhältnis ... *85*
4.3.3.1. Aronia melanocarpa ... 86
4.3.3.2. Ulmus glabra ... 87
4.3.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung ... *87*
4.4. DISKUSSION ... 89
4.4.1. Jahrringzuwachs ... *89*
4.4.2. Räumliche Zelleigenschaften ... *89*
4.4.3. C/N Verhältnis ... *92*
4.4.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung ... *93*

5. KAPITEL – ARONIABEERE 95
5.1. EINLEITUNG 96
5.4.1. Reifeprozess 96
5.2. MATERIAL UND METHODEN 96
5.2.1. Ernte 96
5.3. ERGEBNISSE 97
5.3.1. Reifeprozess 97
5.3.2. Beerendurchmesser 98
5.3.3. C/N Verhältnis 99
5.4. DISKUSSION 100
5.4.1. Reifeprozess und Beerendurchmesser 100
5.4.2. C/N Verhältnis 100
6. KAPITEL – ZUSAMMENDE DISKUSSION 101
7. KAPITEL – ANHANG 110
8. KAPITEL – LITERATUR 128

1. Kapitel
Allgemeine Einleitung

1.1. Hintergrund

Die atmosphärische Konzentration des Treibhausgases Kohlenstoffdioxid (CO_2) steigt seit Industrialisierung durch den Menschen an und erreichte 2011 einen Wert von 391 ppm[1]. Seit 1950 werden umfassende Messungen des Klimawandels vorgenommen (Stocker et al. 2013). Von 2002 bis 2011 stieg die Konzentration im Schnitt 1,9 bis 2,1 ppm pro Jahr. Zukunftsmodelle sagen für 2100 eine atmosphärische Kohlenstoffdioxidkonzentration zwischen 700 ppm und 1500 ppm voraus (Stocker et al. 2013). Der mittlere Wert für April 2014 liegt laut NOAA bei 401,30 ppm (NOAA 2014)[2]. Zum ersten Mal wurden hier 400 ppm überschritten. Das Jahresmittel für 2013 beträgt 396.48 ppm (NOAA 2014). Diese Entwicklung geht mit einer Erhöhung der *Globalen Durchschnittstemperatur an der Oberfläche* (Abk. GMST)[3] einher. Die Vergangenheit zeigt starke Korrelationen zwischen einer erhöhten CO_2 Konzentration und der GMST:

- Die Konzentration betrug *380 ppm bis 450 ppm* als die GMST *1,9°C bis 3,6°C* über dem aktuellen Wert lag und
- *1000 ppm* und mehr als die GMST *9°C bis 14°C* über dem aktuellen Wert lag.

Ob es durch die erhöhte GMST zu einer erhöhten Intensität bzw. Dauer von Trockenperioden im späten 21. Jahrhundert kommt, beschreibt die IPCC[4] mit *wahrscheinlich* im regionalen bis globalen Ausmaß. Abgesehen vom langfristigen Anstieg der CO_2 Konzentration zeigen jüngste Veröffentlichungen zunehmend starke Schwankungen im Jahresverlauf (Graven et al. 2013). Von Interesse ist daher neben der langfristigen Anpassung an erhöhtes CO_2 (im Folgenden eCO_2) auch die kurzfristige Adaptionsfähigkeit von Pflanzen.

Grundlage für die Entwicklung einer Pflanze als autotrophes Wesen ist die Photosynthese, auf die insbesondere drei Einflussfaktoren wirken: Wasser, Kohlenstoffdioxid und Licht. Letzteres wird nicht durch den Klimawandel beeinflusst. Die Photoperiode kann im Laufe des Klimawandels als konstant angesehen werden (Körner und Basler 2010). Die Ressourcen Wasser und CO_2 unterliegen dagegen klaren, bereits genannten Prognosen.

Welche Auswirkungen haben eCO_2 und Trockenstress auf die Entwicklung von Pflanzen der gemäßigten Breiten? Untersuchungen dazu wurden bereits in einer vorhergegangenen Doktorarbeit (Helbig 2012) in der AG Fromm mit Pappel (*Populus canescens*), einem zerstreutporigen Baum durchgeführt. Man unterscheidet generell zerstreut-, ring- und halbringporig verholzte Pflanzen. In der vorliegenden Arbeit wird *Ulmus glabra* als ringporige Baumart und *Aronia melanocarpa* als halbringporige Pflanze betrachtet.

---

[1] ppm (parts per million) ist das Verhältnis der Zahl von Gasmolekülen zur Gesamtzahl von Molekülen trockener Luft(Stocker et al. 2013).

[2] Messstation Hawaii (USA) der National Oceanic & Atmospheric Administration (NOAA) in Kooperation mit dem Weltklimarat.

[3] Globale Durchschnittstemperatur an der Oberfläche (engl. Global Mean Surface Temperature, Abk. GMST)

[4] Intergovernmental Panel on Climate Change (Weltklimarat)

In erster Linie habe ich mich mit der Fragestellung befasst, wie der physiologische Prozess der Photosynthese auf eine erhöhte CO_2 Konzentration und Trockenstress reagiert und welche Folgen sich für die Entwicklung der Pflanze ergeben. Häufig ist der kombinierte Effekt zweier Einflussfaktoren keine einfache Aufsummierung der einzelnen Effekte (Winner et al. 1991; Niinemets 2010), weshalb die Ergebnisse zusätzlich auf Interaktionsmuster untersucht werden. Kohlenstoffdioxid wird als limitierender Faktor der jetzigen Vegetation gesehen, weshalb eCO_2 zu einer erhöhten Photosyntheserate und erhöhten Biomasseproduktion führt, wenn alle anderen Ressourcen, wie Wasser, Nährstoffe, Licht und Temperatur im Optimum vorliegen (Norby et al. 2005; Yazaki et al. 2005; Madhu und Hatfield 2014).

Hierfür wurde der Gaswechsel wöchentlich über die Vegetationsperiode 2012 hinweg gemessen. Die Photosynthese ist alleiniger Energie- und Bausteinlieferant autotropher Pflanzen, weshalb von Unterschieden im Gaswechsel auf Unterschiede in der Biomasseproduktion geschlossen werden kann. Darauf basierend wurde bei der Ernte der Phänotyp vermessen und über Stammquerschnitte der Jahrringzuwachs bestimmt. Chemische Analysen geben Aufschluss über das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in unterschiedlichen Pflanzenteilen. Der Zellverbund des im letzten Jahr gebildeten Jahrrings wurde aufgelöst, um die unterschiedlichen Zelltypen und ihre räumlichen Dimensionen zu analysieren. Eine besondere Beachtung kam den Blättern als Ort der Photosynthese zu. Die Größe und Dichte der für den Gasaustausch verantwortlichen Stomata (Spaltöffnungen) wurden bestimmt. Ebenfalls wurde geprüft, ob sich die zwei Einflussfaktoren auf die Blattdicke auswirken.

Aronia melanocarpa bildet fleischige Früchte aus. Dem Obstgehölz kommt durch die Aroniabeere eine besondere wirtschaftliche Bedeutung zu. Mit einer ORAC[5] von 160,2 µg TE/100 g ist sie die Beere mit der höchsten antioxidativen Aktivität (Blaubeere: 28,9 µg TE/100 g[6] – Cranberry: 18,5 µg TE/100 g) (Zheng et al. 2003). Die Aroniabeere wurde mit in die Untersuchungen eingebunden, um den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress auf Fruchtkörper zu untersuchen.

Die Arbeit ist in vier Abschnitte geteilt. Zu Beginn wird der Habitus zum Erntezeitpunkt abgehandelt, gefolgt von den anatomischen, physiologischen und chemischen Untersuchungen des Blattes. Im nächsten Kapitel wird das in der letzten Vegetationsperiode gebildete Holz analysiert. Das letzte Kapitel setzt sich aus den Untersuchungen der Aroniabeere zusammen (Abbildung 1).

---

[5] Oxygen Radical Absorbance Capacity (Abk.: ORAC, deutsch: Fähigkeit zum Abfangen von Sauerstoffradikalen) (Mazza et al. (2002)).

[6] µg Troloxäquivalenten pro 100g Trockenmasse [µg TE/100 g] (Rice-Evans et al. 1996).

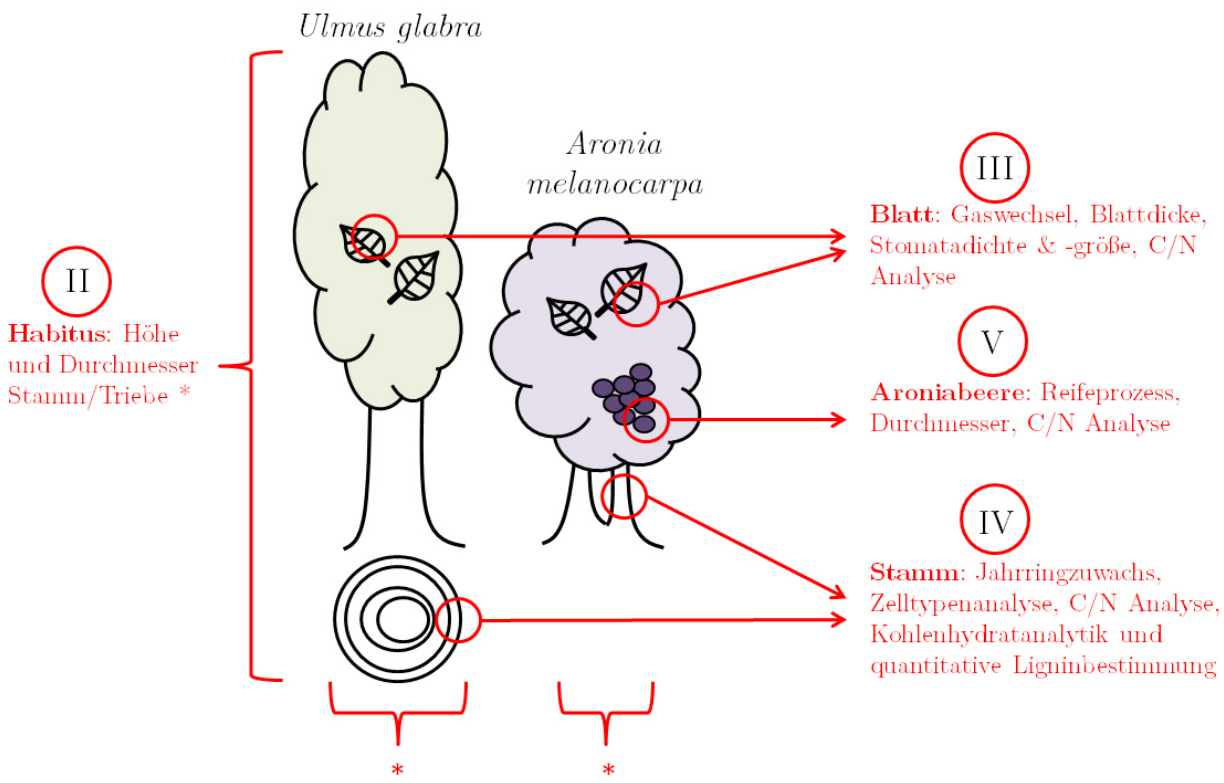


Abbildung 1: Schematische Darstellung der Gliederung bzw. Kapitel mit den jeweilig durchgeführten Untersuchungen (Kapitel II – Habitus S. 19, Kapitel III – Blatt S. 27, Kapitel IV – Stamm S. 67, Kapitel V – Aroniabeere S. 95)

1.2. Zielsetzung des Arbeit

- Es soll Aufschluss darüber gegeben werden, welchen Einfluss eine erhöhte atmosphärische CO_2 Konzentration bzw. Trockenstress auf
  - *Morphologie und Physiologie* der Ulme und Apfelbeere,
  - *chemische Konstitution* der verschiedenen Pflanzenorgane und
  - *Ausbildung und Entwicklung der Aroniabeere* hat.
- Themenübergreifend soll die *Interaktion der zwei Einflussfaktoren* untersucht werden.
  - Was bewirkt erhöhtes CO_2, wenn die Pflanzen Trockenstress statt normaler Bewässerung ausgesetzt sind?
  - Was bewirkt Trockenstress, wenn die Pflanzen unter einer erhöhten statt normaler CO_2 Konzentration wachsen?
- Inwiefern können die Ergebnisse genutzt werden, um Aussagen über den Einfluss des Klimawandels auf Wälder zu treffen?

1.3. Versuchsmaterial

Für die Untersuchungen wurden zwei Pflanzenarten bezogen, beide im dritten Jahr stehend, das vierte Jahr bzw. die vierte Vegetationsperiode (Sommer 2012) verblieben die Pflanzen für den Begasungsversuch im Gewächshaus. Zum einen wurde *Aronia melanocarpa*, die schwarze Apfelbeere [7], ausgewählt. Neben den Erkenntnissen über makroskopische, mikroskopische, physiologische und chemische Veränderungen des Holzes und der Blätter stehen hier vor allem die Veränderungen der Aroniabeere unter den gegebenen Versuchsbedingungen im Vordergrund. Zum anderen wurde *Ulmus glabra*, die Bergulme[8], bezogen, um Erkenntnisse über oben genannte Veränderungen von Holz und Blättern unter eCO_2 und Trockenstress zu erlangen.

Pro Art wurden 40 Individuen gekauft (plus acht Reservepflanzen von *A. melanocarpa* und fünf Reservepflanzen von *U. glabra*). Alle Pflanzen wurden in einheitliche 10 l Kübel aus Plastik mit Thünen-Institut-Substrat (Tabelle 1) getopft.

Tabelle 1: Zusammensetzung des Thünen-Institut-Topfsubstrates

25,0%	Kompost
11,0%	Sand
53,0%	Weißtorf
4,5%	Rhodohum
2,0%	Tongranulat
4,5%	Lecadan 2-8 mm
10 g	Kalk pro Topf
10 g	Osmocote Exact 12-14M pro Topf

1.3.1. Die schwarze Apfelbeere – *Aronia melanocarpa*

A. melanocarpa gehört zur Gattung der Apfelbeeren (*Aronia*) und somit zur Familie der *Rosaceae* (Stevens, 2001 fortlaufend). Im deutschsprachigen Raum wird sie *schwarze Apfelbeere* genannt. Ursprünglich stammt sie aus dem östlichen Amerika und heißt dort *black chockeberry* (Lieberei und Reisdorff 2012). Der strauchartige Habitus erreicht im Schnitt eine Höhe von 2 m. Die elliptischen Blätter sind alternierend angeordnet und 3 - 8 cm lang. Der Anspruch an den Boden ist gering, Aronia ist trockentolerant (Fralish und Franklin 2002). Bei der optisch dunkelvioletten bis schwarzen Aroniabeere handelt es sich um eine Apfelfrucht mit einem Durchmesser von 6 - 8 mm (Abbildung 2). Die Frucht besteht von außen nach innen aus Exokarp, Mesokarp, Endokarp und den Samen (Abbildung 2 B & 2 C).

[7] Eggert-Baumschulen, Baumschulenweg 4, 25594 Vaale

[8] Hans Reinke GbR Baumschulen, Pinneberger Str. 80, 25462 Rellingen

Ihr wirtschaftliches Nutzungsspektrum beschränkt sich auf die Frucht, während dem Holz keine Bedeutung zukommt. In den letzten Jahren ist die Nachfrage nach der gesundheitsfördernden Beere stark gestiegen, sie findet Verwendung in Säften und Dicksäften, in getrockneter Form und als Lebensmittelfarbe. Die Aroniabeere hat einen sehr hohen Gehalt an Anthocyanen (3 g/100 g) (Lieberei und Reisdorff 2012). Die Antioxidantien unterstützen den Körper in der Detoxikation und blockieren freie Radikale (Hübner 2009). Außerdem enthält die Frucht Amygdalin. Dieses Pflanzengift wird kontrovers diskutiert. Zum einen ist es eine Blausäure (Cyanid) freisetzende Substanz und kann so dem menschlichen Körper schaden (Lieberei und Reisdorff 2012). Zum anderen wird Amygdalin in der Naturheilkunde als Krebstherapeutikum eingesetzt, mit der Begründung die zytotoxische Wirkung der Amygdalins sei selektiv und schade intakten Körperzellen nicht (Hübner und Bamberg 2008; Modrzejewski 2010).

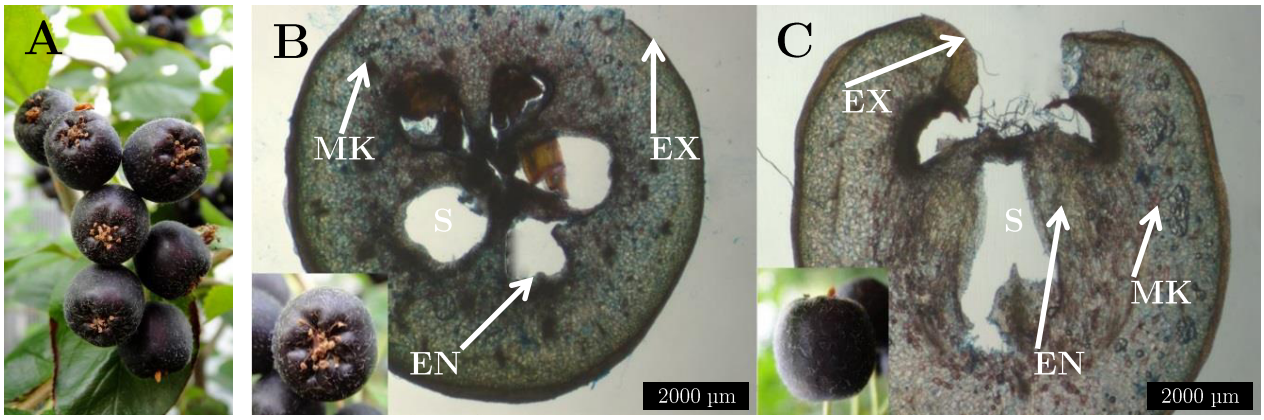


Abbildung 2: Reife Aroniabeere (A), typischer Aufbau einer Apfelfrucht: Exokarp (EX), Mesokarp (MK), Endokarp (EN), Samenhöhle (hier ohne Samen) (S) (Nabors und Scheibe 2007). Das Präparat wurde mit ACN-Lösung[9] gefärbt.

Recherchen ergaben keine Ergebnisse zu einer mikroskopischen Beschreibung des Holzes von *A. melanocarpa* oder anderen Arten dieser Gattung. *Aronia* gehört wie der Apfel (*Malus*) und die Birne (*Pyrus*) zu den Kernobstgewächsen (*Pyrinae* in der Familie der *Rosaceae*) (Grill und Keppel 2008), wodurch ähnliche Merkmale des Holzes wahrscheinlich sind (Stevens, 2001 fortlaufend).

Das Holz von *A. melanocarpa* zeigt im Querschnitt eine halbringporige Anordnung der zahlreichen, größtenteils einzeln auftretenden Gefäße. Die Halbringporigkeit ist durch die erhöhte Gefäßdichte im Frühholz (Abbildung 3 A) und der Gefäßgröße, die vom Früh- zum Spätholz hin abnimmt, zu begründen (Abbildung 3 B) (Wagenführ und Scholz 2012). Abbildung 3 C zeigt die Einlagerung eines Calciumoxalatkristalles (Prisma), ungewöhnlicher Weise in einem Gefäß nahe der Jahrringgrenze (Evert et al. 2009) (Richter und Dallwitz, 2000 fortlaufend). Die Gefäßelemente sind durch einfache Gefäßdurchbrechungen miteinander verbunden (Abbildung 4,

[9] ACN: Farbgemisch aus Astrablau, Chrysoidin und Neufuchsin (Verhältnis 20:1:1)

Abbildung 5 C). Die homogenen Holzstrahlen sind primär einreihig, aber auch zweireihig (Abbildung 4, Abbildung 5). Die Höhe der Holzstrahlen beträgt ca. 10 bis 20 Zellen (Abbildung 5 A und B) (Richter und Dallwitz, 2000 fortlaufend).

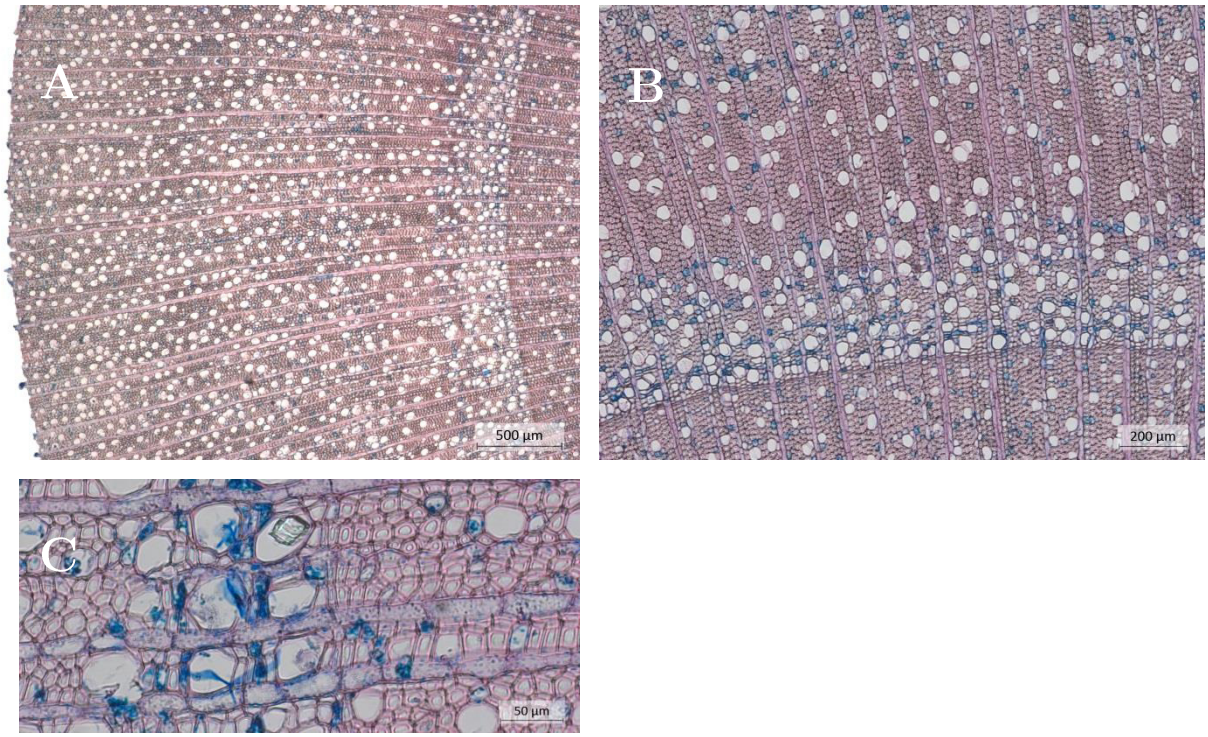


Abbildung 3: Querschnitte von *A. melanocarpa*: Übersicht über den letzten Jahrring (2,5x Abb. A) (5x Abb. B), Kristalleinlagerung an der Jahrringgrenze (20x Abb. C).

Abbildung 4: Radialschnitt von *A. melanocarpa* (5x).

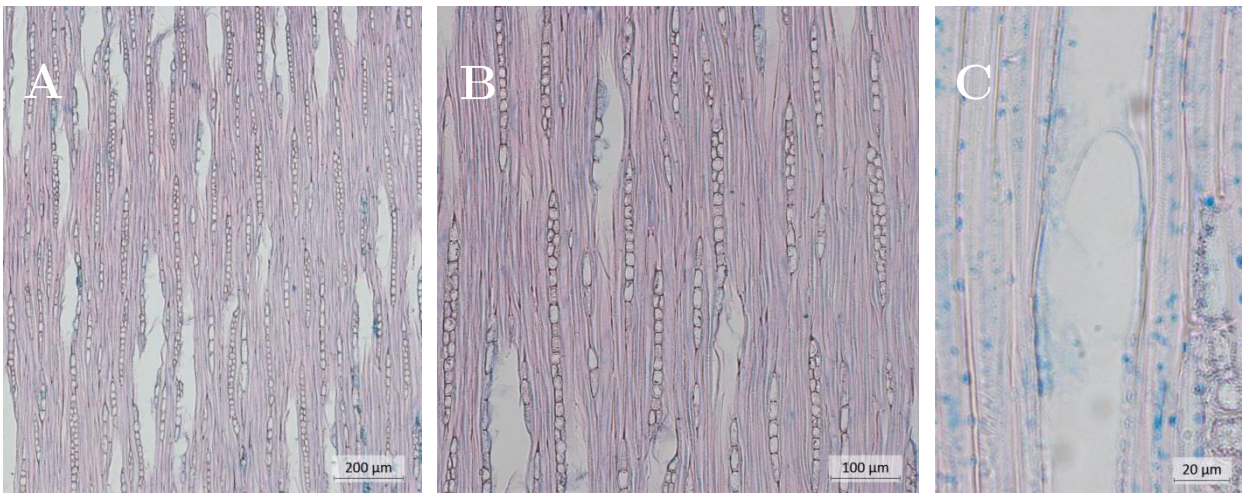


Abbildung 5: Tangentialschnitte von *A. melanocarpa*: (5x Abb. A) (10x Abb. B), einfache Gefäßdurchbrechung (40x Abb. C)

1.3.2. Die Bergulme – *Ulmus glabra*

U. glabra gehört zur Familie der *Ulmaceae* und zur Ordnung der *Rosales* (Stevens, 2001 fortlaufend). Die Ulme wird im Volksmund Bergulme (engl. Wych elm) genannt und ist in Europa beheimatet (Düll und Kutzelnigg 2011). Durch das Ulmensterben ist die Population stark zurückgegangen. Die Bäume gehen durch eine Schlauchpilzinfektion, die vom Ulmensplintkäfer (*Scolytus scolytus* und *Scolytus multistriatus)* übertragen wird, ein. Eine Verthyllung der Frühholzgefäße unterbindet den Wassertransport und nimmt dem Baum auf dieses Weise die Lebensgrundlage (Schwerdtfeger 1981).

Die Bergulme kann bis zu 40 m hoch werden, mit einem Stammdurchmesser bis 3 m. Die asymmetrischen Blätter werden 8 - 20 cm lang und sind haarig. Das Holz wird als *Rüster* bezeichnet. Es zeichnet sich durch eine ansprechende Maserung aus und wird daher primär als Dekorationsholz für den Innenausbau oder Drechselarbeiten genutzt (Harz 2005). *U. glabra* ist ringporig, zu erkennen an Anordnung und Größe der Gefäße im Querschnitt (Abbildung 6 A). Die Gefäße sind im Frühholzbereich bedeutend größer und zahlreicher, als im Spätholzbereich. Zudem unterscheidet sich ihre Anordnung: Im Frühholz treten sie meist einzeln, teilweise in Paaren auf, im Spätholzbereich sind die für *Ulmus* typischen in welligen Tangentialbänder angeordneten Gefäße zu erkennen (Abbildung 6 B) (Wagenführ und Scholz 2012) (Richter und Dallwitz, 2000 fortlaufend). Die Holzstrahlen sind sowohl einreihig als auch mehrreihig mit einem homozellularen Aufbau (Abbildung 7 A und B). In den Gefäßen sind spiralförmige Verdickungen vorzufinden (Abbildung 8 B) (Richter und Dallwitz, 2000 fortlaufend).

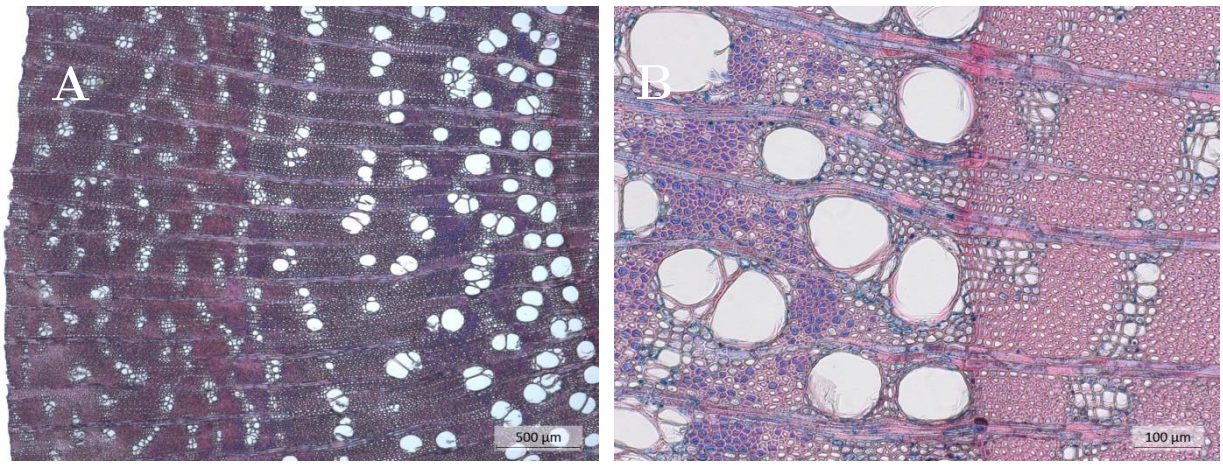


Abbildung 6: Querschnitte von *U. glabra*: Übersicht über den letzten Jahrring mit ringporiger Struktur der Gefäße (2,5x Abb. A), Jahrringgrenze (10x Abb. B).

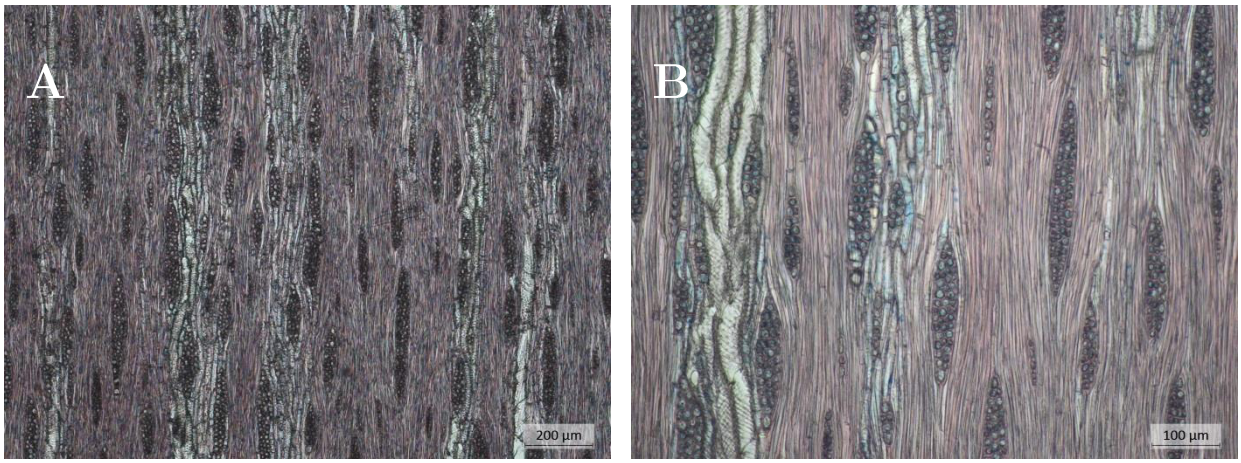


Abbildung 7: Radialschnitte von *U. glabra*: Übersicht mit Holzstrahlen und Gefäßen (5x Abb. A), spiralförmige Verdickungen in den Gefäßen (10x Abb. B).

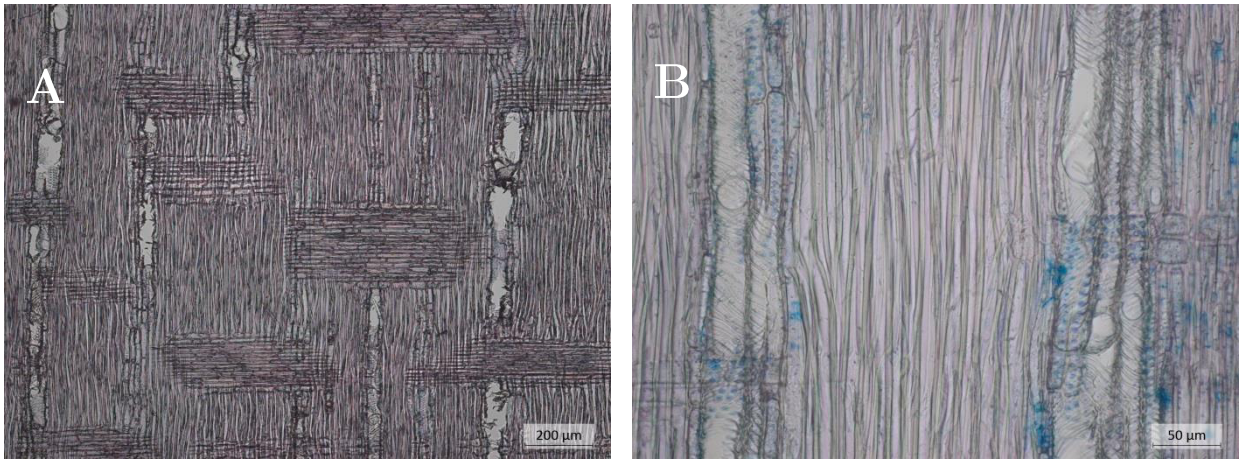


Abbildung 8: Tangentialschnitte von *U. glabra*: Übersicht mit Holzstrahlen und Gefäßen (5x Abb. A), spiralförmige Verdickungen und einfache Durchbrechungen in den Gefäßen (10x Abb. B).

1.4. Versuchsaufbau

Zur Untersuchung der Einflussfaktoren eCO_2 und *Trockenstress* wurden folgende Versuchsvarianten festgelegt:

380 ppm normal gewässert	380 ppm Trockenstress	950 ppm normal gewässert	950 ppm Trockenstress

Von den 40 bezogenen Individuen pro Art wurden jeder Variante zehn Pflanzen zugeordnet und die Reservepflanzen (R) gleichmäßig verteilt, mit dem in Tabelle 2 dargestellten Probenumfang.

Tabelle 2: Probenumfang für den Begasungsversuch im Gewächshaus (R = Reserve).

Aronia melanocarpa	380 ppm		950 ppm	
	normal gewässert	Trockestress	normal gewässert	Trockestress
	A25	A37	A01	A13
	A26	A38	A02	A14
	A27	A39	A03	A15
	A28	A40	A04	A16
	A29	A41	A05	A17
	A30	A42	A06	A18
	A31	A43	A07	A19
	A32	A44	A08	A20
	A33	A45	A09	A21
	A34	A46	A10	A22
	A35 R	A47 R	A11 R	A23 R
	A36 R	A48 R	A12 R	A24 R

Ulmus glabra	380 ppm		950 ppm	
	normal gewässert	Trockestress	normal gewässert	Trockestress
	U24	U34	U01	U11
	U25	U35	U02	U12
	U26	U36	U03	U13
	U27	U37	U04	U14
	U28	U38	U05	U15
	U29	U39	U06	U16
	U30	U40	U07	U17
	U31	U41	U08	U18
	U32	U42	U09	U19
	U33	U43	U10	U20
	U45 R	U44 R	U23 R	U21 R
				U22 R

Die Individuen der Trockenstress Variante wurden auf Untersetzern platziert und fortan kontrolliert von unten bewässert. Die normal gewässerten Individuen wurden morgens täglich von oben bewässert. Die reduzierte Bewässerung zur Erzeugung von konstantem Trockenstress wurde mittels Tensiometer geregelt (Abbildung 9). Tensiometer messen die Saugspannung im Boden, die linear zur Bodenfeuchte verläuft. Bei einer stark negativen Saugspannung handelt es sich um trockenen Boden, nähert sich die Saugspannung Null, ist der Boden gesättigt. Für *A. melanocarpa* wurde eine Grenzsaugspannung von –500 hPa und für *U. glabra* von –400 hPa festgelegt. Unterschritt die Saugspannung diesen Wert, wurde der Pflanze 500 ml Wasser zugeführt. Die Tensiometerstände wurde morgens und nachmittags überprüft.

Abbildung 9: Tensiometer mit Analoganzeige (30 cm, STEP Systems GmbH)

Pflegemaßnahmen, wie Düngung und der Einsatz von Pflanzenschutzmitteln wurden auf alle Pflanzen einer Art bzw. in beiden Versuchskammern angewandt. Als Düngemittel kam Kamasol® brillant Grün 10+4+7“ (Konz.: 2‰) zum Einsatz. Der Düngebedarf steigt parallel zur Biomasseproduktion und wurde daher nach Bedarf angewendet. Der wiederkehrende Befall mit Spinnmilben *(Tetranychidae)* und roter Spinne (*Panonychus ulmi*) erzwang den Einsatz verschiedener Pflanzenschutzmittel im Laufe der Vegetationsperiode (Tabelle 3).

Tabelle 3: Einsatzzeitpunkte von Düngemittel und Pflanzenschutzmittel. Die Mengen an Düngemittel entsprechen der Zugabe pro Topf. Die Pflanzenschutzmittel wurden unabhängig vom Befall immer in beiden Versuchskammern angewandt.

Düngung mit „Kamasol® brillant Grün 10+4+7“ (Konz.: 2‰)	KW 20	KW 21	KW 22	KW 23	KW 24	KW 25	KW 26	KW 27	KW 28	KW 29	KW 30	KW 31	KW 32	KW 33	KW 34	KW 35	KW 36	KW 37	KW 38	KW 39	KW 40
Aronia melanocarpa							0,5l		0,5l	0,5l	0,5l	0,5l		0,5l		0,5l		0,5l			
Ulmus glabra					0,3l	0,75l	0,75l	0,5l	0,5l	0,5l	0,5l	0,5l		0,5l		0,5l		0,5l			

Pflanzenschutzmittel	KW 20	KW 21	KW 22	KW 23	KW 24	KW 25	KW 26	KW 27	KW 28	KW 29	KW 30	KW 31	KW 32	KW 33	KW 34	KW 35	KW 36	KW 37	KW 38	KW 39	KW 40
Mospilan® SG	X			X																	
Confidor® WG 70														X							
Perfekthion®						X		X								X					
Milbeknock®											X										

1.4.1. Gewächshaus

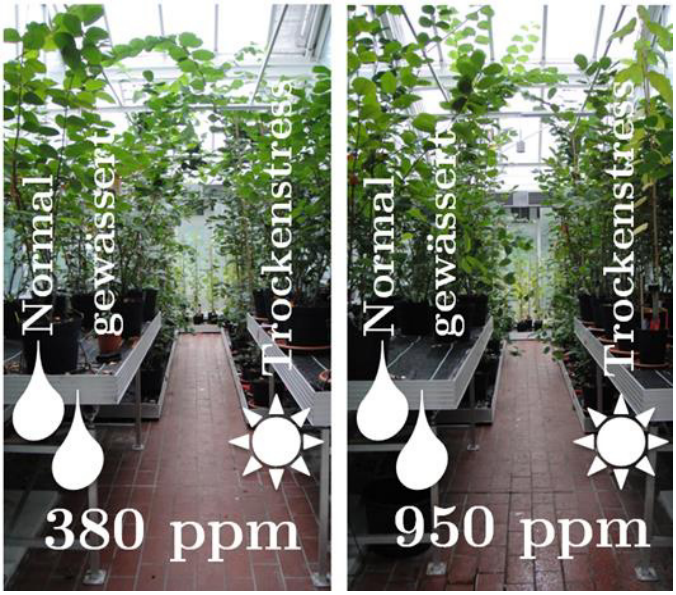


Abbildung 10: Anordnung der Versuchsvarianten in den zwei Gewächshauskammern.

Der Versuch fand in den Versuchskammern Nr. 5 und Nr. 6 des Gewächshauses im Zentrum Holzwirtschaft[10] statt. Über die Vegetationsperiode hinweg liefen beide Kammern – mit Ausnahme der CO_2 Konzentration – unter identischen Bedingungen. Kammer 6 entsprach der aktuellen atmosphärischen CO_2 Konzentration, während Kammer 5 mit einer mehr als doppelt so hohe Konzentration begast wurde (950 ppm).

Die gewässerten Varianten wurden links in den Kammern platziert, die Trockenstress Varianten auf der rechten Seite (Abbildung 10). Tagsüber wurde die Temperatur zwischen 20 °C und 22 °C gehalten, nachts zwischen 16,5 °C und 18,5 °C. Die Photosynthese ist abhängig von der Umgebungstemperatur und kann negativ und positiv von ihr beeinflusst werden: Erhöhte Temperaturen fördern die Enzymaktivität (positiv), können aber negativ auf die Membranstabilität wirken (Sage und Kubien 2007; Sage et al. 2008). Die Photosynthese sollte deshalb in ihrem thermalen Optimum ablaufen. Ab einer relativen Luftfeuchte von 55 % wurde die Luft der Kammern befeuchtet, ab 60 % Luftfeuchte entfeuchtet. Die Kammern besitzen nach Süden ausgerichtete Pultdächer. Um eine Überhitzung der Kammern zu vermeiden, wurden ab 50 klx [11] die Schattierungen heruntergefahren. Der Verlauf aller Parameter über die Vegetationsperiode hinweg befindet sich im Anhang (Tabelle 54). Für Abbildungen und räumliche Dimensionen der Kammern siehe Abbildung 11.

[10] Universität Hamburg, Zentrum Holzwirtschaft, Leuschnerstraße 91, D-21031 Hamburg
[11] Kilolux [klx]

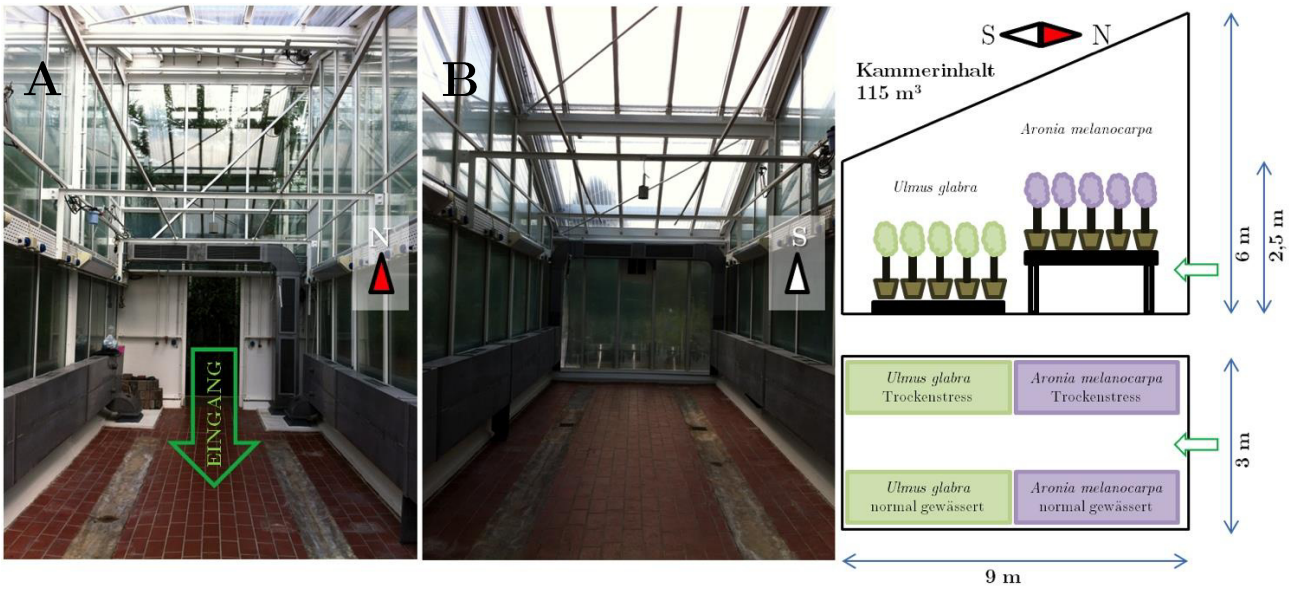


Abbildung 11: Gewächshauskammer im Nordblick (A) und im Südblick (B). Rechts: Schematische Seitenansicht (oben) und Aufsicht (unten).

1.5. Untersuchungen

1.5.1. Untersuchungen während der Vegetationszeit

Die physiologischen Untersuchungen fanden während der Vegetationsperiode 2012 statt. Im Mittelpunkt stand der Gaswechsel, er lässt sich im Hinblick auf H_2O und im Hinblick auf CO_2 betrachten. Die Wasserabgabe bestimmt folgende Parameter: stomatäre Transpiration (E), stomatäre Leitfähigkeit (g_s) und Wasserdampfdruckdefizit (VPD). Die Nettophotosyntheserate (A) und die intrazelluläre CO_2 Konzentration (c_i) werden durch die Aufnahme von Kohlenstoffdioxid bestimmt.

Der Reifeprozess der Aroniabeere wurde wöchentlich dokumentiert und der Durchmesser reifer Beeren bestimmt (siehe S. 96 – Die Aroniabeere).

1.5.2. Untersuchungen des geernteten Materials

Am Ende der Vegetationsperiode wurden alle Bäume geerntet und das zu untersuchende Material nach Vermessung des Phänotypus konserviert. Querschnitte des Stammes wurden genutzt, um den Holzzuwachs anhand des letzten Jahrringes zu bestimmen. Abgetrenntes, in der letzten Vegetationsperiode gebildetes Xylem wurde auf unterschiedliche Zelltypen untersucht, eine Kohlenhydratanalyse mit quantitativer Ligninbestimmung durchgeführt und das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff bestimmt. Anatomische Parameter der Blätter, wie Dichte und Größe

der Stomata und die Blattdicke wurden betrachtet. Wie auch im Holz, wurde das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in den Blättern, der Sprossspitze, der Rinde, den Feinwurzeln und der Aroniabeere bestimmt.

1.6. Statistisches Verfahren

Als statistisches Verfahren wurde der t-Test gewählt. Es wird untersucht, ob sich zwei Mittelwerte systematisch voneinander unterscheiden (Mohr 2008). Als Signifikanzwert (p) wurde 0,05 gewählt. Ist $p < 0{,}05$ unterscheiden sich die Mittelwerte signifikant voneinander (*), ist $p \geq 0{,}05$ unterscheiden sich die Mittelwerte nicht signifikant voneinander (n. s.). Die Anwendung des t-Tests ermöglicht folgende Untersuchungen (Abbildung 12):

Für den Einfluss …

- erhöhter CO_2 Konzentration bei normaler Bewässerung, wurden die Varianten **380 ppm – normal gewässert** und **950 ppm – normal gewässert** verglichen (a).
- erhöhter CO_2 Konzentration bei Trockenstress, wurden die Varianten **380 ppm – Trockenstress** und **950 ppm – Trockenstress** verglichen (b).
- von Trockenstress bei normaler CO_2 Konzentration, wurden die Varianten **380 ppm – normal gewässert** und **380 ppm – Trockenstress** verglichen (c).
- von Trockenstress bei erhöhten CO_2 Konzentration, wurden die Varianten **950 ppm – normal gewässert** und **950 ppm – Trockenstress** verglichen (d).

	Vergleich von …			Signifikanzwert
a)	380ppm - normal gewässert	mit	950ppm - normal gewässert	
b)	380ppm - Trockenstress	mit	950ppm - Trockenstress	$p < 0{,}05$ = *
c)	380ppm - normal gewässert	mit	380ppm - Trockenstress	$p \geq 0{,}05$ = n. s.
d)	950ppm - normal gewässert	mit	950ppm - Trockenstress	

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	* / n. s.
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	* / n. s.
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	* / n. s.
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	* / n. s.

	380 ppm normal gewässert	380 ppm Trockenstress	950 ppm normal gewässert	950 ppm Trockenstress
380 ppm normal gewässert		c)	a)	
380 ppm Trockenstress	c)			b)
950 ppm normal gewässert	a)			d)
950 ppm Trockenstress		b)	d)	

Abbildung 12: Anwendungsmatrix und -struktur des t-Tests für die statistische Auswertung. Grau unterlegte Felder können nicht mit dem t-Test ermittelt werden, da sich mehr als ein Parameter verändert.

Die anfangs genannten Leitfragen,

„Was bewirkt erhöhtes CO_2, wenn die Pflanzen Trockenstress ausgesetzt sind?“

„Was bewirkt Trockenstress, wenn die Pflanzen unter erhöhtem CO_2 wachsen?“

sollen genauer erklärt werden. Diese zwei Veränderungen unterscheiden sich in ihrer Referenzgröße. In Abbildung 12 Zeile b wird Variante „380 ppm – Trockenstress“ mit „950 ppm – Trockenstress“ verglichen, die Bewässerungsart ist konstant, nur die CO_2 Konzentration ändert sich. In Abbildung 12 Zeile d wird Variante „950 ppm – normal gewässert“ mit „950 ppm – Trockenstress“ verglichen, die CO_2 Konzentration ist konstant, hier ändert sich nur die Bewässerungsart.

2. Kapitel
Habitus

2.1. Einleitung

Erhöhtes CO_2 führt zu einer verbesserten Ausnutzung von Ressourcen (Drake 1992) und bedingt eine erhöhte Biomasseproduktion (Stinziano und Way 2014). Die Verfügbarkeit von Kohlenstoff ist bei aktueller atmosphärischer Konzentration der limitierende Faktor für das Wachstum (Norby et al. 2005; Qian et al. 2010). Eine erhöhte Konzentration von CO_2 führt bei *Populus tremuloides* über 50 Jahre zu einer um 50% erhöhten Wachstumsrate (Cole et al. 2010). Zahlreiche Untersuchungen bestätigen den positiven Effekt der CO_2 Düngung auf die Biomasseproduktion (Ceulemans und Mousseau 1994; Curtis und Wang 1998; Norby et al. 1999; Ainsworth und Long 2005; Reyer et al. 2014). Bei verholzten Pflanzen des C3-Photosynthesetypus ergibt sich durch eine Verdopplung des CO_2 Gehaltes eine mittlere Gewichtszunahme von 47% (Poorter 1993).

Eine verminderte Wasserzufuhr bewirkt den gegenteiligen Effekt, durch Trockenstress wird der Gasaustausch reduziert. Durch die enge Koppelung von Kohlenstoffaufnahme und Wasserabgabe diffundiert weniger CO_2 als Grundlage der Biomasseproduktion in die Pflanze (Chaves 2002). Wasser wird zum limitierenden Faktor. Durch Trockenstress verursachtes vermindertes Wachstum wird durch einen verminderten Turgordruck initiiert (Kozlowski und Pallardy 2002).

2.2. Material und Methoden

2.2.1. Ablauf der Ernte

Für eine systematische Ernte wird eine Säge zum Abtrennen des Stammes bzw. der Triebe benötigt, Gliedermessstab und Messschieber zum Vermessen. Etiketten und Draht zum Beschriften und Zusammenhalten, sowie Probentüten für das Blattmaterial. Säge und Rollrandgläschen mit Ethanol (70%) sind für die Konservierung der Stammscheiben erforderlich.

Pro Variante wurden alle Individuen vermessen. Der Probenumfang ist in Tabelle 4 dargestellt, fehlende Individuen im Vergleich zur Tabelle 2 sind während der Vegetationsperiode eingegangen.

Tabelle 4: Auflistung der in die Ernteergebnisse einfließenden Pflanzen, wobei A für *A. melanocarpa* steht und U für *U. glabra*.

380 ppm - normal gewässert		380 ppm - Trockenstress		950 ppm - normal gewässert		950 ppm - Trockenstress	
A25	U24	A37	U34	A01	U01	A13	U11
A26	U25	A38	U35	A02	U02	A14	U12
A27	U26	A39	U36	A03	U03	A15	U13
A28	U27	A40	U37	A04	U04	A16	U14
A29	U28	A41	U38	A05	U05	A17	U15
A30	U29	A42	U39	A06	U06	A18	U16
A31	U30	A43	U40	A07	U08	A19	U17
A32	U31	A44	U41	A08	U09	A20	U18
A33	U32	A45	U42	A09	U10	A21	U19
A34	U33	A46	U43	A10	U23	A22	U20
A35		A47	U44	A11		A23	U21
A36		A48		A12		A24	U22

2.2.1.1. *Ulmus glabra*

Die Bäume wurden entlaubt und geeignetes Blattmaterial gesammelt (vgl. Material & Methoden – Blatt, S. 44). Die Stämme wurden in Bodennähe abgetrennt, die Höhe (h) bestimmt und anschließend in 50 cm lange, durchnummerierte Abschnitte zur Lagerung geschnitten. Mit einem Messschieber wurde der Durchmesser (d) in 10 cm, 30 cm und 100 cm Höhe bestimmt. Zwei Messungen im rechten Winkel zueinander wurden durchgeführt und der Mittelwert bestimmt (Abbildung 13). Die Berechnung der Querschnittsfläche (F_{QS}) erfolgte gemäß $F_{QS} = \frac{\pi * d^2}{4}$. Für die Analyse des Holzes wurden aus 20 cm Höhe Stammscheiben entfernt. Das restliche Stammmaterial wurde pro Individuum gebündelt und luftgetrocknet. Die Wurzeln wurden durch Wasserstrahlen, austrocknen lassen und anschließendem Ausklopfen von der Erde befreit.

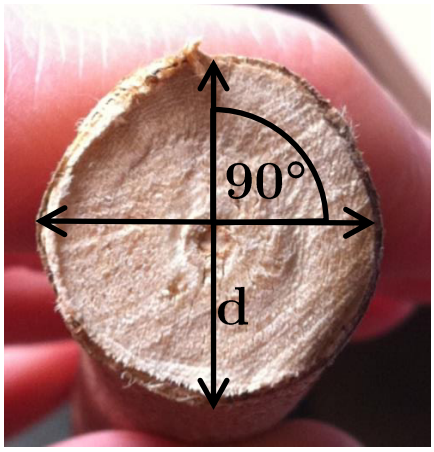


Abbildung 13: Zwei Messungen des Durchmessers im rechten Winkel zueinander an einem Stamm von *U. glabra*.

2.2.1.2. *Aronia melanocarpa*

Die Gehölze wurden entlaubt, geeignetes Blattmaterial gesammelt und der längste Trieb zur Bestimmung der Höhe h gemessen. Die einzelnen Triebe wurden in 10 cm Höhe abgetrennt, durchnummeriert und die Querschnittsfläche F_{QS} in 10 cm Höhe bestimmt. Dazu wurde der Durchmesser (d) zweimal im rechten Winkel zueinander bestimmt (Abbildung 13), der Mittelwert gebildet und über die oben genannte Formel für die Kreisfläche errechnet. Die Triebe wurden pro Individuum gebündelt und luftgetrocknet. Die Wurzeln wurden durch Wasserstrahlen, austrocknen lassen und anschließendem Ausklopfen von der Erde befreit.

2.3. Ergebnisse

2.3.1. Höhe der Pflanzen

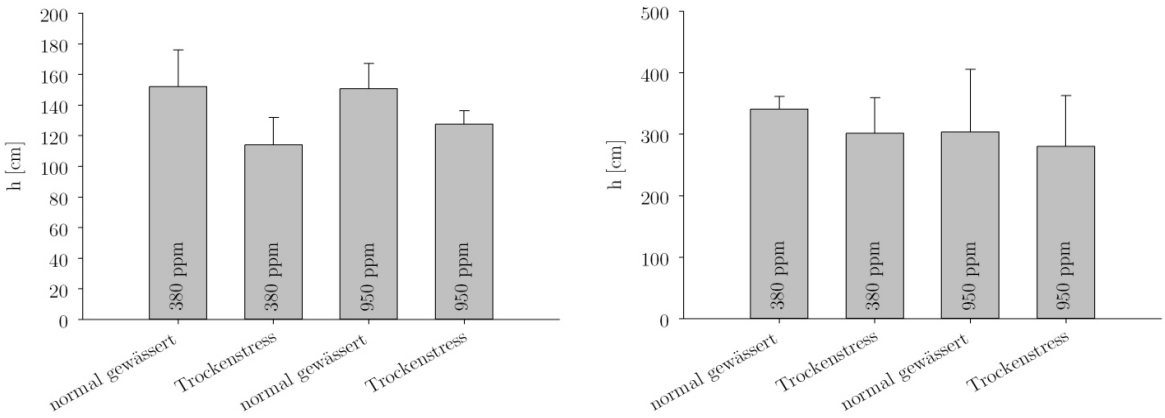


Abbildung 14: Mittelwerte der Pflanzenhöhe h [cm] von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts) zum Erntezeitpunkt.

Die Höhe der einzelnen Individuen von *A. melanocarpa* reduziert sich unter Trockenstress (Abbildung 14 links, Tabelle 5 oben), jedoch ist der Einfluss von Trockenstress unter einer erhöhten CO_2 Konzentration schwächer als unter 380 ppm. Eine reduzierte Bewässerung führt unter 380 ppm zu einer Höhenabnahme von 25% (*) (siehe Zeile c in Tabelle 5 oben), bei 950 ppm zu einer Höhenabnahme von nur 15% (*) (siehe Zeile d in Tabelle 5 oben). Der Effekt von Trockenstress ist unter eCO_2 abgeschwächt. Eine erhöhte CO_2 Konzentration hat unter normaler Bewässerung keinen Einfluss (siehe Zeile a in Tabelle 5 oben), während eCO_2 bei Trockenstress zu einer signifikanten Höhenzunahme von 12% führt (siehe Zeile c in Tabelle 5 oben).

U. glabra zeigt ebenfalls eine verminderte Wuchshöhe unter Trockenstress (Abbildung 14 rechts, Tabelle 5 unten). Der mildernde Effekt von eCO_2 kann hier ebenfalls bestätigt werden: Trockenstress reduziert die Höhe bei 380 ppm um 12%, bei 950 ppm nur um 7,5% (vergleiche Zeile

c und d in Tabelle 5 unten). Signifikante Einflüsse sind weder durch eCO_2, noch durch Trockenstress zu verzeichnen (Tabelle 5 unten).

Der vollständige Datensatz befindet sich im Anhang (*A. melanocarpa* siehe Tabelle 53, *U. glabra* siehe Tabelle 52).

Tabelle 5: Statistische Auswertung der Pflanzenhöhe h [cm] von *A. melanocarpa* und *U. glabra* (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen der Wuchshöhe durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-0,9%	8,67E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	11,9%	2,80E-02
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-25,1%	2,12E-04
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-15,4%	2,83E-04

Ulmus glabra

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-11,1%	2,67E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	-6,9%	4,94E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-11,7%	5,37E-02
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-7,5%	5,69E-01

2.3.2. Querschnittsflächen

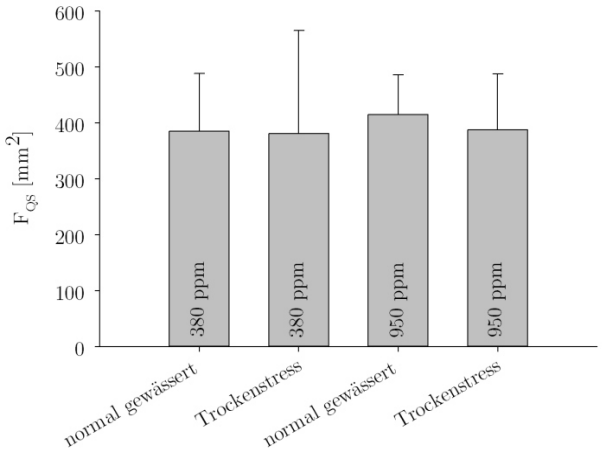


Abbildung 15: Mittelwerte der Querschnittsfläche F_{QS} [mm²] von *A. melanocarpa* zum Erntezeitpunkt in 10 cm Höhe.

Bei *A. melanocarpa* führt eine erhöhte CO_2 Konzentration zwar zu einer um 8% erhöhten Querschnittsfläche in 10 cm Höhe (Zeile a in Tabelle 6), die hohen Standardabweichungen weisen jedoch bereits darauf hin, dass keine signifikanten Unterschiede vorliegen. (Abbildung 15, Tabelle

6). Trockenstress führt bei beiden CO_2 Konzentrationen zu einer Abnahme der Querschnittsfläche, bei eCO_2 ist diese verstärkt (Zeile c und d in Tabelle 6).

Der komplette Datensatz befindet sich im Anhang (Tabelle 53).

Tabelle 6: Statistische Auswertung der Querschnittsflächen F_{QS} [mm²] in 10 cm Höhe von *A. melanocarpa* (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen der Querschnittsflächen durch eCO_2 und Trockenstress.

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	7,72%	4,19E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	1,76%	9,13E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-1,07%	9,47E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-6,54%	4,51E-01

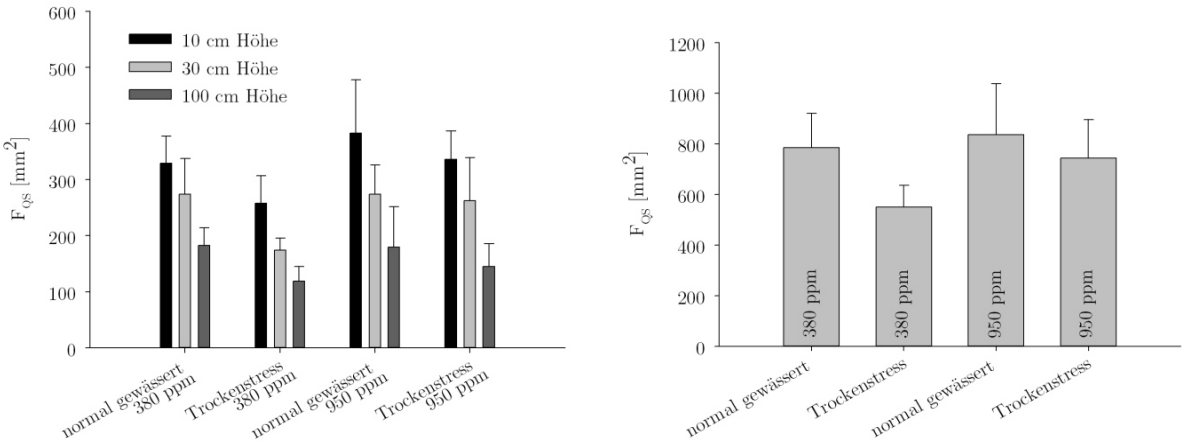


Abbildung 16: Mittelwerte der Querschnittsfläche F_{QS} [mm²] von *U. glabra* zum Erntezeitpunkt in 10 cm, 30 cm & 100 cm Höhe (links) und die Summe dieser ($F_{QS\ 10cm} + F_{QS\ 30cm} + F_{QS\ 100cm}$) (rechts).

Trockenstress verringert F_{QS} bei beiden CO_2 Konzentrationen (Abbildung 16). Der Einfluss von Trockenstress ist unter einer erhöhten CO_2 Konzentration gemindert: Die Summe der F_{QS} sinkt durch Trockenstress bei 380 ppm um 30% (Zeile c Tabelle 7), während bei 950 ppm nur eine Reduktion von 11% auftritt (Zeile d Tabelle 7). Dieser Effekt ist in allen Höhen zu beobachten (jeweils Vergleich von Zeile c und d in Tabelle 7).

Eine erhöhte CO_2 Konzentration bei normaler Bewässerung führt in keiner Höhe zu einer signifikanten Zunahme von F_{QS} (Zeile a Tabelle 7). Bei Trockenstress bewirkt eCO_2 in 10 cm (+31%), 30 cm (+50%) und in der Summe (+35%) eine signifikante Zunahme von F_{QS} (Zeile b in Tabelle 7).

Alle Daten befinden sich im Anhang (Tabelle 52).

Tabelle 7: Statistische Auswertung der Querschnittsflächen F_{QS} [mm²] in 10 cm, 30 cm & 100 cm Höhe und der Summe dieser zum Erntezeitpunkt von *U. glabra* (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen der Querschnittsflächen durch eCO_2 und Trockenstress (F_{QS} sinkt = grau unterlegt, F_{QS} steigt = weiß unterlegt)

Einfluss von …				10 cm Höhe			30 cm Höhe		
				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanz-wert	Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanz-wert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	16%	1,31E-01	n. s.	0%	9,98E-01
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	31%	1,06E-03	*	50%	1,56E-03
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-22%	3,40E-03	*	-36%	1,15E-04
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-12%	1,60E-01	n. s.	-4%	6,95E-01

Einfluss von …				100 cm Höhe			$\sum F_{QS}$		
				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanz-wert	Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanz wert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-2%	8,95E-01	n. s.	6%	5,22E-01
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	22%	8,76E-02	*	35%	1,37E-03
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-35%	6,21E-05	*	-30%	1,25E-04
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-19%	1,73E-01	n. s.	-11%	2,37E-01

2.4. Diskussion

Die Biomasseproduktion spiegelt nicht nur in der Ausprägung von Höhe und Querschnittsflächen wieder, sondern muss auch die Ausbildung von Laub und Wurzel. Beispielsweise reagiert das oberirdische Wachstum sensibler auf Trockenstress als die Wurzeln (Jones 1989). Dennoch sind die Ergebnisse der Wuchshöhe und Stammquerschnitte repräsentativ.

U. glabra zeigt für den Einfluss von Trockenstress ein eindeutiges Bild: Wirkt Trockenstress bei 380 ppm, verringern sich Wuchshöhe und Stammquerschnitte. Dieser Effekt wird in allen Fällen durch eCO_2 abgeschwächt (vgl. Zeile c und d in Tabelle 5 und Tabelle 7 für *U. glabra*)). Bei *A. melanocarpa* ist dieser Effekt ebenfalls bei der Wuchshöhe zu beobachten, hingegen nicht in der Querschnittsfläche der Triebe. Der mildernde Effekt der erhöhten Kohlenstoffkonzentration ist über den Gaswechsel zu begründen. Durch eCO_2 werden die Spaltöffnungen vermindert geöffnet, wodurch weniger Wasser über Transpiration verloren geht und der Trockenstress relativiert wird (Tabelle 9). Welche Mechanismen dieses Phänomen im Einzelnen begünstigen, wird später ausführlich behandelt (vgl. 3. Kapitel – Blatt S. 27).

Der Einfluss von eCO_2 bei normaler Bewässerung führt bei *A. melanocarpa* und *U. glabra* zu ausschließlich nicht signifikanten Veränderungen von Wuchshöhen und Querschnittsflächen. Wirkt eCO_2 bei Trockenstress, kommt es bei der Wuchshöhe von *A. melanocarpa* und den Querschnittsflächen von *U. glabra* in 10 cm, 30 cm und in der Summe zu einer signifikanten Zunahme (Zeile b in Tabelle 5 und Tabelle 7). Der Effekt von eCO_2 tritt in diesen vier Fällen bei Trockenstress verstärkt auf. Im Fall von eCO_2 bei normaler Bewässerung wird nur ein limitierender Faktor, nämlich das CO_2 relativiert. Im Fall von Trockenstress sind es zwei limitierende Faktoren, an erster Stelle Wasser und an zweiter CO_2. Tabelle 8 verdeutlicht, wie es unter Trockenstress zu einer verstärkten Reaktion auf eCO_2 kommt.

Tabelle 8: Vergleich des Einflusses von eCO_2 bei normaler Bewässerung und Trockenstress.

a) Einfluss von eCO_2 unter normaler Bewässerung. Vergleich von …

380 ppm - normal gewässert und 950 ppm - normal gewässert

Der limitierende Faktor ist CO_2.	Durch die erhöhte Konzentration von CO_2 verschiebt sich die Grenze der Limitierung.

b) Einfluss von eCO_2 unter Trockenstress. Vergleich von …

380 ppm - Trockenstress und 950 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist nicht CO_2, sondern in erster Linie Wasser. Dieser Wert liegt bereits unter dem für *380 ppm - normal gewässert.*	Durch eCO_2 werden zwei limitierende Faktor augeschaltet. Durch eCO_2 benötigt die Pflanze weniger Wasser, Trockenstress liegt nicht mehr vor. Wasser ist kein limitierender Faktor mehr. Liegt kein anderer limitierender Faktor vor, ist CO_2 der limitierende Faktor. Durch eCO_2 wird auch diese Grenze verschoben. In der Summe erfahren Pflanzen durch eCO_2 bei Trockenstress einen doppelten Effekt: Zum einen wird der Trockenstress relativiert, zum anderen wirkt CO_2 weniger stark limitierend.

Tabelle 9: Vergleich des Einflusses von Trockenstress bei normaler CO_2 Konzentration und eCO_2.

c) Einfluss von Trockenstress unter 380 ppm. Vergleich von …

380 ppm - normal gewässert und 380 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist CO_2	Durch Trockenstress wird Wasser zum limitierenden Faktor

d) Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm. Vergleich von …

950 ppm - normal gewässert und 950 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist CO_2, aber mit einer höheren Grenze als 380 ppm - normal gewässert	Durch eCO_2 benötigen die Planzen weniger Wasser, wodurch sie trockentoleranter werden. Trockenstress hat unter eCO_2 nicht so starke Auswirkungen, wie unter normaler CO_2 Konzentration.

Trotz fehlender Betrachtung der Biomasse in Form von Laub und Wurzel entsprechen die Ergebnisse den bisherigen Erkenntnissen zum Thema Biomasseproduktion unter erhöhtem CO_2 (Biomasse nimmt zu) und Trockenstress (Biomasse nimmt ab) (Rogers et al. 1994; Sage 1994; Koricheva et al. 1998; Saxe et al. 1998; Lawlor et al. 1999).

3. Kapitel
Blatt

3.1. Einleitung

3.1.1. Photosynthese

Der Großteil der höheren Pflanzen betreibt die Grundform der Photosynthese – die C3-Photosynthese – wie auch *A. melanocarpa* und *U. glabra*. Durch Anpassung an extreme Standorte haben sich im Laufe der Evolution neue Arten der CO_2 Fixierung durchgesetzt, wodurch weitere Photosynthesetypen entstanden: C4 und CAM (Weiler und Nover 2008). Die vorliegende Arbeit behandelt auf Grundlage der ausgewählten Pflanzenarten nur den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress auf den C3 Photosynthesetypus.

Zwei Gase spielen eine zentrale Rolle in der autotrophen Lebensweise von Pflanzen: Kohlenstoffdioxid und Wasserdampf. Die Besonderheit liegt darin, dass der Ort an dem CO_2 in die Pflanze einströmt gleichzeitig auch der Ort ist, an dem H_2O in gasförmiger Gestalt die Pflanze verlässt. Dieser Ort sind die Stomata, typischerweise auf der Blattunterseite lokalisiert.

Die Grundformel zur Bildung von Glucose aus dem einströmenden CO_2 und Wasser ist

$$6CO_2 + 12H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2\,,$$

die auch als Grundgleichung der Photosynthese bezeichnet wird (Lüttge et al. 2010). Die Photosynthese lässt sich in zwei Prozesse aufteilen:

- *Primär- oder Lichtreaktion*, sie liefert die Energie, die benötigt wird, um in der
- *Sekundär- oder Dunkelreaktion* CO_2 in die energiereiche Substanz Glucose umzuwandeln.

Der Weg des Kohlenstoffs als Grundbaustein organischen Lebens beginnt mit dem Eintritt in das Schwammgewebe durch die Stomata. Jede Zelle des Schwamm- und Palisadengewebes beinhaltet ca. 30 bis 40 Chloroplasten. In diesen Zellorganellen stapeln sich flache Säcke aus Biomembranen, die *Thylakoide*. Ihre Lipid-Doppelschicht zeichnet sich durch einen hohen Proteinanteil und Vorkommen von Blattpigmenten aus (Raven et al. 2006). Proteine und Blattpigmente bilden zusammen Molekülkomplexe (Photosystem II und I), in denen die lichtabhängigen Vorgänge der Photosynthese ablaufen (*Primär- oder Lichtreaktion*). Als wichtigstes Blattpigment sind die *Chlorophylle* (Chlorophyll a & Chlorophyll b) zu nennen. Sie absorbieren die Photonen des Lichtes und gehen dadurch in einen angeregten Zustand über. Sie kommen in höheren in Pflanzen im Verhältnis 3:1 vor (Raven et al. 2006).

Photosysteme bestehen aus einem Lichtsammelkomplex und dem Reaktionszentrum. Der Lichtsammelkomplex umgibt das Reaktionszentrum in der Funktion einer Antenne. Die enthaltenen Pigmente (Chlorophylle und Carotinoide) bündeln die Photonenenergie und leiten sie an das Reaktionszentrum weiter. Antennenpigmente (Pigmente des Lichtsammelkomplexes) werden auch akzessorische Photosynthesepigmente genannt. Jeder Pigmenttyp absorbiert Licht

bestimmter Wellenlängen. Durch Zusammenlegen der Absorptionskurven von Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden ergibt sich das Wirkspektrum der Photosynthese (Abbildung 17).

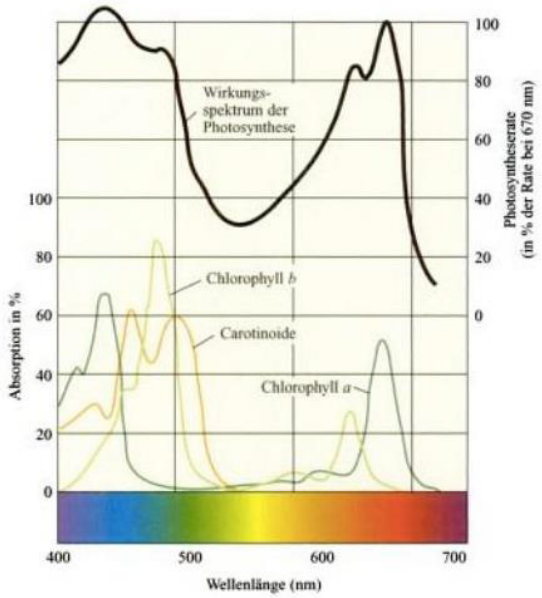


Abbildung 17: Wirkungsspektrum der Photosynthese und Absorptionsspektren der Blattpigmente (Raven et al. 2006).

Primär- oder Lichtreaktion – Die Elektronen der Chlorophyllmoleküle im Reaktionszentrum werden durch Photonen in ein höheres Energieniveau gebracht. Ein Elektronenakzeptor übernimmt die Elektronen (e^-) von den Elektronendonatoren (Chlorophyll a im Reaktionszentrum) (Raven et al. 2006). Es folgt der Elektronentransport durch Redoxsysteme. Der Transport von Elektronen (e^-) und Protonen (H^+) durch Enzyme bildet die Grundlage der Elektronentransportkette. Ob die Enzyme reduzierend oder oxidierend wirken, hängt vom Reaktionspartner ab. Mehrere dieser Redoxsysteme mit unterschiedlichen Redoxpotentialen sind in der Biomembran der Thylakoide hintereinander geschaltet (Mohr und Schopfer 1992).

Wird das Chlorophyll in Photosystem II (PS II) angeregt, gehen die Elektronen auf den Akzeptor über. Durch einen wasserspaltenenden Enzymkomplex am PS II wird dem oxidierten Chlorophyll im Rektionszentrum wieder ein Elektron zugeführt. Außerdem entstehen beim Spalten des Wassers durch Licht (Photolyse) Wasserstoffatome (H^+) und Sauerstoff (O_2), der das Blatt durch die Stomata verlässt (Lüttge et al. 2010). Die H^+ sammeln sich im Inneren des Thylakoiden. Über drei Redoxsysteme (Plastochinon, Cytochrom & Plastocyanin) werden die e^- zum PS I transportiert. Parallel zum Elektronenfluss werden H^+ in das Innere des Thylakoiden gepumpt. Zusammen mit den H^+ der Photolyse bildet sich ein Ladungsgefälle an der Biomembran. Die ATP-Synthase nutzt dies für die Synthese von ADP + P zu ATP (Photophosphorylierung) (Lüttge et al. 2010). Adenosintriphosphat (ATP) liefert Energie für die Umwandlung chemischer Verbindungen ineinander. Von ATP wird Phosphat (P) enzymatisch abgespalten (Hydrolyse), wodurch Energie freigesetzt wird. Übrig bleibt Adenosindiphosphat (ADP) und P. Zur Energiekonservierung wird ATP aus ADP und P gebildet (Doenecke und Karlson 2005).

Das PS I bringt – wie bereits das PS II – die e^- durch aus Photonen gewonnener Energie in ein höheres Energieniveau. Es schließt sich eine zweite Elektronentransportkette (Ferredoxin) an das PS I an (Raven et al. 2006). Am Ende werden die e^- auf das Koenzym $NADP^+$ übertragen, wobei es sich zu NADPH reduziert. Nicotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat (NADP) liegt in energiereicher reduzierter (NADPH) oder energiearmer oxidierter Form ($NADP^+$) vor (Doenecke und Karlson 2005).

Mit der Bereitstellung der energieliefernden Substanzen ATP und NADPH endet die *Lichtreaktion* und die *Dunkelreaktion* für die Synthese organischer Substanzen aus Kohlenstoffdioxid schließt sich an.

Sekundär- oder Dunkelreaktion – Für sie wird kein Licht benötigt. Die Dunkelreaktion, auch Calvin Zyklus genannt, ist wegen ihres Bedarfes von ATP und NADPH zur Reduktion von CO_2 zu Glucose eng an die Lichtreaktion gebunden. Glucose besteht aus 6 Kohlenstoffatomen, weshalb 6 CO_2 Moleküle für die Synthese benötigt werden. Die Reaktion findet im Stroma statt (Raven et al. 2006).

Der Zyklus beginnt mit dem *Einschleusen von Kohlenstoffdioxid*, atmosphärisches CO_2 wird in organische Verbindungen der Pflanze eingebaut. Durch den Enzymkomplex Rubisco[12] wird CO_2 auf den Zucker Ribulose-1,5-bisphosphat ($RubP_2$), übertragen. Dieses Monosaccharid besteht aus 5 Kohlenstoffatomen (5C). Mit dem zusätzlichen C-Atom aus dem Kohlenstoffdioxid wird es zu einer Hexose[13] (6C), zerfällt aber sofort in zwei Phosphoglycerinsäuren (PGS) mit jeweils 3 C-Atomen (3C) (Abbildung 18) (Evert et al. 2009).

Das ATP aus der Lichtreaktion liefert die notwendige Energie, um PGS in 1,3-Diphosphoglycerinsäure (1,3-DiPGS) umzuwandeln. An jedes PGS wird eine Phosphatgruppe gehängt, d.h. jeweils ein ATP verbraucht. Aus ATP wird dabei ADP und eine ATP-Synthase der Primärreaktion wird benötigt, um ADP + Phosphat in energiereiches ATP umzuwandeln (Lüttge et al. 2010). Das NADPH, bzw. das vom NADPH gelieferte Elektronenpaar aus der Lichtreaktion liefert die notwendige Energie, um Diphosphoglycerinsäure zu Glycerinaldehyd-3-phosphat (G3P) (3C) zu reduzieren. Aus NADPH wird dabei $NADP^+$, und eine NADP-Reductase der Primärreaktion wird benötigt, um $NADP^+$ in energiereiches NADPH umzuwandeln (Abbildung 18) (Lüttge et al. 2010).

G3P ist der Grundbaustein der Kohlenhydrate und damit auch der Glucose, das energiereiche Endprodukt der Photosynthese. Aus in den Zyklus eingegangenen 6 CO_2 Molekülen entstehen 12 G3P. Zwei werden zur Synthese des Zwischenproduktes Glucose-6-Phosphat (G6P) genutzt, die restlichen zehn verbleiben im Calvin Zyklus. Aus ihnen werden sechs Ribulose-1,5-bisphosphat unter Verbrauch von 6 ATP-Molekülen (Abbildung 18) (Evert et al. 2009).

---

[12] Ribulose-1,5-bisphosphate-carboxylase/oxygenase

[13] Kohlenstoffgrundgerüst besteht aus sechs C-Atomen

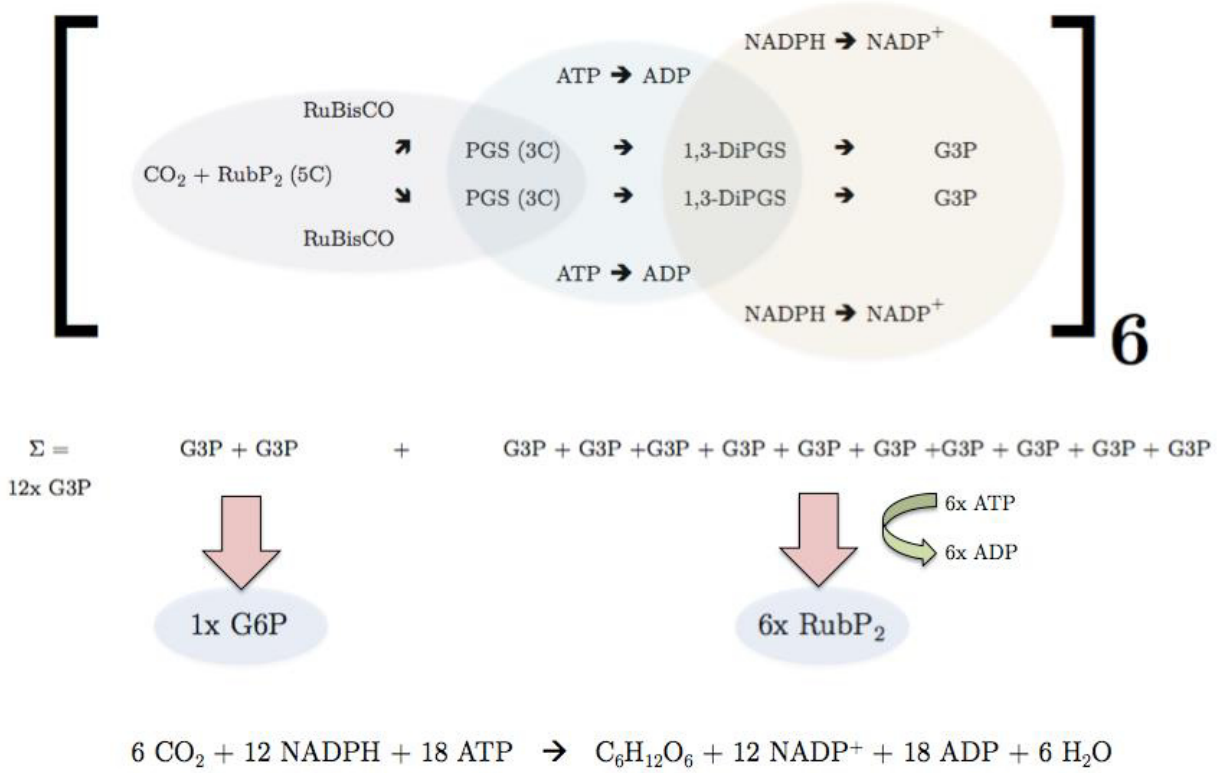
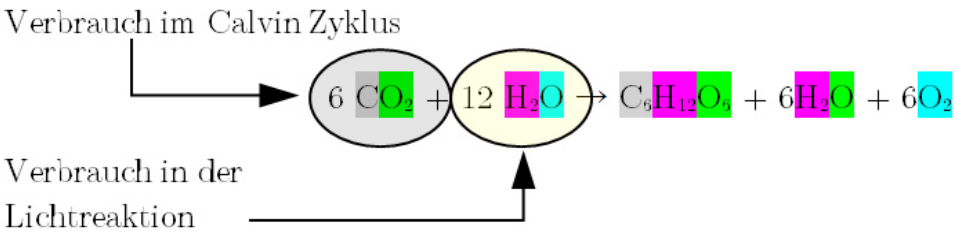


Abbildung 18: Der Calvin Zyklus in schematischer Darstellung. Aus 6 CO_2 Molekülen werden 12 G3P wofür 12 NADPH und 18 ATP aus der Lichtreaktion verbraucht werden. Die entstandenen 6 $RubP_2$ werden dem Zyklus wieder zugeführt.

Nach Betrachtung der Teilprozesse der Photosynthese sind noch folgende Gedanken über die Grundgleichung festzuhalten:



Das CO_2 fließt erst in der Dunkelreaktion in die Photosynthese ein. Das Wasser auf der Edukt Seite der Reaktionsgleichung wird in der Lichtreaktion vom Enzymkomplex gespalten. Der Sauerstoff (O_2) wird freigesetzt und die H^+ dienen der Dunkelreaktion in Form von NADPH als Energielieferant. Dadurch findet sich eine Hälfte in der Glucose wieder, die andere Hälfte ist Bestandteil des im Calvin Zyklus neu gebildeten Wassers. Auf der Produktseite findet sich das neugebildetes Wasser, der vom wasserspaltenden Enzymkomplex freigesetzte Sauerstoff und die Glucose (Evert et al. 2009).

Kohlenstoffdioxid gilt für C3 Pflanzen als limitierender Faktor bei der aktuellen atmosphärischen Konzentration, wenn alle andere Faktoren (Wasser, Nährstoffe etc.) ausreichend vorhanden sind. Steht mehr CO_2 zu Verfügung, so wird dieses auch in organische Verbindungen eingebaut werden (Bernacchi et al. 2001; Sage et al. 2008) und dadurch die Produktivität erhöhen.

Dennoch folgt die Abhängigkeit der Photosynthese von der CO_2 Konzentration einer Sättigungskurve (Govindjee 1982) (Abbildung 19). Bei C3 Pflanzen wird der Lichtkompensationspunkt[14] durch eine erhöhte Konzentration von CO_2 gesenkt (Heath et al. 1967; Bowes 1993; Curtis und Wang 1998).

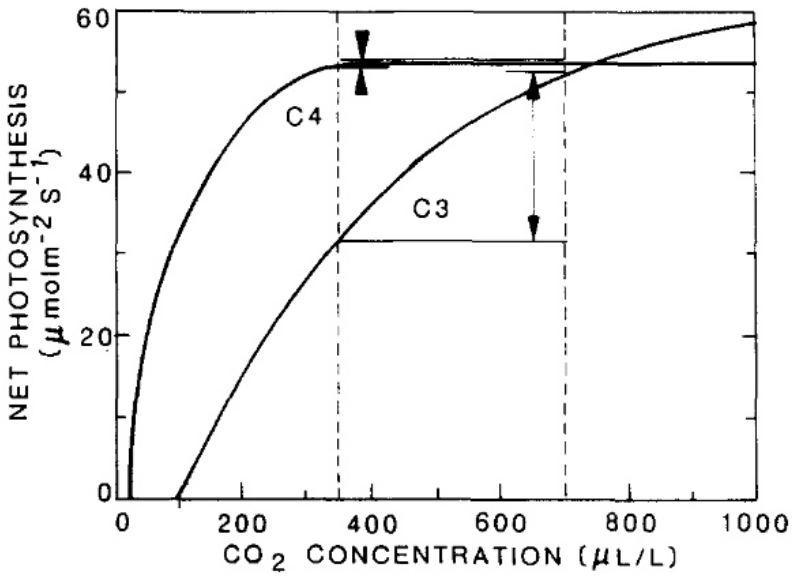


Abbildung 19: Nettophotosyntheseraten in Abhängigkeit der CO_2 Konzentration von C3 und C4 Pflanzen. Die optimierten C4 Pflanzen erreichen bereits bei aktueller CO_2 Konzentration ihre maximale Photosyntheseleistung. Bei C3 Pflanzen steigert sich die Photosyntheseleistung bis 1000 ppm, darüber hinaus sind keine verlässlichen Daten gegeben (Rogers et al. 1994).

3.1.2. Anatomie des Laubblattes

Ober- und Unterseite von Laubblättern sind mit Epidermen bedeckt. Der Ort der Photosynthese ist das dazwischenliegende Gewebe. Das Mesophyll wird in Palisaden- (oben) und Schwammparenchym (unten) unterteilt (Abbildung 25). Im Palisadenparechym sind chloroplastenreiche eng aneinander aufgestellte Zellen zu finden – das eigentliche Photosynthesegewebe. Das Schwammparenchym ist von Interzellularen durchzogen, wodurch die Zelldichte geringer ist. Zudem enthalten die Zellen weniger Chloroplasten als im Palisadenparechym (Evert et al. 2009). Das Mesophyll ist von Leitbündeln durchzogen, die ein Netz von Blattadern bilden. Leitbündelscheiden und Kollenchym um die Leitbündel sorgen für Stabilität. Das Xylem des Leitbündels ist in der Regel der Blattoberseite zugewandt, entsprechend liegt das Phloem darunter (Raven et al. 2006). Die für den Gasaustausch benötigten

[14] CO_2 Verbrauch durch die Photosynthese und die CO_2 Erzeugung durch Photorespiration sind identisch (Nettophotosynthese = 0) Smith et al. (2009).

Spaltöffnungen (Stomata) sind bei den meisten Pflanzenarten in die Epidermis der Blattunterseite eingebettet und dadurch vor Ablagerungen geschützt (Lüttge et al. 2010).

3.1.2.1. *Blattdicke*

Die Blattdicke variiert abhängig von Umwelteinflüssen. Ein typisches Beispiel ist die Ausbildung von Sonnen- und Schattenblätter. Diese Veränderung kann durch die Evolution bereits genetisch definiert und standortabhängig sein oder aber auch partiell in einem Individuum vorkommen. Der Sonne ausgesetzte Blätter tendieren zu einer erhöhten Dicke aufgrund eines ausgeprägten Palisadengewebes (Raven et al. 2006). In der Literatur wird weniger von Blattdicke gesprochen, vielmehr wird das Verhältnis von Blattmasse zur Fläche (LMA) [15] als Referenz genutzt. die Blattmasse generiert sich aus *Blattdicke* und *Blattdichte*. Die Korrelation zwischen LMA und der Blattdicke ist generell prägnanter, als die zwischen LMA und der Blattdichte (Wilson et al. 1999).

An Trockenheit angepasste Blätter charakterisieren sich durch eine erhöhte Dicke (Wookey et al. 1995; Carter et al. 1997; Yin 2002; Chandra et al. 2004) und Blattdichte (Witkowski und Lamont 1991; Groom und Lamont 1997), wodurch entsprechend die LMA steigt. Generell bilden sich bei mangelnder Bewässerung neben einer dickeren Cuticula weniger Interzellularen wegen der verringerten Photosyntheseaktivität, zudem sind die Mesophyllzellen kleiner, enger gepackt und besitzen eine dickere Zellwand (Maksimov und Yapp 1929). Dieses Verhalten ist stark artenabhängig. Von *Quercus ilex* im mediterranen Raum beispielsweise wird berichtet, dass sich die Blattdicke durch Trockenstress verringert (Ogaya und Penuelas 2006). Trockenstress kann abhängig vom Typ (langfristig, kurzfristig oder immer wieder auftretender Trockenstress) und Trockentoleranz der Pflanze sehr unterschiedliche Ausprägungen von Blattdicke, Blattdichte und LMA hervorrufen und ist daher schwer abzuschätzen (Poorter et al. 2009).

Wird die Photosyntheseaktivität durch eCO_2 erhöht, nimmt die LMA generell zu, primär durch eine erhöhte Blattdicke, aber auch durch eine erhöhte Blattdichte (Sims et al. 1998). Die Dickenzunahme basiert auf vergrößerten Mesophyllzellen (Radoglou und Jarvis 1990b). Bei Pappelklonen verdicken sich die Blätter um 12% durch eine Gabe von 700 ppm CO_2 (Radoglou und Jarvis 1990a).

3.1.2.2. *Stomata*

Die Epidermis der Blätter ist mit einer wachsartigen Schicht (Cuticula) überzogen, um die Wasserabgabe auf die Stomata zu reduzieren. Diese können die Transpiration aktiv durch die Öffnungsweite regulieren. Die Blätter von *A. melanocarpa* und *U. glabra* sind hypostomatisch, das

[15] Blattmasse / Fläche = leaf mass per area ratio (engl.) (Abk.: LMA) (Witkowski und Lamont 1991)

heißt ihre Stomata liegen ausschließlich auf der Blattunterseite (vgl. Abbildung 21, Abbildung 22). Ihre Ausprägung wird bereits in einem frühen Entwicklungszustand des Blattes definiert (Lüttge et al. 2010).

Der Helleborus-Typ ist die am häufigsten vorkommende Art (Lüttge et al. 2010). Hier bilden zwei bohnenförmige Schließzellen mittig einen Zentralspalt. Die Schließzellen sind an den Enden miteinander verbunden. Stoma entstehen aus einer Schließzellenmutterzelle. Während der Entwicklung bilden sich zwei Tochterzellen, differenzieren sich zu Schließzellen und durch schizogene Trennung entsteht der Zentralspalt. Häufig sind die Schließzellen noch von besonders gestalteten Epidermiszellen umgeben, die ebenfalls an der Funktion der Spaltöffnungen beteiligt sind, die Nebenzellen. Im Blattinneren hinter dem Spalt liegt die substomatische Kammer (Weiler und Nover 2008).

Das Öffnen und Schließen des Spaltes regelt den Gasaustausch und basiert auf Turgoränderungen der Schließzellen. Ein erhöhter Turgor führt dazu, dass der Spalt geöffnet ist (schwarz gerändert), bei niedrigem Turgor ist er geschlossen (beige unterlegt) (Abbildung 20b). Die Zellwand der Schließzellen ist ungleichmäßig stark verdickt, um ihrer Funktion nachzukommen (Abbildung 20). Die Turgorerhöhung in Schließzellen erfolgt durch Anhäufung von K^+-Salzen; Malat kann außerdem als Anion benutzt werden(Lüttge et al. 2010).

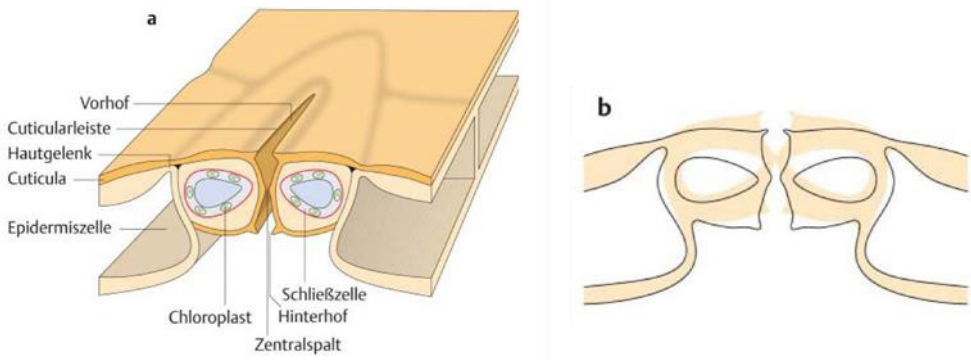


Abbildung 20: (a) Querschnitt eines Spaltöffnungsapparates im geschlossenen Zustand, (b) schematischer Querschnitt einer Spaltöffnung mit erhöhtem Turgor (Spalt geöffnet – schwarz gerändert) und niedrigem Turgor (Spalt geschlossen – beige unterlegt) (Weiler und Nover 2008).

Dem mechanischen Schließmechanismus liegt eine molekulare Bewegung zugrunde.

Bei Lichteinfall – Die ATPase wird von der Potentialdifferenz (z.B. -110mV) angetrieben. Sie befördert unter ATP Verbrauch Protonen in den Apoplast, wo die H^+ Konzentration steigt (pH Wert sinkt). Durch das Konzentrationsgefälle der Protonen öffnen sich die Kaliumkanäle und Kaliumionen (K^+) strömen mit dem Potentialgefälle (aber gegen das Konzentrationsgefälle) in die Zelle. Wegen des Ladungsausgleichs difundieren Chloridionen und Wasser durch die hohe Ionenkonzentration nach, wodurch sich der Turgordruck aufbaut und sich der Spalt öffnet (Evert et al. 2009).

Bei Dunkelheit – Die ATPase befördert keine Protonen in den Apoplast, da die Potentialdifferenz zu niedrig ist (z.B. -50mV). Die H^+ Konzentration sinkt im Apoplast (pH Wert steigt). Die Kaliumkanäle sind nun geschlossen. Kaliumionen strömen mit dem Konzentrationsgefälle aus der Zelle. Wegen des Ladungsausgleichs folgen Chloridionen und Wasser strömt nach, wodurch der Turgordruck abnimmt und sich der Spalt schließt (Evert et al. 2009).

Die Spaltöffnungsbewegungen sind nastische Bewegungen, sie können photonastischer, thermonastischer, chemonastischer und hydronastischer Natur sein. Dies bedeutet sie sind vom Umweltfaktor Licht, Temperatur, intrazelluläre CO_2 Konzentration und der Wasserversorgung bzw. relativen Luftfeuchte abhängig (Weiler und Nover 2008). Letztere zwei sind von Bedeutung für die vorliegende Arbeit.

Stomata reagieren auf unterschiedliche CO_2 Konzentrationen in den Interzellularen mit Schließen der Stomata. Der genauen Reaktionen der Steuerung der Bewegung unter erhöhten Konzentrationen von CO_2 sind noch nicht bekannt (Weiler und Nover 2008).

Die Reaktionen von Stomata auf Änderung des Wasserpotemtials (Ψ) sind jedoch gut bekannt. Zwei unterschiedlich begründete Stomatabewegungen treten hierbei auf:

- Die *hydropassive Stomatabewegung* führt nicht durch molekulare Bewegung zum Schließen der Stomata, sondern durch den Turgorverlust der umliegenden Epidermiszellen. Die daraus resultierende Volumenänderung der Zellen zieht die Schließzellen bei starkem Trockenstress auseinander. Dieser Effekt wird Iwanow Effekt genannt, auch beim Abschneiden eines Blattes kann dies beobachtet werden (Weiler und Nover 2008).
- Die *hydroaktiven Stomatabewegungen* sind besonders bei Trockenstress von großer Bedeutung für den Wasserhaushalt der Pflanzen. Noch bevor durch Wassermangel die *hydropassiven Stomatabewegungen* einsetzen, führt ein Absinken des Wasserpotentials in den Wurzelzellen unter einen kritischen Wert zu einer erhöhten Ausschüttung von Abscisinsäure (engl. abscisic acid, Abk. ABA). Dieses Stresshormon wird zu den Schließzellen transportiert und bindet an einen Rezeptor im Plasmalemma an. Die Konzentration von Ca^{2+}-Ionen im Cytoplasma steigt an und induziert dort das Öffnen der Anionenkanäle. Der Turgordruck sinkt und der Spalt schließt sich (Zeiger und Farquhar 1987).

Die Spaltöffnungsdichte wird in Anzahl pro mm^2 auf der Blattunterseite angegeben. Sie variiert stark, nicht nur artenintern und auf unterschiedlichen Blättern einer Pflanze, sondern auch regional auf einem Blatt. Umweltfaktoren haben einen großen Einfluss. Man vermutet, dass die cuticulare Wachszusammensetzung auf die Ausprägung von Stomata wirken (Brownlee 2001; Bird und Gray 2003). Für die Regulierung sollen außerdem die bereits reifen Blätter der Pflanzen verantwortlich sein und weniger die direkte Umgebung, in der die jungen Blätter heranwachsen (Brownlee 2001; Gallois et al. 2002). Generell führt eine erhöhte CO_2 Konzentration zu einer Abnahme der Stomatadichte (Woodward und Kelly 1995; Woddward et al. 2002; Hetherington und Woodward 2003). Die Größe der Stomata erhöht sich bei einem Anstieg der CO_2 Konzentration (Wagner et al. 1996; Xu und Zhou 2008; Miller-Rushing et al. 2009). Zahlreiche Studien zeigen hingegen, dass Trockenstress die Stomatadichte erhöht (McCree und Davis 1974; Cutler et al. 1977), und die Stomatagröße verringert (Cutler et al. 1977; Quarrie und Jones 1977; Spence et al. 1986).

Für beiden Einflussfaktoren liegen antagonistische Korrelationen zwischen Dichte und Größe der Stomata vor:

- eCO_2 – Dichte (↓) Größe (↑)
- Trockenstress – Dichte (↑) Größe (↓)

Im Rahmen dieser Arbeit wurde sowohl die *Stomatadichte*, als auch die *Länge des Zentralspaltes* bestimmt. Aus diesen zwei Größen wurde die *potentielle Gasaustauschfläche* berechnet. Hierfür wurde für in erster Näherung die *Länge des Zentralspaltes* als Durchmesser eines Kreises definiert. Daraus ergibt sich eine Summe an kreisrunden Flächen für das untersuchte Blattareal von einem mm^2 Fläche, die *potentielle Gasaustauschfläche* [μm^2]. In den Ergebnissen wird die *potentielle Gasaustauschfläche* als prozentualer Anteil [%] der Messfläche (je mm^2) dargestellt.

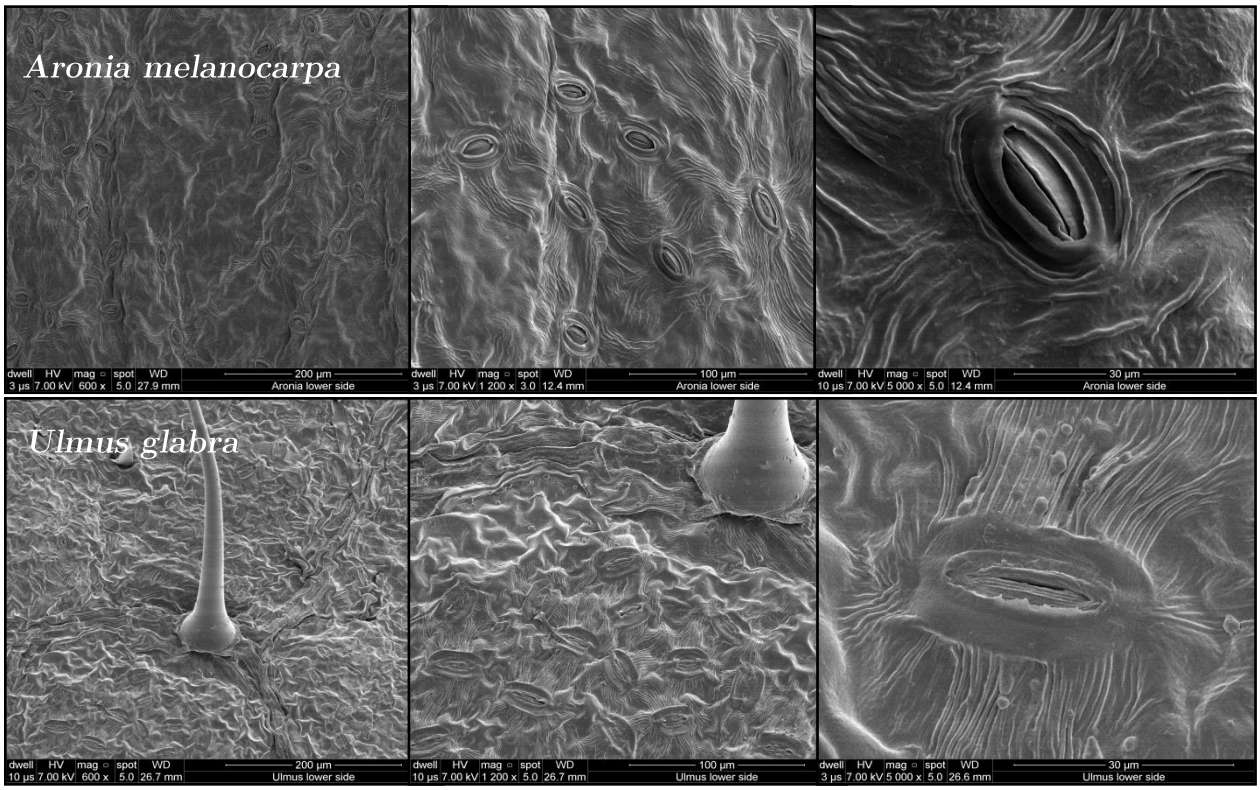


Abbildung 21: Aufnahmen der Stomata (Blattunterseite) von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) mit dem FESEM (Field Emission Scanning Electron Microscope). Links und mittig sind Übersichten zu sehen (600x und 1200x). Die Cuticula lässt keine sichtbare Abgrenzung der einzelnen Epidermiszellen zu, die Stomata sind eindeutig zu erkennen. Die Cuticala weist bei beiden Arten starke Faltung auf, insbesondere im Bereich der Stomata. Die Cuticula selbst dient durch ihre Wasserundurchlässigkeit als Transpirationsschutz. Zudem verursachen die Falten Luftverwirbelungen, sodass in der Grenzschicht die Luftfeuchtigkeit nahe der Sättigung ist und die Transpiration vermindert wird. *U. glabra* besitzt zudem im regelmäßigen Muster Trichome (Pflanzenhaare) als Transpirationsschutz.

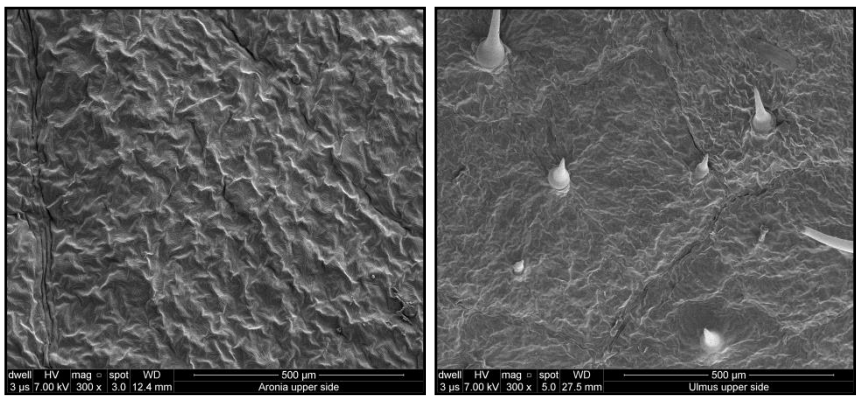


Abbildung 22: Übersichten der Blattoberseite von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts) (300x). Spaltöffnungen befinden sich nicht in der Epidermis der Oberseite, die Cuticula lässt keine sichtbare Abgrenzung der einzelnen Epidermiszellen zu. Bei *U. glabra* sind die Trichome weniger stark ausgeprägt, ein Transpirationsschutz ist aufgrund der fehlenden Stomata nicht notwendig.

3.1.3. Gashaushalt der Pflanze

Die im folgenden Abschnitt vorzufindenden Gleichungen zur Bestimmung der Gaswechselparameter basieren auf den von Caemmerer und Farquhar (1981) hergeleiteten Zusammenhängen.

3.1.3.1. *Gaswechsel im Hinblick auf Wasserdampf*

3.1.3.1.1. Stomatäre Transpiration (E)

Die Wasserabgabe oberirdischer Pflanzenteile in Form von Wasserdampf wird als Transpiration bezeichnet. Es wird zwischen der cuticulären und stomatären Transpiration unterschieden. Während die cuticuläre Transpiration unkontrolliert erfolgt, wird die stomatäre Transpiration von der Pflanze aktiv durch Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen kontrolliert. Der Wasserverlust durch die cuticuläre Transpiration ist gering (<10% der gesamten Transpiration) (Weiler und Nover 2008). Im Folgenden wird ausschließlich die *stomatäre Transpiration* betrachtet, über die der Großteil des Wassers verdampft. Antreibende Kraft hierfür ist das niedrige Wasserpotential der Umgebungsluft, beziehungsweise das Wasserdampfdruckdefizit (siehe S. 39). In einem geschlossenen System (LI-6400 XT[16]) lässt sich die Transpiration wie folgt berechnen:

$$sE = u_o\, w_o - u_e\, w_e \tag{1}$$

[16] Für den Versuch genutztes Gaswechselmessgerät, genauere Informationen auf S. 68 – Messung des Gaswechsels)

Dabei steht **E** für die *stomatäre Transpiration* und **s** für die Blattfläche [m^2]. **E** wird in Menge an Wassermolekülen pro Fläche und Zeit gemessen [mol_{H2O} m^{-2} s^{-1}]. Die Flussraten der Luft in der Messkammer $\mathbf{u_e}$ (eingehend) und $\mathbf{u_o}$ (ausgehend) sind in Menge pro Zeit [mol s^{-1}] angegeben. Die eingehenden ($\mathbf{w_e}$) und ausgehenden ($\mathbf{w_o}$) Wassermoleküle werden in Menge an Wasser pro Menge an Luft [mol_{H2O} mol_{Luft}^{-1}] angegeben.

Die ausgehende Flussrate $\mathbf{u_o}$ ist die Summe aus eingehender Flussrate $\mathbf{u_e}$ und **sE**:

$$u_o = u_e + sE \tag{2}$$

Diese wird in die Ausgangsgleichung der *stomatären Transpiration* (1) eingesetzt:

$$sE = (u_e + sE)w_o - u_e\, w_e \tag{3}$$

Wird nach der *stomatären Transpiration* **E** aufgelöst, ergibt sich:

$$E = \frac{u_e(w_o - w_e)}{s(1 - w_o)} \tag{4}$$

Die von Caemmerer und Farquhar (1981) hergeleiteten Formeln müssen faktoriell an die vom genutzten Gaswechselmessgerät ausgegebenen Daten angepasst werden (Caemmerer und Farquhar 1981). Die Formel modifiziert sich für die Ausgabe von [$mmol_{H2O}$ m^{-2} s^{-1}] statt [mol_{H2O} m^{-2} s^{-1}] folgendermaßen:

- Aus der *eingehenden Flussrate* $\mathbf{u_e}$ [mol s^{-1}] wird die *Flussrate der Luft* **F** [µmol s^{-1}] ($F = u_e \times 10^6$).
- Aus der *eingehenden Menge an Wassermolekülen pro Menge an Luft* $\mathbf{w_e}$ [mol_{H2O} mol_{Luft}^{-1}] wird die *Menge an Wassermolekülen pro Menge an Luft in der Referenzkammer* $\mathbf{W_r}$ [$mmol_{H2O}$ mol_{Luft}^{-1}]($W_r = w_e \times 10^3$).
- Analog wird aus der *ausgehenden Menge an Wassermolekülen pro Menge an Luft* $\mathbf{w_o}$ [mol_{H2O} mol_{Luft}^{-1}] die *Menge an Wassermolekülen pro Menge an Luft in der Messkammer* $\mathbf{W_s}$ [$mmol_{H2O}$ mol_{Luft}^{-1}] ($W_s = w_o \times 10^3$).
- Aus der *Blattfläche* **s** [m^2] wird **S** [cm^2] ($S = s \times 10^4$).

Wird die ursprüngliche Gleichung für E (4) an die vom Gaswechselmessgerät ausgegebenen Werte angepasst, ergibt sich folgende Formel zur Bestimmung der stomatären Transpiration mit dem Gaswechselmessgerät:

$$E = \frac{F(W_s - W_r)}{100S(1000 - W_s)} \tag{5}$$

Die *stomatäre Transpiration* **E** wird vom Messgerät in [$mmol_{H2O}$ m^{-2} s^{-1}] ausgegeben.

3.1.3.1.2. Stomatäre Leitfähigkeit (g_s)

Die *stomatäre Leitfähigkeit* g_s ist ein Maß für den Fluss von Wasserdampf durch die Stomata aus dem Blatt heraus. Analog zur Transpiration existiert neben der stomatären Leitfähigkeit auch die cuticuläre Leitfähigkeit. Diese wird aus oben genannten Gründen nicht

weiter betrachtet. In dem geschlossenen System (LI-6400 XT) wird die *stomatäre Leitfähigkeit* $\mathbf{g_s}$ wie folgt definiert:

$$g_s = \frac{1}{\frac{1}{g_t} - \frac{k_f}{g_a}} \tag{6}$$

Die *stomatäre Leitfähigkeit* (6) wird üblicherweise in [mol_{H2O} m^{-2} s^{-1}] angegeben (Caemmerer und Farquhar 1981) und basiert auf der *Gesamtleitfähigkeit* $\mathbf{g_t}$ für Wasserdampf. Dies ist der Kehrwert des *Gesamtdiffusionswiderstandes für Wasserdampf* $\mathbf{r_t}$ ($g_t = r_t^{-1}$). Er setzt sich aus der Summe von $\mathbf{r_a}$, $\mathbf{r_s}$ und $\mathbf{r_m}$ zusammen:

- $\mathbf{r_a}$ ist der *äußere Widerstand*, der sich durch die H_2O reiche Schicht unmittelbar an der Blattoberfläche ergibt (Grenzschicht). Insbesondere bei wenig Wind ist ihr Einfluss hoch. Er ist der Kehrwert von g_a, der Leitfähigkeit der Grenzschicht für Wasserdampf.
- $\mathbf{r_s}$ ist der *Stomatawiderstand* und hängt von der Anzahl und Öffnungsweite der Stomata ab. Er ist der Kehrwert der stomatären Leitfähigkeit g_s für Wasserdampf.
- $\mathbf{r_m}$ ist der *Mesophyllwiderstand*. Der Mesophyllwiderstand kann bei sättigenden Lichtbedingungen als konstant angesehen werden.

Der *äußere Widerstand* $\mathbf{r_a}$ und der *Stomatawiderstand* $\mathbf{r_s}$ sind hoch variabel (Mohr und Schopfer 1992). Außerdem fliesst der Faktor $\mathbf{k_f}$ mit ein, wobei $k_f = (K^2+1)/(K+1)^2$ ist und K (dimensionslos) eine Abschätzung des Verhältnisses von der Anzahl von Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite des Blattes ist. Das Gaswechselmessgerät gibt die Werte für $\mathbf{g_s}$ in [mol_{H2O} m^{-2} s^{-1}] aus.

3.1.3.1.3. Wasserdampfdruckdefizit (VPD)

Das Wasserdampfdruckdefizit (engl. vapour pressure deficit, Abk. VPD) [kPa] zwischen Blatt und Atmosphäre ergibt sich aus der Differenz zwischen dem gesättigten Dampfdruck im Blatt und dem Dampfdruck in der Atmosphäre. VPD beschreibt die Aufnahmefähigkeit der Luft für Wasserdampf. Das Sättigungsdefizit (=VPD) der Luft ist die treibende Kraft des Transpirationsprozesses und ist ausschließlich von der Temperatur abhängig. Für das genutzte Gaswechselmessgerät ist das VPD wie folgt definiert (7) (LI-COR Biosciences 2012):

$$VPD = e(T_l) - e_s \ , \quad e(T) = 0{,}61365 e^{\frac{17{,}502T}{240{,}97+T}} \tag{7), (8}$$

$\mathbf{e(T)}$ (8) ist die Funktion für den Sättigungsdruck und $\mathbf{T_l}$ die Blatttemperatur, $\mathbf{e_s}$ ist der *Dampfdruck in der Messkammer* und definiert als:

$$e_s = \frac{W_S P}{1000} \tag{9}$$

$\mathbf{P}$ ist der *Gesamtdruck* in [kPa] und $\mathbf{W_S}$ ist mittels Infrarot Gasanalysegerat (IRGA[17]) bestimmte Menge an *Wasser in der Messkammer* (S) (9).

[17] Infrared gas analyzers (Abk.: IRGAs, deutsch: Infrarotsensoren für die Gasanalyse)

$$e_R = \frac{W_R P}{1000} \tag{10}$$

(10) ist die entsprechende Formel für die Bestimmung des *Dampfdrucks in der Referenzkammer* (R).

3.1.3.1.4. Zusammenhänge klären – Ohm'sches Gesetz

Bei der Betrachtung des Gaswechsels bietet sich die Analogie zum Fließen eines elektrischen Stroms an. Hier gilt das Ohm`sche Gesetz mit $R = \frac{U}{I}$, das Verhältnis einer *elektrischen Spannung* **U** zur *Stromstärke* **I** ist als *elektrischer Widerstand* **R** definiert. **U** entspricht dem Dampfdruckdefizit (VPD), **I** der stomatären Transpiration (E) und **R** dem Wasserdampf entgegenstehenden stomatäre Widerstand r_s (Kehrwert der stomatären Leitfähigkeit g_s) (Larcher 2001).

$$E = \frac{VPD}{r_s} \qquad \text{bzw.} \qquad E = VPD * g_s \tag{11), (12}$$

3.1.3.2. ***Gaswechsel im Hinblick auf Kohlenstoffdioxid***

3.1.3.2.1. Nettophotosyntheserate (A)

Die Nettophotosyntheserate[18] entspricht der messbaren Aufnahme von Kohlenstoffdioxid durch das Blatt (Weiler und Nover 2008). In einem offenen System gilt (wie auch bei der Transpiration, siehe S. 37) folgender Ansatz für die Photosyntheserate (Caemmerer und Farquhar 1981):

$$sa = u_e c_e - u_o c_o \tag{13}$$

Dabei ist **a** die *Assimilationsrate* [mol_{CO2} m^{-2} s^{-1}]. Die *Flussraten der Luft in der Messkammer* $\mathbf{u_e}$ (eingehend) und $\mathbf{u_o}$ (ausgehend) sind in Menge pro Zeit [mol s^{-1}] angegeben. Die eingehenden ($\mathbf{c_e}$) und ausgehenden ($\mathbf{c_o}$) *Mengen an CO_2* sind in [mol_{CO2} mol_{Luft}^{-1}] angegeben. Die *ausgehende Flussrate* $\mathbf{u_o}$ ist die Summe aus *eingehender Flussrate* $\mathbf{u_e}$ und **sE** (1):

$$u_o = u_e + sE \tag{14}$$

Diese (14) wird in die Ausgangsgleichung der *Assimilationsrate* **a** (13) eingesetzt:

$$sa = u_e c_e - (u_e + sE) c_o \tag{15}$$

Wird (15) nach **a** aufgelöst, ergibt sich:

$$a = \frac{u_e (c_e - c_o)}{s} - E c_o \tag{16}$$

---

[18] Nettophotosyntheserate (apparente Photosynthese) = Bruttophotosyntheserate (reelle Photosynthese) *abzüglich* mitochondrialer Atmung und Photorespiration (Weiler und Nover 2008).

Die von Caemmerer und Farquhar (1981) hergeleiteten Formeln müssen faktoriell an die vom genutzten Gaswechselmessgerät ausgegebenen Daten angepasst werden. Die Formel modifiziert sich für die Ausgabe von [μmol_{CO2} m^{-2} s^{-1}] statt [mol_{CO2} m^{-2} s^{-1}] folgendermaßen:

- Aus der *eingehenden Menge an Kohlenstoffmolekülen pro Menge an Luft* $\mathbf{c_e}$ [mol_{CO2} mol_{Luft}^{-1}] wird die *Menge an Wassermolekülen pro Menge an Luft in der Referenzkammer* $\mathbf{C_r}$ [μmol_{H2O} μmol_{Luft}^{-1}] ($C_r = c_e \times 10^6$).
- Analog wird aus der *ausgehenden Menge an Kohlenstoffmolekülen pro Menge an Luft* $\mathbf{c_o}$ [mol_{CO2} mol_{Luft}^{-1}] die *Menge an Kohlenstoffmolekülen pro Menge an Luft in der Messkammer* $\mathbf{C_s}$ [μmol_{H2O} μmol_{Luft}^{-1}] ($C_s = c_o \times 10^6$).

Wird die ursprüngliche Gleichung (16) an die vom Gaswechselmessgerät ausgegebenen Werte angepasst, ergibt sich folgende Formel zur Berechnung der *Nettophotosyntheserate (=apparente Photosyntheserate)* **A** mit dem Gaswechselmessgerät:

$$A = \frac{F(C_r - C_s)}{100S} - C_s E \tag{17}$$

Aus der *Assimilationsrate* **a** (16) wird die im Gaswechselmessgerät bestimmte *Nettophotosyntheserate (=apparente Photosyntheserate)* **A**, gemessen in [μmol_{CO2} m^{-2} s^{-1}] ($A = a \times 10^6$).

3.1.3.2.2. Intrazelluläre CO_2 Konzentration (c_i)

Die *intrazelluläre CO_2 Konzentration* $\mathbf{c_i}$ gibt die Kohlenstoffdioxidkonzentration im Mesophyll hinter den Spaltöffnungen an. Dieser Wert bestimmt primär die *Nettophotosyntheserate* **A**, niedrige CO_2 Konzentrationen induzieren ein Öffnen, erhöhte CO_2 Konzentrationen ein Schließen der Stomata. Die Quantenausbeute[19] hängt entsprechend von der intrazellulären CO_2 Konzentration ab (Ehleringer und Björkmann 1977).

Die Funktionsweise dieser chemonastischen Steuerung der Spaltöffnungsbewegung ist bis heute unbekannt. Sicher ist jedoch, dass die CO_2 Rezeptoren im Blattinneren liegen (Lüttge et al. 2010). Die *intrazelluläre CO_2 Konzentration* $\mathbf{c_i}$ wird von dem Gaswechselmessgerät in Menge an CO_2 pro Menge an Luft gemessen [μmol_{CO2} mol_{Luft}^{-1}] und nach folgender Formel berechnet (Caemmerer und Farquhar 1981):

$$c_i = \frac{\left(g_{tc} - \frac{E}{2}\right)C_s - A}{g_{tc} + \frac{E}{2}} \tag{18}$$

Die *Gesamtleitfähigkeit für CO_2* ($\mathbf{g_{tc}}$) errechnet sich gemäß:

$$g_{tc} = \frac{1}{\frac{1,6}{g_{sc}} + \frac{1,37k_f}{g_{ac}}} \tag{19}$$

[19] Maß für die Ergiebigkeit einer Photoreaktion. Dies ist die Anzahl der gebildeten Produktmoleküle pro Anzahl der absorbierten Lichtquanten (Breitmaier et al. 2005)

Die Verhältniszahl der Diffusionskoeffizienten von CO_2 und Wasser in Luft beträgt 1,6, während die Verhältniszahl in der Grenzschicht einen Wert von 1,37 hat. g_{sc} ist die stomatäre Leitfähigkeit für CO_2 und g_{as} die Leitfähigkeit der Grenzschicht für CO_2 (LI-COR Biosciences 2012).

3.1.3.2.3. Wassernutzungseffizienz (WUE) als abgeleitete Größe

Die *Wassernutzungseffizienz* (engl. water use efficiency, Akb. **WUE**) kann nicht direktüber das Gaswechselmessgerät ermittelt werden. Um die Wassernutzungseffizienz zu bestimmen werden *Nettophotosyntheserate* **A** (vgl. S. 40) und *stomatäre Transpiration* **E** (vgl. S. 37) ins Verhältnis gesetzt. Die vom Gaswechselmessgerät bestimmten Werte für A werden in [$\mu mol_{CO2}\ m^{-2}\ s^{-1}$] und für E in [$mmol_{H2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$] ausgegeben. Um das Verhältnis von Photosynthese zu Transpiration zu bestimmen, müssen die Werte für **A** in [$mol_{CO2}\ m^{-2}\ s^{-1}$] ($\mathbf{1x10^6}$) umgerechnet und die Werte für **E** in [$mol_{H2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$] ($\mathbf{1x10^3}$). Damit kann die WUE in % angegeben werden.

$$WUE = \frac{A}{E} = \frac{[mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}]}{[mol\ H_2O\ \ m^{-2}\ s^{-1}]}\ [\%] \tag{20}$$

Der *Wassernutzungskoeffizient* gibt das Verhältnis von der photosynthetisch fixierten CO_2 Menge zur durch Transpiration verlorenen Wassermenge an. Es ist der Pflanze nicht möglich, Kohlenstoffgewinn und Wasserverbrauch unabhängig voneinander zu kontrollieren (Weiler und Nover 2008).

3.1.3.3. ***Einfluss einer erhöhten CO_2 Konzentration & Trockenstress***

Bei aktueller CO_2 Konzentration der Atmosphäre ist das Enzym Rubisco in seiner Aktivität limitiert, weshalb auch nur Rubisco das Potential hat, auf erhöhte Konzentrationen zu reagieren (Drake et al. 1997). Folgende Auflistung gibt an, wie die Gaswechselparameter jeweils auf eCO_2 und Trockenstress reagieren.

- Die Nettophotosyntheserate A reagiert mit einer Zunahme auf eCO_2. Das liegt zum einen an der Beschleunigung der CO_2 Fixierung (Carboxylierung) durch Rubisco, zum anderen hemmt dies die Oxygenierung[20] und somit die Photorespiration. Die Photorespiration verbraucht CO_2, ATP und NADPH, welche der Photosynthese zur Verfügung stehen (Bernacchi et al. 2003). Trockenstress reduziert die Nettophotosyntheserate A.
- Treibende Kraft dafür ist die reduzierte stomatäre Leitfähigkeit g_s, da Trockenstress das Schließen der Stomata indiziert (Merando et al. 1997; Lawlor und Tezara 2009). Die stomatäre Leitfähigkeit wird durch eCO_2 ebenfalls gesenkt. Bis heute ist noch nicht geklärt, welche Mechanismen die Stomata auf eCO_2 reagieren lassen (Weiler und Nover 2008).

[20] Einbau von Sauerstoff (O_2) durch Rubisco

- Die Transpiration ist eng an g_s gekoppelt, wird aber auch vom VPD beeinflusst. (McNaughton und Jarvis 1991). eCO_2 und Trockenstress senken die Transpiration aufgrund der Stomataschließung (vgl. g_s) (Duursma et al. 2014).
- Das VPD steigt bei sinkender stomatären Leitfähigkeit, weshalb beide Einflussfaktoren zu einer erhöhtem VPD führen (Kirkham 2011).
- Die intrazelluläre CO_2 Konzentration sinkt durch Trockenstress (Pegoraro et al. 2005) und steigt durch erhöhtes atmosphärisches CO_2 (Ehleringer und Cerling 1995).
- Die WUE steigt durch eCO_2 an, da mehr Kohlenstoffdioxid bei weniger Wasserverlust aufgenommen werden kann (Wullschleger et al. 2002); generell führt abiotischer Stress, so auch Trockenstress, zu einer erhöhten WUE (Raeini-Sarjaz et al. 1998).

3.1.4. Chemische Zusammensetzung

3.1.4.1. *C/N Verhältnis*

Stickstoff (N) ist ein wichtiger Proteinbestandteil, Kohlenstoff (C) ist Hauptbestandteil der Kohlenhydrate. Das Verhältnis von C zu N[21] kann so vereinfacht auch als das Verhältnis von Kohlenstoffen zu Proteinen ausgedrückt werden (Driscoll et al. 2006). Stickstoff ist neben Wasser-, Kohlen- und Sauerstoff das am häufigsten vorkommende Element im Pflanzenmaterial (Marschner 1995). Neben dem Vorkommen in Proteinen findet man Stickstoff unter anderem in Aminosäuren und Nucleinsäuren. In Blättern sind bis zu 80% des Stickstoffs in dem Enzym Rubisco enthalten (Evans 1989).

In Blättern von Erbsen und Tomaten führen 1000 ppm CO_2 Konzentration zu einer Verdopplung des C/N Verhältnisses (Riviere-Rolland et al. 1996), in Blättern verholzter Pflanzen steigt das Verhältnis im Blatt durchschnittlich um 22% (Sardans et al. 2012). Trockenstress senkt das C/N Verhältnis in Blättern von Bäumen gemäßigter Breiten (Lu et al. 2009a; Lu et al. 2009b).

Die Kohlenstoffkonzentration unterliegt nach bisherigen Erkenntnissen keinen signifikanten Schwankungen durch externe Einflussfaktoren, weshalb das C/N Verhältnis primär durch die Veränderungen der N-Konzentration bestimmt wird (Poorter und Nagel 2000; Haring und Korner 2004).

[21] Verhältnis von C zu N (Abk.: C/N). Gibt an, wie viele Kohlenstoffatome auf ein Stickstoffatom kommen. C/N = 32 → auf 1 N-Atom kommen 32 C-Atome.

3.2. Material und Methoden

3.2.1. Anatomische Untersuchungen

3.2.1.1. *Blattdicke*

Für die Bestimmung der Blattdicke wurden Längsschnitte angefertigt und diese im Anschluss vermessen. Pro Versuchsvariante wurden jeweils vier Proben pro Blatt vermessen:

380 ppm – normal gewässert: Probe A – Probe B – Probe C – Probe D
380 ppm – Trockenstress: Probe A – Probe B – Probe C – Probe D
950 ppm – normal gewässert: Probe A – Probe B – Probe C – Probe D
950 ppm – Trockenstress: Probe A – Probe B – Probe C – Probe D.

3.2.1.1.1. Aufbereitung des Materials

Um die Vergleichbarkeit zu garantieren, wurden ausschließlich Blätter beprobt, die den Kriterien der Gaswechselmessung (S. 49) entsprachen. Der Entnahmebereich entsprach regional der Messregion des LI6400 XT (Abbildung 23).

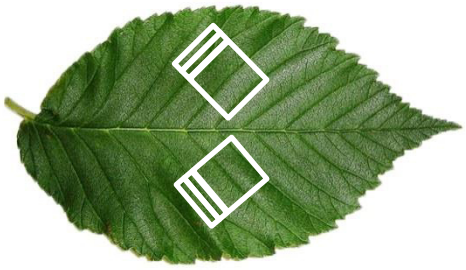


Abbildung 23: Probenentnahme für die Analyse der Blattdicke (zwei schmale Streifen) und der Stomata (quadratischer Ausschnitt) am Beispiel eines Blattes von *U. glabra*.

Die Blattstreifen wurden bis zur weiteren Verarbeitung in mit Ethanol (70%) gefüllten Rollrandgläsern gelagert.

3.2.1.1.2. Einbettung in Acrylharz (LR White)

Das Gewebe wurde zunächst mittels steigender Alkoholreihe dehydriert: 2x 70% Ethanol für jeweils 30 Minuten, 2x absolutes Ethanol für jeweils 30 Minuten). Für die Einbettung werden dann Gemische mit ansteigendem LR White Anteil und sinkendem Alkoholanteil verwendet:

1. 1:2 (LR White : Ethanol)
2. 1:1 (LR White : Ethanol)
3. 2:1 (LR White : Ethanol)

Das Gewebe wurde nun entsprechend obiger Reihenfolge mit den Gemischen zwecks Infiltration für mind. 12h in Kontakt gebracht. Abschließend wurde mit reinem LR White infiltriert.

Die Proben wurden aufrecht in den Gelatinekapseln (Abbildung 24 B) positioniert und bei 60°C ± 2°C für 24 Stunden ausgehärtet. Anschließend wurde die Kapsel entfernt und die Probe zum Schneiden getrimmt (Abbildung 24 C & D).

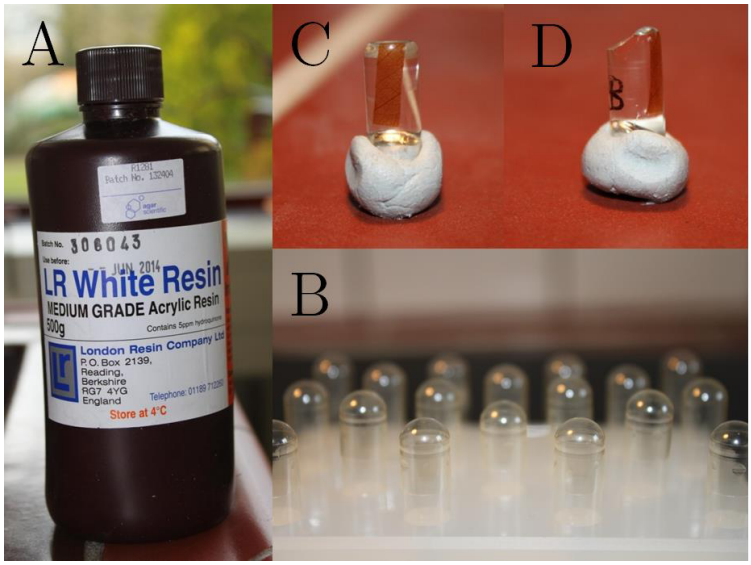


Abbildung 24: (A) LR White Resin, 500g (B) Gelatine Kapseln in Halterung (C) längliche Blattprobe in ausgehärtetem LR White, angeschnitten (D) Blattprobe in Seitenansicht, angeschnitten.

3.2.1.1.3. Messprinzip

Für die Vermessung wurde das Bildanalyseprogramm „ZEN 2011 Image Processing“ verwendet.

3.2.1.1.4. Schneiden, präparieren & vermessen

Von den getrimmten Proben wurden mittels Rotationsmikrotom (Jung AG, Heidelberg) Dünnschnitte von 10 µm geschnitten. Diese mikroskopisch kleinen Schnitte wurden dann in Glycerin eingebettet. Im Anschluss folgte die Vermessung über die Bildanalyse von ZEN 2011 (Zeiss) (Abbildung 25).

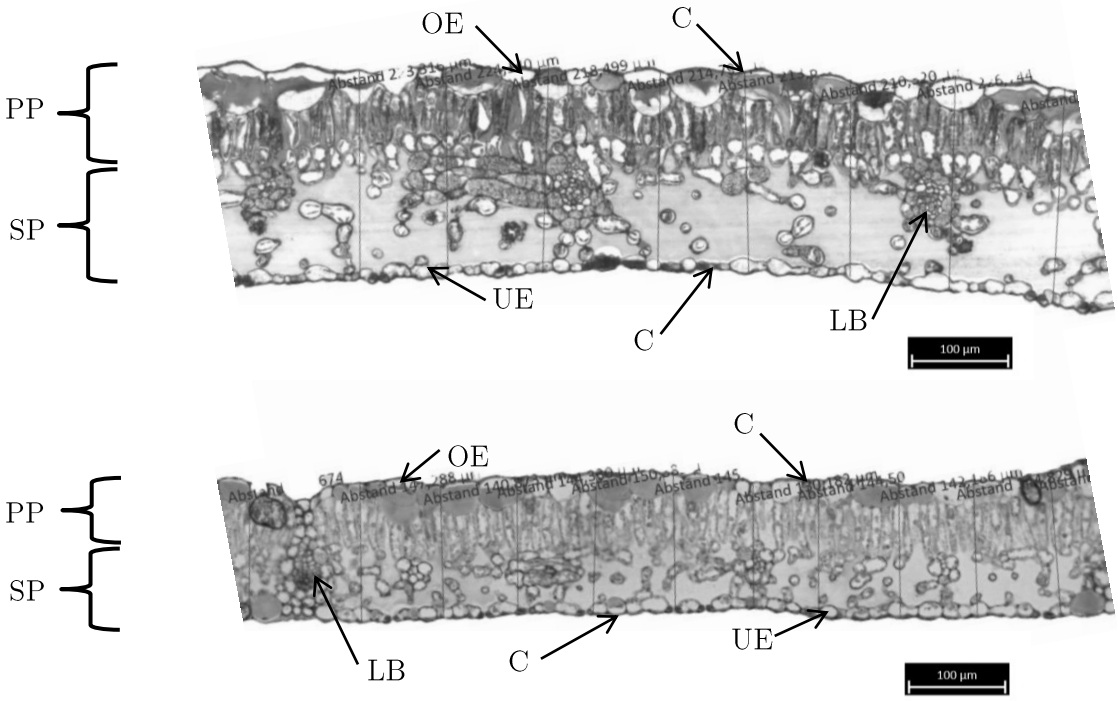


Abbildung 25: Blattlängsschnitte durch ein Blatt von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) mit typischem C3-Pflanzen Blattaufbau (Raven et al. 2006): C = Cuticula, OE = obere Epidermis, PP = Palisadenparenchym, LB = Leitbündel mit Bündelscheide, SP = Schwammparenchym, UE = untere Epidermis. Keiner der zwei Schnitte verlief durch eine Spaltöffnung (Stoma), die sich typischerweise auf der Unterseite des Blattes befinden. Eingetragene Werte [µm] beziehen sich auf die Blattdicke.

3.2.1.2. ***Stomata (Aronia melanocarpa)***

Für das Auszählen und Vermessen der Stomata wurde eine Methode mit handelsüblichem Nagellack angewandt. Hierbei wird ein Negativabdruck der Blattunterseite erzeugt, an welchem dann die numerische und dimensionale Erfassung der Spaltöffnungen erfolgt.

3.2.1.2.1. Aufbereitung des Materials

Um eine Vergleichbarkeit zu garantieren, wurden die Proben ausschließlich von den Blättern genommen, die den Kriterien der Gaswechselmessung (S. 49) entsprachen. Der Entnahmebereich entsprach der 2 cm^2 Messregion des LI6400 XT (Abbildung 23). Die entnommenen Proben wurden im Wärmeschrank bei 60°C getrocknet. Um sie plan zu halten wurden sie zwischen zwei Objektträger gelegt und mit Gummibändern fixiert (Abbildung 26, links).

Für den Negativabdruck wird auf die Unterseite des getrockneten Blattes handelsüblicher Nagellack aufgetragen. Ist dieser ausgehärtet wird ein Streifen Tesafilm auf den Lack geklebt und

das Blatt kann vorsichtig vom Lack gelöst werden (Abbildung 26, Mitte). Mit einem weiteren Klebestreifen wird der Negativabdruck auf dem Objektträger fixiert (Abbildung 26, rechts).

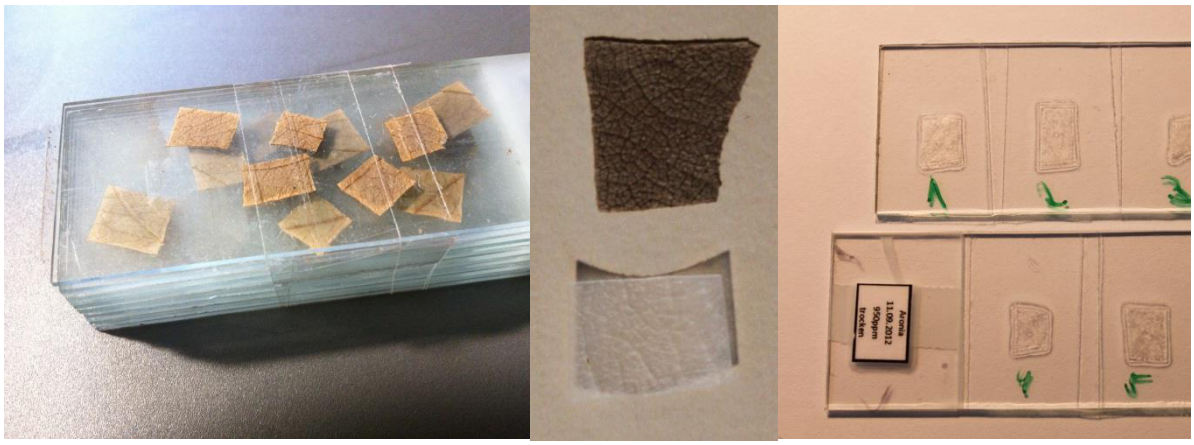


Abbildung 26: Getrocknete Blattproben zwischen Objektträgern (links), Negativabdruck einer Probe (Mitte), auf Objektträger fixierte Negativabdrucke (rechts).

3.2.1.2.2. Messprinzip

Für die Auszählung und Vermessung der Stomata wurde das Bildanalyseprogramm „ZEN 2011 Image Processing“ verwendet. Auf jedem Negativabdruck wurde neun Mal je ein mm^2 ausgezählt (a bis i). Zusätzlich wurde die Länge des Zentralspaltes der einzelnen Stomata in diesem Areal bestimmt (Abbildung 27).

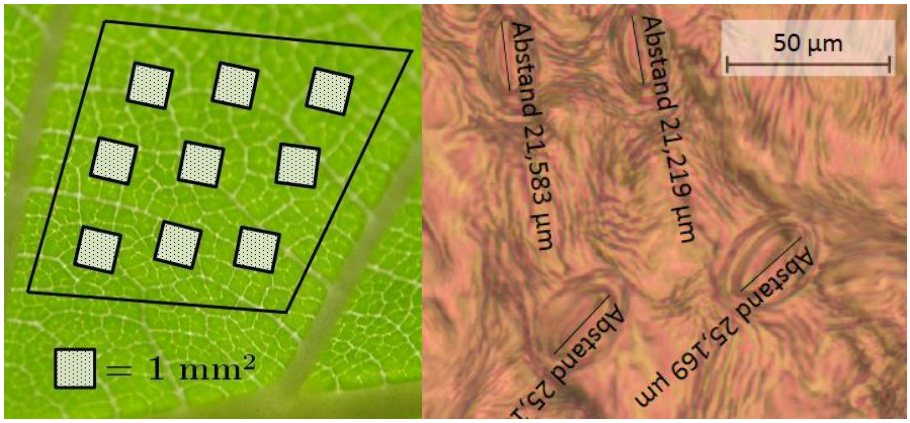


Abbildung 27: Positionierung der neun 1 mm^2 großen Messflächen (a bis i) auf der Blattprobe bzw. dem Negativabdruck dieser (links) und eine mikroskopische Aufnahme des Negativabdruckes mit vermessenen Zentralspalten (rechts).

3.2.2. Physiologische Untersuchungen

3.2.2.1. *Messung des Gaswechsels*

Der Gaswechsel wurde wöchentlich vor Ort im Gewächshaus gemessen. Im Rotationsverfahren wurden alle Individuen in regelmäßigen Abständen auf ihre photosynthetische Aktivität untersucht. Aus den Einzelmessungen wurden am Ende der Vegetationsperiode Mittelwerte für alle vier Varianten gebildet.

3.2.2.2. *Messprinzip*

Der Gaswechsel wurde mit dem Portable Photosynthesis System LI-COR LI-6400 XT (LI-COR Biosciences GmbH) gemessen, bestehend aus einem Handgerät und einer mobilen Konsole (Abbildung 28). Die Messung der Photosynthese und Transpiration basiert auf Konzentrationsunterschieden zwischen einer Mess- und einer Referenzkammer. Zwei unabhängige nicht dispersive Infrarotsensoren bestimmen die Konzentration von CO_2 und H_2O bevor und nachdem der Luftstrom die Blattunterseite passiert. Die CO_2 Konzentration im Luftstrom verringert sich in der Regel durch die Aufnahme des Kohlenstoffdioxides über die Stomata der Blattunterseite. Die H_2O Konzentration erhöht sich in der Regel durch die unumgängliche Transpiration bei geöffneten Stomata. Aus diesen Differenzen werden die Gaswechselparameter auf Grundlage von im Vorfeld definierter Gleichungen berechnet.

Abbildung 28: LI-6400XT Portable Photosynthesis System bestehend aus mobiler Konsole und Handgerät (geöffneter Zustand) (LI-COR Biosciences 2012).

3.2.2.3. *Messvorgang*

Wöchentlich wurden pro Variante von fünf Bäumen jeweils drei Blätter für die Gaswechselmessung ausgewählt wurden. Um über die Vegetationsperiode hinweg eine Vergleichbarkeit zu garantieren, mussten die Blätter folgende Bedingungen erfüllen:

- In ca. 1,30 m Höhe positioniert
- Frei von Pathogenen
- Source-Blatt
- 3. bis 4. Blatt (*A. melanocarpa*), bzw. 4. bis 5. Blatt (*U. glabra*) von der Spitze gesehen

Die Kammern wurden an zwei unterschiedlichen Tagen der Woche gemessen:

380 ppm: mittwochs (normal gewässert: 9:00 - 11:00 Uhr, Trockenstress: 11:00 - 13:00 Uhr)
950 ppm: donnerstags (normal gewässert: 9:00 - 11:00 Uhr, Trockenstress: 11:00 - 13:00 Uhr).

Im Vorwege wurde untersucht, ob es zu signifikante Schwankungen des Gaswechsels im Tagesverlauf bzw. zu signifikanten Schwankungen innerhalb des Messzeitraumes kommt. Dies konnte durch drei Tagesmessungen ausgeschlossen werden.

Die 2 cm^2 große Messfläche wurde links oder rechts neben der Mittelrippe im mittleren Drittel des Blattes lokalisiert (Abbildung 29).

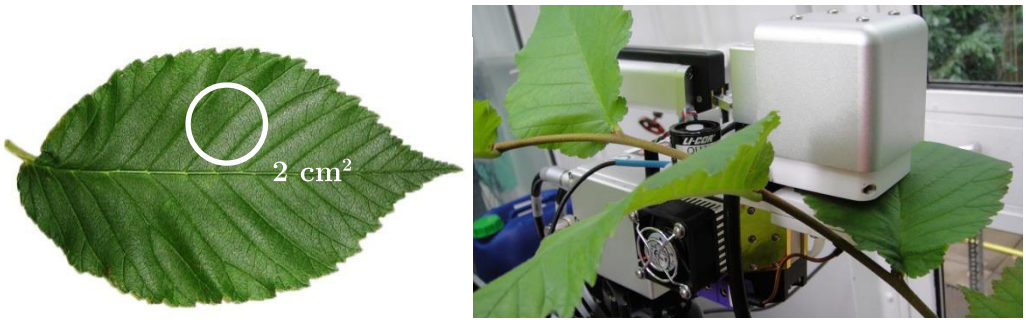


Abbildung 29: Positionierung der Messfläche des LI-6400 XT (links) und eingespanntes Messblatt (rechts) am Beispiel eines Blattes von *U. glabra*.

Tabelle 10 zeigt die für die Messung gewählten Geräteeinstellungen.

Tabelle 10: Einstellungen am LI-6400 XT für die Gaswechselmessung.

Bezeichnung im LI-6400 XT	Parameter	Einstellungswert
Flow	Flussrate	300 µmol s^{-1}
PAR in	einstrahlende photosynthetisch aktive Strahlung	1000 µmol m^{-2} s^{-1}
%Blue in	Anteil blaues Licht	10%
CO2R	CO_2 Konzentration Referenzkammer	380 ppm bzw. 950 ppm

3.2.3. Chemische Untersuchungen

3.2.3.1. *C/N Verhältnis*

Die Elementaranalyse wurde mit dem *Elementar vario EL CUBE* (Elementar Analysensysteme GmbH) durchgeführt. Das Verfahren wird im Kapitel *Stamm* beschrieben (S. 73).

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Anatomische Untersuchungen

3.3.1.1. *Blattdicke*

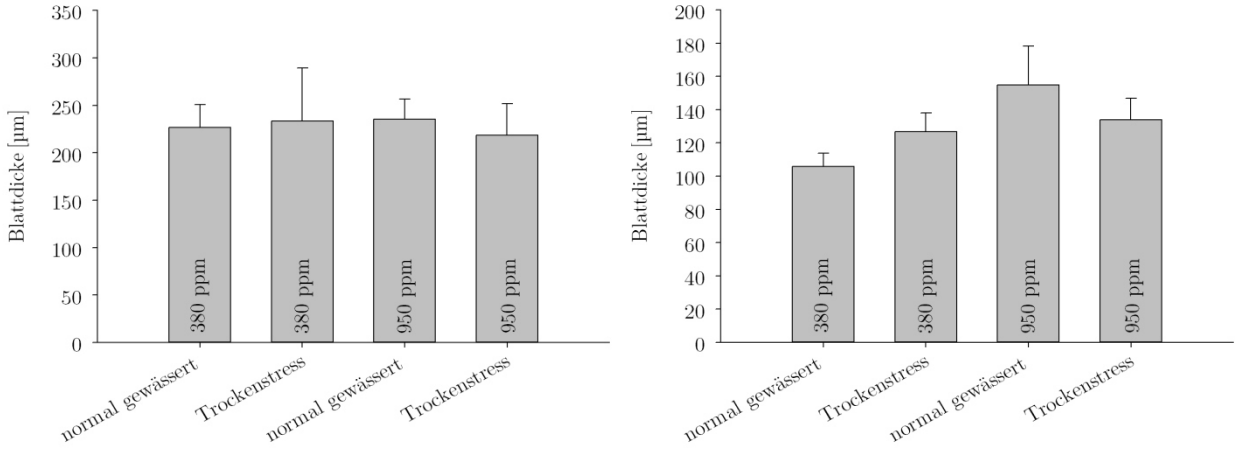


Abbildung 30: Mittlere Blattdicke [µm] von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts) zum Erntezeitpunkt.

Der Einfluss von 950 ppm ist in allen Fällen signifikant, aber teils unterscheiden sich die Reaktionen von *A. melanocarpa* und *U. glabra*. Unter dem Einfluss von eCO_2 bei normaler Bewässerung nimmt die Dicke bei beiden Arten zu (bei *A. melanocarpa* +3,9% (*); bei *U. glabra* +46,3% (*)). Wirkt eCO_2 bei Trockenstress nimmt die Blattdicke bei *A. melanocarpa* ab (-6,2% (*)), bei *U. glabra* hingegen zu (+5,6% (*)) (Abbildung 30, Tabelle 11).

Die Blattdicke von *A. melanocarpa* und *U. glabra* verhalten sich ähnlich in ihrem Verhalten auf Trockenstress. Der Einfluss von Trockenstress und normaler CO_2 Konzentration hat eine Zunahme der Blattdicke zur Folge (bei *A. melanocarpa* +3,0% (n. s.); bei *U. glabra* +19,9%

(*)). Der Einfluss von Trockenstress bei erhöhter CO_2 Konzentration hat hingegen eine Abnahme der Blattdicke zur Folge (bei *A. melanocarpa* -7,0% (*) und *U. glabra* -13,5 (*)) (Abbildung 30, Tabelle 11). Für prozentuale Veränderungen siehe Tabelle 23.

Alle Daten befinden sich im Anhang (*A. melanocarpa* vgl. Tabelle 58, *U. glabra* vgl. Tabelle 59).

Tabelle 11: Statistische Auswertung der Blattdicke [µm] von *A. melanocarpa* und *U. glabra* nach dem t-Test ($p < 0,05$ = signifikant (*), $p \geq 0,05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen der Blattdicke durch eCO_2 und Trockenstress.

Blattdicke *(Aronia melanocarpa)*

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	3,9%	6,35E-05
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-6,2%	3,21E-03
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	3,0%	1,28E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-7,0%	9,32E-10

Blattdicke *(Ulmus glabra)*

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	46,3%	2,47E-97
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	5,6%	6,36E-08
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	19,9%	7,75E-65
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-13,5%	1,25E-29

3.3.1.2. *Stomata (Aronia melanocarpa)*

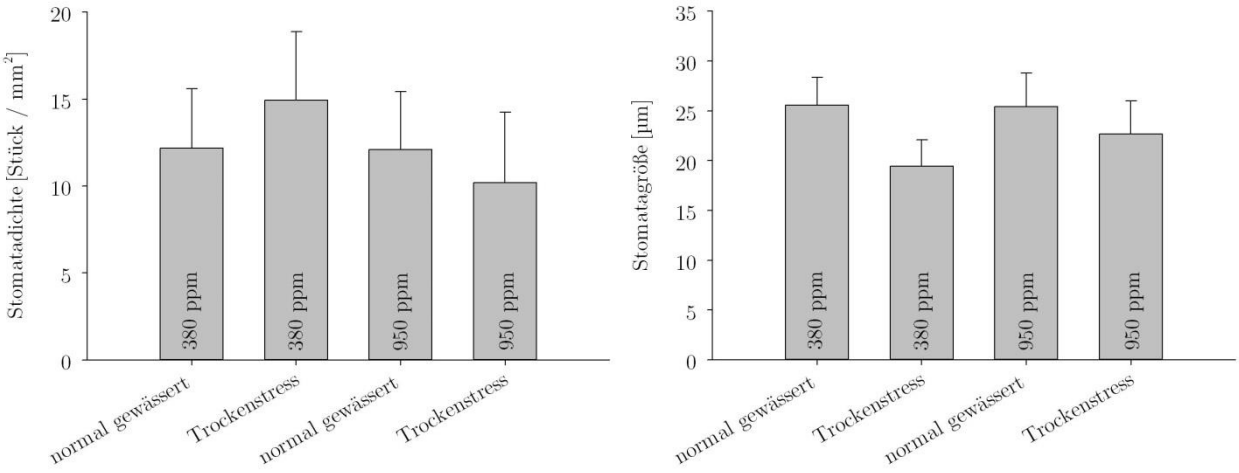


Abbildung 31: Durchschnittliche Stomatadichte [Anzahl pro mm²] (links) und Stomatagröße (Länge des Zentralspaltes) [µm] (rechts) von *A. melanocarpa* zum Erntezeitpunkt.

Der Einfluss von 950 ppm unter normaler Bewässerung hat nur einen minimalen Einfluss (zudem nicht signifikant) auf die Stomatadichte (-0,9%), Länge des Zentralspaltes (-1,2%) und potentielle Gasaustauschfläche (-1,7%). Hingegen wirken 950 ppm unter Trockenstress gravierender (alle signifikant) auf Stomatadichte (-31,8%), Länge des Zentralspaltes (+21,1%) und potentielle Gasaustauschfläche (+46,9%) (Abbildung 31, Abbildung 32, Tabelle 12).

Trockenstress führt bei einer normalen CO_2 Konzentration zu einer erhöhten Dichte der Stomata (+22,6% (*)), erfährt die Pflanze hingegen Trockenstress unter erhöhtem CO_2, reagiert sie mit einer Abnahme der Dichte (-15,6% (*)). Die Länge des Zentralspaltes nimmt unter Trockenstress immer ab, unter 380 ppm besonders stark (-24,2% (*)), unter 950 ppm wird der Effekt vermindert (-7,1% (*)) (Abbildung 31, Tabelle 12). Entsprechend verhält sich die potentielle Gasaustauschfläche unter dem Einfluss von Trockenstress. Sie nimmt unter Trockenstress immer ab, unter 380 ppm besonders stark (-42,3%), unter 950 ppm wird der Effekt vermindert (-13,7%) (Abbildung 32, Tabelle 12).

Der komplette Datensatz befindet sich im Anhang (Tabelle 60, Tabelle 61 und Tabelle 62).

Tabelle 12: Statistische Auswertung der Stomatadichte [Stk. / mm²] und Stomatagröße (Lange des Zentralspaltes) [µm] von *A. melanocarpa* nach dem t-Test ($p < 0,05$ = signifikant (*), $p \geq 0,05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress. Es liegt keine statistische Auswertung der potentiellen Gasaustauschfläche vor.

Stomatadichte *(Aronia melanocarpa)*

		Einfluss von	...		Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-0,9%	8,90E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-31,8%	3,27E-06
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	22,6%	2,23E-03
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-15,6%	3,46E-02

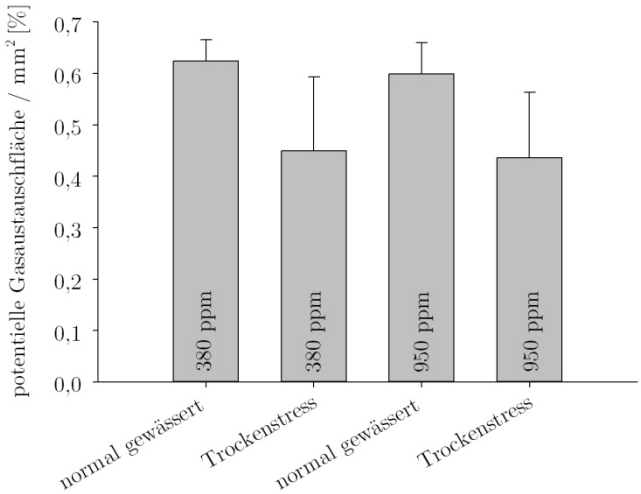
Stomatagröße *(Aronia melanocarpa)*

		Einfluss von	...		Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-1,2%	4,83E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	21,1%	1,68E-54
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-24,2%	9,06E-180
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-7,1%	1,54E-33

potentielle Gasaustauschfläche *(Aronia melanocarpa)*

		Einfluss von	...		prozentuale Veränderung
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	-1,7%
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	46,9%
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	-42,3%
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	-13,7%

Abbildung 32: Durchschnittliche potentielle Gasaustauschfläche pro mm² [%] von *A. melanocarpa* zum Erntezeitpunkt.



3.3.2. Physiologische Untersuchungen

Die vollständigen Daten befinden sich im Anhang (*A. melanocarpa* siehe Tabelle 63 und Tabelle 64, *U. glabra* siehe Tabelle 65 und Tabelle 66.

3.3.2.1. *Nettophotosyntheserate (A)*

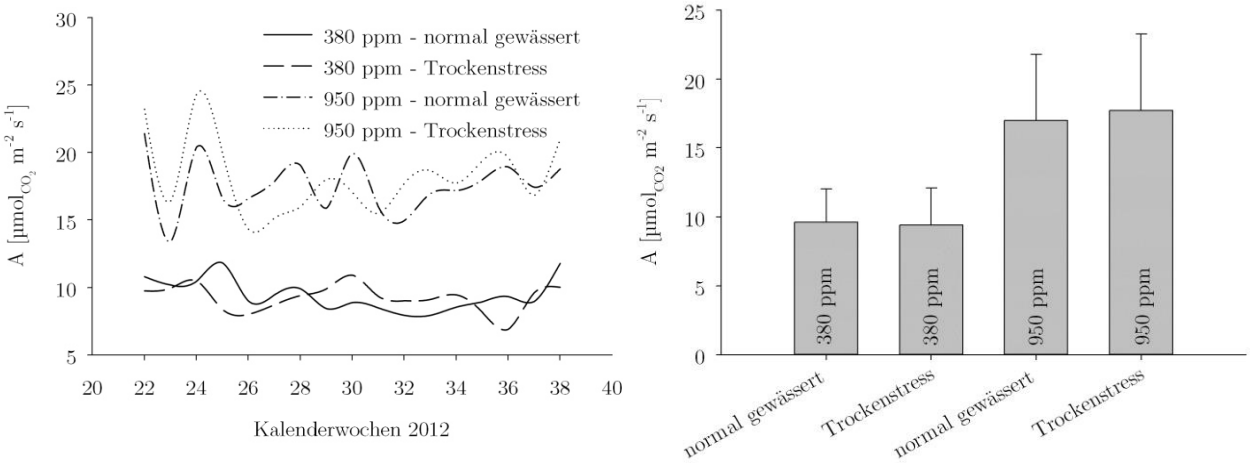


Abbildung 33: Verlauf der Nettophotosyntheserate (A) von *A. melanocarpa* während der Vegetationsperiode (links) und Jahresmittel der Nettophotosyntheserate (A) (rechts).

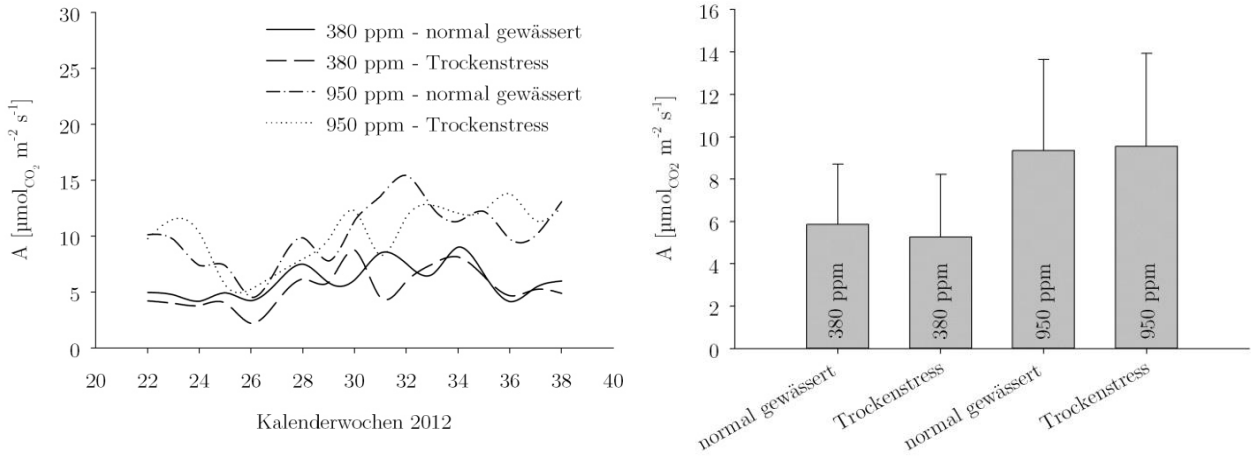


Abbildung 34 : Verlauf der Nettophotosyntheserate (A) von *U. glabra* während der Vegetationsperiode (links) und Jahresmittel der Nettophotosyntheserate (A) (rechts).

Während der Vegetationszeit schwanken die Werte der apparenten Photosyntheserate (A) (=Nettophotosyntheserate) von *A. melanocarpa* und *U. glabra,* zeigen aber keinen charakteristischen Jahresverlauf (Abbildung 33 & Abbildung 34, jeweils links). Die Durchschnittswerte der Nettophotosyntheserate zeigen bei beiden Arten die gleichen Charakteristika: Wirken 950 ppm unter normaler Bewässerung ein, folgt ein Anstieg der Photosyntheserate (*A. melanocarpa* +76,60% (*), *U. glabra* +59,57% (*)). Dieser Effekt wird nochmal verstärkt, wenn 950 ppm unter Trockenstress einwirken (*A. melanocarpa* +88,39% (*), *U. glabra* +81,16% (*)) (Abbildung 33 & Abbildung 34, jeweils rechts, Tabelle 13).

Durch Trockenstress bei 380 ppm nimmt A leicht ab (*A. melanocarpa* -2,16% (n. s.), *U. glabra* -10,02% (n. s.)). Dieser negative Einfluss auf A ist unter 950 ppm abgeschwächt, bzw. die Photosyntheserate nimmt sogar leicht zu (*A. melanocarpa* +4,37% (n. s.), *U. glabra* +2,15% (n. s.)) (Abbildung 33 & Abbildung 34, jeweils rechts, Tabelle 13).

Tabelle 13: Statistische Auswertung der Nettophotosyntheserate (A) von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

	Einfluss von ...			Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter normaler Bewässerung	ist	*	76,6%	4,35E-58
b)	erhöhtem CO_2	unter Trockenstress	ist	*	88,4%	1,66E-56
c)	Trockenstress	unter normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-2,2%	4,18E-01
d)	Trockenstress	unter erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	4,4%	1,64E-01

Ulmus glabra

	Einfluss von ...			Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter normaler Bewässerung	ist	*	59,6%	5,82E-18
b)	erhöhtem CO_2	unter Trockenstress	ist	*	81,2%	2,91E-24
c)	Trockenstress	unter normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-10,0%	5,61E-02
d)	Trockenstress	unter erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	2,2%	6,54E-01

3.3.2.2. *Stomatäre Transpiration (E)*

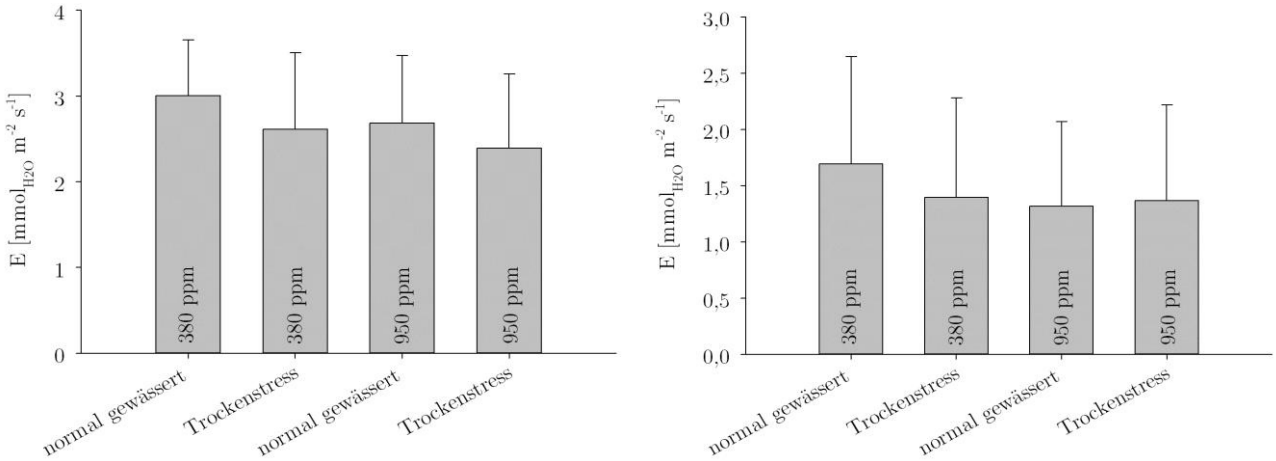


Abbildung 35: Jahresmittel der stomatären Transpiration (E) von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Erhöhtes CO_2 führt zu einer Abnahme von der stomatären Transpiration. 950 ppm lassen die Transpiration unter normaler Bewässerung stärker abfallen (*A. melanocarpa* -10,59% (*), *U. glabra* -22,14% (*)), als unter Trockenstress (*A. melanocarpa* zu -8,44% (*), *U. glabra* -2,00% (n. s.)) (Abbildung 35, Tabelle 14). Unter Trockenstress ist die Transpiration bereits reduziert, sodass 950 ppm einen verminderten Einfluss haben. Trockenstress senkt E bei 380 ppm stärker (*A. melanocarpa* -12,96% (*), *U. glabra* -17,56% (*)), als unter 950 ppm (*A. melanocarpa* -10,86% (*), *U. glabra* +3,76% (n. s.)) (Abbildung 35, Tabelle 14).

Tabelle 14: Statistische Auswertung der stomatären Transpiration (E) von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

	Einfluss von ...			Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter normaler Bewässerung	ist	*	-10,6%	1,77E-05
b)	erhöhtem CO_2	unter Trockenstress	ist	*	-8,4%	1,35E-02
c)	Trockenstress	unter normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-13,0%	1,05E-06
d)	Trockenstress	unter erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-10,9%	6,04E-04

Ulmus glabra

	Einfluss von ...			Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter normaler Bewässerung	ist	*	-22,1%	3,83E-05
b)	erhöhtem CO_2	unter Trockenstress	ist	n. s.	-2,0%	7,57E-01
c)	Trockenstress	unter normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-17,6%	2,33E-03
d)	Trockenstress	unter erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	3,8%	5,51E-01

3.3.2.3. *Stomatäre Leitfähigkeit (g_s)*

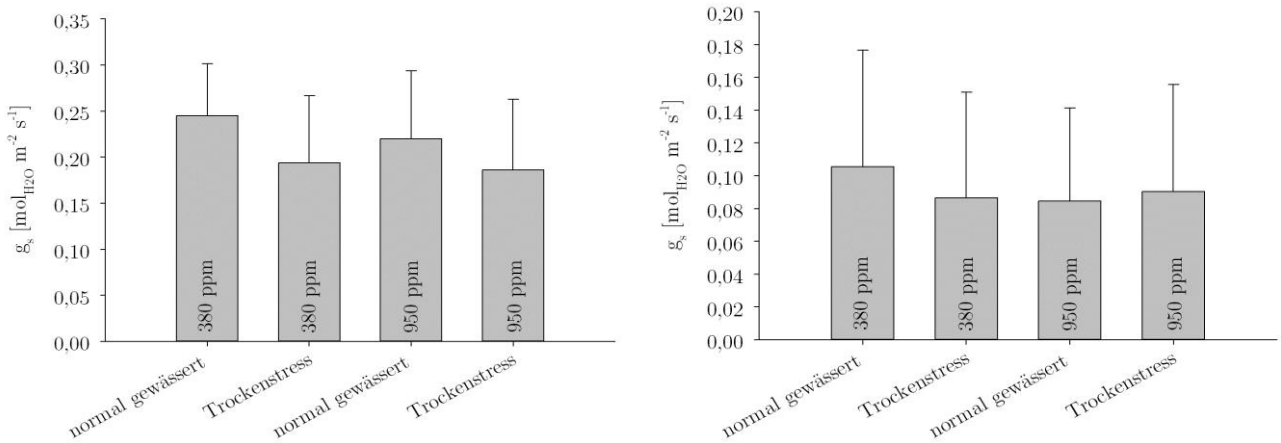


Abbildung 36: Jahresmittel der stomatären Leitfähigkeit (g_s) von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Der Einfluss von erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung (*A. melanocarpa* -10,30% (*), *U. glabra* -19,70% (*)) und der Einfluss von Trockenstress unter normaler CO_2 Konzentration (*A. melanocarpa* -20,88% (*), *U. glabra* -17,83% (*)) führen zu einer signifikanten Abnahme der stomatären Leitfähigkeit g_s. Treten die zwei Einflussfaktoren in Kombination auf, reagieren die Baumarten unterschiedlich. Wirken 950 ppm unter Trockenstress sinkt g_s bei *A. melanocarpa* (-4,08% (*)) (schwächer als unter normaler Bewässerung), steigt hingegen bei *U. glabra* (+4,51% (n. s.). Wirkt Trockenstress unter erhöhtem CO_2 sinkt g_s bei *A. melanocarpa* (-15,40% (*)) (schwächer als unter normaler CO_2 Konzentration), steigt hingegen bei *U. glabra* (+6,95% (n. s.). Dieses Bild zeigte sich bereits bei der stomatären Transpiration, da E und g_s eng gekoppelt sind.

Tabelle 15: Statistische Auswertung der stomatären Leitfähigkeit (g_s) von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	-10,3%	1,67E-04
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-4,1%	4,99E-02
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-20,9%	4,67E-14
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-15,4%	1,31E-05

Ulmus glabra

Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	-19,7%	2,28E-03
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	4,5%	8,85E-01
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-17,8%	9,18E-03
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	6,9%	3,54E-01

3.3.2.4. *Wasserdampfdruckdefizit (VPD)*

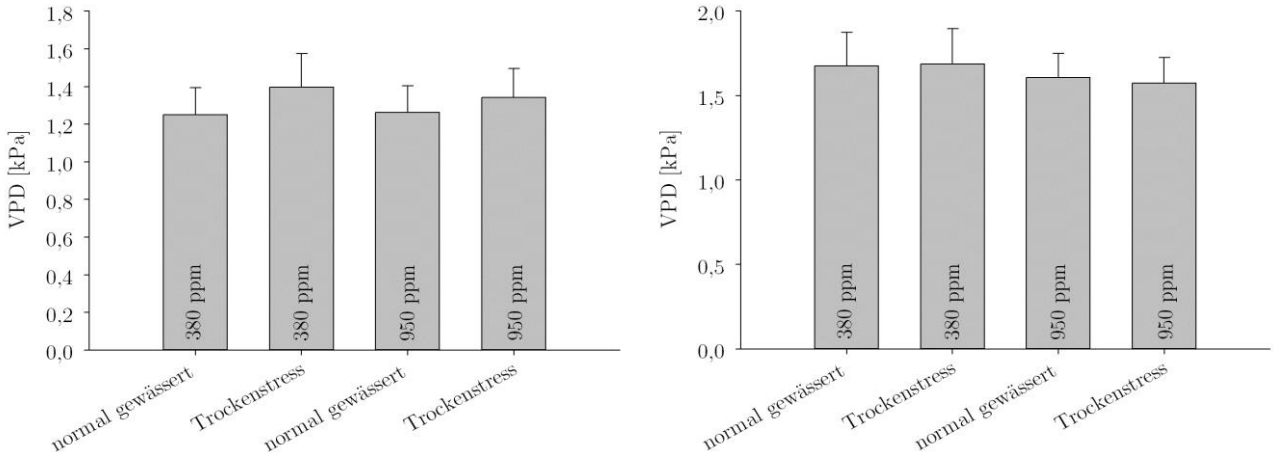


Abbildung 37: Jahresmittel des Dampfdruckdefizites (VPD) von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Das VPD zeigt bei keiner Baumart eindeutige Reaktionen auf die zwei Einflussfaktoren und tendiert unter erhöhtem CO_2 zu sinken. Wirkt es auf normal gewässerte Pflanzen, reagiert *A. melanocarpa* kaum (+0,98% (n. s.)), bei *U. glabra* sinkt das VPD um -4,02% (*). Wirkt eCO_2 auf Pflanzen mit limitierter Wasserzufuhr, reagiert *A. melanocarpa* stärker (-4,00% (*)), bei *U. glabra* sinkt das VPD ebenfalls stärker (-6,61% (*)) (Abbildung 37, Tabelle 16). Das VPD tendiert dazu, unter Trockenstress zu steigen. Wirkt es auf 380 ppm Pflanzen, reagiert *A. melanocarpa* mit +11,70% (*)), *U. glabra* kaum (+0,61%) (n. s.). Wirkt Trockenstress auf 950 ppm Pflanzen,

reagiert *A. melanocarpa* abgeschwächt (+6,19% (*)), bei *U. glabra* sinkt das VPD leicht (-2,10% (*)) (Abbildung 37, Tabelle 16).

Tabelle 16: Statistische Auswertung des Dampfdruckdefizites (VPD) von *A. melanocarpa* und *U. glabra* (t-Test, p < 0,05 = signifikant (*), p ≥ 0,05 = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

Einfluss von ...					Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	1,0%	3,95E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-4,0%	1,09E-03
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	11,7%	1,08E-17
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	6,2%	3,72E-07

Ulmus glabra

Einfluss von ...					Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	-4,0%	2,23E-04
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-6,6%	1,06E-08
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	0,6%	6,37E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-2,1%	2,68E-02

3.3.2.5. *Intrazelluläre CO_2-Konzentration (c_i)*

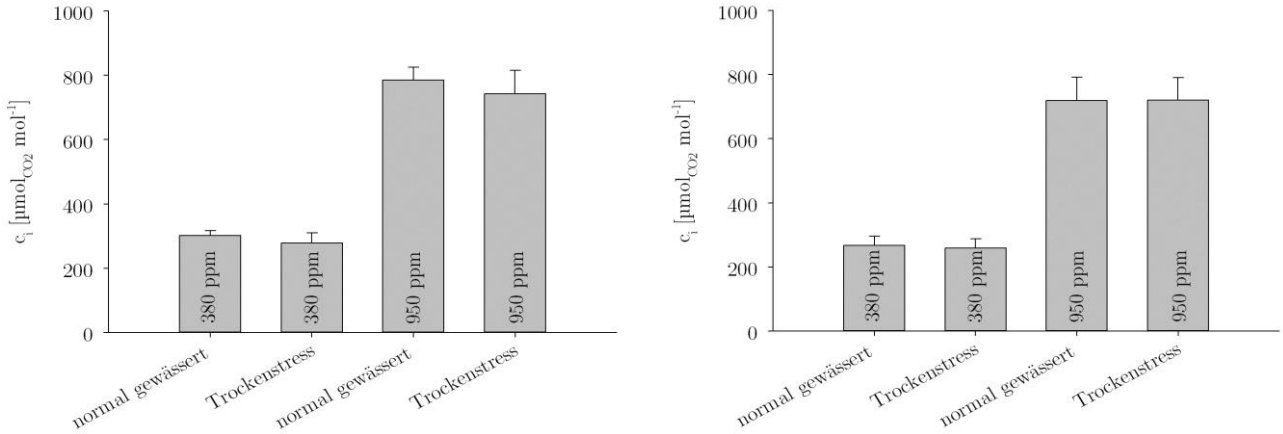


Abbildung 38: Jahresmittel der interzellulären CO_2 Konzentration (c_i) von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Die intrazelluläre CO_2 Konzentration steigt bei Erhöhung von 380 ppm auf 950 ppm stark an. Dieser Anstieg ist bei trockenstressten Pflanzen ausgeprägter (*A. melanocarpa* +167,80% (*)), *U. glabra* +177,56% (*)), als bei normal gewässerten Pflanzen (*A. melanocarpa* +160,98% (*)), *U. glabra* +168,88% (*)) (Abbildung 38, Tabelle 17). Trockenstress führt zu einer leichten Abnahme von c_i, wobei diese Abnahme für 380 ppm Pflanzen ausgeprägter ist (*A. melanocarpa* -7,82% (*)),

U. glabra -2,91% (*)), als für 950 ppm Pflanzen (*A. melanocarpa* -5,41% (*)), *U. glabra* +0,22% (n. s.)) (Abbildung 38, Tabelle 17).

Tabelle 17: Statistische Auswertung der interzellulären CO_2-Konzentration (c_i) von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten) (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	161,0%	0,00E+00
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	167,8%	1,41E-247
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-7,8%	1,70E-18
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-5,4%	4,20E-12

Ulmus glabra

Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	168,9%	4,41E-226
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	177,6%	2,89E-237
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-2,9%	1,04E-02
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	0,2%	8,29E-01

3.3.2.6. *Wassernutzungseffizienz (WUE)*

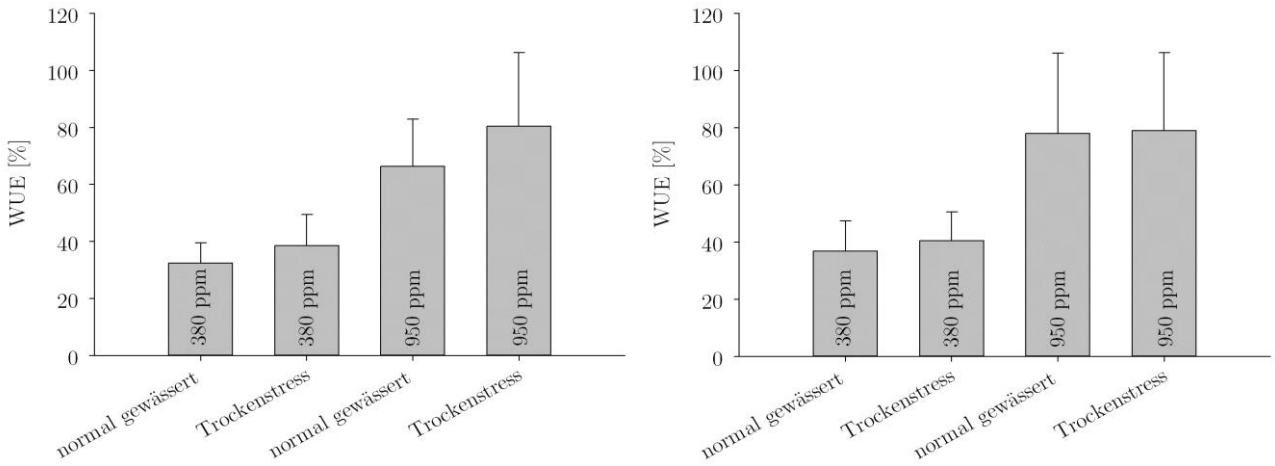


Abbildung 39: Jahresmittel der Wassernutzungseffizienz (WUE) von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Beide Einflussfaktoren (eCO_2 und Trockenstress) erhöhen die Wassernutzungseffizienz. Bei einer erhöhten CO_2 Konzentration steigt die WUE (unabhängig von der Bewässerungsart) signifikant um ca. 100% (Zeile a und b Tabelle 18). Bei *A. melanocarpa* ist der Einfluss von 950 ppm CO_2 unter Trockenstress stärker (+109,36% statt +104,40%), bei *U. glabra* unter normaler Bewässerung (+111,93% statt +95,56%) (Abbildung 39, Tabelle 18). Der Einfluss von

Trockenstress ist weniger markant. Bei *A. melanocarpa* ist der Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm stärker (+21,41% statt +18,53% bei 380 ppm), bei *U. glabra* unter 380 ppm (+9,75% statt +1,27% bei 950 ppm) (Abbildung 39, Tabelle 18).

Die kompletten Daten befinden sich im Anhang (*A. melanocarpa* siehe Tabelle 67, *U. glabra* siehe Tabelle 68). Prozentuale Veränderungen sind Tabelle 19 zu entnehmen.

Tabelle 18: Statistische Auswertung des Wassernutzungseffizienz (WUE) von *A. melanocarpa* und *U. glabra* (t-Test, $p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	104,4%	4,37E-85
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	109,4%	1,77E-64
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	18,5%	4,61E-10
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	21,4%	1,83E-09

Ulmus glabra

Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	111,9%	2,75E-53
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	95,6%	3,22E-50
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	9,7%	1,50E-03
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	1,3%	7,36E-01

3.3.2.7. *Zusammenfassung Gaswechsel*

Tabelle 19 zeigt eine Zusammenfassung der Gaswechselparameter im Hinblick auf Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress.

Tabelle 19: Prozentuale Veränderung der Gaswechselparameter durch die Einflussfaktoren.

	Einfluss von …	(A)	(E)	(g_s)	(VPD)	(c_i)	(WUE)
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	76,60%	-10,59%	-10,30%	0,98%	160,98%	104,40%
	950 ppm unter Trockenstress	88,39%	-8,44%	-4,08%	-4,00%	167,80%	109,36%
	Trockenstress unter 380 ppm	-2,16%	-12,96%	-20,88%	11,70%	-7,82%	18,53%
	Trockenstress unter 950 ppm	4,37%	-10,86%	-15,40%	6,19%	-5,41%	21,41%
	Einfluss von …	(A)	(E)	(g_s)	(VPD)	(c_i)	(WUE)
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	59,57%	-22,14%	-19,70%	-4,02%	168,88%	111,93%
	950 ppm unter Trockenstress	81,16%	-2,00%	4,51%	-6,61%	177,56%	95,56%
	Trockenstress unter 380 ppm	-10,02%	-17,56%	-17,83%	0,61%	-2,91%	9,75%
	Trockenstress unter 950 ppm	2,15%	3,76%	6,95%	-2,10%	0,22%	1,27%

3.3.3. Chemische Untersuchungen

3.3.3.1. *C/N Verhältnis*

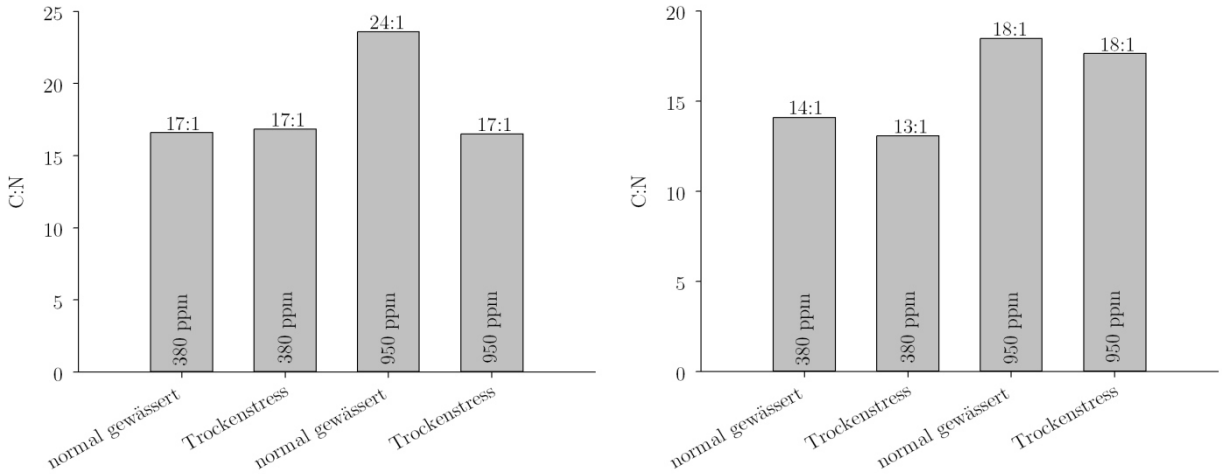


Abbildung 40: Darstellung des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff (C/N Ratio) im Blatt von *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts).

Unter eCO_2 und normaler Bewässerung steigt das C/N Verhältnis für *A. melanocarpa* (links) und *U. glabra* (rechts) deutlich an (Abbildung 40, Tabelle 20 jeweils Zeile a). Tabelle 20 (jeweils Zeile b) zeigt, dass eCO_2 bei Trockenstress das C/N bei *A. melanocarpa* leicht sinken lässt (-2,06%), während bei *U. glabra* der Effekt von eCO_2 aus Zeile a verstärkt wird (35,17%). Unter alleinigem Einfluss von Trockenstress sinkt es bei *U. glabra* (-7,36%), steigt jedoch bei *A. melanocarpa* leicht an (+1,57%) (Tabelle 20 jeweils Zeile c). Wirkt Trockenstress unter 950 ppm sinkt C/N bei *A. melanocarpa,* während bei *U. glabra* die Reduktion von C/N leicht abgemildert wurde (Tabelle 20 jeweils Zeile d). Die Konzentration des Kohlenstoffs unterliegt keinen nennenswerten Schwankungen (Abbildung 61, Tabelle 35)

Die vollständigen Daten und Einzelergebnisse für die Kohlenstoff- und Stickstoffkonzentration befinden sich im Anhang (C-Konzentration siehe Abbildung 61, N-Konzentration siehe Abbildung 62, absolute Ergebnisse der C/N Analyse siehe Tabelle 57). Für die prozentualen Veränderungen durch eCO_2 und Trockenstress insgesamt siehe Tabelle 35 (Veränderungen C-Konzentration), Tabelle 36 (Veränderungen N-Konzentration) und Tabelle 37 (Veränderungen C/N), hier sind die Ergebnisse aller Pflanzenteile im Vergleich dargestellt.

Tabelle 20: Prozentuale Veränderung des C/N Verhältnisses in den Blätter von *A. melanocarpa* und *U. glabra* durch eCO_2 und Trockenstress.

Aronia melanocarpa

Einfluss von ...			prozentuale Veränderung
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	42,24%
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	-2,06%
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	1,57%
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	-30,06%

Ulmus glabra

Einfluss von ...			prozentuale Veränderung
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	30,96%
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	35,17%
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	-7,36%
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	-4,38%

3.4. Diskussion

3.4.1. Gaswechsel

Betrachtet man die Untersuchungsergebnisse der Gaswechselparameter, bei denen nur ein Einflussfaktor wirkt (*Einfluss von 950 ppm unter normaler Bewässerung* bzw. *Einfluss von Trockenstress unter 380 ppm*), stimmen alle Reaktionen mit den Erkenntnissen aus zahlreichen Untersuchungen überein (Tabelle 21): Die Nettophotosyntheserate A und die intrazelluläre CO_2 Konzentration c_i steigen durch eCO_2 (Ehleringer und Cerling 1995; Bernacchi et al. 2003) und sinken durch Trockenstress (Pegoraro et al. 2005). Die Transpiration E und stomatäre Leitfähigkeit g_s sinken durch eCO_2 und Trockenstress (McNaughton und Jarvis 1991; Medrano et al. 1997; Morison, J. I. L. 1998; Lawlor und Tezara 2009; Duursma et al. 2014). Die Wassernutzungseffizienz (WUE) und das Dampfdruckdefizit (VPD) steigen durch eCO_2 und Trockenstress (Raeini-Sarjaz et al. 1998; Wullschleger et al. 2002; Kirkham 2011) (vgl. Tabelle 21). Eine Ausnahme bildet das VPD von *U. glabra* bei Einfluss von erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung. Statt mit einer Zunahme reagiert das VPD mit einer Abnahme des Wertes. Das VPD ist die antreibende Kraft für die Transpiration, was das sinkende VPD bei ebenfalls sinkender Transpiration und stomatärer Leitfähigkeit noch unverständlicher macht. Sie müssten sich gegenläufig verhalten. Eine Erklärung für das Verhalten kann zur Zeit nicht gegeben werden.

Tabelle 21: Übersicht der Ergebnisse des Gaswechsels (prozentuale Veränderung durch den Einfluss von erhöhtem CO_2 und Trockenstress; signifikant (*), nicht signifikant (n. s.)). Die Pfeile symbolisieren Tendenzen der Parameter auf Grundlage bisheriger wissenschaftlicher Untersuchungen (vgl. S. 42). Kombinationen aus erhöhtem CO_2 und Trockenstress sind ohne Tendenzen angegeben und werden im Text näher erläutert.

	Einfluss von …	(A)	(E)	(g_s)	(VPD)	(c_i)	(WUE)
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	↑ 76,60% *	↓ -10,59% *	↓ -10,30% *	↑ 0,98% (n. s.)	↑ 160,98% *	↑ 104,40% *
	950 ppm unter Trockenstress	88,39% *	-8,44% *	-4,08% *	-4,00% *	167,80% *	109,36% *
	Trockenstress unter 380 ppm	↓ -2,16% (n. s.)	↓ -12,96% *	↓ -20,88% *	↑ 11,70% *	↓ -7,82% *	↑ 18,53% *
	Trockenstress unter 950 ppm	4,37% (n. s.)	-10,86% *	-15,40% *	6,19% *	-5,41% *	21,41% *
	Einfluss von …	(A)	(E)	(g_s)	(VPD)	(c_i)	(WUE)
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	↑ 59,57% *	↓ -22,14% *	↓ -19,70% *	↑ -4,02% *	↑ 168,88% *	↑ 111,93% *
	950 ppm unter Trockenstress	81,16% *	-2,00% (n. s.)	4,51% (n. s.)	-6,61% *	177,56% *	95,56% *
	Trockenstress unter 380 ppm	↓ -10,02% (n. s.)	↓ -17,56% *	↓ -17,83% *	↑ 0,61% (n. s.)	↓ -2,91% *	↑ 9,75% *
	Trockenstress unter 950 ppm	2,15% (n. s.)	3,76% (n. s.)	6,95% (n. s.)	-2,10% *	0,22% (n. s.)	1,27% (n. s.)

Für die Beurteilung der Interaktion beider Einflussfaktoren bietet sich eine Einteilung der Gaswechselparameter an. Es gilt Muster zu erkennen, wenn beide Einflussfaktoren den Parameter inhibieren (Tabelle 22, dunkelgrau), stimulieren (Tabelle 22, weiß) oder gegensätzlich wirken (Tabelle 22, hellgrau):

- Wirken eCO_2 und Trockenstress **einzeln gesehen inhibierend** auf den Parameter (E und g_s), wird in Kombination beider Einflussfaktoren das **Absinken des Wertes gemildert** (Tabelle 22, dunkelgrau). Fazit:
  - Der Einfluss von eCO_2 ist unter Trockenstress weniger effektiv (vgl. jeweils 1. und 2. Zeile in Tabelle 22).
  - Der Einfluss von Trockenstress nimmt unter eCO_2 ab (vgl. jeweils 3. und 4. Zeile in Tabelle 22).
- Wirkt **eCO_2 allein stimulierend** und **Trockenstress allein inhibierend** (A und c_i), wird der **Einfluss von eCO_2 in Kombination mit Trockenstress zusätzlich verstärkt** und der **Einfluss von Trockenstress unter eCO_2 geschwächt** (Tabelle 22, hellgrau). Fazit:
  - Der Einfluss von eCO_2 ist unter Trockenstress noch effektiver (vgl. jeweils 1. und 2. Zeile in Tabelle 22).
  - Der Einfluss von Trockenstress nimmt unter eCO_2 ab (vgl. jeweils 3. und 4. Zeile in Tabelle 22).
- Wirken eCO_2 und Trockenstress **einzeln gesehen stimulierend** auf den Parameter (VPD und WUE), wird in Kombination beider Einflussfaktoren das **Ansteigen des Wertes gemildert** (Tabelle 22, weiß). Die Kombination führt demnach nicht zu einer Aufsummierung des Anstiegs, sondern schwächt den eigentlichen Effekt ab. Dies entspricht der Interaktion der Einflussfaktoren, wenn beide zu einem Absinken des Parameters führen (E und g_s). Die WUE reagiert bei *U. glabra* nach dem identischen Muster: durch die Kombination beider Einflussfaktoren wird der stimulierende Effekt abgeschwächt. Ausnahme: Bei *A. melanocarpa* führt die Kombination hingegen zu einer

zusätzlichen Zunahme der WUE (in Tabelle 22 grau durchgestrichen). Fazit (abgesehen von der Ausnahme):

- Der Einfluss von eCO_2 ist unter Trockenstress weniger effektiv (vgl. jeweils 1. und 2. Zeile in Tabelle 22).
- Der Einfluss von Trockenstress nimmt unter eCO_2 ab (vgl. jeweils 3. und 4. Zeile in Tabelle 22).

Tabelle 22: Ordnung der Gaswechselparameter nach ihrer Reaktion auf eCO_2 und Trockenstress. Beide Einflussfaktoren senken den Parameter (dunkelgrau), erhöhen den Parameter (weiß) oder lösen gegensätzliche Reaktionen aus (hellgrau). Ein (+) bzw. (–) neben dem gebogenen Pfeil gibt an, ob die Reaktion durch Kombination beider Einflussfaktoren (*Einfluss von 950 ppm unter Trockenstress* bzw. *Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm*) verstärkt (+) oder abgemildert (–) wird.

	Einfluss von …	(E)	(g_s)	(WUE)	(VPD)	(A)	(c_i)
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	↓ -10,59% * –	↓ -10,30% * –	↑ 104,40% * +	↑ 0,98% (n. s.) –	↑ 76,60% * +	↑ 160,98% * +
	950 ppm unter Trockenstress	-8,44% *	-4,08% *	109,36% *	-4,00% *	88,39% *	167,80% *
	Trockenstress unter 380 ppm	↓ -12,96% * –	↓ -20,88% * –	↑ 18,53% * +	↑ 11,70% * –	↓ -2,16% (n. s.) –	↓ -7,82% * –
	Trockenstress unter 950 ppm	-10,86% *	-15,40% *	21,41% *	6,19% *	4,37% (n. s.)	-5,41% *
	Einfluss von …	(E)	(g_s)	(WUE)	(VPD)	(A)	(c_i)
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	↓ -22,14% * –	↓ -19,70% * –	↑ 111,93% * –	↑ -4,02% * –	↑ 59,57% * +	↑ 168,88% * +
	950 ppm unter Trockenstress	-2,00% (n. s.)	4,51% (n. s.)	95,56% *	-6,61% *	81,16% *	177,56% *
	Trockenstress unter 380 ppm	↓ -17,56% * –	↓ -17,83% * –	↑ 9,75% * –	↑ 0,61% (n. s.) –	↓ -10,02% (n. s.) –	↓ -2,91% * –
	Trockenstress unter 950 ppm	3,76% (n. s.)	6,95% (n. s.)	1,27% (n. s.)	-2,10% *	2,15% (n. s.)	0,22% (n. s.)

3.4.2. Blattdicke und Stomata

Die Änderung der Blattdicke unter Einfluss von erhöhtem CO_2 geht mit den bisherigen Erkenntnissen einher (Rogers et al. 1994). Sowohl *A. melanocarpa* als auch *U. glabra* erfuhren eine signifikante Dickenzunahme unter normaler Bewässerung. Die Änderung der Blattdicke unter verminderter Wasserzufuhr geht ebenfalls mit den bisherigen Erkenntnissen einher (Salleo und Gullo 1990; Wookey et al. 1995; Carter et al. 1997; Yin 2002; Chandra et al. 2004). Sowohl *A. melanocarpa* als auch *U. glabra* erfuhren eine Dickenzunahme unter Trockenstress.

Interessante Ergebnisse ergeben sich für die Kombination beider Einflussfaktoren. Analog zu dem Verhalten von VPD und WUE führt die Kombination von eCO_2 und Trockenstress (beide wirken einzeln stimulierend) zu einer Milderung des stimulierenden Effektes, teils sogar zu einer Abnahme der Blattdicke. Die Kombination zweier anregender Einflüsse führt somit auch in diesem Fall nicht zu einer Summierung des Effektes, sondern zu einer gegenteiligen Reaktion (Tabelle 23, weiß). Fazit:

- Der Einfluss von eCO_2 ist unter Trockenstress weniger effektiv (vgl. jeweils 1. und 2. Zeile in Tabelle 23).
- Der Einfluss von Trockenstress nimmt unter eCO_2 ab (vgl. jeweils 3. und 4. Zeile in Tabelle 23).

Tabelle 23: Ergebnisse der Blattdicke und Stomata (prozentuale Veränderung durch den Einfluss von erhöhtem CO_2 und Trockenstress). Die Pfeile symbolisieren Tendenzen (↑↓) der Parameter auf Grundlage bisheriger wissenschaftlicher Untersuchungen (vgl. S. 32). Zusätzliche Sortierung der Parameter als Reaktion auf eCO_2 und Trockenstress: Beide Einflussfaktoren erhöhen den Parameter (weiß) oder lösen gegensätzliche Reaktionen aus (hellgrau). Ein (+) bzw. (–) neben dem gebogenen Pfeil gibt an, ob die Reaktion durch Kombination beider Einflussfaktoren (*Einfluss von 950 ppm unter Trockenstress* bzw. *Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm*) verstärkt (+) oder abgemildert (–) wird. Die potentielle Gasaustauschfläche als Kombination *(Größe d. Stomata * Dichte d. Stomata)* gegensätzlicher Reaktionen in zweierlei Hinsicht wird der Klassifizierung in Reaktionsmuster entzogen und ist daher schraffiert.

	Ulmus glabra	*Aronia melanocarpa*			
Einfluss von …	Blattdicke	Blattdicke	Länge Zentralspalt	Stomatadichte	pot. Gasaustausch-fläche
950 ppm unter normaler Bewässerung	↑ 46,26%	↑ 3,89%	↑ -1,19%	↓ -0,91%	-1,71%
950 ppm unter Trockenstress	5,57%	-6,25%	21,10%	-31,78%	46,86%
	–	–	+	+	
Trockenstress unter 380 ppm	↑ 19,90%	↑ 3,02%	↓ -24,17%	↑ 22,50%	-42,27%
Trockenstress unter 950 ppm	-13,46%	-7,04%	-7,07%	-15,63%	-13,74%
	–	–	–	–	

Die Untersuchungen der Stomata von *A. melanocarpa* entsprachen nur zum Teil den Ergebnissen bisheriger Studien.

Der **Einfluss von erhöhtem CO_2** bewirkt bei der normal gewässerten Variante keine nennenswerten Veränderungen (Tabelle 23). Wirkt eCO_2 jedoch unter Trockenstress (Kombination), zeigen sich die für eCO_2 typischen signifikanten Veränderungen in Form von **verminderter Dichte** (-31,78%) **und erhöhter Größe** (+21,10%) der Stomata (Woodward und Kelly 1995; Wagner et al. 1996; Woodward et al. 2002; Hetherington und Woodward 2003; Miller-Rushing et al. 2009). eCO_2 und Trockenstress lösen gegensätzliche Reaktionen aus, wodurch der Effekt von eCO_2 in Kombination mit Trockenstress verstärkt wird und im vorliegenden Fall der Stomata erst sichtbar wird (vgl. Reaktion von A und c_i – Tabelle 22).

Trockenstress führt bei *A. melanocarpa* unter aktueller CO_2 Konzentration zu den von zahlreichen Studien belegten Eigenschaften zu **erhöhter Dichte** (+22,50%) **und verminderter Größe** (24,17%) der Stomata (McCree und Davis 1974; Cutler et al. 1977; Quarrie und Jones 1977; Spence et al. 1986; Xu und Zhou 2008). Wirken die Einflussfaktoren zusammen, wird der Einfluss von Trockenstress abgeschwächt. Die Länge des Zentralspaltes sinkt weniger stark (-7,07%) und die Stomatadichte steigt nicht nur weniger stark, sondern sinkt sogar durch (-15,63%) Trockenstress unter eCO_2 (Tabelle 23).

Zusammenfassend bestätigen die Ergebnisse von Blattdicke, Größe und Dichte der Stomata die Interaktionsmuster von eCO_2 und Trockenstress (Tabelle 23). Einzig lässt sich nicht erklären, warum die Stomatagröße um 1,19% durch eCO_2 abnimmt. Eine Zunahme wäre zu erwarten gewesen, jedoch ist dieses Ergebnis nicht signifikant und ist daher zu vernachlässigen.

In Hinblick auf die Funktion der Stomata (Gasaustausch) ist es wichtig, beide Parameter in Kombination zu betrachten. Beide Einflussfaktoren führen zu unterschiedlich stark reduzierten potentiellen Gasaustauschflächen (Tabelle 23, schraffierte Fläche).

Am markantesten ist die Reduktion durch den Einfluss von Trockenstress unter 380 ppm: Um nicht unnötig viel der knappen Ressource Wasser zu verlieren, wird die potentielle Gasaustauschfläche reduziert. Dieser Effekt ist durch eCO_2 abgeschwächt: im Verhältnis zum abgegebenen Wasser diffundiert in diesem Fall mehr CO_2 in das Blatt, wodurch der Trockenstress für die Pflanze weniger stark ausgeprägt ist und die Konsequenz in Form von verringerter potentieller Austauschfläche abgeschwächt ausfällt (Tabelle 23).

Der Einfluss von 950 ppm unter normaler Bewässerung bedingt eine kleinere Gasaustauschfläche. Dies ist zu erwarten, da weniger Fläche bei erhöhter Konzentration benötigt wird, um eine bestimmte Menge an CO_2 aufzunehmen. Wirken 950 ppm auf trockengestresste Pflanzen, verringert sich die potentielle Gasaustauschfläche weniger stark, als bei normal gewässerten Pflanzen. Dies könnte verschiedene Gründe haben:

- Durch den Trockenstress ist die Fläche bereits so stark reduziert, dass erhöhtes CO_2 nicht viel mehr ausrichtet.
- Da H_2O in diesem Fall der limitierende Faktor ist, kann erhöhtes CO_2 nicht ausgeschöpft werden, bzw. nur bis zu einem gewissen Grad.

3.4.3. C/N Verhältnis

Die Ergebnisse von *Ulmus glabra* bestätigen die bisherigen Erkenntnisse zum Verhalten der Stickstoffkonzentration in den Blättern als Reaktion auf eCO_2. Eine erhöhte Konzentration von CO_2 erhöht das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff, unter Trockenstress sinkt es (Cotrufo et al. 1998; Li et al. 2003; Xu et al. 2007; Lu et al. 2009a; Lu et al. 2009b).

Trockenstress und eCO_2 veranlassen eine entgegengesetzte Reaktion. Entsprechend zuvor beschriebenen Wirkmechanismen müsste der **Einfluss von erhöhtem CO_2 in Kombination mit Trockenstress zusätzlich verstärkt** sein und der **Einfluss von Trockenstress unter erhöhtem CO_2 geschwächt sein** (analog zur Nettophotosyntheserate, intrazellulären CO_2 Konzentration, Stomatadichte und Länge des Zentralspaltes). Dieses Bild bestätigt sich für *U. glabra* (Tabelle 37).

Die Ergebnisse von *A. melanocarpa* passen nicht in das Bild bisheriger Untersuchungen für Bäume der gemäßigten Breiten (Sardans et al. 2012). Die Reaktion auf eCO_2 entspricht den Erwartungen, jedoch unterscheidet sich die Reaktion auf Trockenstress. Das C/N Verhältnis steigt durch Trockenstress bei 380 ppm leicht an und fällt durch die Kombination aus Trockenstress und eCO_2 wiederum stark ab. Eine Ursache für dieses Verhalten könnte die natürliche Trockentoleranz von *A. melanocarpa* sein, die höher liegt, als die von *U. glabra*, was den geringen Einfluss des Trockenstresses (+1,57%) begründet. Warum dieser sich dieser schwache Einfluss in Kombination mit 950 ppm stark verstärkt (–30,6%) kann nicht erklärt werden (Tabelle 37).

Bei den Ergebnissen der C/N Analyse handelt es sich um Ergebnisse einer Mischprobe. Zudem sind die Reaktionen des Kohlenstoff- und Stickstoffhaushaltes stark abhängig von Art, Standort und Alter der Pflanzen (Körner et al. 2005).

4.Kapitel
Stamm

4.1. Einleitung

4.1.1. Jahrringzuwachs

Durch eCO_2 nimmt der radiale Zuwachs in Bäumen zu (Hattenschwiler et al. 1997; Curtis und Wang 1998; Norby et al. 2001; Ainsworth und Long 2005), durch Trockenstress nimmt dieser ab (Kozlowski und Pallardy 2002; Bréda et al. 2006; Granier et al. 2007). Der Jahrringzuwachs ist analog zum Verhalten der Höhe und Querschnittsflächen der Pflanzen bei der Ernte zu betrachten, denn alle Parameter spiegeln die Nettoprimärproduktion wieder (vgl. Kapitel II – Habitus, Seite 19).

4.1.2. Räumliche Zelleigenschaften

Entgegen einer klassischen mikroskopischen Analyse der Zelltypen im Holz habe ich in diesem Fall eine eigentlich für Zellstoff in der Industrie spezialisierte Untersuchungsmethode gewählt. Entsprechend sind die untersuchten Parameter klassische Messgrößen von Zellstoff (Faserlänge, Feinstoffmenge, Faserdicke, Zellwandstärke, Faserkrümmung, Querschnittsfläche der Fasern, Gefäßzellen pro 1000 Fasern und Fibrillierung). Sie werden im Folgenden im Hinblick auf Laubholzzellstoff genauer erklärt werden.

Laubholzzellstoff enthält tracheale Elemente, Fasern und Parenchym. Die Fasermessung unterscheidet nicht zwischen Libriformfasern, die generell längsten Zellen im Holz, den Fasertracheiden und Tracheiden (Raven et al. 2006). Werden die Zellen bei der Auflösung des Zellverbundes stark geschädigt, entsteht Feinstoff. Die Fibrillierung ist ein Maß dafür, wie viele Fibrillen aus der S_2-Schicht der Zellwand teils abgelöst wurden, wofür die Primärwand aufgebrochen werden muss (Blechschmidt 2013).

4.1.3. C/N Verhältnis

Zusätzlich zu den auf Seite 43 gegeben Informationen zu dem C/N Verhältnis in Blättern finden sich hier Informationen über die gesamte Pflanze.

Erhöhtes CO_2 wirkt unterschiedlich auf oberirdische und unterirdische Pflanzenteile. Wie auch in den Blättern, bewirkt eCO_2 in oberirdischen Pflanzenteilen generell eine Zunahme des C/N Verhältnisses (Hungate et al. 1996; Cotrufo et al. 1998; Gifford et al. 2000; Stiling und Cornelissen 2007). In Wurzeln ist das Verhalten umgekehrt, eCO_2 senkt das C/N Verhältnis, eine verringerte Wasserzufuhr erhöht es (Xu et al. 2007).

4.1.4. Kohlenhydrate und Lignin

Im Holz vorkommende Polysaccharide sind Cellulose, Hemicellulosen und Pektine (Willför et al. 2005). Cellulose besteht ausschließlich aus verketteten Glucose Molekülen. Hemicellulosen und Pektine sind im Gegensatz dazu heterogen aufgebaut (Scheller und Ulvskov 2010).

Die in Laubbäumen hauptsächlich vorkommenden Hemicellulosen sind Glucuronoxylane und Glucomannane. Glucuronoxylane bestehen zum Großteil aus Xylose, Glucomannane aus Mannose und Glucose. In kleinen Anteilen kommen auch Galaktose, Arabinose und Rhamnose in den Hemicellulosen vor (Scheller und Ulvskov 2010).

Der Einfluss von eCO_2 auf die Quantität von Cellulose, Hemicellulosen und Lignin ist sehr variabel (Couteaux et al. 1999): Es wird von steigenden, sinkenden und unveränderten Gehalten von Cellulose, Hemicellulosen und Lignin berichtet (Poorter et al. 1997; Staudt et al. 2001; Blaschke et al. 2002).

4.2. Material und Methoden

4.2.1. Jahrringzuwachs *(Ulmus glabra)*

Um den Zuwachs zu bestimmen wurden Schnitte vom Stamm für die Lichtmikroskopie angefertigt und anschließend per Bildanalyse (ZEN von Zeiss) vermessen (Abbildung 42, links). Jeweils sechs Individuen jeder Variante wurden im Querschnitt untersucht:

380 ppm – normal gewässert:	U25, U26, U27, U29, U30, U31
380 ppm – Trockenstress:	U34, U35, U36, U39, U41, U43
950 ppm – normal gewässert:	U01, U02, U03, U06, U09, U23
950 ppm – Trockenstress:	U13, U15, U16, U17, U22.

4.2.1.1. *Probenentnahme*

Nach der Ernte wurde das Probenmaterial in Ethanol (70%) gelagert. Die ca. 0,5 cm dicken Stammscheiben wurden in vier gleichgroße Teile gespalten. Um das Holz von *U. glabra* besser schneiden zu können, wurden die Proben 15 Minuten in destilliertem Wasser gekocht, wodurch das Holz geschmeidiger wird.

Im Anschluss wurde das Material grob mit einem Papiertuch getrocknet und weitere 15 Minuten an der Luft. Mit einem handelsüblichen starken Kleber (z.B. UHU plus acrylit 2-K-

Acrylatkleber) wurden die Holzproben auf Klötzchen fixiert. Das Klötzchen dient als Halterung für die Probe (Abbildung 41).

4.2.1.2. *Schneiden und Färben*

Die Proben wurden an einem Rotationsmikrotom geschnitten (Jung AG, Heidelberg) (Abbildung 41). Die 8 bis 10 µm dicken Schnitte wurden in Augengläschen mit 70% Ethanol platziert und zunächst für 2 Minuten mit einer 1%igen alkoholischen Safraninlösung versetzt. Danach wird die überstehende Safraninlösung vorsichtig mit einer Pipette abgesaugt und das Präparat 2x mit 70%igem Ethanol gewaschen. Nunmehr wird das Präparat in eine 0,5%ige alkoholische Astrablaulösung gegeben, wobei die Kontaktzeit 5 min beträgt. Abschließend wird die Farblösung abgesaugt und so oft mit 70%igem Ethanol gespült, bis die Spüllösung klar bleibt. Danach können die Schnitte auf dem Objektträger platziert werden.

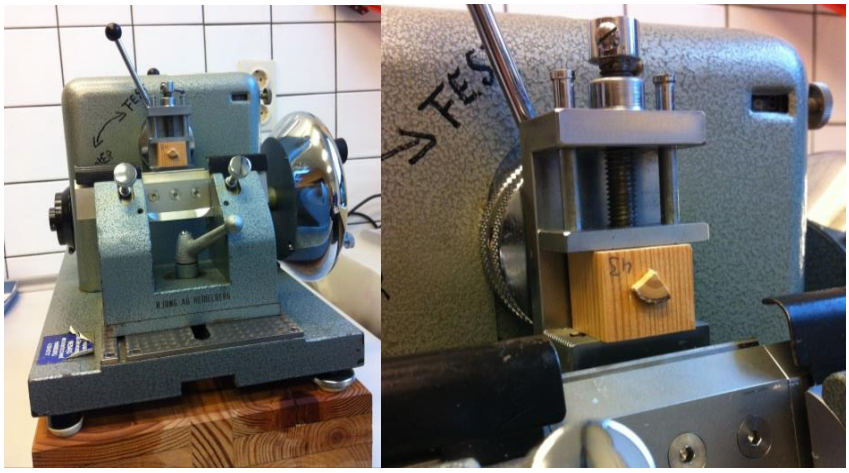


Abbildung 41: Rotationsmikrotom (links) mit eingespannter Probe (rechts).

Für die Herstellung von Dauerpräparaten wird Euparal als Einbettungsmedium verwendet. Das Deckgläschen wird mit einem Gewicht beschwert und das gesamte Objekt bei 60°C im Wärmeschrank für 24 Stunden ausgehärtet.

4.2.1.3. *Bildanalyse mit ZEN*

In jedem Viertel einer Stammscheibe wurde die Jahrringbreite vermessen. Im Abstand von vier bis fünf Holzstrahlen wurde eine Messung angesetzt (Abbildung 42, rechts) und von 0° bis 90° des Stammscheibenviertels gemessen. Für eine höhere Genauigkeit wurden jeweils zwei Schnitte eines Viertels vermessen und der Mittelwert gebildet.

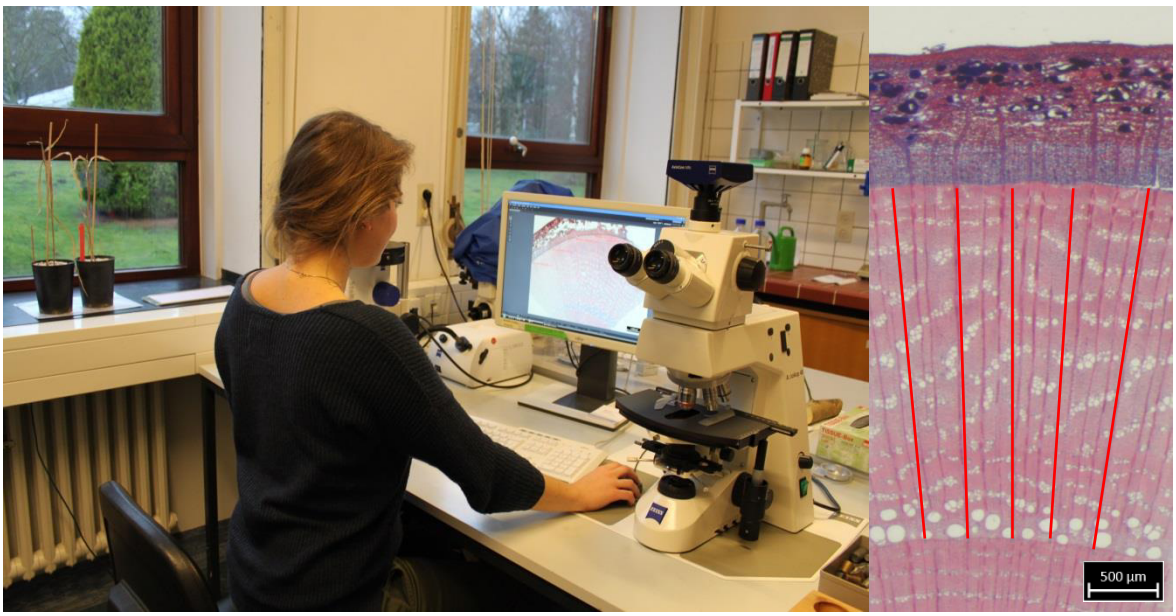


Abbildung 42: Bildanalyse ZEN 2012 (Digital Imaging für Lichtmikroskopie) (links) und Vermessung eines Jahrringes am Beispiel von *U. glabra* (rechts).

4.2.2. Räumliche Zelleigenschaften (*Ulmus glabra*)

Die dimensionale Erfassung der unterschiedlichen Zellen erfolgte mit dem *kajaaniFiberLab*™ von *metso automation* (Abbildung 44, links). Die Fasern jedes Individuums wurden einzeln gemessen. Der sich hieraus ergebende Probenumfang ist in Tabelle 24 dargestellt.

Tabelle 24: Probenumfang für die Analyse der Zelltypen.

380 ppm	normal gewässert	U24 U25 U26 U27 U28 U29 U30 U31 U32 U33
	Trockenstress	U34 U35 U36 U37 U38 U39 U40 U41 U42 U43 U44
950 ppm	normal gewässert	U01 U02 U03 U04 U05 U06 U08 U09 U10 U23
	Trockenstress	U11 U12 U13 U14 U15 U16 U17 U18 U19 U20 U21 U22

4.2.2.1. *Aufbereitung des Materials*

Die Mazeration dient dem Aufschluss des Zellverbandes. Eisessig (Essigsäure 99%) und Wasserstoffperoxid 30% werden 1:1 gemischt. Mit einer Rasierklinge wurde Material des letzten Jahrringes abgetrennt, in Reagenzgläser gegeben und zu 1/3 mit dem Mazerationsgemisch aufgefüllt.

Die Proben werden für 2 bis 3 Tage in einem thermischen Aufschlussblock platziert (60°C) (Rotilabo Block Heater - Roth) (Abbildung 43, links). Um eine Verdunstung des Mazerationsgemisches zu verhindern werden die Gläser mit einer Glaskugel verschlossen. Durch Schütteln wird der Zellverband endgültig gelöst (Abbildung 43, Mitte). Mit einem Gewebesieb wird die Zellmasse abgeschöpft und anschließend mit destilliertem Wasser säurefrei gewaschen (Abbildung 43, rechts).

Abbildung 43: Wärmebank (60°C) (links), gelöster Faserverbund (Mazerat) (Mitte) und feuchte abgeschöpfte Zellmasse im Rollrandglas (rechts).

Ein Teil der nassen Fasern wurde mit einer Stecknadel in einen Messzylinder gegeben und mit H_2O (100 ml) aufgefüllt. Mit Hilfe eines Defibrators werden die Zellen gleichmäßig im Wasser verteilt. Das Gemisch wird in ein Becherglas überführt und mit ca. 100 ml H_2O augefüllt. Der Messbecher des FiberLab wird mit ca. 50 ml des Gemisches auf dem Messtablett platziert und der Ansaugschlauch in das Gemisch eingetaucht. Von jeder Probe eines Individuums werden zwei Messungen durchgeführt.

4.2.2.2. *Messprinzip*

kajaaniFiberLab™ ist ein optisches Messprinzip. Das Mazerat wird über einen dünnen Schlauch aus einem Becherglas in das Messgerät eingesaugt und durch die Messzelle geführt. Die Fasern werden durch die Kapillare gesaugt und durch eine Lasermessoptik detektiert und die Faserlänge bestimmt (Abbildung 44, rechts). Befindet sich die Faser direkt in der Mitte des Optikbereichs, leuchtet eine Xenon-Leuchte auf und nimmt ein Bild der Zelle auf. Die Auswertung dieser Bilder dient der Bestimmung der Zelldimensionen.

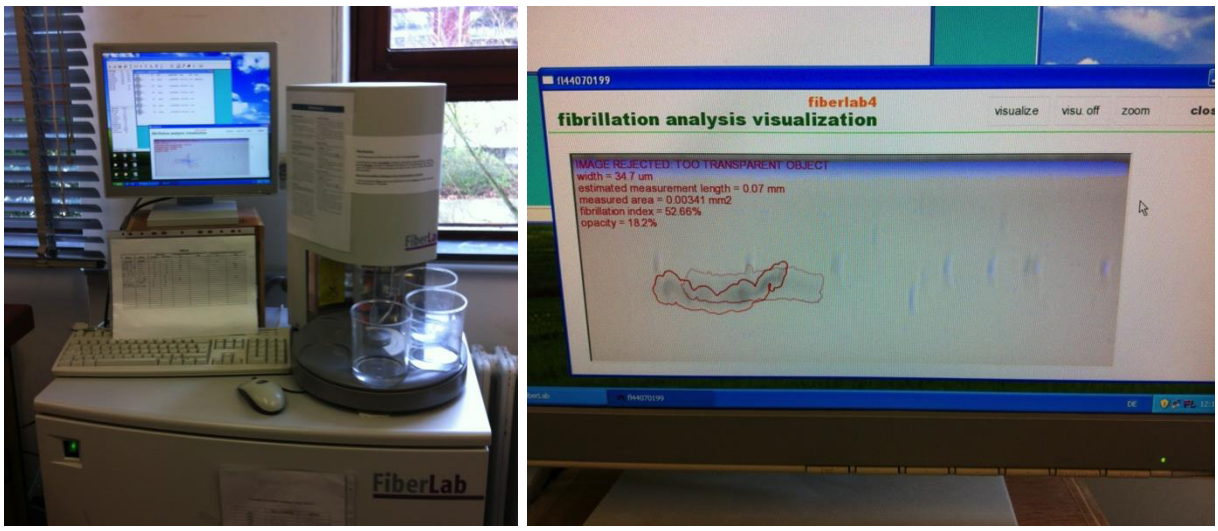


Abbildung 44: FiberLab Messstation (links) mit detektierter Zelle im Optikbereich (rechts).

4.2.3. C/N Verhältnis

Die Elementaranalyse wurde mit dem *Elementar vario EL CUBE (Modus CHNS)* durchgeführt. Das Analysengerät dient zur Bestimmung des Kohlenstoff- (C), Wasserstoff- (H), Stickstoff- (N) und Schwefelgehalts (S) in organischen Substanzen und einer Vielzahl von anorganischen Substanzen.

Für die C/N Analyse wurde eine Mischprobe pro Pflanzenteil aus den Individuen hergestellt. Daraus ergaben sich folgende Proben:

A. melanocarpa Sprossspitze	*U. glabra* Sprossspitze
A. melanocarpa Holz	*U. glabra* Holz
A. melanocarpa Rinde	*U. glabra* Rinde
A. melanocarpa Wurzel	*U. glabra* Wurzel
A. melanocarpa Blatt	*U. glabra* Blatt → Kapitel 4 – Blatt S. 27
A. melanocarpa Beere → Kapitel 5 – Aroniabeere S. 95	

4.2.3.1. *Aufbereitung des Materials*

Von den Stammscheiben des luftgetrockneten Erntematerials wurde mittels einer Rasierklinge die Rinde entfernt. Die Rindenprobe wurde bis zur weiteren Verarbeitung in einem Rollrandglas aufbewahrt (Probe Rinde). Analog wurde der letzte Jahrring abgetrennt und in einem Rollrandglas gesammelt (Probe Holz). Für das exakte Abtrennen der Proben empfiehlt sich

das Arbeiten unter einem Auflichtmikroskop (Abbildung 45). Für die Sprossspitze wurden die letzten 3 cm des Stammes (*U. glabra*) bzw. des längsten Triebes (*A. melanocarpa*) inklusive der Knospen abgetrennt und gesammelt (Probe Sprossspitze). Von den Wurzelballen wurde Feinwurzelmaterial (Ø < 2 mm) entfernt und gesammelt (Probe Wurzel).

Abbildung 45: Mit Tangentialschnitten abgetrennte Rinde und abgetrennter zuletzt gebildeter Jahrring (links) unter dem Auflichtmikroskop (rechts).

Danach wurden Proben ohne Deckel für drei Tage bei 105°C im Ofen getrocknet und anschließend in einer Schwingmühle zu feinem Pulver gemahlen. Von dem getrockneten Mahlgut werden bis zu 10 mg in Zinnfolienhütchen eingewogen. Anschließend werden diese gefaltet und komprimiert, um die darin enthaltende Luft zu entfernen.

Eine Standardsubstanz wird passend zu den Probenmengen und Einwaagen gewählt, in diesem Fall war es Atropinsulfat (ca. 7,5 mg). Standardsubstanzen haben bekannte Elementkonzentrationen und sollten den in der Probe zu erwartenden Konzentrationen entsprechen (Antropinsulfat: 4,03% N, 58,77% C, 7,25% H, 4,61% S).

4.2.3.2. *Messprinzip*

Im Elementaranalysator werden organische Bestandteile in die Gase N_2 und CO_2 überführt und mittels Chromatographie getrennt. Das Trägergas ist Helium. In Adsorptionsrohren werden die Stoffe angereichert, nacheinander wieder abgegeben und auf diese Weise getrennt. N_2 fließt als erstes in den Wärmeleitdetektor und detektiert.

4.2.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung

Für die Bestimmung der Mengenverhältnisse von Cellulose, Hemicellulosen und Lignin wurde zunächst eine zweistufige saure Hydrolyse durchgeführt. Mittels HPLC (high performance liquid chromatography) wurden die im Hydrolysat enthaltenen Zucker voneinander getrennt. Pro Baumart und Versuchsvariante wurde jeweils eine Mischprobe erstellt. Daraus ergeben sich folgende Proben:

A. melanocarpa	380 ppm – normal gewässert
	380 ppm – Trockenstress
	950 ppm – normal gewässert
	950 ppm – Trockenstress

U. glabra	380 ppm – normal gewässert
	380 ppm – Trockenstress
	950 ppm – normal gewässert
	950 ppm – Trockenstress

4.2.4.1. *Aufbereitung des Materials*

Das im Vorwege bereits luftgetrocknete Material beinhaltet ausschließlich den in der letzten Vegetationsperiode gebildeten Jahrring. Diese Proben wurden im Wärmeschrank bei 40°C mind. 30 Stunden getrocknet und in einer Schwingmühle zu einem feinen, homogen Pulver gemahlen. Für die Analyse werden nur Kleinstmengen von ca. 10 mg Trockenmasse benötigt.

4.2.4.2. *Methode*

Die Methode besteht aus zwei Vorgängen:

1) zweistufige saure Hydrolyse

2) HPLC.

Die saure Hydrolyse dient im vorliegenden Fall der Aufspaltung von Polysacchariden in Monomere. Der Hydrolyserückstand entspricht dem Ligningehalt.

Bei der Vorhydrolyse wird die Probe (ca. 10 mg) mit Schwefelsäure (2 ml 72%ige H_2SO_4) versetzt und eine Stunde bei 30°C im Thermostaten hydrolysiert. Durch die Zugabe von destilliertem Wasser (6 ml) wird die Hydrolyse nach exakt einer Stunde unterbrochen. Die Probe wird mit 50 ml destilliertem Wasser in einen 100 ml Messkolben überführt. Bei der Vorhydrolyse werden bereits polymere Verbindungen in monomere Zucker gespalten.

Für die Nachhydrolyse wird die Probe 30 Minuten in einem Autoklaven bei 120°C unter 1,2 bar behandelt und nach dem Abkühlen wird die Probe bis zum 100 ml Eichstrich aufgefüllt und geschüttelt. Der Hydrolyserückstand wird abgefiltert und das erhaltene Lignin mit

destilliertem Wasser säurefrei gewaschen, bei 105°C getrocknet und gravimetrisch bestimmt. Der Hydrolyse besteht nicht nur aus Lignin, sondern auch aus kondensierten und nicht löslichen Bestandteilen. Von dem Filtrat wird ca. 1 ml für die Zuckeranalytik entnommen. Die Nachhydrolyse ist die eigentliche Spaltung der glucosidischen Verbindungen durch die H^+ Ionen der Schwefelsäure zu den Monomeren, die Schwefelsäurekonzentration beträgt an dieser Stelle nur noch 4% (bei der Vorhydrolyse 72%). Es kommt zur Wasseranlagerung und die Monomere gehen in Lösung.

Abbildung 46: Aufbau des HPAEC-Borat-Systems (Dionex Ultimate 3000)

Die HPLC ist ein chromatographisches Trennverfahren und arbeitet in diesem Fall nach der HPAEC-Borat Methode (High-performance Anion Exchange Chromatography) (Dionex Ultimate 3000, Abbildung 46). Das Hydrolysat läuft über die stationäre Phase (Anionenaustauschharz MCl Gel CA087 *Mitsubischi Chemical*) in der Trennsäule (Omnifit Leersäule 5*11,5 mm (65°C)). In Abhängigkeit von dem Grad der Wechselwirkung (Polarität der Säule) bleiben die Monomere unterschiedlich lang in der Säule. Die spezifische Aufenthaltsdauer wird Retentionszeit genannt. Der Nachweis der Monomere erfolgt bei 650 nm im UV-Detektor (mündliche Mitteilung AG Saake der Universität Hamburg, 12. März 2014) (Hattenschwiler et al. 1997).

Tabelle 25: Retentionszeit des Kaliumtetraboratpuffers pH 9,2

0 min.	90 % A	10 % B
35 min.	10 % A	90 % B
43 min.	10 % A	90 % B
49,99 min.	90 % A	10 % B
50 min.	Neustart	

4.3. Ergebnisse

4.3.1. Jahrringzuwachs *(Ulmus glabra)*

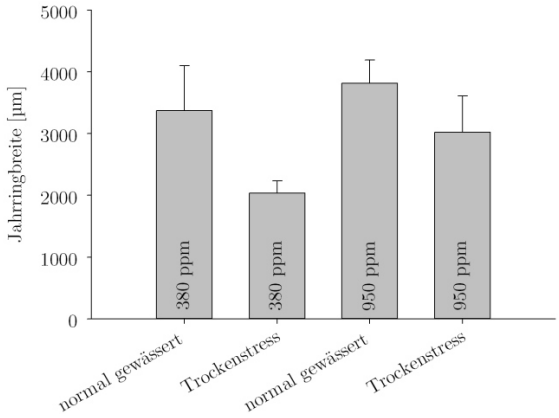


Abbildung 47: Mittelwerte und Standardabweichungen der Breite [µm] des in der letzten Vegetationsperiode gebildeten Jahrringes von *U. glabra*.

Beide Stressfaktoren haben einen signifikanten Einfluss auf den Jahrringzuwachs (Abbildung 47, Tabelle 26). Entsprechend den Querschnittsflächen (S. 23) nimmt der Zuwachs unter 950 ppm CO_2 zu (+13,0% Tabelle 26 Zeile a) und unter Trockenstress ab (-39,6% Tabelle 26 Zeile c). Unter einer normalen CO_2 Konzentration nimmt der Zuwachs durch die verminderte Wasserzufuhr um ~40% ab, während Trockenstress unter einer erhöhten CO_2 Konzentration nur zu einer Abnahme von ~21% (Tabelle 26 Zeile d) führt. Damit verringert die erhöhte Konzentration von CO_2 den Jahrringbreite verringernden Einfluss von Trockenstress. Wirkt eine erhöhte Konzentration von CO_2 statt bei normaler Bewässerung bei Trockenstress, wird der wachstumsstimulierende Effekt von CO_2 verstärkt (+48,2% Tabelle 26 Zeile b).

Der komplette Datensatz befindet sich im Anhang (Tabelle 55).

Tabelle 26: Statistische Auswertung der Jahrringbreite des letzten Jahrringes [µm] von *U. glabra* nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung des Jahrringzuwachses durch eCO_2 und Trockenstress.

Jahrringbreite (U. glabra)

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	13,0%	4,11E-03
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	48,2%	2,35E-15
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	-39,6%	3,51E-16
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	*	-20,8%	5,50E-09

4.3.2. Räumliche Zelleigenschaften (*Ulmus glabra*)

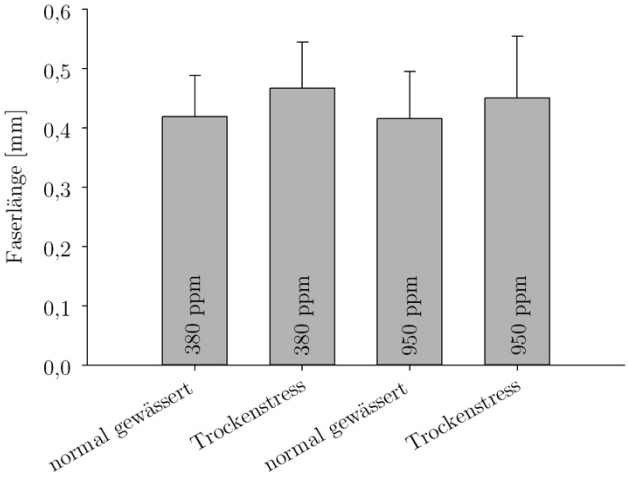


Abbildung 48: Durchschnittsfaserlänge mit Standardabweichung. Faserlängen wurden entlang der Mittellinie bestimmt.

Die Faserlänge nimmt durch eCO_2 leicht ab (-1,0%, Tabelle 27 Zeile a); wirkt eCO_2 auf Pflanzen bei Trockenstress, wird dieser Effekt verstärkt (-3,6%, Tabelle 27 Zeile b). Durch Trockenstress nimmt die Faserlänge zu (+11,4%, Tabelle 27 Zeile c). Die verlängernde Wirkung von Trockenstress nimmt bei 950 ppm CO_2 ab, hier verlängert sich die Faser nur um 8,4% (Tabelle 27 Zeile d) (Abbildung 48). Obwohl die Verlängerung der Fasern durch Trockenstress bei beiden CO_2 Konzentrationen deutlich ist, sind diese wegen der hohen Standardabweichung nicht signifikant.

Tabelle 27: Statistische Auswertung der Durchschnittsfaserlänge des letzten Jahrringes [mm] nach dem t-Test ($p < 0,05$ = signifikant (*), $p \geq 0,05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Durchschnittsfaserlänge durch eCO_2 und Trockenstress.

	Durchschnittsfaserlänge						
	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-1,0%	9,06E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	-3,6%	6,79E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	11,4%	1,54E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	8,4%	4,11E-01

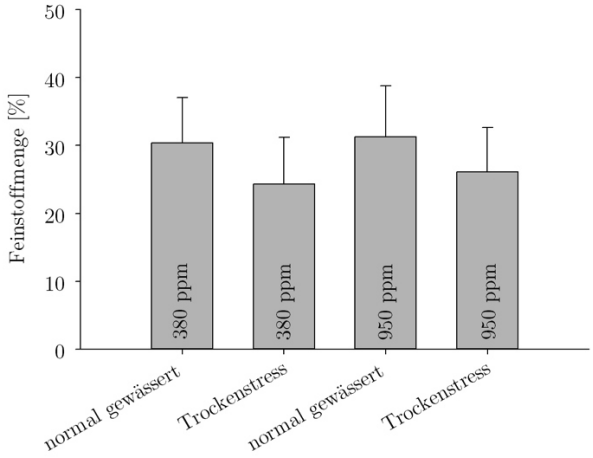


Abbildung 49: Arithmetisch gemittelte Feinstoffmenge in %.

Die Feinstoffmenge nimmt durch eCO_2 zu (+3,0%, Tabelle 28 Zeile a); bei Trockenstress verstärkt sich der Effekt (+7,3%, Tabelle 28 Zeile b). Trockenstress lässt die Feinstoffmenge absinken (-19,9%, Tabelle 28 Zeile c); wirkt Trockenstress auf bei 950 ppm gewachsene Pflanzen, wird der Effekt leicht abgeschwächt (-16,6%, Tabelle 28 Zeile d) (Abbildung 49). Keiner dieser Unterschiede ist signifikant.

Tabelle 28: Statistische Auswertung der Feinstoffmenge [%] nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Feinstoffmenge durch eCO_2 und Trockenstress.

	Feinstoffmenge						
	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	3,0%	7,75E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	7,3%	5,51E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-19,9%	5,65E-02
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-16,6%	1,17E-01

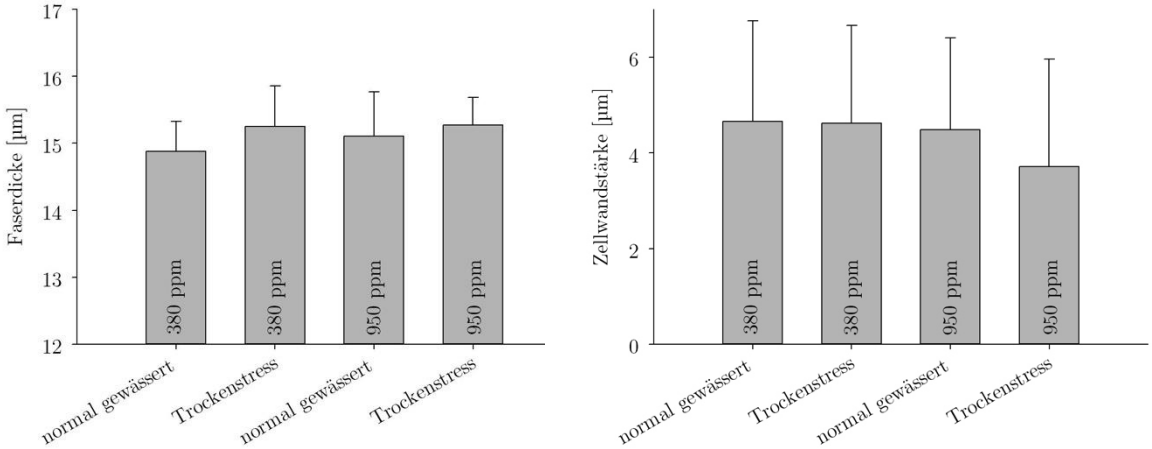


Abbildung 50: Durchschnittliche Faserdicke in µm (links) und durchschnittliche Zellwandstärke der Fasern in µm (rechts).

Die Faserdicke steigt unter eCO_2 (+1,5%, Tabelle 29 oben Zeile a). Wirkt eCO_2 bei Trockenstress, ist die Veränderung fast Null (+0,1%, Tabelle 29 oben Zeile b). Trockenstress erhöht die Faserdicke (+2,5%, Tabelle 29 oben Zeile c), wirkt Trockenstress unter eCO_2, wird der Effekt abgeschwächt (+1,1%, Tabelle 29 oben Zeile d) (Abbildung 50 links). Die Veränderungen sind minimal und weisen auch keine Signifikanz auf.

Die Zellwandstärke sinkt unter eCO_2 (-3,7%, Tabelle 29 unten Zeile a). Wirkt eCO_2 auf trockengestresste Pflanzen, ist dieser Effekt stark verstärkt (-19,74%, Tabelle 29 unten Zeile b). Durch Trockenstress sinkt die Zellwandstärke bei 380 ppm unmerklich (-0,7%, Tabelle 29 unten Zeile c); wirkt Trockenstress unter eCO_2, ist der leicht sinkende Effekt unter 380 ppm verstärkt (-17,3%, Tabelle 29 unten Zeile d) (Abbildung 50 rechts). Obwohl die prozentualen Unterschiede stark sind, liegen aufgrund von hohen Standardabweichungen keine signifikanten Unterschiede vor. Die Veränderungen sind bei einfachem Einfluss minimal (Tabelle 29 unten Zeile a und c), in Kombination von eCO_2 und Trockenstress zeigt die Zellwandstärke weitaus stärkere Veränderungen. Diese sind jedoch nicht signifikant.

Tabelle 29: Statistische Auswertung der Faserdicke [µm] (oben) und der Zellwandstärke [µm] (unten) nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Faserdicke und Zellwandstärke durch eCO_2 und Trockenstress.

Faserdicke

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	1,5%	3,73E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	0,1%	9,31E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	2,5%	1,32E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	1,1%	5,23E-01

Zellwandstärke

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-3,7%	8,52E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	-19,7%	3,42E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-0,7%	9,72E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-17,3%	4,19E-01

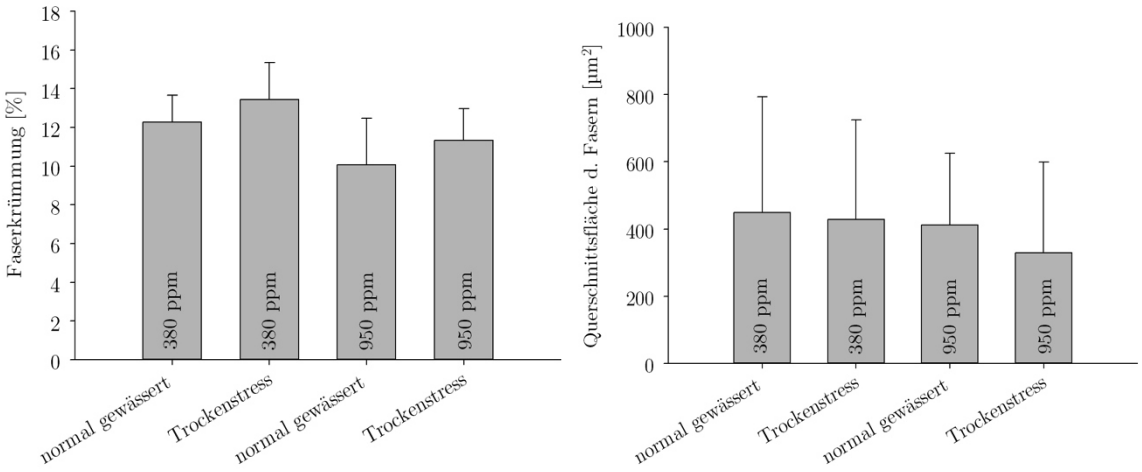


Abbildung 51: Durchschnittliche Faserkrümmung in % (links). Durchschnittliche Querschnittsfläche der Fasern in µm².

Die Faserkrümmung nimmt durch eCO_2 ab (-18,0%, Tabelle 30 oben Zeile a); wirkt eCO_2 auf Pflanzen, die unter Trockenstress stehen, wird dieser Effekt abgeschwächt (-15,6%, Tabelle 30 oben Zeile b). Durch Trockenstress nimmt die Faserkrümmung zu (+9,4%, Tabelle 30 oben Zeile c), wirkt Trockenstress unter 950 ppm nimmt dieser Effekt zu (+12,6%, Tabelle 30 oben Zeile d) (Abbildung 51 links). Das Abnehmen der Faserkrümmung durch eCO_2 ist bei beiden Bewässerungsarten signifikant, der Einfluss von Trockenstress unter beiden CO_2 Konzentrationen hingegen nicht.

Erhöhte Konzentrationen von CO_2 lassen die Querschnittsfläche der Fasern sinken (-8,2%, Tabelle 30 unten Zeile a). Wirkt eCO_2 auf trockengestresste Pflanzen, ist dieser Effekt verstärkt

(-23,0%, Tabelle 30 unten Zeile b). Die Querschnittsfläche sinkt ebenfalls durch Trockenstress (-4,7%, Tabelle 30 unten Zeile c), wirkt Trockenstress unter eCO_2, ist der Effekt verstärkt (-20,0%, Tabelle 30 unten Zeile d) (Abbildung 51 rechts). Obwohl die prozentualen Unterschiede ausgeprägt sind, liegen aufgrund von hohen Standardabweichungen keine signifikanten Unterschiede vor.

Tabelle 30: Statistische Auswertung der Faserkrümmung [%] (oben) und der Querschnittsfläche der Fasern [µm²] (unten) nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Faserkrümmung und der Querschnittsfläche der Fasern durch eCO_2 und Trockenstress.

Faserkrümmung

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	-18,0%	2,21E-02
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	*	-15,6%	1,48E-02
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	9,4%	1,34E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	12,6%	1,87E-01

Querschnittsfläche der Fasern

	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	-8,2%	7,76E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	-23,0%	4,39E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-4,7%	8,81E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-20,0%	4,58E-01

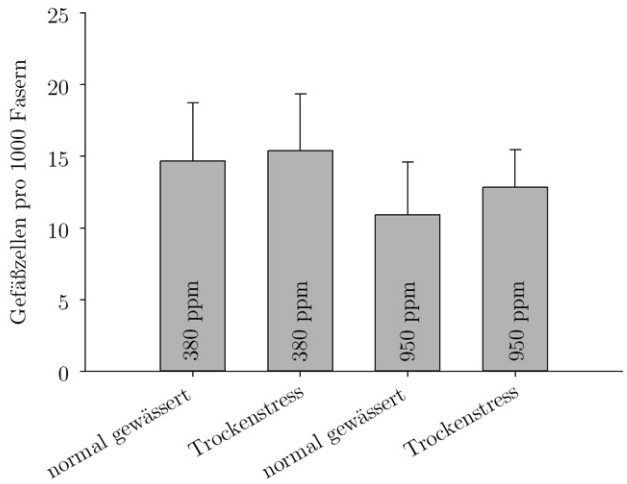


Abbildung 52: Verhältnis von Gefäßzellen zu 1000 Faserzellen.

Durch 950 ppm nehmen die Gefäßzellen pro 1000 Fasern signifikant ab (-25,6%, Tabelle 31 Zeile a), wirkt eCO_2 bei Trockenstress, wird dieser Effekt abgeschwächt (-16,4%, Tabelle 31 Zeile

b). Durch Trockenstress allein nimmt die Gefäßzellenzahl pro 1000 Fasern zu (+4,8%, Tabelle 31 Zeile c), wirkt Trockenstress in Kombination mit 950 ppm CO_2 wird der Effekt verstärkt (+17,6%, Tabelle 31 Zeile d) (Abbildung 52).

Tabelle 31: Statistische Auswertung der Gefäßzellen pro 1000 Fasern [Stk.] (unten) nach dem t-Test ($p < 0,05$ = signifikant (*), $p \geq 0,05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Gefäßzellen pro 1000 Fasern durch eCO_2 und Trockenstress.

Gefäßzellen pro 1000 Fasern

	Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	-25,6%	4,40E-02
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	-16,4%	1,04E-01
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	4,8%	6,94E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	17,6%	1,94E-01

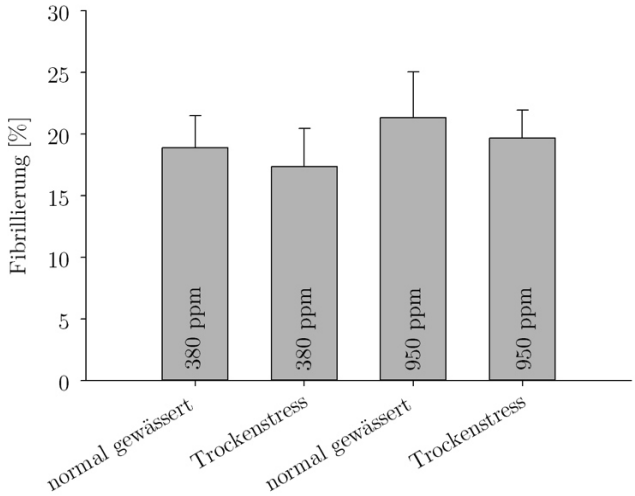


Abbildung 53: Durchschnittliche Fibrillierung der Fasern in %.

Die Fibrillierung verstärkt sich durch 950 ppm CO_2 (+13,0%, Tabelle 32 Zeile a); wirkt eCO_2 bei Trockenstress, verändert sich die Fibrillierung kaum im Vergleich zum alleinigen Einfluss von eCO_2 (+13,4%, Tabelle 32 Zeile b). Trockenstress lässt die Fibrillierung absinken (-8,1%, Tabelle 32 Zeile c), wirkt Trockenstress auf bei 950 ppm gewachsene Pflanzen, verändert sich die Fibrillierung wieder kaum im Vergleich zum alleinigen Einfluss von Trockenstress (-7,8%, Tabelle 32 Zeile d) (Abbildung 53). Wegen der hohen Standardabweichungen liegen keine signifikanten Veränderungen vor.

Tabelle 32: Statistische Auswertung der Fibrillierung [%] der Fasern nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderung der Fibrillierung durch eCO_2 und Trockenstress.

	Fibrillierung						
	Einfluss von …				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a)	erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	n. s.	13,0%	1,03E-01
b)	erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	13,4%	6,51E-02
c)	Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-8,1%	2,38E-01
d)	Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	-7,8%	2,43E-01

4.3.2.1. *Zusammenfassung räumlicher Zelleigenschaften*

Tabelle 33 und Tabelle 34 geben einen Überblick über alle Ergebnisse der räumlichen Zelleigenschaften. Die Einzeldaten befinden sich im Anhang (Tabelle 56).

Tabelle 33: Ergebnisse der Zelltypenanalyse von *Ulmus glabra*

		Faserlänge [mm]	Feinstoffmenge [%]	Faserdicke [µm]	Zellwandstärke [µm]	Faserkrümmung [%]	Querschnittsfläche der Fasern [µm²]	Gefäßzellen pro 1000 Fasern	Fibrillierung [%]
380 ppm	normale Bewässerung	0,42	30,37	14,88	4,66	12,28	449,32	14,69	18,88
	Trockenstress	0,47	24,32	15,25	4,62	13,44	428,02	15,39	17,35
950 ppm	normale Bewässerung	0,42	31,29	15,11	4,49	10,07	412,32	10,93	21,34
	Trockenstress	0,45	26,11	15,27	3,71	11,34	329,79	12,86	19,69

Tabelle 34: Prozentuale Veränderung der Ergebnisse durch eCO_2 und Trockenstress (Werte sinken = grau unterlegt; Werte steigen = weiß unterlegt)

Einfluss von …	Faserlänge [mm]	Feinstoffmenge [%]	Faserdicke [µm]	Zellwandstärke [µm]	Faserkrümmung [%]	Querschnittsfläche der Fasern [µm²]	Gefäßzellen pro 1000 Fasern	Fibrillierung [%]
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	-0,95%	3,04%	1,55%	-3,65%	-18,04%	-8,23%	-25,57%	13,03%
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	-3,59%	7,35%	0,13%	-19,74%	-15,63%	-22,95%	-16,45%	13,43%
c) Trockenstress unter 380 ppm	11,39%	-19,92%	2,49%	-0,69%	9,41%	-4,74%	4,77%	-8,08%
d) Trockenstress unter 950 ppm	8,42%	-16,57%	1,06%	-17,28%	12,62%	-20,02%	17,61%	-7,76%

4.3.3. C/N Verhältnis

Die C/N-Analyse erfolgte anhand jeweils einer Mischprobe pro Variante, sodass lediglich Trends ermittelt werden konnten. Die hier gezeigten Ergebnisse beziehen sich auf Sprossspitze, Holz, Rinde und Wurzel. Zusätzlich wurden Blätter (S. 61) und Aroniabeere (S. 99) analysiert. Der komplette Datensatz der Ergebnisse befindet sich im Anhang (Tabelle 57).

Tabelle 35: Tendenzen der Kohlenstoffkonzentration in allen untersuchten Pflanzenorganen von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten). Werte steigen um x% (Weiß unterlegt), Werte sinken um (-)x% (Grau unterlegt).

Veränderungen des C-Gehaltes in %

	Einfluss von:	Holz	Sprossspitze	Rinde	Wurzel	Blatt	Beere
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	-0,23%	-0,38%	-0,88%	-0,33%	-2,96%	0,21%
	950 ppm unter Trockenstress	-0,01%	-1,23%	2,48%	-0,76%	-0,90%	-0,03%
	Trockenstress unter 380 ppm	-0,13%	0,21%	-1,09%	-0,41%	0,26%	-0,02%
	Trockenstress unter 950 ppm	0,09%	-0,64%	2,26%	-0,84%	2,39%	-0,27%
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	-0,83%	1,26%	0,52%	-0,90%	0,35%	
	950 ppm unter Trockenstress	-0,27%	0,43%	-1,28%	-0,77%	-4,38%	
	Trockenstress unter 380 ppm	-0,42%	-0,45%	5,29%	-1,39%	1,57%	
	Trockenstress unter 950 ppm	0,14%	-1,27%	3,40%	-1,26%	-3,22%	

Tabelle 36: Tendenzen der Stickstoffkonzentration in allen untersuchten Pflanzenorganen von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten). Werte steigen um x% (Weiß unterlegt), Werte sinken um (-)x% (Grau unterlegt).

Veränderungen des N-Gehaltes in %

	Einfluss von:	Holz	Sprossspitze	Rinde	Wurzel	Blatt	Beere
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	-34,05%	-10,24%	-24,05%	-41,33%	-31,78%	-33,00%
	950 ppm unter Trockenstress	-3,79%	8,42%	-7,63%	-10,63%	1,18%	-27,11%
	Trockenstress unter 380 ppm	7,01%	8,43%	2,80%	5,94%	-1,29%	10,00%
	Trockenstress unter 950 ppm	56,12%	30,95%	25,02%	61,40%	46,40%	19,67%
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	-14,46%	-12,34%	2,07%	-6,51%	-26,27%	
	950 ppm unter Trockenstress	-31,72%	17,06%	-21,82%	-27,50%	-26,40%	
	Trockenstress unter 380 ppm	46,96%	-12,72%	10,27%	20,09%	14,83%	
	Trockenstress unter 950 ppm	17,29%	16,55%	-15,53%	-6,87%	14,64%	

Tabelle 37: Tendenzen des C/N Verhältnisses in allen untersuchten Pflanzenorganen von *A. melanocarpa* (oben) und *U. glabra* (unten). Werte steigen um x% (Weiß unterlegt), Werte sinken um (-)x% (Grau unterlegt).

Veränderungen des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff

	Einfluss von:	Holz	Sprossspitze	Rinde	Wurzel	Blatt	Beere
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	51,28%	10,98%	30,51%	69,90%	42,24%	49,56%
	950 ppm unter Trockenstress	3,93%	-8,90%	10,95%	11,04%	-2,06%	37,14%
	Trockenstress unter 380 ppm	-6,68%	-7,57%	-3,79%	-6,00%	1,57%	-9,11%
	Trockenstress unter 950 ppm	-35,89%	-24,13%	-18,21%	-38,56%	-30,06%	-16,66%
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	15,93%	15,52%	-1,52%	6,00%	30,96%	
	950 ppm unter Trockenstress	46,06%	-14,21%	26,26%	36,86%	35,17%	
	Trockenstress unter 380 ppm	-32,24%	14,06%	-4,52%	-17,89%	-7,36%	
	Trockenstress unter 950 ppm	-14,63%	-15,29%	22,42%	6,02%	-4,38%	

Während die Kohlenstoffkonzentration kaum Schwankungen unterliegt (Tabelle 35), wird der Stickstoffgehalt im Biomaterial stark von eCO_2 und Trockenstress beeinflusst (Tabelle 36), weshalb das C/N Verhältnis primär von der Stickstoffkonzentration determiniert wird (Tabelle 37).

4.3.3.1. *Aronia melanocarpa*

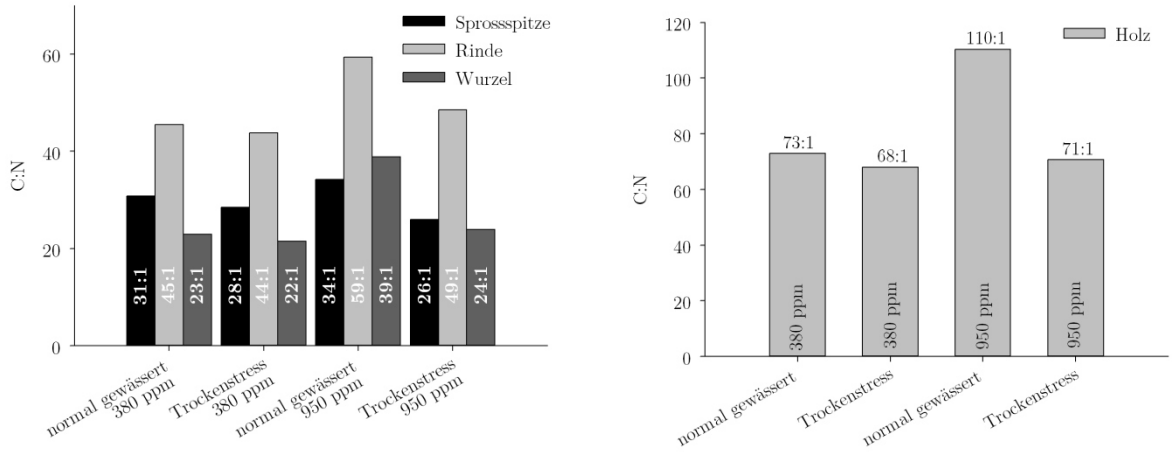


Abbildung 54: Darstellung des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff (C/N Ratio) der Sprossspitze, Rinde & Wurzel (links) und des Holzes (rechts) von *A. melanocarpa*.

Das Verhältnis von C zu N steigt in allen Pflanzenteilen durch den Einfluss von eCO_2. In allen Fällen sinkt es durch den Einfluss von Trockenstress. Wirkt eCO_2 auf trockengestresste Bäume, wird der stimulierende Effekt von eCO_2 immer abgeschwächt. Tritt Trockenstress in Verbindung mit eCO_2, wird der senkende Einfluss von Trockenstress verstärkt (Abbildung 54, Tabelle 37).

Das C/N Verhältnis der Blätter und der Aroniabeere ist hiervon ausgenommen.

4.3.3.2. *Ulmus glabra*

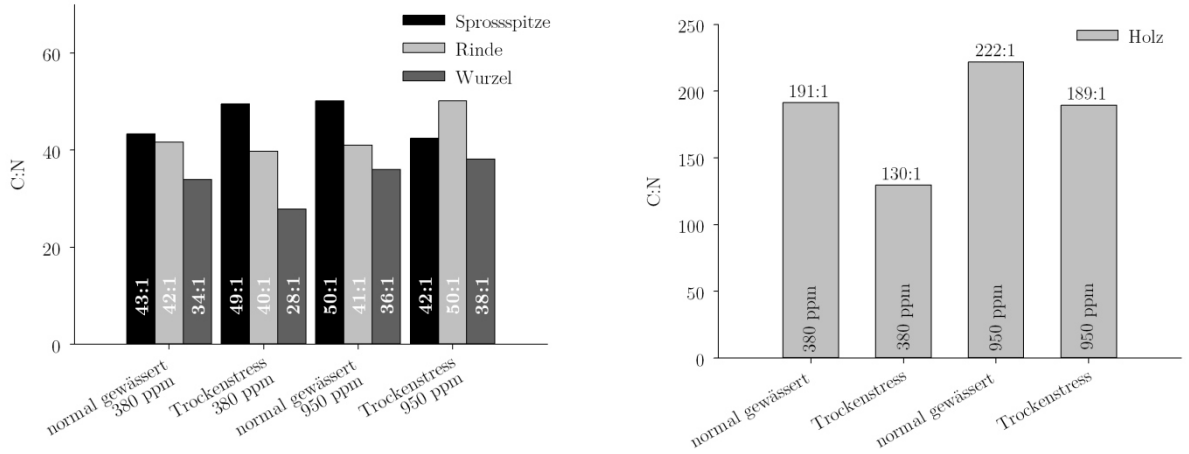


Abbildung 55: Darstellung des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff (C/N Ratio) der Sprossspitze, Rinde & Wurzel (links) und des Holzes (rechts) von *U. glabra*.

Das Verhältnis von C zu N steigt in der Regel durch den Einfluss von eCO_2 (Ausnahme Rinde (-1,25%)). In allen Fällen sinkt es durch den Einfluss von Trockenstress (Ausnahme Sprossspitze (+14,06%)). Wirkt eCO_2 auf trockengestresste Bäume, wird der stimulierende Effekt von eCO_2 immer verstärkt (Ausnahme Sprossspitze). Wirkt Trockenstress unter 950 ppm, ist der reduzierende Einfluss von Trockenstress nicht mehr vorhanden (Ausnahme Sprossspitze) (Abbildung 55, Tabelle 37).

Das C/N Verhältnis der Blätter ist von dieser Beschreibung ausgenommen.

4.3.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung

Die Analyse der Monomere erfolgt anhand einer Mischprobe pro Variante und bietet daher keine Ergebnisse einzelner Individuen. Tendenzen wurden bestimmt (Tabelle 39).

Tabelle 38: Ergebnisse der Kohlenhydratanalytik mit quantitativer Ligninbestimmung

			Monosaccharide [%]						∑ Zucker [%]	Lignin [%]	∑
			Glucose	Xylose	Mannose	Galaktose	Arabinose	Rhamnose			
Aronia melanocarpa	380 ppm	normal gewässert	48,53	22,98	1,64	1,19	0,81	0,56	75,71	24,29	100
		Trockenstress	46,78	24,26	1,54	1,27	0,92	0,63	75,39	24,61	100
	950 ppm	normal gewässert	48,96	22,62	1,81	1,03	0,67	0,54	75,63	24,37	100
		Trockenstress	47,12	23,27	1,77	1,04	0,77	0,55	74,53	25,47	100
Ulmus glabra	380 ppm	normal gewässert	50,45	20,34	2,33	1,20	0,54	0,59	75,46	24,54	100
		Trockenstress	52,52	19,78	2,19	1,29	0,56	0,60	76,95	23,05	100
	950 ppm	normal gewässert	56,21	16,74	1,50	0,97	0,47	0,50	76,39	23,61	100
		Trockenstress	53,51	17,47	2,22	1,14	0,49	0,54	75,36	24,64	100

Bei *A. melanocarpa* nimmt die Summe der Zucker durch eCO_2 leicht ab (-0,11%), wirkt eCO_2 unter Trockenstress wird der Effekt verstärkt (-1,14%). Trockenstress senkt die Summe der Zucker ebenfalls leicht ab (-0,42%), unter eCO_2 wird der Effekt von Trockenstress verstärkt (-1,45%). Bei U. glabra nimmt die Summe der Zucker durch eCO_2 leicht zu (+1,23%), wirkt eCO_2 unter Trockenstress, sinkt der Wert (-2,07%). Trockenstress erhöht die Summe der Zucker (+1,97%), wirkt Trockenstress unter eCO_2, sinkt der Wert (-1,35%) (Tabelle 38, Tabelle 39).

Der Ligningehalt wurde dem Hydrolyserückstand gleichgesetzt und setzt sich aus Klason Lignin, säurelöslichem Lignin, Extraktstoffen und der Asche zusammen. Der Ligningehalt steigt bei *A. melanocarpa* sowohl durch eCO_2 als auch durch Trockenstress. In Kombination führen die Einflussfaktoren zu einem verstärkten Anstieg. Bei *U. glabra* nimmt der Ligningehalt durch beide Einflussfaktoren ab. In Kombination führen die Einflussfaktoren zu einer Zunahme des Ligningehaltes (Tabelle 38, Tabelle 39).

Bei der Zusammensetzung der Zucker reagiert die Glucose, die ca. 50% der gesamten Zuckermenge einnimmt, bei beiden Arten mit einem Anstieg durch eCO_2 bei normaler Bewässerung. Wirkt eCO_2 unter Trockenstress, ist der Effekt bei beiden Arten abgeschwächt. Wirkt Trockenstress allein, sinkt der Glucosegehalt bei *A. melanocarpa,* steigt aber bei *U. glabra.* Wirkt Trockenstress unter eCO_2, führt dies bei beiden Arten zu einer Abnahme (Tabelle 38, Tabelle 39).

Der Xylosegehalt (15% bis 25% der gesamten Kohlenhydrate) sinkt durch eCO_2 unter normaler und verminderter Bewässerung bei beiden Baumarten. Bei *A. melanocarpa* steigt er durch Trockenstress, in Kombination ist der Effekt abgeschwächt. Bei *U. glabra* sinkt dieser durch Trockenstress, in Kombination ist der Effekt ebenfalls abgeschwächt (Tabelle 38, Tabelle 39).

Der Mannosegehalt (1,5% bis 2,5% der gesamten Kohlenhydrate) steigt bei A. melanocarpa unter eCO_2, wirkt eCO_2 unter Trockenstress ist der Anstieg stimuliert. Der Mannosegehalt sinkt bei U. glabra unter eCO_2, wirkt eCO_2 unter Trockenstress ist der Effekt gemildert. Sowohl bei *A. melanocarpa*, als auch bei *U. glabra* sinkt der Mannosegehalt durch Trockenstress. Wachsen die Pflanzen unter 950 ppm ist der Einfluss von Trockenstress bei beiden Arten gesenkt (Tabelle 38, Tabelle 39).

Die nur in geringen Mengen vorkommenden Zucker Galaktose, Arabinose und Rhamnose sinken bei beiden Arten durch eCO_2 und steigen durch Trockenstress (Tabelle 38, Tabelle 39).

Tabelle 39: Prozentuale Veränderungen der Ergebnisse unter dem Einfluss von eCO_2 und Trockenstress

Einfluss von ...		Monosaccharide [%]						∑ Zucker [%]	Lignin [%]
		Glucose	Xylose	Mannose	Galaktose	Arabinose	Rhamnose		
Aronia melanocarpa									
a) erhöhtem CO_2 unter	normaler Bewässerung	0,88%	-1,56%	10,43%	-13,82%	-16,66%	-3,70%	-0,11%	0,33%
b) erhöhtem CO_2 unter	Trockenstress	0,73%	-4,08%	15,50%	-18,10%	-16,19%	-11,49%	-1,14%	3,49%
c) Trockenstress unter	380 ppm	-3,60%	5,55%	-6,37%	6,21%	14,08%	12,15%	-0,42%	1,32%
d) Trockenstress unter	950 ppm	-3,75%	2,86%	-2,07%	0,94%	14,73%	3,07%	-1,45%	4,51%
Ulmus glabra									
a) erhöhtem CO_2 unter	normaler Bewässerung	11,40%	-17,70%	-35,73%	-19,10%	-13,10%	-15,12%	1,23%	-3,79%
b) erhöhtem CO_2 unter	Trockenstress	1,88%	-11,70%	1,09%	-11,09%	-13,46%	-11,21%	-2,07%	6,90%
c) Trockenstress unter	380 ppm	4,10%	-2,75%	-6,01%	7,15%	4,88%	1,76%	1,97%	-6,07%
d) Trockenstress unter	950 ppm	-4,80%	4,34%	47,84%	17,75%	4,45%	6,45%	-1,35%	4,36%

4.4. Diskussion

4.4.1. Jahrringzuwachs

Der Jahrringzuwachs von *U. glabra* bestätigt die Erwartungen eines erhöhten Zuwachses unter eCO_2 (Hattenschwiler et al. 1997; Curtis und Wang 1998; Norby et al. 2001; Ainsworth und Long 2005) und verminderten Zuwachses unter Trockenstress (Kozlowski und Pallardy 2002; Bréda et al. 2006; Granier et al. 2007). Beide Einflussfaktoren führten sowohl einzeln, als auch in Kombination zu signifikanten Veränderungen. Die Ergebnisse sind analog zu denen der Stammquerschnittsflächen zur Ernte.

Eine erhöhte Konzentration von CO_2 und Trockenstress veranlassen gegensätzliche Reaktionen beim Jahrringzuwachs von *U. glabra*. Die gleichen Veränderungen lösen eCO_2 und Trockenstress auf A, c_i, Größe und Dichte der Stomata von *A. melanocarpa* und das C/N Verhältnis der Blätter von *Ulmus glabra* aus. Dem Interaktionsschema nach sollte der **Einfluss von erhöhtem CO_2 in Kombination mit Trockenstress zusätzlich verstärkt** sein (hier in Kombination +48,24% (Tabelle 26 Zeile b), statt +13,02% (Tabelle 26 Zeile a)) und der **Einfluss von Trockenstress unter erhöhtem CO_2 geschwächt sein** (hier -20,76% in Kombination (Tabelle 26 Zeile d), statt -39,59% (Tabelle 26 Zeile c)) und kann damit wiederholt bestätigt werden.

4.4.2. Räumliche Zelleigenschaften

Die Dichte von Holz ist durch die Struktur bzw. Zelldimensionen des Xylems determiniert (Yasue et al. 2000). Es gibt nur wenige Untersuchungen zur Xylemzusammensetzung unter eCO_2 von Angiospermen. Eine unveränderte Dichte ist bestätigt für *Fagus sylvatica* (Beismann et al.

2002), *Liquidamhar styraciflua* (Norby et al. 2001), *Populus alba* (Calfapietra et al. 2003), *Populus tremuloides* (Kaakinen et al. 2004) und *Quercus ilex* (Gartner et al. 2003). Da *Quercus* wie auch *Ulmus* zu den ringporigen Baumarten gehören, *Fagus* und *Populus* hingegen zu den zerstreutporigen, sind diese Ergebnisse nicht vom Porenmuster abhängig. Für die Bildung von Xylemzellen ist das Cambium verantwortlich. Einflussfaktoren wie eCO_2 und Trockenstress können direkt oder indirekt auf die cambiale Aktivität wirken (Barnett 1981; Pritchard et al. 1999). Bei ringporigen Arten ist die Dichte im Frühholzbereich geringer als im Spätholzbereich. Die Dichte des Holzes würde entsprechend abnehmen, wenn eCO_2 die Frühholzbildung stimuliert bzw. zunehmen, wenn eCO_2 die Spätholzbildung stimuliert.

Es liegen zahlreiche Informationen zur Zellentwicklung unter eCO_2 von Gymnospermen vor, hingegen kaum Informationen von Angiospermen. Bei Gymnospermen ist der durch eCO_2 indizierte Zuwachs meist auf eine erhöhte Zellteilungsrate während der Frühholzbildung zurückzuführen (Jach und Ceuelmans 1999; Yazaki et al. 2001). Dadurch nimmt die Dichte bei Nadelbäumen durch eCO_2 ab. Einen nur geringen Einfluss auf die Dichte hat die Zellwanddicke, die kaum durch eCO_2 beeinflusst wird (Yazaki et al. 2001). Weitere Untersuchungen zeigen, dass dieses Verhalten trotz zahlreichen Auftretens nicht die Regel ist. *Picea abies* und *Pinus sylvestris* reagieren mit einem stimulierten Spätholzwachstum, signifikant veränderten Zellwanddicken und einer entsprechenden Zunahme der Holzdichte auf eCO_2 (Hattenschwiler et al. 1996; Kilpelainen et al. 2003).

Bei Angiospermen besteht generell eine enge Korrelation zwischen der WUE und der Ausbildung der Gefäße (Watanabe et al. 2010). Bei ringporigen Bäumen (*Quercus robur*) nimmt die Fläche der Gefäßlumen im Querschnitt durch eCO_2 zu, während bei zerstreutporigen Bäumen keine Veränderung zu beobachten ist (*Prunus avium*) (Atkinson und Taylor 1996). Diese Veränderung resultiert bei Ringporern aus einer verminderten Transpiration, die wiederum durch eine eCO_2 induzierte Stomaschließung hervorgerufen wird. Die Reaktion bei Trockenstress (Transpiration wird ebenfalls reduziert) ist identisch. Andererseits konnten diese Ergebnisse nicht bei *Fraxinus mandshurica* (ringporig) und *Betula platyphylla* (zertreutporig) bestätigt werden (Doley und Leyton 1968; Yazaki et al. 2005). Watanebe et al. (2010) fanden heraus, dass auch zwei ringporige Baumarten stark unterschiedlich auf eCO_2 reagieren (*Quercus mongolica* und *Kalopanax septemlobus*).

Tabelle 40: Prozentuale Veränderung der Ergebnisse durch eCO_2 und Trockenstress.

Einfluss von …	Faserlänge [mm]	Feinstoffmenge [%]	Faserdicke [µm]	Zellwandstärke [µm]	Faserkrümmung [%]	Querschnittsfläche der Fasern [µm²]	Gefäßzellen pro 1000 Fasern	Fibrillierung [%]
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	-0,95%	3,04%	1,55%	-3,65%	-18,04%	-8,23%	-25,57%	13,03%
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	-3,59%	7,35%	0,13%	-19,74%	-15,63%	-22,95%	-16,45%	13,43%
c) Trockenstress unter 380 ppm	11,39%	-19,92%	2,49%	-0,69%	9,41%	-4,74%	4,77%	-8,08%
d) Trockenstress unter 950 ppm	8,42%	-16,57%	1,06%	-17,28%	12,62%	-20,02%	17,61%	-7,76%

Die Faserlänge von *U. glabra* nimmt durch eCO_2 leicht ab (-0,95%, Tabelle 40 Zeile a), in Kombination mit Trockenstress ist der Effekt verstärkt (-3,59%, Tabelle 40 Zeile b). Durch Trockenstress nimmt die Faserlänge zu (+11,39% Tabelle 40 Zeile c), in Kombination mit Trockenstress wird der Effekt abgeschwächt (+8,42% Tabelle 40 Zeile d). Analoge Veränderungen werden beobachtet, wenn eCO_2 und Trockenstress entgegengesetzte Reaktionen auslösen. Ein Auslöser für die verringerte Zelllänge unter eCO_2 könnte ein reduziertes Vorkommen von Gibberellinsäure sein (Wareing 1958; Digby und Wareing 1966; Gartner 1995; Ridoutt et al. 1996). Erhöhte Mengen an Gibberellinsäure veranlassen eine Verlängerung der Fasern in *Populus* (Eriksson et al. 2000). Entsprechend müsste unter Trockenstress vermehrt Gibberellinsäure ausgeschüttet werden. Dies steht im Widerspruch mit der bisherigen Erkenntnis, dass Gibberellinsäure in gestressten Pflanzen (z. B. Trockenstress) verringert vorkommt, da durch Gibberellinsäure nicht nur das Längenwachstum gefördert wird, sondern auch das radiale Wachstum (Bradford und Hsiao 1982; Eriksson et al. 2000). Die Faserkrümmung nimmt auf Basis einfacher physikalischer Regeln mit zunehmender Länge der Fasern zu.

Die Feinstoffmenge nimmt durch eCO_2 zu (+3,04%), in Kombination mit Trockenstress ist der Effekt verstärkt (+7,35%). Durch Trockenstress nimmt die Feinstoffmenge ab (-19,92%), in Kombination mit Trockenstress wird der Effekt abgeschwächt (-16,57%). Dies entspricht dem Interaktionsschema, wenn eCO_2 und Trockenstress entgegengesetzte Reaktionen auslösen. Bei einem erhöhten Feinstoffvorkommen muss die Primärwand eine für Essigsäure sensitivere Struktur gehabt haben. Die durch die Mazeration teils aufgelöste Mittellamelle besteht hauptsächlich aus Pektinen, die Primärwand aus Hemicellulosen (Evert et al. 2009). Unterschiedliches Verhalten spricht für eine unterschiedliche Zusammensetzung von Pektinen und Hemicellulosen durch den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress. Mit identischer Begründung lässt sich die Fibrillierung erklären. Durch eCO_2 ist auch die Fibrillierung (teils gelöste Fibrillen) verstärkt, durch Trockenstress ist sie verringert. Der kombinierte Effekt von eCO_2 und Trockenstress entspricht dem der Feinstoffmenge, womit das beschriebene Interaktionsschema abermals bestätigt wird.

Faserdicke, Zellwandstärke und Querschnittsfläche der Fasern werden von eCO_2 und Trockenstress jeweils auf die gleiche Art und Weise beeinflusst:

- Die Faserdicke nimmt durch sowohl durch eCO_2 als auch Trockenstress zu,
- die Zellwandstärke und Querschnittsfläche nehmen sowohl durch eCO_2 als auch Trockenstress ab (Abbildung 56).

Die Zellveränderung könnte die Folge eines anderen von eCO_2 und Trockenstress beeinflussten Parameters sein. Die Zellveränderung wäre dann eine indirekte Folge. Der Ausgangsparameter muss dann auch identisch auf eCO_2 und Trockenstress reagieren. Dieser Theorie nach kann der Jahrringzuwachs nicht Auslöser für die Zellveränderung sein (↑ Zuwachs durch eCO_2 – ↓ Zuwachs durch Trockenstress). Vielmehr könnte aber die Transpiration (↓ durch eCO_2 und Trockenstress) und damit der Wasserhaushalt Auslöser hierfür sein. Trockenstress führt durch die verminderte Transpiration generell zu einer Abnahme des Turgordruckes in den Pflanzenzellen, dies korreliert im cambialen Gewebe mit Veränderungen der Osmoregulation: Die Menge an Kalium (K^+) nimmt ab. Dies induziert eine verminderte cambiale Aktivität und

stimuliert die Bildung kleinlumiger Zellen (Pappel) (Arend und Fromm 2007). Die Ergebnisse für *U. glabra* widersprechen diesen Erkenntnissen.

Die Fasermessung unterscheidet nicht zwischen Libriformfasern (Festigkeit), die generell längsten Zellen im Holz, den Fasertracheiden (Festigkeit und Transport) und Tracheiden (Transport) (Raven et al. 2006). Wie werden die Aufgaben durch eine dünnere Zellwand und ein größeres Lumen beeinflusst? Durch die Vergrößerung der Zellen erhöht sich die Gefahr einer Kavitation (Abreißen des Wasserstroms). Dies steht im Widerspruch zu bisherigen Ergebnissen zu Adaptionsmechanismen der Xylemanatomie an Trockenheit (Abrams 1990, Arend und Fromm 2007). Es ist aber auch nicht sicher, wie viele der vermessenen Zellen tatsächlich eine Transportfunktion haben. Zellen mit Festigkeitsfunktion werden durch die Vergrößerung des Lumens an Stabilität verlieren.

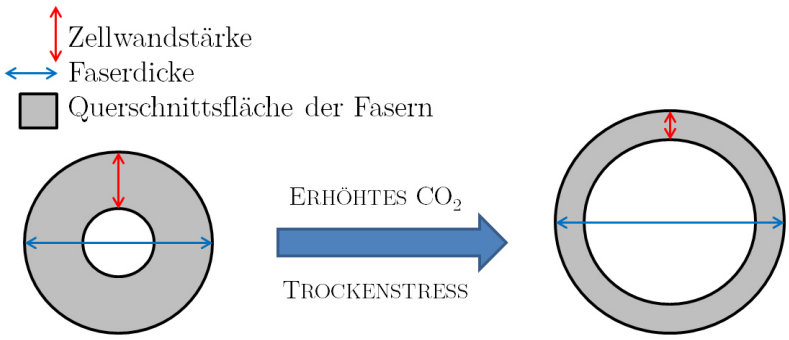


Abbildung 56: Schematische Darstellung der Faserveränderungen von *U. glabra* durch eCO_2 und Trockenstress. Die Querschnittsfläche ist hier die von der Zellwand eingenommene Fläche, der Durchmesser bezieht sich auf die gesamte Zelle.

Die Zahl der Gefäßzellen pro 1000 Fasern nimmt durch eCO_2 ab und Trockenstress zu, wobei diese ausschließlich für den Wassertransport zuständig sind. Eine Aussage über die Leitkapazität kann nur mit zusätzlichen Informationen zu Größe bzw. Durchmesser gemacht werden (Tyree und Ewers 1991). Im Hinblick auf Leitkapazität muss die VLA[22] bestimmt werden. Im Querschnitt gesehen nimmt die Gefäßzahl und Gefäßgröße durch eCO_2 in *Quercus robur* zu (Atkinson und Taylor 1996). Durch Trockenstress nimmt die VLA ab, während die Gefäßdichte steigt (*Populus*) (Arend und Fromm 2007).

4.4.3. C/N Verhältnis

Die Vielzahl bisheriger Untersuchungen zu den Reaktionen von C- und N-Konzentrationen auf eCO_2 in Pflanzengewebe zeigen eine hohe Variabilität abhängig von Art, Standort und Alter

[22] VLA (engl.: vessel lumen area) = Die vom Gefäßlumen eingenommene Fläche des Stammquerschnittes von Laubbäumen.

der Pflanzen (Körner et al. 2005). Die Mechanismen, die die N-Konzentration unter eCO_2 oberirdisch generell senken und unterirdisch generell erhöhen, sind nicht bekannt (Taub und Wang 2008).

Die Reaktion des C/N Verhältnisses auf Trockenstress ist ebenso wie die Reaktion auf eCO_2 sehr variabel. In mediterranen Bäume erhöht sich das Verhältnis (Sardans und Peñuelas 2005; Sardans et al. 2008), in Bäumen der gemäßigten Breiten sinkt das Verhältnis als Reaktion auf eine verminderte Wasserzufuhr (Lu et al. 2009a; Lu et al. 2009b).

Die Ergebnisse für das C/N Verhältnis des oberirdischen Pflanzenmaterials (Holz, Sprossspitze und Rinde) entsprachen bei beiden Baumarten den Erwartungen eines Anstieges unter eCO_2 (Ausnahme Rinde von *U. glabra* (-1,52%)) (Cotrufo et al. 1998; Li et al. 2003; Xu et al. 2007). Gleiches gilt für die Erkenntnisse eines sinkenden C/N Verhältnisses unter Trockenstress (Ausnahme Sprossspitze *U. glabra* (+14,6%) (Xu et al. 2007). Die Interaktionen von eCO_2 und Trockenstress zeigen kein klares Muster. Insgesamt ist es schwierig, die vorliegenden Ergebnisse der C/N Analyse bis ins Detail zu klären. Zu viele Faktoren, wie das Vorliegen einer Mischprobe statt eines Stichprobenumfangs und der allgemeinen hohen Variabilität des C/N Verhältnisses in Abhängigkeit von äußeren Einflussfaktoren führen zu Ungenauigkeiten in den Ergebnissen. Das Rindenmaterial beinhaltet nicht nur Material der letzten Vegetationsperiode, weshalb auch hier ein nicht repräsentatives Ergebnis vorliegen kann.

Das unterirdische Pflanzenmaterial (Wurzel) entspricht nicht den bisherigen Erkenntnissen von einem umgekehrten C/N Verhältnis im Vergleich zum oberirdischen Material (Xu et al. 2007). Dies kann an den bereits genannten Schwierigkeiten der Auswertung liegen, zudem kommt bei den Wurzelproben eine Materialungenauigkeit hinzu. Als Proben wurden Feinwurzeln vom Wurzelballen genommen, sie haben eine kurze Lebensdauer, weshalb sie wahrscheinlich in der letzten Vegetationsperiode gebildet wurden. Ungenauigkeiten sind dennoch nicht ausgeschlossen.

4.4.4. Kohlenhydratanalyse & quantitative Ligninbestimmung

Die Schwankungen im Glucose Gehalt lassen auf Veränderungen im Cellulosegehalt der Proben schließen. *A. melanocarpa* und *U. glabra* geben kein identisches Bild als Reaktion auf eCO_2 und Trockenstress. Dieses Ergebnis ist konform mit den Ergebnissen bisheriger Untersuchungen, in denen ebenfalls kein klares Muster für die Reaktion des Cellulosegehaltes auf die Einflussfaktoren zu erkennen ist (Poorter et al. 1997; Staudt et al. 2001; Blaschke et al. 2002). Gleiches gilt für den Ligningehalt. *A. melanocarpa* reagiert kaum auf eCO_2 und Trockenstress, nur in Kombination steigt der Gehalt leicht an. Bei *U. glabra* sinkt der Ligningehalt durch eCO_2 und Trockenstress, in Kombination steigt er ebenfalls. Die Ergebnisse stammen von einer Mischprobe pro Variante. Um verlässliche Ergebnisse zu haben, muss ein gewisser Stickprobenumfang vorhanden sein. Außerdem waren die Jahrringe der Triebe von *A. melanocarpa* teils so schmal, dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass Material des vorletzten Jahrringes mit eingeflossen

ist. Wird nur *U. glabra* betrachtet, kann von der Tendenz gesprochen werden, dass die Summe der Zucker unter eCO_2 und Trockenstress steigt und der Ligningehalt durch eCO_2 und Trockenstress abnimmt. Bisher wurden kaum Untersuchungen zur Zusammensetzung von Holzzellen bedecktsamiger Arten unter eCO_2 bzw. Trockenstress gemacht.

Der Xylosegehalt lässt auf Veränderungen im Glucoronxylangehalt schließen. Wieder ist nicht zu erkennen, in welcher Form eCO_2 und Trockenstress die Hemicellulose beeinflusst. Eine erhöhte Konzentration von CO_2 scheint das Vorkommen von Xylan zu reduzieren, insbesondere bei *U. glabra*. Die zweithäufigste Hemicellulose im Laubholz, das Glucomannan, kann quantitativ über den Mannosegehalt nachgewiesen werden. Sehr unterschiedliche Ergebnisse für *A. melanocarpa* und *U. glabra* lassen auf keine Tendenzen schließen. Die nur in geringen Mengen vorkommenden Zucker Galaktose, Arabinose und Rhamnose sinken sowohl für *A. melanocarpa* als auch für *U. glabra* durch eCO_2 und steigen durch Trockenstress.

Insgesamt ist die Untersuchung der Monomere als Indiz für Cellulose- und Hemicellulosevorkommen kritisch zu betrachten. Insbesondere die quantitativ dominierenden Substanzen zeigen keine klaren Muster. Vieles spricht dafür, dass für nutzbare Ergebnisse ein größerer Stichprobenumfang gewählt werden muss. Weiterführende Forschung auf diesem Gebiet wird zeigen, in welchem Ausmaß erhöhtes CO_2 und Trockenstress die Zellwandchemie von Holz beeinflusst.

5.Kapitel
Aroniabeere

5.1. Einleitung

5.4.1. Reifeprozess

Viele Untersuchungen befassen sich mit dem Einfluss von erhöhtem CO_2 auf Kulturpflanzen, vor allem Getreide (Cure und Acock 1986). Generell zeigen die Ergebnisse eine erhöhte Nettophotosyntheserate, erhöhte WUE und als indirekte Folge eine erhöhte NPP (Cure und Acock 1986). In einem FACE[23] Versuch mit Weinreben (*Vitis vinifera*) erhöhte sich die gesamte Biomasse um 15% und die der Früchte um 29% (Bindi et al. 2001). Der Reifeprozess von Früchten wird in erster Linie von Ethylen bestimmt. Eine beschleunigte Fruchtreife kann beispielsweise durch eine gentechnisch stimulierte Ethylenproduktion erreicht werden (Raven et al. 2006). Ethylen fördert parallel zur Fruchtreife auch die Abcission, das Abwerfen von Früchten. In der Landwirtschaft findet dies Einsatz, um die mechanische Einwirkung bei der Ernte zu reduzieren (Raven et al. 2006).

5.2. Material und Methoden

5.2.1. Ernte

Reife Beeren wurden wöchentlich geerntet und Gewicht sowie Größe quantitativ bestimmt. Eine reife Aroniabeere zeigt eine ganzheitliche satte dunkelviolette Färbung aus, zudem erreicht sie maximalen Glanz. Vor dem Reifezenit ist die Beere noch leicht behaart und matt. Hängt die Beere zu lange, wird ihre Außenhaut leicht schrumpelig.

Das Gewicht der Ernte wurde mit einer Waage (Mettler – AC 100) bestimmt und von 10 zufällig ausgewählten Beeren der Durchmesser in mm gemessen. Dies geschah mit dem Messschieber über zwei im 90° Winkel zueinander stehenden Messungen im Querschnitt. Zur Konservierung wurde die Ernte bei -20°C eingefroren.

[23] Free Air Carbon Dioxide Enrichment (Abk.: FACE) = CO_2 Begasung von Versuchsfläche im Freiland

5.3. Ergebnisse

5.3.1. Reifeprozess

Bei der Auswertung der Ernte werden keine absoluten Ergebnisse betrachtet. Die Anzahl der Früchte ist abhängig von der Ausbildung des Blütenstandes, welche bereits im Vorjahr durch sogenannte „Winteraugen“ vordefiniert werden. Zu jenem Zeitpunkt standen die Pflanzen noch nicht unter Versuchsbedingungen, womit die Auswertung der absoluten Ertragsmengen hinfällig ist.

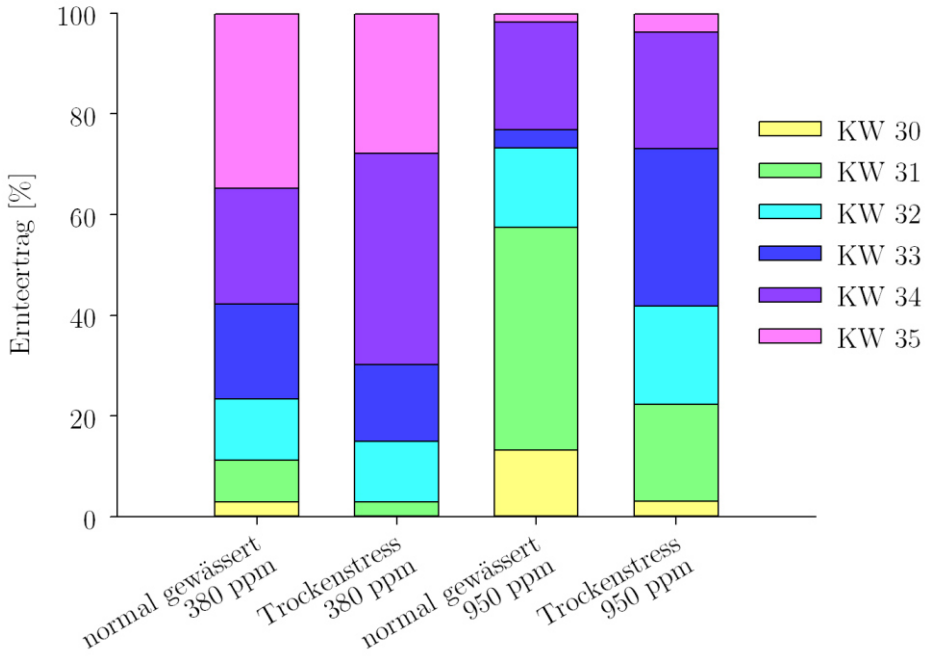


Abbildung 57: Prozentualer wöchentlicher Anteil der Gesamternte [%] von Aroniabeeren.

Sowohl Trockenstress, als auch eine erhöhte atmosphärische CO_2 Konzentration haben Einfluss auf das Reifeverhalten der Aroniabeere. Schon in der ersten Erntewoche (KW 30) wurde der maximale Ertrag von „950 ppm - normal gewässert“ im Vergleich zu den anderen Varianten erreicht (13,22% der gesamten Ernte der Saison dieser Variante), es folgen gleichauf „380 ppm - normal gewässert“ (2,96% der gesamten Ernte der Saison dieser Variante) und „950 ppm – Trockenstress“ (2,99% der gesamten Ernte der Saison dieser Variante). „380 ppm – Trockenstress“ erbrachte gar keinen Ertrag in der ersten Woche (Tabelle 41).

- In den ersten drei Wochen fallen unter 380 ppm CO_2 und normaler Bewässerung normal gewässert 23,44% der Gesamternte an, unter Trockenstress 15,01%.
- In den ersten drei Wochen fallen bei 950 ppm CO_2 und normaler Bewässerung 73,28% der Gesamternte an, bei Trockenstress 41,82%.

- In den letzten drei Wochen fallen unter 380 ppm CO_2 und normaler Bewässerung 76,56% der Gesamternte an, unter Trockenstress 84,99 %.
- In den letzten drei Wochen fallen unter 950 ppm CO_2 und normaler Bewässerung 26,72% der Gesamternte an, unter Trockenstress 58,18%.

Es ist zu erkennen, dass eine erhöhte atmosphärische CO_2 Konzentration den Reifeprozess beschleunigt. Trockenstress bewirkt den gegenteiligen Effekt (Tabelle 41).

Tabelle 41: Prozentualer wöchentlicher Anteil der Gesamternte [%] von Aroniabeeren.

	380 ppm				950 ppm			
	normal gewässert		Trockenstress		normal gewässert		Trockenstress	
KW 30	2,96%	23,44%	0,00%	15,01%	13,22%	73,28%	2,99%	41,82%
KW 31	8,29%		2,97%		44,21%		19,39%	
KW 32	12,18%		12,04%		15,85%		19,44%	
KW 33	18,78%	76,56%	15,11%	84,99%	3,61%	26,72%	31,35%	58,18%
KW 34	23,04%		42,02%		21,32%		23,01%	
KW 35	34,74%		27,85%		1,78%		3,83%	
Σ	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%

5.3.2. Beerendurchmesser

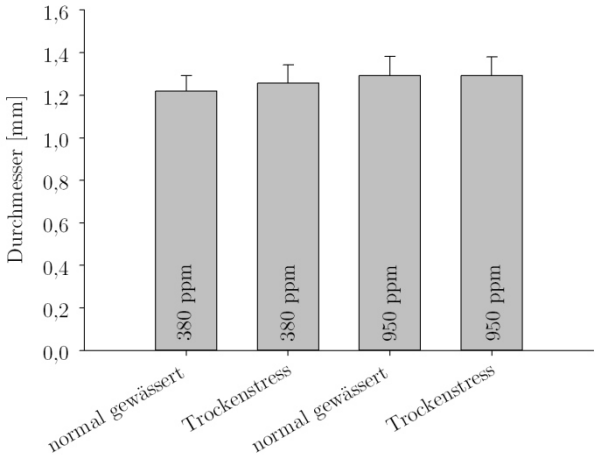


Abbildung 58: Mittlerer Durchmesser der Aroniabeeren mit Standardabweichung zum Erntezeitpunkt.

Eine erhöhte Konzentration von CO_2 hat eine signifikante Zunahme des Durchmessers der Aroniabeere zur Folge. Ist die Pflanze normal gewässert führen 950 ppm zu einer Zunahme von +5,85% (*), der Effekt ist bei unter Trockenstress stehenden Pflanzen abgeschwächt (+2,76% (*)) (Abbildung 58, Tabelle 42). Trockenstress bewirkt eine Zunahme des Durchmesser (+3,04%), diese Veränderung ist jedoch nicht signifikant. Dieser Einfluss ist unter eCO_2 nicht mehr gegeben, die Veränderung ist nahezu null (Abbildung 58, Tabelle 42).

Die vollständigen Daten befinden sich im Anhang (Tabelle 69).

Tabelle 42: Statistische Auswertung des Durchmessers der Aroniabeere [mm] nach dem t-Test ($p < 0{,}05$ = signifikant (*), $p \geq 0{,}05$ = nicht signifikant (n. s.)) und prozentuale Veränderungen des Durchmessers durch den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress.

Beerendurchmesser

Einfluss von ...				Statistische Signifikanz	prozentuale Veränderung	Signifikanzwert
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	ist	*	5,9%	2,64E-05
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	ist	n. s.	2,8%	6,50E-02
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	ist	*	3,0%	2,78E-02
d) Trockenstress	unter	erhöhter CO_2 Konzentration	ist	n. s.	0,0%	9,82E-01

5.3.3. C/N Verhältnis

Das C/N Verhältnis der Aroniabeere steigt durch eCO_2 (+49,6%), der Einfluss von eCO_2 bei Trockenstress ist abgeschwächt (+37,1%). Trockenstress vermindert das C/N Verhältnis um 9,1%. Wirkt Trockenstress unter eCO_2 ist dieser Effekt verstärkt (-16,66%).

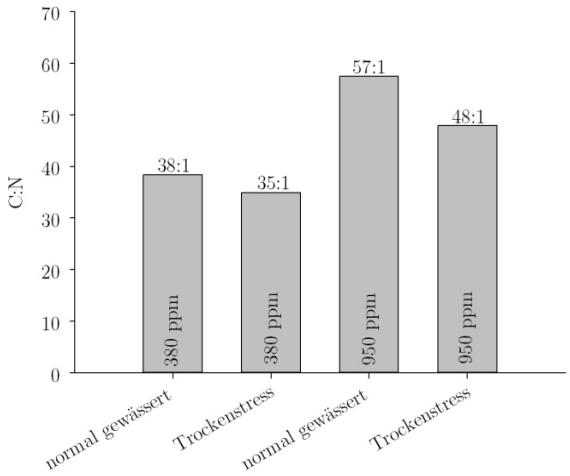


Abbildung 59: Darstellung des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff (C/N Ratio) in der Aroniabeere.

Tabelle 43: Prozentuale Veränderung des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff in der Aroniabeere durch den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress.

Aroniabeere (C/N)

Einfluss von ...			prozentuale Veränderung
a) erhöhtem CO_2	unter	normaler Bewässerung	49,6%
b) erhöhtem CO_2	unter	Trockenstress	37,1%
c) Trockenstress	unter	normaler CO_2 Konzentration	-9,1%
d) Trockenstress	unter	eCO_2	-16,7%

5.4. Diskussion

5.4.1. Reifeprozess und Beerendurchmesser

Der Reifeprozess der Aroniabeere wird durch eCO_2 beschleunigt und durch Trockenstress verlangsamt. Unter geringen CO_2 Konzentrationen ist die Bildung von Ethylen gehemmt, entsprechend wird die Bildung unter eCO_2 gefördert (Burg und Burg 1969). Diese Beeinflussbarkeit der Biosynthese von Ethylen durch eCO_2 ist der Auslöser einer beschleunigten Fruchtreife. Trockenstress hat bisherigen Ergebnissen zufolge keinen signifikanten Einfluss auf die Bildung von Ethylen (Morgan et al. 1990). Dennoch zeigen die Ergebnisse der Aroniabeere einen verlangsamten Reifeprozess unter mangelnder Bewässerung. Auslöser hierfür können chemischer und hydraulischer Natur sein, z. B. Veränderung der ABA Konzentration und des Turgordrucks der Zellen) (Davies 2000).

Der veränderte Durchmesser der Beeren spricht für eine Zunahme der Biomasse unter eCO_2, der Einfluss von Trockenstress ist minimal und nicht signifikant. Das Ergebnis deckt sich mit den Erkenntnissen zur Zunahme der Biomasse von Früchten unter erhöhtem atmosphärischen CO_2 (Bindi et al. 2001).

5.4.2. C/N Verhältnis

Entsprechend der Fachliteratur war zu erwarten, dass das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff in der Aroniabeere als oberirdisches Pflanzenorgan unter eCO_2 steigt (Cotrufo et al. 1998; Li et al. 2003; Xu et al. 2007) und unter Trockenstress sinkt (Xu et al. 2007). Dies kann anhand der vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden.

Insgesamt ist es schwierig, die vorliegenden Ergebnisse der C/N Analyse bis ins Detail zu klären. Zu viele Faktoren, wie das Vorliegen einer Mischprobe statt eines Stichprobenumfangs und der allgemeinen hohen Variabilität des C/N Verhältnisses in Abhängigkeit von äußeren Einflussfaktoren führen zu Ungenauigkeiten in den Ergebnissen.

6. Kapitel Zusammenfassende Diskussion

Im Folgenden werden die wichtigsten Aspekte der vier Themen diskutiert und die Zusammenhänge der Ergebnisse aufgezeigt.

Die Biomasseproduktion wird durch mehrere Parameter wiedergespiegelt, hier sind es Wuchshöhe, Querschnittsflächen, Jahrringzuwachs und die Größe der Aroniabeere. Tabelle 46 zeigt, wie sich diese durch den alleinigen (Zeile a und c) oder kombinierten Einfluss (Zeile b und d) von eCO_2 und Trockenstress verändern. Die Biomasseproduktion nimmt durch eCO_2 zu (vgl. Tabelle 46 Zeile a) und durch Trockenstress ab (vgl. Tabelle 46 Zeile c) (Rogers et al. 1994; Sage 1994; Koricheva et al. 1998; Saxe et al. 1998; Lawlor et al. 1999). Diese Erkenntnis bestätigen insbesondere die signifikanten Ergebnisse des Jahrringzuwachses von *U. glabra*.

Bei der Interaktion von eCO_2 und Trockenstress muss unterschieden werden

- was bewirkt eine erhöhte CO_2 Konzentration bei Trockenstress im Vergleich zu normaler Bewässerung (vgl. jeweils Zeile a mit Zeile b)
- und was bewirkt Trockenstress unter einer erhöhten CO_2 Konzentration im Vergleich zu einer normalen CO_2 Konzentration (vgl. jeweils Zeile c mit Zeile d).

Diese zwei Veränderungen unterscheiden sich in ihrer Referenzgröße. In Zeile b wird Variante „380 ppm – Trockenstress“ mit „950 ppm – Trockenstress“ verglichen, die Bewässerungsart ist konstant, nur die CO_2 Konzentration ändert sich. In Zeile d wird Variante „950 ppm – normal gewässert“ mit „950 ppm – Trockenstress“ verglichen, die CO_2 Konzentration ist konstant, hier ändert sich nur die Bewässerungsart.

Erhöhte Konzentrationen von CO_2 stimulieren die Biomasseproduktion bei normaler Bewässerung (Zeile a), bei Trockenstress ist dieser Effekt nochmals verstärkt (Zeile b). Am Beispiel des Jahrringzuwachses von *U. glabra* ist ein Zuwachs von 13% (a) unter eCO_2 und normaler Bewässerung zu erkennen. Dieser steigt auf 48% (b), wenn eCO_2 bei Trockenstress wirkt (Tabelle 46). Dies kann mit limitierender Faktoren erklärt werden: Die Referenzgröße von Zeile a hat nur einen limitierenden Faktor – das CO_2. Die Referenzgröße von b unterliegt in erster Linie dem limitierenden Faktor Wasser. Durch eCO_2 wird der Trockenstress gelindert, und die CO_2 Konzentration wäre nun der limitierende Faktor. Diese Limitierung ist durch die erhöhte Konzentration verschoben, weshalb in der Summe zwei limitierende Faktoren überwunden werden und (b) im Vergleich zu (a) einem verstärkten Effekt von eCO_2 unterliegt (vgl. Tabelle 44).

Trockenstress verringert die Biomasseproduktion bei normaler CO_2 Konzentration (Zeile c), bei erhöhter CO_2 Konzentration ist dieser Effekt abgeschwächt (Zeile d). Am Beispiel des Jahrringzuwachses von *U. glabra* ist eine Abnahme des Zuwachses von 40% (c) unter normaler CO_2 Konzentration zu erkennen. Diese Abnahme wird auf 21% (d) reduziert, bei Trockenstress mit einer erhöhten CO_2 Konzentration. Erhöhte Konzentrationen von CO_2 mindern den Effekt von Trockenstress, da die Transpiration reduziert wird. Die Gasaustauschfläche ist aufgrund der erhöhten CO_2 Konzentration verkleinert, als Folge verdunstet weniger Wasser über die Stomata (Tabelle 45).

Tabelle 44: Vergleich des Einflusses von eCO_2 bei normaler Bewässerung und Trockenstress.

a) Einfluss von eCO_2 unter normaler Bewässerung. Vergleich von ...

380 ppm - normal gewässert und 950 ppm - normal gewässert

Der limitierende Faktor ist CO_2.	Durch die erhöhte Konzentration von CO_2 verschiebt sich die Grenze der Limitierung.

b) Einfluss von eCO_2 unter Trockenstress. Vergleich von ...

380 ppm - Trockenstress und 950 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist nicht CO_2, sondern in erster Linie Wasser. Dieser Wert liegt bereits unter dem für *380 ppm - normal gewässert.*	Durch eCO_2 werden zwei limitierende Faktor augeschaltet. Durch eCO_2 benötigt die Pflanze weniger Wasser, Trockenstress liegt nicht mehr vor. Wasser ist kein limitierender Faktor mehr. Liegt kein anderer limitierender Faktor vor, ist CO_2 der limitierende Faktor. Durch eCO_2 wird auch diese Grenze verschoben. In der Summe erfahren Pflanzen durch eCO_2 bei Trockenstress einen doppelten Effekt: Zum einen wird der Trockenstress relativiert, zum anderen wirkt CO_2 weniger stark limitierend.

Tabelle 45: Vergleich des Einflusses von Trockenstress bei normaler CO_2 Konzentration und eCO_2.

c) Einfluss von Trockenstress unter 380 ppm. Vergleich von ...

380 ppm - normal gewässert und 380 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist CO_2	Durch Trockenstress wird Wasser zum limitierenden Faktor

d) Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm. Vergleich von ...

950 ppm - normal gewässert und 950 ppm - Trockenstress

Der limitierende Faktor ist CO_2, aber mit einer höheren Grenze als 380 ppm - normal gewässert	Durch eCO_2 benötigen die Planzen weniger Wasser, wodurch sie trockentoleranter werden. Trockenstress hat unter eCO_2 nicht so starke Auswirkungen, wie unter normaler CO_2 Konzentration.

Tabelle 46: Zusammenfassung der Ergebnisse für die Biomasseproduktion als prozentuale Veränderungen. Durch die Einflussfaktoren reduzierende Parameter sind grau unterlegt, ansteigende Parameter weiß unterlegt.

Aronia melanocarpa

Einfluss von ...	Wuchshöhe	Querschnittsfläche (10 cm Höhe)	Durchmesser Aroniabeere
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	-1% n. s.	8% n. s.	6% *
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	12% *	2% n. s.	3% n. s.
c) Trockenstress unter normaler CO_2 Konzentration	-25% *	-1% n. s.	3% *
d) Trockenstress unter erhöhter CO_2 Konzentration	-15% *	-7% n. s.	0% n. s.

Ulmus glabra

Einfluss von ...	Wuchshöhe	Querschnittsfläche				Jahrringzuwachs
		$F_{QS\ 10\ cm}$	$F_{QS\ 30\ cm}$	$F_{QS\ 100\ cm}$	$\Sigma F_{QS\ 10\ cm}$	
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	-11% n. s.	16% n. s.	0% n. s.	-2% n. s.	6% n. s.	13% *
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	-7% n. s.	31% *	50% *	22% n. s.	35% *	48% *
c) Trockenstress unter normaler CO_2 Konzentration	-12% n. s.	-22% *	-36% *	-35% *	-30% *	-40% *
d) Trockenstress unter erhöhter CO_2 Konzentration	-8% n. s.	-12% n. s.	-4% n. s.	-19% n. s.	-11% n. s.	-21% *

Grundlage einer veränderten Biomasseproduktion ist die Veränderung der Gaswechselparameter. Die Nettophotosyntheserate verhält sich analog zur Biomasseproduktion. Sie steigt durch eCO_2 (Ehleringer und Cerling 1995; Bernacchi et al. 2003) und sinkt durch Trockenstress (Pegoraro et al. 2005). Erhöhte c_i Werte induzieren ein Schließen der Stomata, mit einer verringerten stomatären Transpiration und Leitfähigkeit (Pegoraro et al. 2005). Außerdem steigt das Dampfdruckdefizit. Der Wasserverlust pro aufgenommene Menge an CO_2 sinkt durch eCO_2, entsprechend steigt die Wassernutzungseffizienz (Raeini-Sarjaz et al. 1998; Wullschleger et al. 2002; Kirkham 2011) (Tabelle 47).

Tabelle 47: Zusammenfassung der Gaswechselparameter in Form von prozentualen Veränderungen.

	Einfluss von ...	(E)	(g_s)	(WUE)	(VPD)	(A)	(c_i)
Aronia melanocarpa	a) 950 ppm unter normaler Bewässerung	↓ -11% * –	↓ -10% * –	↑ 104% * +	↑ 1% (n. s.) –	↑ 77% * +	↑ 161% * +
	b) 950 ppm unter Trockenstress	-8% *	-4% *	109% *	-4% *	88% *	168% *
	c) Trockenstress unter 380 ppm	↓ -13% * –	↓ -21% * –	↑ 19% * +	↑ 12% * –	↓ -2% (n. s.) –	↓ -8% * –
	d) Trockenstress unter 950 ppm	-11% *	-15% *	21% *	6% *	4% (n. s.)	-5% *
	Einfluss von ...	(E)	(g_s)	(WUE)	(VPD)	(A)	(c_i)
Ulmus glabra	a) 950 ppm unter normaler Bewässerung	↓ -22% * –	↓ -20% * –	↑ 112% * –	↑ -4% * –	↑ 60% * +	↑ 169% * +
	b) 950 ppm unter Trockenstress	-2% (n. s.)	5% (n. s.)	96% *	-7% *	81% *	178% *
	c) Trockenstress unter 380 ppm	↓ -18% * –	↓ -18% * –	↑ 10% * –	↑ 1% (n. s.) –	↓ -10% (n. s.) –	↓ -3% * –
	d) Trockenstress unter 950 ppm	4% (n. s.)	7% (n. s.)	1% (n. s.)	-2% *	2% (n. s.)	0% (n. s.)

Anhand der Gaswechselparameter können Interaktionsmuster von eCO_2 und Trockenstress erstellt werden. Verändern eCO_2 und Trockenstress den Parameter einzeln in die gleiche Richtung (Abbildung 60, dunkelgrau und weiß unterlegt), dürfte der kombinierte Effekt (Abbildung 60, Zeile b und d) eine abgemilderte Form des einzelnen Effektes (Abbildung 60, Zeile a und b) sein. Wirkt eine erhöhte Konzentration von CO_2 allein (a) stimulierend und Trockenstress allein (c) inhibierend auf den Parameter (Abbildung 60, hellgrau unterlegt), wird der Effekt von eCO_2 durch Trockenstress verstärkt (b) und der Effekt von Trockenstress durch eCO_2 abgemildert (d). Dieses

Interaktionsschema (dunkelgrau unterlegt) lässt sich ebenfalls auf die Erkenntnissen der Biomasseproduktion anwenden, die ebenso durch eCO_2 stimuliert und durch Trockenstress inhibiert wird (Tabelle 46, Tabelle 47).

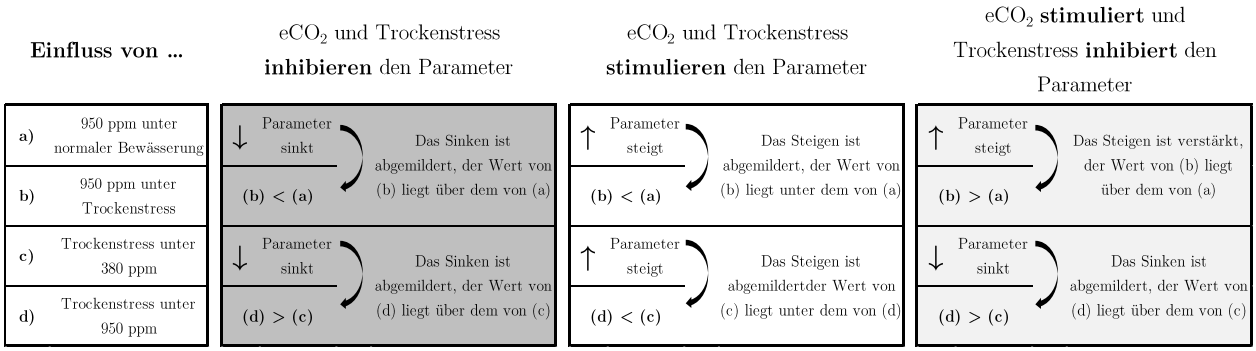


Abbildung 60: Schematische Darstellung der Interaktionsmöglichkeiten von eCO_2 und Trockenstress (in Abhängigkeit von der Wirkrichtung).

Die Ergebnisse zur Blattdicke von *A. melanocarpa* und *U. glabra* entsprechen der Erwartung, dass diese sowohl unter eCO_2 als auch Trockenstress steigt (Woodward und Kelly 1995; Wagner et al. 1996; Woodward et al. 2002; Hetherington und Woodward 2003; Miller-Rushing et al. 2009). Die Interaktion von eCO_2 und Trockenstress erfolgt nach bereits genannten Schema: Wirken beide Einflussfaktoren in die gleiche Richtung, ist der Effekt in Kombination abgeschwächt. Dies gilt sowohl für die Blattdicke von *Aronia* als auch für *Ulmus* (Tabelle 47 und Tabelle 48, weiß unterlegt). Die Länge des Zentralspaltes und die Stomatadichte entsprechen dem hellgrau unterlegten Interaktionsschema in Abbildung 60: eCO_2 und Trockenstress veranlassen gegensätzliche Reaktionen der Parameter. Tabelle 48 zeigt, dass der Einfluss von eCO_2 unter Trockenstress (2. Zeile) bei beiden Parametern der Stomata verstärkt ist. In der 4. Zeile ist der Einfluss von Trockenstress bei eCO_2 im Vergleich zur Reaktion aus Zeile 3 (Trockenstress wirkt allein) abgeschwächt. In Abbildung 60 genannte Interaktionen können somit bestätigt werden.

Tabelle 48: Ergebnisse der Blattdicke und Stomata (prozentuale Veränderung durch den Einfluss von erhöhtem CO_2 und Trockenstress). Die Pfeile symbolisieren Tendenzen (↑↓) der Parameter auf Grundlage bisheriger wissenschaftlicher Untersuchungen (vgl. S. 32). Zusätzliche Sortierung der Parameter als Reaktion auf eCO_2 und Trockenstress: Beide Einflussfaktoren erhöhen den Parameter (weiß) oder lösen gegensätzliche Reaktionen aus (hellgrau). Ein (+) bzw. (–) neben dem gebogenen Pfeil gibt an, ob die Reaktion durch Kombination beider Einflussfaktoren (*Einfluss von 950 ppm unter Trockenstress* bzw. *Einfluss von Trockenstress unter 950 ppm*) verstärkt (+) oder abgemildert (–) wird. Die potentielle Gasaustauschfläche als Kombination *(Größe d. Stomata * Dichte d. Stomata)* gegensätzlicher Reaktionen in zweierlei Hinsicht wird der Klassifizierung in Reaktionsmuster entzogen und ist daher schraffiert.

	Ulmus glabra	*Aronia melanocarpa*			
Einfluss von …	Blattdicke	Blattdicke	Länge Zentralspalt	Stomatadichte	pot. Gasaustausch-fläche
950 ppm unter normaler Bewässerung	↑ 46,26%	↑ 3,89%	↑ -1,19%	↓ -0,91%	-1,71%
	–	–	+	+	
950 ppm unter Trockenstress	5,57%	-6,25%	21,10%	-31,78%	46,86%
Trockenstress unter 380 ppm	↑ 19,90%	↑ 3,02%	↓ -24,17%	↑ 22,50%	-42,27%
	–	–	–	–	
Trockenstress unter 950 ppm	-13,46%	-7,04%	-7,07%	-15,63%	-13,74%

In der Literatur liegen keine vergleichbaren Ergebnisse für die räumlichen Eigenschaften der Zellen vor, da diese über Zellstoffparameter beschrieben werden. Fast alle Ergebnisse weisen keine Signifikanz auf, sodass keine verlässlichen Aussagen getroffen werden können. Signifikant ist die Abnahme der Faserkrümmung durch eine erhöhte Konzentration von CO_2 (Tabelle 49). Weniger Krümmung kann aus einer Verkürzung der Faser resultieren, die beobachtete Verkürzung der Fasern durch eCO_2 ist jedoch nur minimal (Tabelle 49). Die Untersuchung der Kohlenhydrate (Tabelle 50) deutet auf eine veränderte Zusammensetzung der Hemicellulosen, was ebenfalls ein Grund für unterschiedliches Krümmungsverhalten sein kann. Auch Feinstoffmenge und Fibrillierung verändern sich durch eCO_2 und Trockenstress, die nach außen freilegende Zellwand scheint durch eCO_2 poröser (Fibrillierung und Feinstoffmenge steigt) und durch Trockenstress weniger porös zu sein (Fibrillierung und Feinstoffenge sinkt). Auch von diesem Ergebnis lässt sich ableiten, dass die Zellwand durch die Einflussfaktoren veränderte Eigenschaften hat.

Die Gefäßzellen pro 1000 Fasern nehmen durch eCO_2 signifikant ab. Ohne eine Größenangabe der Gefäße kann dieser Wert nicht interpretiert werden. Aus den Parametern Faserdicke, Zellwandstärke und Querschnittsfläche der Faser lässt sich die Formveränderung der Faser veranschaulichen (Abbildung 56), diese Veränderung durch eCO_2 und Trockenstress stimmt in keinem Aspekt mit den bisherigen Erkenntnissen zur Holzbildung unter eCO_2 und Trockenstress überein. Trockenstress führt durch die verminderte Transpiration zu einer Abnahme des Turgordruckes in den Pflanzenzellen, dies korreliert im cambialen Gewebe mit Veränderungen der Osmoregulation: Die Menge an Kalium (K^+) nimmt ab. Dies induziert eine verminderte cambiale Aktivität und stimuliert die Bildung kleinlumiger Zellen (Arend und Fromm 2007).

Die Erkenntnisse aus dieser Untersuchung sind kritisch zu betrachten. Die Tendenzen geben Denkanstöße für weitere Forschungsvorhaben, weitergehende Schlüsse lassen sich nicht ziehen.

Tabelle 49: Prozentuale Veränderungen der räumlichen Zelleigenschaften durch die Einflussfaktoren eCO_2 und Trockenstress. Sich negativ verändernde Parameter sind grau, sich positiv verändernde Parameter weiß unterlegt.

Einfluss von ...	Faserdicke [µm]		Zellwandstärke [µm]		Querschnittsfläche der Fasern [µm²]		Faserlänge [mm]		Faserkrümmung [%]		Gefäßzellen pro 1000 Fasern		Feinstoffmenge [%]		Fibrillierung [%]	
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	2%	n. s.	-4%	n. s.	-8%	n. s.	-1%	n. s.	-18%	*	-26%	*	3%	n. s.	13%	n. s.
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	0%	n. s.	-20%	n. s.	-23%	n. s.	-4%	n. s.	-16%	*	-16%	n. s.	7%	n. s.	13%	n. s.
c) Trockenstress unter 380 ppm	2%	n. s.	-1%	n. s.	-5%	n. s.	11%	n. s.	9%	n. s.	5%	n. s.	-20%	n. s.	-8%	n. s.
d) Trockenstress unter 950 ppm	1%	n. s.	-17%	n. s.	-20%	n. s.	8%	n. s.	13%	n. s.	18%	n. s.	-17%	n. s.	-8%	n. s.

Es kann keine eindeutige Aussage über den Hauptbestandteil von Holz, der Cellulose, getroffen werden. Da die Veränderungen nur minimal sind, ist unklar, ob Cellulose eine quantitative Veränderung durch eCO_2 und Trockenstress erfährt (Tabelle 50). Poorter et al. 1997, Staudt et al. 2001 und Blaschke et al. 2002 berichten ebenfalls von nicht einheitlichen Ergebnissen über die Zellwandbestandteile. Auch für den Ligningehalt der untersuchten Proben gibt sich keine klare Tendenz. Deutlicher zeichnet sich eine Veränderung für die Bestandteile der Hemicellulosen ab. Genauere Untersuchungen sollten angesetzt werden, da auch bereits die Veränderungen der räumlichen Zelleigenschaften Veränderungen in der Zellwandzusammensetzung anzeigen.

Insgesamt ist die Untersuchung der Monomere als Indiz für Cellulose- und Hemicellulose- und Ligninvorkommen kritisch zu betrachten. Insbesondere die quantitativ dominierenden Substanzen zeigen keine klaren Muster, die Bausteine der Hemicellulosen hingegen schon. Für nutzbare Ergebnisse sollte ein größerer Stichprobenumfang gewählt werden. Für Tendenzen zu dem Aspekt der Zellwandzusammensetzung können die Ergebnisse jedoch genutzt werden. Weiterführende Forschung wird zeigen, in welchem Ausmaß erhöhtes CO_2 und Trockenstress die Zellwandchemie von Holz beeinflusst.

Tabelle 50: Prozentuale Veränderungen der Monosaccharide und des Lignins durch eCO_2 und Trockenstress im Xylem von *U. glabra* (Anteile steigen = weiß unterlegt; Anteile sinken = grau unterlegt).

Einfluss von ...	Monosaccharide [%]						∑ Zucker [%]	Lignin [%]
	Glucose	Xylose	Mannose	Galaktose	Arabinose	Rhamnose		
Aronia melanocarpa								
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	1%	-2%	10%	-14%	-17%	-4%	0%	0%
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	1%	-4%	15%	-18%	-16%	-11%	-1%	3%
c) Trockenstress unter 380 ppm	-4%	6%	-6%	6%	14%	12%	0%	1%
d) Trockenstress unter 950 ppm	-4%	3%	-2%	1%	15%	3%	-1%	5%
Ulmus glabra								
a) erhöhtem CO_2 unter normaler Bewässerung	11%	-18%	-36%	-19%	-13%	-15%	1%	-4%
b) erhöhtem CO_2 unter Trockenstress	2%	-12%	1%	-11%	-13%	-11%	-2%	7%
c) Trockenstress unter 380 ppm	4%	-3%	-6%	7%	5%	2%	2%	-6%
d) Trockenstress unter 950 ppm	-5%	4%	48%	18%	4%	6%	-1%	4%

Das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff ist primär durch Schwankungen in der Stickstoffkonzentration bestimmt. Die Kohlenstoffkonzentration wird kaum durch eCO_2 und Trockenstress beeinflusst (Tabelle 35). Dies steht nicht im Widerspruch zu der erhöhten CO_2 Aufnahmerate (Nettophotosyntheserate), da die absolute Menge an Kohlenstoff durch das zusätzlich gebildete Pflanzenmaterial erhöht wird, jedoch nicht zwangsläufig die Konzentration. Die Stickstoffkonzentration steigt durch eCO_2 und sinkt durch Trockenstress in Bäumen der gemäßigtem Breiten (Cotrufo et al. 1998; Li et al. 2003; Xu et al. 2007; Lu et al. 2009a; Lu et al. 2009b). Das Interaktionsschema für gegensätzliche Auswirkungen von eCO_2 und Trockenstress auf einen Parameter (eCO_2 lässt C/N steigen, Trockenstress lässt C/N sinken) kann für Holz, Rinde und Blätter von *U. glabra* bestätigt werden (Tabelle 51). In Wurzeln sinkt das C/N Verhältnis durch eCO_2 und nimmt durch Trockenstress zu (Xu et al. 2007), nicht jedoch der Befund.

Tabelle 51: Prozentuale Veränderung des C/N Verhältnisses durch eCO_2 und Trockenstress in allen Pflanzenteilen.

Veränderungen des Verhältnisses von Kohlenstoff zu Stickstoff

	Einfluss von:		Holz		Sprossspitze		Rinde		Blatt		Beere			Wurzel	
Aronia melanocarpa	950 ppm unter normaler Bewässerung	↑	51%	–	11%	–	31%	–	42%	–	50%	–	↓	70%	–
	950 ppm unter Trockenstress		4%		-9%		11%		-2%		37%			11%	
	Trockenstress unter 380 ppm	↓	-7%	+	-8%	+	-4%	+	2%	+	-9%	+	↑	-6%	+
	Trockenstress unter 950 ppm		-36%		-24%		-18%		-30%		-17%			-39%	
Ulmus glabra	950 ppm unter normaler Bewässerung	↑	16%	+	16%	–	-2%	+	31%	+			↓	6%	+
	950 ppm unter Trockenstress		46%		-14%		26%		35%					37%	
	Trockenstress unter 380 ppm	↓	-32%	–	14%	+	-5%	–	-7%	–			↑	-18%	–
	Trockenstress unter 950 ppm		-15%		-15%		22%		-4%					6%	

Inwiefern können die Ergebnisse genutzt werden, um Aussagen über den Einfluss des Klimawandels auf Wälder zu treffen? Generell ist die Interaktion zwischen Umweltfaktoren in einem Ökosystem weitaus komplexer als in diesem Versuch. Hier konnten limitierende Faktoren wie Wasser und CO_2 gezielt ausgeschaltet und alle anderen Einflussfaktoren im Optimum gehalten werden. In einem Ökosystem kann beispielsweise ein zu geringes Nährstoffvorkommen oder zu wenig Licht den positiven Nutzen einer erhöhten atmosphärischen Kohlenstoffkonzentration unterbinden (Kurz et al. 2008). Der düngende Effekt einer erhöhten atmosphärischen CO_2 Konzentration wird im Rahmen eines Ökosystems meist überschätzt (Curtis und Wang 1998).

Bei Pflanzen muss zwischen der Langzeit- und Kurzzeitadaption unterschieden werden. Die Kurzzeitadaption charakterisiert die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen. Bei der Langzeitadaption entwickelt sich ein gegensätzliches Bild. Die Photosynthese als Grundlage der Baumentwicklung wird durch Langzeitbegasung mit eCO_2 gehemmt (Adam et al. 2004). Durch diese schon nach ein paar Monaten eintretende Veränderung sinkt auch die zusätzliche Produktion von Biomasse. Bei Langzeitversuchen kam es zu einer sogenannten „Down Regulation“ der Photosynthese (Yazaki et al. 2005). Ursächlich ist das durch das erhöhte CO_2 konzentrierte Zuckervorkommen (Assimilationsstärke) in den Blättern. Bei der Kurzzeitadaption kann die am Tag produzierte Stärke in den Blättern (Source) noch in Sink Bereiche (z. B. Wachstum) abtransportiert werden (Stitt 1991). Sind diese Bereiche irgendwann gesättigt, beispielsweise ist das Wachstum durch einen anderen Faktor limitiert, akkumuliert sich die Stärke in den Blättern (Wolfe et al. 1998). Durch die erhöhte Photosyntheserate entsteht langfristig ein Ungleichgewicht

zwischen Sink und Source Bereichen, welches der Pflanze als Signal dient, die CO_2 Aufnahmerate zu reduzieren; genauer gesagt findet eine verminderte Expression des Enzyms Rubisco statt (Gunderson und Wullschleger 1994; Moore et al. 1999). Eine erhöhte CO_2 Konzentration führt demnach kurzfristig zu einer erhöhten Produktivität von Bäumen, dieser Effekt stellt sich mit der Zeit ein. Andere Faktoren können dennoch zu einer langfristigen Erhöhung der Produktivität von Wäldern führen, wie die Verzögerung von Seneszenz im Herbst, die bei Pappel beobachtet wurde (Taylor et al. 2008). Durch eine erhöhte Biomasseproduktion kommt es ferner zu dem Effekt der progressiven Stickstoffbegrenzung in Wäldern. Durch die erhöhte NPP wird nach und nach der im Boden vorkommende Stickstoff zum limitierenden Faktor, sodass die Pflanze keinen Nutzen einer erhöhten CO_2 Konzentration mehr in der Atmosphäre hat (Luo et al. 2004; Johnson 2006).

Studien haben gezeigt, dass Reaktionen auf einzelne Stressfaktoren nur bedingt für allgemeine Schlussfolgerungen nutzbar sind, da einfache additive Wirkungen nur selten in der Natur vorkommen (Dieleman et al. 2012). Die entwickelten Interaktionsschemen bestätigen diese Aussagen. Vor diesem Hintergrund kann festgehalten werden, dass die vorliegenden Ergebnisse keine Schlüsse auf die langfristige Adaption von Wäldern an eCO_2 und Trockenstress zulassen. Vielmehr geht es hier um die Benennung ökophysiologischer Grundmuster für die Antwort von Gehölzen auf eCO_2 und Trockenstress. Hierfür lassen sich für die Kurzzeitadaption von *A. melanocarpa* und *U. glabra* folgende Schlussfolgerungen ziehen:

- Eine erhöhte Konzentration von CO_2 führt zu einer erhöhten Photosyntheserate, während Trockenstress diese vermindert. Analog steigt der Zuwachs durch eCO_2 und vermindert sich durch Trockenstress.
- Das C/N Verhältnis steigt durch eCO_2 und sinkt durch Trockenstress.
- Es liegen Hinweise in der chemischen Konstitution und den räumlichen Zelldimensionen für eine Veränderung der Hemicellulosen in *U. glabra* vor. Um diese Veränderung genauer zu benennen, sind weitere Untersuchungen erforderlich.
- Der Reifeprozess der Aroniabeere ist durch eCO_2 beschleunigt, Trockenstress verlangsamt diesen hingegen.
- Für die kombinierte Wirkung von eCO_2 und Trockenstress konnten Interaktionsschemen aufgestellt werden. Sie basieren auf der Reaktionsrichtung des Parameters bei alleinigem Einfluss beider Umweltfaktoren.
- Der Effekt von Trockenstress wird generell durch eine erhöhte atmosphärische CO_2 Konzentration abgemildert.
- Die Ergebnisse repräsentieren die Kurzzeitadaption von Pflanzen an Umwelteinflüsse und können nicht genutzt werden für Prognosen über den Einfluss von eCO_2 und Trockenstress auf Wälder.

7. Kapitel
Anhang

Tabelle 52: Höhe und Durchmesser in 10 cm, 30 cm und 100 cm Höhe von *U. glabra* zum Erntezeitpunkt.

		Höhe [cm]	10 cm Höhe		30 cm Höhe		100 cm Höhe		F_{QS} gesamt in 10, 30 & 100 cm Höhe
			mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	
380 ppm - normal gewässert	U24	339	20,40	326,85	18,30	263,02	14,45	163,99	753,87
	U25	367	21,15	351,33	19,45	297,12	15,40	186,27	834,71
	U26	336	19,30	292,55	16,90	224,32	13,80	149,57	666,44
	U27	352	20,50	330,06	17,50	240,53	16,45	212,53	783,12
	U28	342	19,15	288,02	17,80	248,85	16,00	201,06	737,93
	U29	380	18,80	277,59	15,55	189,91	12,70	126,68	594,18
	U30	312	20,45	328,46	17,80	248,85	15,05	177,89	755,20
	U31	330	21,05	348,01	20,85	341,43	16,45	212,53	901,97
	U32	332	23,85	446,75	23,00	415,48	17,00	226,98	1089,21
	U33	324	19,60	301,72	18,45	267,35	14,75	170,87	739,94
	x_{arithm}	341,40		329,13		273,68		182,84	785,66
	σ	20,22		48,45		64,28		31,34	135,51
		Höhe [cm]	10 cm Höhe		30 cm Höhe		100 cm Höhe		F_{QS} gesamt in 10, 30 & 100 cm Höhe
			mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	
380 ppm - Trockenstress	U34	190	16,15	204,85	13,25	137,89	10,55	87,42	430,15
	U35	326	20,10	317,31	15,45	187,48	13,35	139,98	644,76
	U36	234	17,45	239,16	14,70	169,72	11,25	99,40	508,27
	U37	287	17,95	253,06	13,85	150,66	11,80	109,36	513,07
	U38	368	19,95	312,59	16,55	215,12	14,60	167,42	695,13
	U39	236	17,40	237,79	15,00	176,71	12,30	118,82	533,32
	U40	340	17,85	250,25	15,75	194,83	12,30	118,82	563,90
	U41	318	21,30	356,33	15,15	180,27	12,65	125,68	662,28
	U42	366	16,25	207,39	14,00	153,94	10,30	83,32	444,66
	U43	332	17,35	236,42	15,10	179,08	11,95	112,16	527,66
	U44	320	16,65	217,73	14,90	174,37	13,80	149,57	541,67
	x_{arithm}	301,55		257,53		174,55		119,27	551,35
	σ	58,05		49,48		21,55		25,61	84,99
		Höhe [cm]	10 cm Höhe		30 cm Höhe		100 cm Höhe		F_{QS} gesamt in 10, 30 & 100 cm Höhe
			mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	
950 ppm - normal gewässert	U01	205	19,50	298,65	17,50	240,53	10,55	87,42	626,59
	U02	387	22,55	399,38	20,90	343,07	16,65	217,73	960,18
	U03	195	20,90	343,07	17,60	243,28	14,40	162,86	749,21
	U04	440	20,35	325,25	18,20	260,16	14,70	169,72	755,12
	U05	163	17,15	231,00	14,35	161,73	7,00	38,48	431,22
	U06	269	21,10	349,67	19,70	304,81	14,70	169,72	824,19
	U08	247	22,30	390,57	19,20	289,53	16,55	215,12	895,22
	U09	315	25,95	528,89	20,60	333,29	16,15	204,85	1067,03
	U10	376	23,40	430,05	19,00	283,53	18,75	276,12	989,70
	U23	438	26,00	530,93	18,80	277,59	17,95	253,06	1061,58
	x_{arithm}	303,50		382,75		273,75		179,51	836,00
	σ	102,57		95,43		52,11		72,23	202,41
		Höhe [cm]	10 cm Höhe		30 cm Höhe		100 cm Höhe		F_{QS} gesamt in 10, 30 & 100 cm Höhe
			mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	mittlerer Durchmesser [mm]	F_{QS} [mm^2]	
950 ppm - Trockenstress	U11	412	20,75	338,16	18,35	264,46	15,15	180,27	782,89
	U12	193	20,78	339,14	20,60	333,29	14,90	174,37	846,80
	U13	324	18,70	274,65	17,20	232,35	12,95	131,71	638,71
	U14	328	24,25	461,86	22,85	410,07	15,80	196,07	1068,00
	U15	187	20,05	315,73	17,85	250,25	10,15	80,91	646,89
	U16	210	22,00	380,13	20,35	325,25	15,15	180,27	885,65
	U17	340	19,40	295,59	19,00	283,53	14,30	160,61	739,73
	U18	161	18,80	277,59	11,25	99,40	9,20	66,48	443,47
	U19	358	20,85	341,43	18,55	270,26	14,20	158,37	770,06
	U20	214	21,10	349,67	18,05	255,88	12,00	113,10	718,65
	U21	303	21,00	346,36	15,30	183,85	13,10	134,78	665,00
	U22	338	20,10	317,31	17,45	239,16	14,40	162,86	719,32
	x_{arithm}	280,67		336,47		262,31		144,98	743,76
	σ	82,50		50,18		77,26		40,75	152,60

Tabelle 53: Höhe und Durchmesser in 10 cm Höhe von *A. melanocarpa* zum Erntezeitpunkt.

		Höhe [cm]	$F_{QS\ 10cm}$ [mm²]			Höhe [cm]	$F_{QS\ 10cm}$ [mm²]			Höhe [cm]	$F_{QS\ 10cm}$ [mm²]			Höhe [cm]	$F_{QS\ 10cm}$ [mm²]
380 ppm - normal gewässert	A25	156	387,85	380 ppm - Trockenstress	A37	100	320,72	380 ppm - normal gewässert	A01	155	429,77	950 ppm - Trockenstress	A13	113	244,01
	A26	153	303,86		A38	115	371,10		A02	133	494,12		A14	128	326,48
	A27	161	370,86		A39	127	349,24		A03	123	445,99		A15	132	369,00
	A28	130	339,18		A40	100	765,96		A04	156	338,17		A16	120	550,42
	A29	200	360,47		A41	125	237,57		A05	162	539,86		A17	140	318,97
	A30	140	510,81		A42	123	403,72		A06	162	478,23		A18	126	324,62
	A31	169	412,91		A43	97	251,21		A07	158	412,74		A19	123	525,98
	A32	178	648,59		A44	143	738,87		A08	147	401,15		A20	113	325,73
	A33	134	276,69		A45	111	339,91		A09	178	445,44		A21	136	418,44
	A34	138	365,13		A46	78	170,66		A10	166	354,67		A22	137	537,97
	A35	110	297,53		A47	117	295,41		A11	140	330,75		A23	131	330,79
	A36	158	351,56		A48	132	331,62		A12	130	311,55		A24	132	384,36
	x_{arithm}	152,25	385,45		x_{arithm}	114,00	381,33		x_{arithm}	150,83	415,20		x_{arithm}	127,58	388,06
	σ	23,96	102,90		σ	17,92	184,55		σ	16,44	71,03		σ	8,90	99,85

Tabelle 54: Temperatur, rel. Luftfeuchte und CO_2 Konzentration beider Versuchskammern im Laufe der Vegetationsperiode 2012.

		KW22	KW23	KW24	KW25	KW26	KW27	KW28	KW29	KW30	KW31	KW32	KW33	KW34	KW35	KW36	KW37	KW38	x_{arithm}	σ
380 ppm	Temperatur [°C]	20,92	21,92	22,36	22,32	22,06	23,00	22,41	21,99	23,02	22,44	22,26	22,77	22,59	21,99	21,82	21,32	21,00	22,13	0,61
	rel. Luftfeuchte [%]	63,25	67,36	68,93	69,25	73,78	75,68	73,74	74,01	76,03	78,67	77,29	74,51	79,10	76,14	78,05	76,94	73,89	73,92	4,35
	CO_2 Konzentration [ppm]	235,51	404,16	406,11	407,18	412,87	410,52	401,24	402,75	419,76	413,79	405,50	411,03	414,91	418,94	421,07	416,80	418,14	401,19	43,15
950 ppm	Temperatur [°C]	18,21	22,04	22,38	22,51	22,22	23,17	22,58	22,11	23,16	22,58	22,35	22,84	22,78	22,12	22,00	21,30	20,94	22,07	1,15
	rel. Luftfeuchte [%]	70,94	73,92	75,64	73,97	76,43	77,66	79,32	80,89	75,15	80,91	81,22	74,71	79,80	82,36	83,92	82,45	78,54	78,11	3,67
	CO_2 Konzentration [ppm]	535,45	952,75	950,69	888,64	903,37	890,46	937,18	949,12	846,92	916,05	948,72	948,72	891,47	956,58	954,88	945,94	947,84	903,81	100,17

Tabelle 55: Breite des letzten Jahrrings [µm] von *U. glabra* zum Erntezeitpunkt.

Jahringbreite [µm]	380 ppm				950 ppm			
	normal gewässert		Trockenstress		normal gewässert		Trockenstress	
	U27	2745,89	U41	1983,86	U02	3887,14	U16	3161,51
	U31	3033,66	U39	1852,22	U03	3727,19	U13	2887,08
	U29	2505,28	U43	2196,15	U09	3619,50	U17	2224,62
	U25	4319,23	U36	2015,66	U01	3311,70	U15	2972,44
	U26	3669,45	U35	2337,33	U23	4453,96	U22	3870,09
	U30	3980,45	U34	1850,64	U06	3892,53		
x_{arithm}		3375,66		2039,31		3815,34		3023,15
σ		722,99		193,73		379,14		590,59

Tabelle 56: Ergebnisse der Zelltypenanalyse von *U. glabra*.

	Faser-länge [mm]	Feinstoff-menge [%]	Faser-dicke [µm]	Zellwand-stärke [µm]	Faser-krümmung [%]	Querschnittsfläche der Fasern [µm^2]	Gefäßzellen pro 1000 Fasern [Stk.]	Fibrillierung [%]
380 ppm - normal gewässert	0,535	18,635	14,700	2,700	10,200	204,650	13,600	20,675
	0,435	29,320	15,450	6,150	11,250	670,650	14,305	23,185
	0,370	33,845	15,150	4,700	13,600	382,450	23,520	16,485
	0,410	31,575	14,800	3,600	11,100	300,000	16,160	18,985
	0,400	30,345	15,200	4,100	13,400	345,850	12,375	17,970
	0,530	19,705	13,950	2,900	11,800	235,600	15,507	17,305
	0,325	37,100	14,500	2,950	14,650	177,500	12,970	16,850
	0,350	36,110	15,300	4,450	11,300	256,250	13,630	17,695
	0,400	38,030	15,100	9,750	13,250	1310,400	17,215	23,220
	0,440	28,995	14,650	5,250	12,250	609,800	7,595	16,435
x_{arithm}	0,42	30,37	14,88	4,66	12,28	449,32	14,69	18,88
σ	0,07	6,71	0,45	2,10	1,40	344,86	4,06	2,61
380 ppm - Trockenstress	0,385	36,230	15,350	6,500	11,000	564,550	16,455	17,235
	0,415	27,130	15,250	5,850	14,400	768,400	22,710	10,680
	0,420	29,135	15,000	6,150	15,250	541,850	13,085	21,735
	0,550	17,685	15,100	6,750	13,090	933,350	15,960	16,795
	0,575	23,140	16,700	2,250	14,700	123,800	15,505	18,665
	0,565	14,395	14,350	1,700	10,550	71,300	8,495	18,775
	0,505	18,875	15,100	3,550	12,200	332,150	15,565	18,090
	0,465	29,105	15,250	3,250	12,150	107,150	14,400	17,560
	0,340	32,385	15,050	6,350	13,150	730,950	20,180	17,905
	0,425	20,330	15,850	2,100	14,350	237,500	10,490	13,150
	0,495	19,090	14,750	6,400	16,950	297,250	16,425	20,310
x_{arithm}	0,47	24,32	15,25	4,62	13,44	428,02	15,39	17,35
σ	0,08	6,91	0,61	2,04	1,91	296,64	3,96	3,08
950 ppm - normal gewässert	0,430	29,665	15,200	6,650	6,450	686,650	12,225	24,085
	0,485	25,300	14,650	2,150	6,450	171,550	5,620	23,785
	0,520	23,570	16,100	4,700	12,550	401,300	18,605	21,675
	0,315	39,250	14,750	8,150	12,900	722,350	11,140	20,495
	0,390	26,620	14,150	3,300	8,900	314,300	7,085	21,895
	0,440	29,925	15,100	6,250	9,050	678,800	12,105	23,490
	0,275	46,525	16,250	3,500	12,800	311,800	13,660	11,630
	0,385	36,970	15,150	3,250	9,350	283,650	9,770	21,865
	0,510	23,690	15,200	2,950	10,950	143,250	11,095	20,235
	0,405	31,375	14,550	3,950	11,250	409,500	8,015	24,260
x_{arithm}	0,42	31,29	15,11	4,49	10,07	412,32	10,93	21,34
σ	0,08	7,51	0,66	1,92	2,42	213,22	3,69	3,71
950 ppm - Trockenstress	0,580	23,235	15,800	2,300	11,650	102,850	10,710	21,770
	0,255	33,740	15,550	9,200	12,100	1001,000	14,730	15,310
	0,580	20,435	15,500	5,200	9,950	364,650	17,130	22,595
	0,475	21,890	14,650	4,550	11,350	460,350	8,020	18,095
	0,550	14,065	14,900	3,500	10,900	329,300	11,930	22,555
	0,345	32,695	15,750	1,350	10,050	75,950	15,345	20,385
	0,390	31,840	14,850	1,850	14,300	116,250	11,630	18,865
	0,435	23,485	15,050	3,400	8,450	394,650	14,045	19,690
	0,425	32,260	15,050	3,000	13,000	222,600	13,335	18,295
	0,470	27,410	15,600	2,750	11,600	230,300	11,700	19,295
x_{arithm}	0,45	26,11	15,27	3,71	11,34	329,79	12,86	19,69
σ	0,10	6,53	0,41	2,25	1,65	269,96	2,61	2,26

Tabelle 57: Ergebnisse der C/N Analyse für *A. melanocarpa* und *U. glabra*.

				Aronia melanocarpa			*Ulmus glabra*		
				Stickstoff [%]	Kohlenstoff [%]	C:N	Stickstoff [%]	Kohlenstoff [%]	C:N
Sprossspitze	380	ppm	normal gewässert	1,53	47,13	30,82 :1	1,06	45,93	43,38 :1
			Trockenstress	1,66	47,23	28,49 :1	0,93	46,72	49,48 :1
	950	ppm	normal gewässert	1,37	46,95	34,20 :1	0,93	46,14	50,12 :1
			Trockenstress	1,80	46,64	25,95 :1	1,09	46,13	42,45 :1
Wurzel	380	ppm	normal gewässert	2,12	48,43	22,89 :1	1,40	47,61	33,94 :1
			Trockenstress	2,24	48,23	21,52 :1	1,68	46,95	27,87 :1
	950	ppm	normal gewässert	1,24	48,27	38,89 :1	1,31	47,18	35,97 :1
			Trockenstress	2,00	47,87	23,89 :1	1,22	46,59	38,14 :1
Blatt	380	ppm	normal gewässert	2,80	46,43	16,59 :1	3,15	45,15	14,10 :1
			Trockenstress	2,76	46,55	16,85 :1	3,50	44,46	13,06 :1
	950	ppm	normal gewässert	1,91	45,06	23,60 :1	2,37	44,36	18,46 :1
			Trockenstress	2,79	46,13	16,51 :1	2,56	44,03	17,65 :1
Rinde	380	ppm	normal gewässert	1,16	52,68	45,49 :1	1,09	47,73	41,62 :1
			Trockenstress	1,19	52,10	43,77 :1	1,20	45,33	39,74 :1
	950	ppm	normal gewässert	0,88	52,21	59,37 :1	1,11	45,57	40,99 :1
			Trockenstress	1,10	53,39	48,56 :1	0,94	47,12	50,18 :1
Holz	380	ppm	normal gewässert	0,65	47,20	72,89 :1	0,25	47,86	191,33 :1
			Trockenstress	0,69	47,14	68,02 :1	0,37	47,66	129,65 :1
	950	ppm	normal gewässert	0,43	47,09	110,27 :1	0,21	47,47	221,81 :1
			Trockenstress	0,67	47,14	70,70 :1	0,25	47,53	189,37 :1
Aroniabeere	380	ppm	normal gewässert	1,32	50,87	38,40 :1			
			Trockenstress	1,46	50,86	34,90 :1			
	950	ppm	normal gewässert	0,89	50,98	57,43 :1			
			Trockenstress	1,06	50,84	47,86 :1			

Tabelle 58: Messergebnisse der Blattdickenvermessung [µm] von *A. melanocarpa*.

	380 ppm								950 ppm							
	normal gewässert				Trockenstress				normal gewässert				Trockenstress			
	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D
	200,31	221,23	231,29	259,33	191,24	192,46	208,41	213,60	215,92	228,31	215,22	239,08	207,23	222,34	204,51	221,64
	203,63	218,26	227,23	255,29	250,50	192,71	206,30	207,55	215,32	223,34	222,26	244,15	219,22	234,04	207,25	226,97
	202,41	222,23	207,21	252,26	356,24	183,80	197,70	202,10	222,69	223,26	216,37	255,40	205,22	237,44	203,63	224,47
	199,53	224,25	213,25	246,32	378,77	189,87	209,45	210,07	220,56	222,31	220,23	250,94	219,26	234,09	203,01	225,96
	202,10	211,25	221,37	233,41	375,91	181,29	205,50	200,07	239,28	233,24	206,33	237,67	218,23	238,34	183,97	240,66
	202,01	216,22	207,27	224,34	338,77	186,61	210,27	213,22	247,03	230,24	225,25	220,67	258,36	225,19	172,53	237,47
	194,03	221,22	216,22	231,29	270,59	183,04	213,22	220,09	266,93	222,34	217,22	220,26	278,37	226,74	164,24	236,56
	197,22	219,24	221,24	218,61	231,37	194,68	222,26	216,61	299,85	224,50	210,25	229,20	227,29	222,40	169,36	234,34
	182,72	207,23	230,24	217,26	222,88	257,38	212,68	217,89	213,20	214,24	215,22	226,23	215,26	226,55	158,32	230,94
	193,63	209,21	213,28	231,50	248,42	186,38	183,65	228,50	270,29	214,28	211,22	226,25	226,66	225,06	166,28	240,45
	203,21	212,25	216,26	225,45	300,95	259,20	182,72	219,04	247,25	218,22	213,22	241,38	252,90	221,49	156,27	244,24
	205,21	217,26	212,16	227,87	366,72	297,58	185,52	214,38	236,25	216,30	224,23	240,24	282,49	223,41	153,24	238,34
	211,22	213,24	211,47	218,81	402,24	288,49	190,71	200,65	245,26	217,24	233,25	250,27	304,42	227,27	150,18	234,32
	214,33	231,29	221,22	219,05	315,80	250,34	185,64	197,10	238,24	219,23	227,24	245,25	246,24	233,10	151,32	227,15
	207,45	219,22	220,43	203,10	223,05	218,11	189,46	190,83	231,29	219,24	230,25	265,39	224,98	241,84	159,19	210,67
	199,77	221,23	208,68	214,61	283,61	202,44	180,25	195,93	226,34	221,23	242,25	310,35	220,76	220,14	163,19	218,27
	210,48	229,29	211,94	212,47	202,06	231,89	193,24	220,96	208,37	224,34	246,41	270,32	249,19	225,73	158,32	218,35
	224,58	283,33	221,34	250,33	312,75	277,64	202,44	212,64	227,50	209,22	248,35	264,10	278,37	221,01	170,17	245,40
	192,26	306,33	230,19	246,47	363,87	196,32	204,28	207,72	223,32	213,22	261,39	283,39	261,46	236,16	170,22	216,50
	224,82	320,34	226,26	248,73	384,27	193,96	205,73	202,59	224,14	208,41	249,25	274,51	243,30	265,42	174,74	209,41
	233,55	312,36	218,33	234,04	380,34	191,56	206,61	204,74	218,50	217,37	244,28	268,74	214,61	250,33	177,73	211,56
	228,23	262,31	211,37	253,69	340,04	189,91	206,36	209,96	214,79	212,50	236,24	261,49	265,36	224,26	176,00	209,41
	233,24	273,39	215,24	244,71	264,86	192,96	212,22	223,53	213,63	210,75	228,27	268,57	287,86	234,29	199,21	222,50
	227,23	273,32	221,23	257,09	231,72	193,69	223,50	224,39	210,32	220,50	226,26	276,49	311,67	221,34	191,20	226,23
	224,28	234,22	252,50	247,35	244,88	189,15	192,20	230,56	226,74	220,81	227,25	277,33	297,03	221,26	179,19	223,68
	211,27	229,49	246,20	245,79	309,69	175,83	178,18	229,75	228,01	233,04	240,45	285,55	245,85	238,79	171,19	231,32
	223,41	215,23	228,88	244,23	359,22	246,42	185,26	223,39	214,41	236,25	221,41	272,23	246,63	239,14	178,25	245,48
	216,55	220,23	214,68	229,77	407,73	196,20	194,26	210,90	208,30	224,24	214,28	263,50	209,22	233,62	194,34	245,35
	201,51	232,24	211,50	237,28	364,16	269,29	186,29	208,83	217,28	220,23	247,59	235,03	220,22	238,34	198,93	234,47
	203,27	230,29	220,95	213,63	265,07	306,78	178,32	194,45	226,23	228,24	232,24	253,29	208,21	235,61	199,02	249,33
	205,33	212,22	220,96	229,08	201,98	315,63	183,21	183,52	229,23	232,25	228,25	255,81	211,22	231,09	197,02	229,34
	206,62	224,25	213,05	229,29	272,68	285,38	191,19	203,76	237,29	228,31	218,41	245,60	227,31	235,29	184,64	237,32
	206,45	225,60	214,77	230,55	301,89	230,37	200,21	210,27	254,29	225,26	205,25	252,67	222,23	226,28	172,85	238,24
	202,62	217,37	230,43	230,94		210,23	199,20		242,32	219,30	218,22	225,60	223,23	233,44	163,76	251,38
	197,45	214,28	228,37	218,24		220,26			280,31	230,31	215,24	247,50	245,28	229,60	162,26	238,65
	188,21	213,23	222,31	215,79		259,42			295,28	218,22	218,26	252,31	258,64	226,73	158,70	248,77
	197,12	232,34	217,61	203,84		287,33			254,82	217,22	211,27	248,32	305,97	229,60	160,18	255,93
	199,21	224,24	214,25	215,41					236,56	220,37	228,25	244,07	275,94	224,66	157,49	241,51
	208,25	235,27	228,72	216,23					245,22	215,22	232,24	221,22	240,71	240,65	148,79	234,66
	214,30	238,32	221,96	234,24					238,56	217,22	229,23	220,88	231,66	229,11	156,86	230,66
	197,02	235,24	209,17	244,25					234,37	219,26	242,25	220,28	251,40	224,87	163,93	221,22
	214,27	280,30	213,63	244,25					227,94	226,28	244,26	220,08	284,67	223,80	178,94	224,31
	214,61	314,38	227,79	244,35					220,81	223,28	254,26	233,34	259,67	229,11	167,26	217,23
	209,67	326,34	226,95	244,32					240,45	214,25	266,29	233,06	227,20	234,18	174,63	215,22
	211,96	328,34	231,85	245,27					226,34	211,27	249,26	240,69		256,79	167,21	212,22
	226,28	295,41	223,52	246,25					225,25	204,23	242,32	239,42		247,06	177,09	223,23
	228,71	279,50	208,75						218,23	210,27	238,26	245,94		223,73	178,08	228,25
	222,25	274,54	221,26						211,75	219,33	236,25	244,48		227,87	175,51	
	234,66	240,35	227,34						214,35	215,24	234,24	248,90		223,63	175,18	
	230,41	232,53							212,69	213,25	225,25	312,22		223,95	201,51	
	229,11								216,79	213,25	243,28	307,33			191,13	
	218,66								221,01	220,31	225,34	257,26			178,91	
	216,90								229,08	233,41	225,31	272,34			171,74	
	218,58									237,41	244,28	278,54			180,42	
										237,45	233,37	272,31				
											229,37	263,30				
											240,32	254,29				
											226,28	265,28				
												274,40				
												281,31				
												285,59				
												251,26				
												230,23				
												256,29				
												245,35				
												250,54				
												252,70				
x_{arithm}	210,59	243,02	220,66	233,40	301,95	224,99	197,84	210,59	232,27	220,89	230,32	253,85	245,70	231,32	174,98	230,42
σ	12,78	35,53	9,34	14,91	64,99	42,53	12,64	11,50	20,58	7,74	13,77	21,75	29,91	9,40	15,79	12,05
$\mathbf{x_{arithm}}$	**226,49**				**233,32**				**235,30**				**218,75**			
$\boldsymbol{\sigma}$	**24,19**				**56,07**				**21,14**				**33,09**			

Tabelle 59: Messergebnisse der Blattdickenvermessung [µm] von *U. glabra*.

	380 ppm								950 ppm							
	normal gewässert				Trockenstress				normal gewässert				Trockenstress			
	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D
	94,10	113,23	101,12	118,14	141,37	130,95	117,23	119,83	180,58	131,35	152,55	141,37	117,23	120,46	141,46	132,32
	94,12	116,16	104,13	108,15	141,54	131,38	122,32	113,75	199,11	134,67	147,14	144,33	126,70	120,74	141,09	141,06
	92,18	113,12	103,18	107,58	141,37	136,26	122,19	116,39	197,93	153,32	167,46	149,00	121,16	129,43	143,02	132,97
	100,18	107,23	104,11	110,18	139,20	127,71	121,95	115,40	186,72	131,66	161,92	135,93	114,27	137,43	139,86	130,67
	95,43	115,23	105,18	115,19	139,17	139,40	115,36	118,16	191,97	134,10	153,89	130,18	125,19	121,39	140,39	126,80
	93,09	106,13	112,13	107,15	136,76	126,06	130,38	115,16	196,51	123,35	154,96	124,46	117,12	117,23	142,56	137,20
	94,29	105,91	114,16	114,16	128,40	126,50	118,99	111,12	189,35	124,74	154,00	134,48	126,90	113,27	145,28	119,46
	96,10	108,41	113,27	114,33	134,30	131,98	119,22	106,49	189,74	159,61	157,65	126,37	129,89	115,85	136,27	126,62
	99,15	103,92	109,15	110,15	141,71	126,88	124,16	117,02	185,50	152,96	153,86	139,86	129,26	124,91	141,06	116,33
	92,29	103,59	105,41	114,12	162,16	134,63	119,13	122,12	186,27	128,19	157,08	137,23	125,64	125,03	143,52	130,78
	96,18	105,34	102,93	121,06	155,19	136,47	117,36	126,62	184,98	133,33	141,53	126,28	126,88	134,59	145,67	137,68
	105,13	110,66	117,73	109,60	153,36	136,20	118,83	118,01	170,13	134,49	160,19	143,71	134,77	123,30	147,29	136,92
	99,35	118,27	116,74	98,35	140,23	139,75	126,56	122,93	181,65	129,39	167,47	142,51	154,24	115,55	140,87	137,26
	110,48	118,73	116,47	105,28	140,60	122,62	118,19	131,88	160,86	124,45	153,23	135,29	147,56	110,57	144,33	143,41
	100,28	114,11	116,84	111,13	134,10	124,32	112,12	116,27	185,29	119,34	162,39	147,29	133,64	123,39	150,39	148,81
	95,81	116,68	115,23	107,18	136,20	145,43	122,13	112,99	173,46	127,41	157,47	140,33	125,57	127,13	145,15	154,46
	107,15	115,23	101,28	107,23	146,52	127,32	126,14	122,23	187,21	130,32	165,66	137,03	126,70	117,14	130,18	136,15
	97,10	110,18	110,28	107,23	142,19	133,17	124,61	124,13	178,23	137,46	180,43	133,29	129,38	121,19	144,51	138,20
	97,18	112,12	112,12	109,18	141,58	126,52	123,84	114,33	176,41	134,99	153,53	139,46	132,88	116,14	142,19	143,18
	94,10	117,64	108,57	102,10	144,33	127,90	121,00	122,13	165,68	119,00	153,84	137,93	143,43	128,45	144,83	142,37
	106,15	102,11	104,59	100,15	129,13	126,02	127,62	131,14	185,41	119,27	160,19	143,48	129,23	115,47	150,01	125,32
	83,81	110,13	110,43	107,58	170,51	123,39	132,35	132,44	194,24	140,72	159,34	133,55	124,19	121,23	148,45	117,64
	85,99	114,27	104,23	114,40	162,67	124,23	120,79	125,61	191,20	132,27	167,67	138,80	134,15	132,15	148,37	132,44
	95,70	109,12	105,68	107,13	159,42	127,13	129,20	131,99	180,25	125,13	176,46	131,23	128,32	134,17	157,11	131,00
	101,94	105,28	103,59	118,14		125,61	121,33	120,14	202,45	140,66	150,37	138,15	120,27	124,23	159,52	137,31
	99,40	106,49	111,12	109,77		119,54	116,84	119,16	203,23	144,18	153,37	158,19	136,23	114,33	161,70	142,04
	96,97	107,13	113,23	111,13		125,13	115,10	121,27	212,45	130,15	162,73	149,15	146,80	118,19	169,49	134,29
	106,11	116,19	116,33	112,23		128,15	126,16	108,11	206,21	128,32	165,70	123,75	164,16	116,14	163,17	127,87
	102,18	112,33	112,48	112,13		125,08	114,65	113,11	222,28	143,23	148,18	132,81	178,39	115,13	153,21	126,34
	98,10	114,33	108,89	110,13		133,32	112,23	114,23	211,25	141,20	156,75	130,63	119,13	122,23	150,15	135,07
	101,15	108,11	109,75	110,13		139,88	126,13	112,40	198,41	142,14	167,20	131,00	120,13	133,15	147,15	127,05
	91,36	104,59	118,99	110,13		135,48	117,16	111,28	191,86	150,72	159,21	137,46	127,19	121,54	149,15	132,65
	101,28	106,49	116,84	111,12		135,09	117,33	110,12	186,64	153,74	176,10	143,93	133,44	121,33	146,16	134,29
	96,18	99,35	116,64			138,19	121,19	118,19	180,52	143,84	179,07	144,15	129,32	114,23	147,15	131,17
	101,81	105,41	116,33			136,20	121,72	121,62	177,10	135,15	168,04	141,57	131,88	108,15	157,16	149,16
	91,11	108,67	121,54			139,95	119,12	126,38	178,73	147,20	167,90	117,14	145,40	129,53	160,32	131,68
	94,14	109,67	111,33			145,49	121,27	120,66	183,07	150,16	168,04	116,33	141,37	116,84	160,18	145,82
	93,14	109,28	109,18				123,62	132,14	173,41	143,65	169,88	118,83	136,33	119,94	159,61	122,14
	96,14	108,11	113,13			136,86	118,95	110,12	171,02	151,32	159,82	130,88	134,10	120,66	144,73	123,19
	99,12	108,11	109,18			142,17	124,44	115,13	183,41	125,23	169,97	147,15	136,23	120,43	140,20	133,51
	96,29	119,16	109,12			137,20	113,11	113,12	180,53	133,38	153,21	126,19	129,38	121,63	147,37	141,57
	103,11	114,27	101,12			139,07	118,99	115,16	179,93	133,59	150,60	120,33	132,44		145,56	144,73
	102,10	106,79	121,13			129,60	123,75	124,16	181,19	138,75	146,30	110,93	134,38		154,19	148,27
	104,11	103,69				117,73	122,82	116,47	176,28	136,96	146,91	117,60	126,13		137,14	121,93
	102,23	108,34				122,32	125,57	114,33	189,26	140,44	153,21	138,27	121,33		147,27	133,77
	99,51	101,11				120,39	128,13	116,12	175,44	141,17	164,93	141,27	124,23		152,89	141,86
	102,34	98,18				131,00		139,32	185,46	127,41	172,43	139,20	121,13		144,65	131,32
	103,50	94,10				120,96			186,75	122,61	171,91	140,20	116,12		149,50	
	94,53	100,12				139,88			189,81	123,45	180,39		121,14		153,34	
	87,37	94,12				119,19			197,18	126,83	164,88		124,13			
	97,12	97,10				130,14			196,45	132,91	173,40		123,27			
	110,11	116,84				128,13			193,26	149,50	180,16		127,14			
	93,12	104,18				127,14			188,36	158,31	175,70		120,16			
	80,48	108,13				125,16			190,57	136,83	189,64		120,14			
	93,09	110,12				127,71			180,46	124,55	194,74		118,23			
	93,10	107,11							178,28	132,52	160,81					
	97,10	114,19								137,93	154,70					
	97,12									141,82	146,31					
	104,50									150,05	144,95					
	102,28									142,48	160,82					
	94,29									130,78	158,13					
	102,07									119,05	169,71					
										122,15	159,27					
										134,10						
										131,17						
										133,69						
										139,12						
										128,92						
										138,89						
										148,64						
x_{arithm}	97,66	108,68	110,58	110,05	144,25	130,63	121,33	119,17	186,96	135,86	162,15	135,18	130,25	121,56	148,06	134,38
σ	5,80	6,05	5,68	4,81	10,86	6,96	4,73	7,24	11,54	10,00	11,07	9,87	11,77	6,76	7,77	8,66
$\mathbf{x_{arithm}}$	**105,83**				**126,89**				**154,79**				**133,95**			
$\boldsymbol{\sigma}$	**7,98**				**11,09**				**23,59**				**13,04**			

Tabelle 60: Stomatadichte [Stk. / mm²] (Messflächen a bis i vgl. Abbildung 27) von *A. melanocarpa*.

		Probe A			Probe B			Probe C			Probe D			x_{arithm}	σ
380 ppm	normal gewässert	15	17	11	17	9	10	14	15	7	11	14	4	12	4
		8	17	10	16	12	11	17	17	8	10	10	13		
		10	8	12	13	12	19	13	12	14	13	8	12		
	Trockenstress	22	15	19	12	12	16	18	16	16	17	14	12	16	3
		23	20	20	10	9	9	17	17	17	11	14	6		
		17	13	13	9	15	18	17	17	19	10	14	14		

		Probe A			Probe B			Probe C			Probe D			x_{arithm}	σ
950 ppm	normal gewässert	14	15	5	15	14	12	14	15	11	11	4	11	12	4
		11	14	13	11	14	14	13	10	10	12	11	9		
		14	10	13	12	15	12	15	10	23	13	10	5		
	Trockenstress	4	6	5	11	16	14	13	12	8	5	8	8	9	4
		5	6	8	9	19	20	13	13	12	10	7	10		
		13	10	10	14	15	10	14	6	13	7	4	9		

Tabelle 61: Herleitung der potentiellen Gasaustauschfläche in [%]: Aus den Mittelwerte der Proben A bis D für die Stomatadichte und die Länge des Zentralspaltes wurden potentielle Gasaustauschfläche ($= \pi * \left(\frac{\text{Länge Zentralspalt [mm]}}{2}\right)^2 * \textbf{Stomatadichte}$) [mm²] und potentielle Gasaustauschfläche pro mm² ($= 100 * \textbf{potentielle Gasaustauschfläche}$) [%] ermittelt.

		Stomatadichte [Stk. / mm²]				Länge des Zentralsplates [µm]			
		Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D
380 ppm	normal gewässert	12	13	13	11	24,92	25,10	25,52	26,75
	Trockenstress	18	12	17	12	19,07	17,74	21,47	19,29
950 ppm	normal gewässert	12	13	13	10	23,30	23,89	25,01	28,87
	Trockenstress	7	14	12	8	22,10	23,10	22,11	26,61

		Potetielle Gasaustauschfläche [mm²]				Potetielle Gasaustauschfläche pro mm² [%]			
		Probe A	Probe B	Probe C	Probe D	Probe A	Probe B	Probe C	Probe D
380 ppm	normal gewässert	5,85E-03	6,54E-03	6,65E-03	5,93E-03	0,59	0,65	0,66	0,59
	Trockenstress	5,14E-03	3,02E-03	6,19E-03	3,64E-03	0,51	0,30	0,62	0,36
950 ppm	normal gewässert	5,16E-03	5,93E-03	6,60E-03	6,25E-03	0,52	0,59	0,66	0,63
	Trockenstress	2,86E-03	5,96E-03	4,43E-03	4,20E-03	0,29	0,60	0,44	0,42
					x_{arithm}	0,48	0,54	0,60	0,50
					σ	0,13	0,16	0,10	0,13

Tabelle 62: Ergebnisse der Zentralspaltvermessung [µm] der Stomata von *A. melanocarpa*.

380 ppm - normal gewässert

Gesamt: x_{arithm} 26,12; σ 2,77

Probe A

26,64	25,63	25,01	26,41	20,00	25,51	23,15	23,61	23,30	28,39	28,01	28,47	26,24	25,02	23,42
23,28	23,80	23,65	25,94	24,60	23,51	22,10	25,86	25,09	25,35	24,49	21,14	20,11	22,90	23,19
23,72	25,22	27,13	24,16	26,49	26,15	22,62	23,19	24,11	21,02	28,32	26,13	24,21	21,14	24,89
24,93	19,70	23,30	25,88	24,40	26,87	25,91	24,61	25,65	29,60	20,18	30,38	27,25	25,78	24,18
25,65	25,28	22,45	27,67	23,66	25,01	26,46	24,57	26,30	27,28	30,85	27,34	26,26	28,09	20,53
21,32	28,63	23,85	24,34	23,47	26,24	24,60	23,80	27,18	21,88	24,49	28,86	21,73	25,82	25,52
26,77	25,94													

x_{arithm}: **24,92**
σ: **2,33**

Probe B

25,11	25,63	27,10	22,99	26,21	28,39	27,13	25,86	24,48	27,16	23,14	27,97	25,63	28,24	24,57
27,28	25,14	24,21	23,54	23,75	23,66	25,71	27,42	29,69	32,80	26,24	27,43	24,84	28,74	26,60
24,96	24,57	27,83	24,78	25,22	22,10	22,34	26,17	24,89	23,54	23,77	24,09	25,10	21,93	24,76
27,17	23,33	26,38	21,98	23,19	27,59	22,77	22,61	22,90	21,27	23,33	21,45	24,82	22,69	22,92
28,26	25,48	30,38	26,13	21,28	27,50	24,31	22,71	26,13	25,28	27,87	23,83	22,44	28,22	23,85
22,20	25,94	25,17	26,42	24,43	27,28	25,80	25,43	27,50	23,33	25,14	24,70	30,58	28,99	32,90
27,77	26,13	23,33	24,58	25,69	21,65	24,57	24,57	24,49	26,77	24,82	27,25	22,71	24,49	23,85
23,09	24,78	26,03	21,97	20,41	19,67	23,66	23,14	19,52	26,55	23,42	22,85	24,98	25,45	24,40
21,53	24,56	26,24	23,00	27,97	29,02	26,41								

x_{arithm}: **25,10**
σ: **2,40**

Probe C

21,65	26,31	24,49	21,63	22,69	24,98	27,58	24,79	24,83	26,42	22,00	25,24	27,64	23,20	20,91
23,09	20,81	27,17	31,27	22,94	22,23	20,11	26,13	21,02	25,28	26,42	24,49	26,13	26,41	28,09
25,35	24,21	23,85	23,47	17,74	24,16	23,66	23,42	21,53	25,43	25,04	24,54	24,06	21,83	19,19
21,83	25,08	21,68	26,87	22,51	24,63	26,31	24,06	25,28	30,15	35,75	25,54	21,32	23,61	28,80
25,22	28,64	24,16	30,30	29,58	26,55	22,61	31,70	34,63	25,96	22,22	28,26	27,40	28,99	29,90
28,09	26,30	23,77	27,30	28,43	29,08	25,71	24,36	29,25	30,30	27,70	27,50	31,32	29,34	21,04
26,55	22,64	25,65	24,65	25,99	25,94	31,35	29,64	25,91	26,01	23,70	27,86	23,47	25,50	24,06
25,81	22,92	26,41	21,16	30,62	25,37	25,73	24,18	25,86						

x_{arithm}: **25,52**
σ: **3,12**

Probe D

24,43	23,28	25,13	28,57	25,35	24,40	26,12	24,76	25,51	23,75	27,00	25,82	20,67	29,75	27,43
29,29	29,79	31,07	23,75	25,10	25,71	29,42	29,45	27,06	29,79	26,86	29,42	30,74	27,66	28,34
25,73	31,55	27,59	29,58	29,64	26,77	29,42	25,95	26,46	25,28	26,12	25,09	25,01	26,61	29,64
27,73	31,93	32,95	27,22	28,01	27,35	30,24	29,42	24,60	28,59	23,98	22,83	21,43	26,98	22,69
24,49	21,06	20,86	25,13	25,78	30,67	27,93	24,82	29,28	27,35	22,22	28,59	29,69	31,23	30,33
25,24	29,53	23,02	29,31	30,58	25,62	30,80	26,69	24,82	29,82	25,74	28,09	29,93	29,27	23,20
26,77	24,49	28,01	27,58	25,96	26,90	21,48	26,24	24,78	18,82	25,61	22,77	24,11	25,94	23,88
28,82	26,24	27,28	26,70											

x_{arithm}: **26,75**
σ: **2,78**

380 ppm - Trockenstress

Gesamt: x_{arithm} 19,45; σ 2,66

Probe A

17,06	18,85	20,10	19,51	17,86	18,29	18,47	18,94	17,77	18,49	20,80	15,23	21,53	18,71	18,93
22,17	18,12	18,23	18,04	17,14	25,56	19,61	20,18	20,16	20,08	22,23	18,18	17,30	22,18	17,57
18,84	14,41	20,67	19,14	18,11	23,00	18,25	21,93	17,24	18,36	22,47	18,35	21,06	19,39	21,02
17,19	16,32	16,73	15,68	17,24	18,47	18,05	18,99	16,40	20,62	21,03	19,45	20,17	17,44	17,98
17,53	18,93	20,88	17,37	21,65	19,90	19,61	21,54	19,86	20,10	21,27	20,03	18,73	21,06	19,42
19,67	18,73	19,97	17,12	19,78	19,45	16,92	16,32	15,95	19,19	17,12	24,09	17,25	20,67	18,61
20,59	19,21	18,20	15,87	15,89	20,35	23,30	18,36	20,38	17,84	17,56	21,80	14,96	23,52	20,35
22,00	22,62	18,11	17,89	18,52	22,62	15,72	18,38	17,86	19,19	18,53	17,08	17,84	19,64	24,09
15,51	18,32	16,41	16,32	18,14	20,41	19,92	17,37	17,01	20,74	17,39	20,88	18,88	13,75	18,25
20,49	20,49	14,96	21,28	19,33	22,48	19,90	20,19							

x_{arithm}: **19,07**
σ: **2,11**

Probe B

18,20	15,30	19,92	19,40	18,11	19,02	16,85	22,25	15,15	17,98	17,30	17,14	16,03	16,88	17,87
16,63	17,56	18,82	16,73	16,50	20,00	16,40	16,33	17,96	19,45	14,64	15,80	18,29	15,59	19,27
19,67	20,57	19,64	18,23	25,82	18,93	16,40	20,38	20,49	19,75	16,52	18,56	15,23	19,95	17,14
14,53	17,02	15,66	17,25	17,08	18,02	14,56	12,64	16,79	19,02	19,17	22,05	18,25	17,56	14,71
17,87	16,67	17,80	19,61	20,49	18,99	15,23	17,56	22,32	16,60	16,00	18,47	17,06	16,23	17,06
17,52	17,14	17,52	17,25	18,88	21,93	16,88	15,89	16,83	16,14	18,04	18,29	16,33	15,26	19,42
16,40	17,14	10,97	20,35	18,47	17,01	16,13	14,53	18,02	15,66	17,25	16,60	13,09	17,68	17,02
18,00	15,92	16,73	15,37	17,25	17,31	15,72	19,40	14,07	15,82	19,64	18,93	20,96	17,80	18,11
18,29	16,73	22,69	18,73	21,60	20,19	15,16	19,27	20,82	20,96	16,21	20,38	21,97	16,63	

x_{arithm}: **17,74**
σ: **2,17**

Probe B

21,48	17,12	15,72	17,84	17,86	18,29	18,02	20,67	17,77	20,39	21,83	19,64	20,44	17,00	17,12
21,75	18,04	21,14	20,08	22,14	19,02	19,00	19,36	21,27	20,01	20,99	19,14	18,93	22,69	24,09
18,25	22,77	22,14	19,59	18,12	20,62	21,32	22,92	21,82	22,32	19,02	20,29	21,35	21,97	20,41
24,06	21,65	20,90	22,28	21,54	20,49	25,48	20,99	25,10	17,30	25,94	22,28	19,44	21,65	23,07
18,14	17,87	19,90	21,63	19,64	23,77	22,61	17,74	19,39	21,83	20,03	18,94	18,49	20,35	20,35
21,28	19,14	19,64	22,90	23,05	21,58	22,77	22,85	19,64	22,51	25,63	21,06	21,01	16,96	20,67
21,14	31,63	24,54	24,84	20,29	19,00	20,80	20,00	26,46	22,57	25,30	25,40	21,54	20,53	21,33
22,18	21,48	17,98	17,75	22,57	22,48	24,57	26,21	26,36	22,22	24,76	22,23	20,91	24,43	21,35
23,61	22,00	19,90	26,31	24,04	25,88	20,99	23,30	24,40	22,83	22,67	25,13	17,12	21,54	21,06
20,72	21,09	23,66	21,80	24,54	23,52	25,91	21,54	24,65	23,97	27,35	20,29	24,31	15,75	22,64
20,67														

x_{arithm}: **21,47**
σ: **2,59**

Probe C

22,45	20,08	23,19	21,88	20,90	17,30	21,44	23,51	21,98	19,92	21,73	21,16	20,72	21,16	22,03
19,02	19,39	19,40	22,18	19,44	18,99	18,76	16,13	19,57	17,87	17,53	17,87	17,01	17,01	20,00
21,82	23,30	21,14	18,20	20,10	18,28	18,04	15,68	19,17	21,32	21,88	19,57	21,43	21,04	19,64
18,85	20,17	19,02	18,84	18,67	18,35	20,44	21,73	18,85	20,55	18,88	20,08	16,96	19,21	17,77
18,88	15,19	17,98	18,29	19,57	18,11	20,90	16,52	24,34	16,23	17,32	15,37	16,32	17,89	13,60
17,01	23,30	19,90	21,68	17,77	18,73	21,06	20,33	15,89	19,90	19,27	20,57	18,29	17,77	19,95
16,32	18,88	16,83	17,46	13,16	16,67	17,84	18,00	16,23	16,27	20,35	17,12	20,01	20,53	24,09
19,59	21,16	22,57	20,44	14,86	20,59	20,61	14,71	17,25	18,29	23,66	18,53	22,52	21,42	18,93
18,29	20,03	18,00	16,66	21,16	19,44	20,90	19,78	22,51	17,52	21,75				

x_{arithm}: **19,29**
σ: **2,22**

950 ppm - normal gewässert

Gesamt: x_{arithm} 25,44; σ 3,36

Probe A

25,14	21,58	21,22	25,17	26,36	21,33	23,30	22,32	24,84	20,91	24,89	23,00	24,34	25,33	25,80
22,05	22,61	24,43	25,33	22,56	20,39	26,64	28,26	23,00	20,62	22,17	22,54	24,31	20,70	20,91
23,49	25,13	23,47	23,93	20,59	28,59	25,73	20,03	24,31	23,93	27,19	21,54	21,16	25,71	18,61
22,25	19,86	24,57	22,61	21,54	23,83	21,32	21,73	28,63	28,07	23,93	22,90	21,95	25,01	25,82
19,68	22,56	24,16	22,48	20,70	20,59	25,52	24,65	25,09	28,45	26,13	24,31	25,33	23,93	19,07
21,42	21,14	27,77	25,73	22,96	20,44	25,35	27,42	21,83	29,29	24,49	23,93	22,78	29,04	25,48
25,09	25,08	27,64	20,72	21,48	20,99	24,79	23,40	23,14	22,96	20,41	25,17	24,49	24,40	26,03
23,33	20,62	22,56	23,88	27,13	25,09	22,25	19,86	22,23	26,13	26,30	24,09	24,02	21,88	25,94
23,13	24,04	23,51	24,65	22,45	21,43	25,14	22,18	22,44						

x_{arithm}: **23,65**
σ: **2,32**

Probe B

21,35	21,68	26,24	24,60	28,22	27,11	25,14	25,10	25,01	27,58	25,37	27,95	23,20	24,04	24,71
23,28	23,66	23,13	23,15	22,49	22,49	22,37	22,71	23,84	22,77	25,50	24,83	27,18	23,68	23,84
22,28	23,30	25,45	23,20	23,42	20,41	20,81	21,06	24,09	23,70	25,99	27,10	26,86	25,02	23,19
24,63	26,98	27,42	24,98	26,83	28,53	26,13	26,73	26,13	31,11	25,99	25,52	28,51	27,77	25,40
26,81	28,09	27,70	28,91	25,13	34,83	26,64	27,66	25,01	30,90	25,56	22,14	25,94	25,22	24,09
22,48	26,15	25,69	23,61	21,14	24,13	25,43	25,61	31,57	24,82	23,98	26,98	27,69	27,71	25,45
25,99	23,49	22,56	27,28	25,94	18,53	23,70	17,37	23,49	21,35	18,76	21,42	24,39	29,43	26,78
24,96	25,40	25,71	23,35	24,13	20,41	26,13	25,65	29,83	27,73	25,69	29,02	22,51	25,28	28,91
23,61	24,24	26,90	21,60	22,83	23,80	24,76	23,83	19,17	22,69	24,09	20,90	22,77	25,17	24,24
25,09	24,78													

x_{arithm}: **24,92**
σ: **2,65**

Probe B

26,21	23,20	25,02	22,69	22,90	23,02	22,56	26,41	25,48	25,52	22,32	24,93	22,77	24,13	22,62
23,93	24,54	23,33	21,53	26,46	19,17	22,92	25,13	17,98	26,75	23,66	26,87	22,44	21,14	21,83
24,29	19,02	22,61	21,78	24,04	25,28	24,24	26,65	29,23	28,28	28,64	24,04	22,20	25,13	27,77
21,01	24,16	23,85	24,57	32,50	22,96	28,83	24,76	24,40	27,26	26,70	23,20	25,09	22,78	27,19
24,57	23,30	22,67	25,63	26,24	34,86	30,43	21,42	23,33	25,48	25,45	24,54	29,95	26,55	25,17
25,28	26,87	26,67	25,09	26,21	22,10	20,93	27,17	23,14	24,34	30,52	31,44	26,65	24,89	26,26
26,64	28,91	24,16	25,35	25,61	26,98	22,49	27,04	31,19	28,26	27,50	28,78	24,76	26,55	26,26
26,97	22,69	20,57	26,78	23,28	24,98	25,48	22,97	27,00	24,98	25,48	22,57	24,98	24,82	23,15
26,03	21,98	25,65	25,52	19,40	22,32	23,37	24,13	29,29	25,50	28,09	25,43	25,80	23,33	20,96
27,06	24,02	27,95	23,70	26,13	23,72	24,71	22,77	26,77	28,34	24,65				

x_{arithm}: **25,01**
σ: **2,65**

Probe C

24,25	23,97	23,63	21,88	21,48	24,09	26,98	24,83	27,77	24,83	24,76	27,36	26,94	34,80	26,87
29,86	25,63	27,59	33,63	25,26	24,16	29,58	34,50	30,16	32,89	35,13	24,49	26,19	25,60	25,52
25,73	25,78	25,35	25,50	29,43	32,08	31,07	26,60	25,86	25,01	28,52	29,30	28,74	26,21	34,46
32,95	30,11	28,29	29,95	27,42	29,73	32,80	30,72	32,52	25,22	37,21	30,83	31,46	35,29	32,50
25,14	29,38	31,63	24,21	33,21	35,07	30,58	32,05	34,24	31,81	28,97	24,40	31,88	31,63	35,78
33,66	33,33	33,90	30,94	29,73	31,94	26,21	24,06	37,02	28,01	27,10	28,80	27,46	30,62	30,47
30,90	30,47	32,02	33,90	27,67	29,47	24,98	31,47	29,79	24,07	26,15	24,96	23,77	26,46	25,22
24,91														

x_{arithm}: **28,87**
σ: **3,70**

950 ppm - Trockenstress

Gesamt: x_{arithm} 22,65; σ 3,33

Probe A

22,18	22,51	21,06	23,30	19,52	24,04	24,09	22,22	24,09	18,84	23,61	24,91	24,79	22,28	21,48
25,10	19,02	25,71	18,41	24,18	25,71	22,96	25,88	25,63	22,32	26,70	23,40	22,92	22,18	22,61
24,09	26,03	22,48	23,61	24,57	21,43	16,70	21,32	21,75	20,08	23,61	22,97	22,56	21,54	20,41
22,51	26,71	25,30	26,55	27,86	27,64	29,58	23,37	25,65	23,49	23,75	22,18	21,44	25,56	20,57
20,49	20,17	22,10	21,52	23,88	23,65	21,54	19,92	25,26	21,95	24,04	23,10	21,06	26,24	23,51
23,35	23,98	22,77												

x_{arithm}: **23,15**
σ: **2,30**

Probe B

21,42	22,94	18,02	20,69	21,04	18,73	22,05	20,35	20,11	20,88	18,53	22,20	23,14	25,30	23,49
17,87	19,57	23,13	21,52	20,74	23,21	17,74	21,52	23,02	19,86	20,44	20,62	21,73	21,68	19,90
19,97	17,37	22,47	19,34	21,28	21,53	19,28	19,33	16,83	21,65	21,53	19,40	16,63	20,41	21,65
19,97	19,90	19,97	17,87	19,68	19,86	19,00	21,22	18,73	22,49	24,82	18,28	18,52	22,69	18,88
19,88	20,99	18,65	20,59	22,18	18,56	17,53	22,32	17,01	18,81	21,63	21,73	19,27	19,44	21,83
16,88	20,16	20,38	23,83	21,63	20,17	21,68	17,44	20,67	17,14	22,18	23,98	20,38	20,18	19,51
21,22	19,40	20,90	19,70	19,44	18,56	20,62	20,17	21,83	21,33	21,52	25,04	20,17	22,99	21,33
20,49	19,39	22,96	27,77	18,93	15,72	23,10	20,91	19,36	21,50	24,61	21,54	25,63	21,50	20,33
18,14	22,83	22,77	24,66	22,69	19,40	20,59	20,91	17,37	16,85	18,76	18,94	21,54	19,21	15,23

x_{arithm}: **20,57**
σ: **2,11**

Probe B

25,86	28,45	27,17	23,97	20,74	21,53	22,44	19,51	20,11	17,52	21,17	21,93	19,51	22,90	22,69
21,50	19,52	21,32	24,21	24,78	23,98	20,10	20,93	20,91	18,00	16,41	20,59	17,77	28,55	23,84
24,04	21,03	19,64	26,98	21,78	23,00	24,89	23,93	23,84	22,18	20,81	19,86	18,20	18,88	17,44
15,93	23,42	24,43	24,02	22,47	26,36	25,94	20,80	23,63	19,28	22,48	26,17	21,83	23,20	23,80
20,55	24,11	21,27	23,00	20,91	22,00	21,97	24,31	23,19	27,60	17,68	21,75	26,30	21,54	23,40
27,87	20,29	18,53	20,49	20,03	25,45	20,39	20,10	19,34	21,93	25,22	20,80	19,27	25,28	21,50
23,61	20,53	25,73	22,69	21,16	18,94	20,11	25,26	22,22	29,69	19,07	18,88	21,65	18,65	16,52
19,90	23,54	20,16	20,80	20,99	23,10	28,99	17,77	21,01	22,28	27,38				

x_{arithm}: **22,11**
σ: **2,89**

Probe C

25,17	24,61	24,76	23,49	23,20	23,14	23,05	23,05	25,13	28,53	27,06	27,78	23,21	24,57	25,10
22,23	25,10	26,28	22,97	24,09	22,97	26,38	23,61	26,78	21,33	26,46	22,10	23,21	25,28	28,82
26,46	23,52	30,20	26,24	25,11	24,93	29,58	26,67	26,81	28,63	27,49	25,71	21,83	23,70	26,24
26,67	28,86	28,63	21,88	26,41	30,33	31,25	25,09	28,86	27,43	26,87	29,25	35,20	32,06	28,64
28,08	26,41	28,61	26,09	28,01	27,00	27,35	26,77	28,75	26,24	30,24	32,90	32,40	29,43	34,07
32,02	24,84													

x_{arithm}: **26,61**
σ: **3,00**

Tabelle 63: Wöchentliche Gaswechseldaten von *A. melanocarpa* – Varianten unter 380 ppm; mit photosynthetischer CO_2 Aufnahmerate (= Nettophotosyntheserate A) [μmol_{CO_2} m^{-2} s^{-1}], stomatärer Leitfähigkeit g_s [mol_{H_2O} m^{-2} s^{-1}], intrazellulärer CO_2 Konzentration c_i [μmol_{CO_2} mol^{-1}], stomatärer Transpiration E [$mmol_{H_2O}$ m^{-2} s^{-1}], Dampfdruckdefizit VPD [kPa], Temperatur von Luft und Blatt [°C] und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR).

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Aronia melanocarpa* - 380 ppm - normal gewässert**									
22	10,81	0,27	295,74	3,63	1,38	25,57	25,32	1000,34	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	10,20	0,26	302,15	3,05	1,19	24,24	24,30	999,81	
24	10,46	0,22	283,62	3,14	1,48	26,10	26,18	1000,26	
25	11,84	0,27	293,73	3,47	1,30	25,60	25,34	1000,45	
26	9,01	0,21	296,03	2,61	1,27	23,66	23,97	999,58	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	9,91	0,21	286,66	2,40	1,19	23,65	23,90	1000,83	
29	8,44	0,21	301,58	2,17	1,06	23,21	23,55	1001,11	
30	8,89	0,25	309,33	3,08	1,29	26,26	26,34	1001,39	
31	8,50	0,25	309,75	3,15	1,27	25,92	26,17	1000,15	
32	7,95	0,22	304,41	2,26	1,09	23,22	23,49	998,12	
33	7,95	0,21	306,45	2,61	1,28	24,95	25,42	1000,10	
34	8,55	0,25	312,14	3,09	1,26	24,50	24,77	999,94	
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	9,34	0,27	311,39	3,10	1,16	22,62	22,66	999,45	
37	8,97	0,27	311,66	2,95	1,10	22,25	22,39	999,19	
38	11,80	0,31	302,85	4,00	1,33	24,42	24,55	999,23	
x_{arithm}	9,61	0,25	301,14	3,00	1,25	24,41	24,56	1000,00	32%
σ	2,40	0,06	15,17	0,65	0,14	1,30	1,24	0,83	7%

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Aronia melanocarpa* - 380 ppm - Trockenstress**									
22	9,76	0,16	245,25	2,56	1,68	26,55	26,76	999,28	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	9,95	0,19	273,59	2,57	1,43	26,14	26,37	999,42	
24	10,50	0,16	234,66	2,23	1,50	26,20	26,25	999,25	
25	8,37	0,12	229,28	1,66	1,53	25,78	26,22	1000,03	
26	8,02	0,17	288,34	2,37	1,40	25,13	25,39	1000,03	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	9,41	0,18	276,28	2,31	1,34	25,50	25,64	1000,14	
29	9,91	0,21	288,72	2,31	1,10	24,61	24,73	999,71	
30	10,92	0,20	271,92	2,79	1,46	27,22	27,17	1000,73	
31	9,35	0,20	288,79	2,79	1,38	27,45	27,43	1000,00	
32	9,03	0,22	299,84	2,45	1,15	24,52	24,61	1001,31	
33	9,12	0,24	300,12	3,08	1,34	27,11	27,10	1001,41	
34	9,45	0,24	300,14	3,37	1,40	26,89	26,81	1000,65	
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	6,92	0,21	313,27	2,67	1,29	23,82	23,89	1001,95	
37	9,61	0,21	289,73	2,62	1,27	23,72	23,81	999,88	
38	10,02	0,26	301,38	3,98	1,55	27,21	27,02	998,96	
x_{arithm}	9,40	0,19	277,58	2,61	1,40	25,86	25,95	1000,18	38%
σ	2,69	0,07	32,60	0,89	0,18	1,26	1,21	0,87	11%

Tabelle 64: Gaswechseldaten von *A. melanocarpa* – Varianten unter 950 ppm, mit photosynthetischer CO_2 Aufnahmerate (= Nettophotosyntheserate A) [$\mu mol_{CO_2}\ m^{-2}\ s^{-1}$], stomatärer Leitfähigkeit g_s [$mol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], intrazellulärer CO_2 Konzentration c_i [$\mu mol_{CO_2}\ mol^{-1}$], stomatärer Transpiration E [$mmol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], Dampfdruckdefizit VPD [kPa], Temperatur von Luft und Blatt [°C] und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR).

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Aronia melanocarpa* - 950 ppm - normal gewässert**									
22	21,41	0,29	794,37	3,71	1,28	26,28	25,76	1001,19	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	13,40	0,21	787,96	2,70	1,37	25,41	25,36	999,99	
24	20,40	0,22	764,31	3,24	1,46	26,19	26,08	999,72	
25	16,62	0,26	808,74	3,35	1,33	26,38	26,38	1000,21	
26	16,64	0,15	730,17	1,92	1,33	23,83	24,24	1000,51	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	19,07	0,20	764,84	2,48	1,23	25,56	25,77	998,73	
29	15,90	0,19	780,24	2,23	1,21	23,01	23,23	999,14	
30	19,95	0,23	774,64	2,85	1,25	26,31	26,56	1000,89	
31	16,02	0,22	801,75	2,76	1,25	23,78	24,10	999,77	
32	14,98	0,23	806,19	2,59	1,19	23,69	24,16	1000,20	
33	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
34	Messgerät defekt								
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	18,95	0,22	774,85	2,28	1,09	23,09	23,25	999,37	
37	17,44	0,26	809,54	2,59	1,03	22,54	22,57	1000,26	
38	18,80	0,32	821,57	3,45	1,11	22,70	22,80	999,96	
x_{arithm}	16,97	0,22	785,90	2,68	1,26	22,77	22,88	928,57	66%
σ	4,84	0,07	39,77	0,79	0,14	6,71	6,72	267,26	17%

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Aronia melanocarpa* - 950 ppm - Trockenstress**									
22	23,22	0,28	773,59	3,60	1,30	26,70	26,11	1000,49	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	16,41	0,10	619,24	1,50	1,56	25,78	26,07	999,25	
24	24,32	0,24	742,71	3,39	1,44	26,77	26,34	999,66	
25	19,97	0,16	684,09	2,29	1,49	26,99	27,16	999,60	
26	14,33	0,11	656,49	1,44	1,41	24,92	25,29	998,75	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	16,00	0,19	779,33	2,36	1,27	26,62	26,71	1000,72	
29	18,02	0,20	766,35	2,54	1,31	24,60	24,81	1000,05	
30	17,09	0,15	725,81	1,88	1,29	26,21	26,26	999,87	
31	15,51	0,20	788,59	2,68	1,37	25,83	26,05	999,77	
32	17,72	0,19	766,45	2,40	1,27	25,47	25,85	999,15	
33	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
34	Messgerät defekt								
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	19,66	0,25	791,23	2,77	1,12	25,27	25,22	1000,08	
37	16,84	0,25	809,45	2,57	1,06	23,74	23,86	999,19	
38	20,99	0,23	761,62	2,91	1,31	25,16	25,30	999,85	
x_{arithm}	17,71	0,19	743,35	2,39	1,34	25,70	25,77	999,73	81%
σ	5,57	0,08	72,23	0,86	0,16	0,96	0,87	0,55	26%

Tabelle 65: Gaswechseldaten von *U. glabra* – Varianten unter 380 ppm, mit photosynthetischer CO_2 Aufnahmerate (= Nettophotosyntheserate A) [$\mu mol_{CO_2}\ m^{-2}\ s^{-1}$], stomatärer Leitfähigkeit g_s [$mol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], intrazellulärer CO_2 Konzentration c_i [$\mu mol_{CO_2}\ mol^{-1}$], stomatärer Transpiration E [$mmol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], Dampfdruckdefizit VPD [kPa], Temperatur von Luft und Blatt [°C] und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR).

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Ulmus glabra* - 380 ppm - normal gewässert**									
22	4,98	0,09	273,26	1,79	1,92	27,33	27,54	999,40	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	4,76	0,10	279,44	1,55	1,67	27,25	27,60	999,83	
24	4,19	0,06	260,33	1,14	1,82	26,92	27,33	1000,06	
25	4,95	0,09	267,12	1,65	1,94	27,76	27,92	999,32	
26	4,25	0,09	284,92	1,41	1,59	26,00	26,46	1000,26	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	7,51	0,14	277,94	2,27	1,61	27,68	27,69	999,31	
29	5,84	0,09	259,96	1,22	1,39	26,62	26,91	1000,58	
30	6,11	0,08	232,10	1,41	1,87	27,83	28,09	999,67	
31	8,51	0,12	238,27	1,77	1,56	27,91	28,16	998,47	
32	Messgerät defekt								
33	6,60	0,16	296,38	2,31	1,54	27,27	27,40	1001,59	
34	9,04	0,19	278,83	2,79	1,56	27,27	27,12	1001,39	
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	4,17	0,06	252,08	0,88	1,58	24,63	25,14	1000,18	
37	5,43	0,08	253,57	1,16	1,49	24,27	24,76	1001,18	
38	6,00	0,15	293,50	2,52	1,79	27,24	27,32	998,24	
x_{arithm}	5,86	0,11	267,43	1,70	1,68	26,85	27,10	999,96	37%
σ	2,85	0,07	28,45	0,95	0,20	1,14	1,02	1,01	11%

Kalenderwochen 2013	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
***Ulmus glabra* - 380 ppm - Trockenstress**									
22	4,22	0,10	276,46	1,73	1,84	26,84	27,26	1000,68	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	4,01	0,06	260,57	1,08	1,76	27,35	28,00	1001,31	
24	3,81	0,05	242,96	0,88	1,80	26,74	27,33	999,55	
25	4,03	0,05	233,21	0,99	2,02	27,63	28,26	999,18	
26	2,21	0,04	281,59	0,66	1,67	25,51	26,39	1001,16	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	6,19	0,09	252,56	1,40	1,62	27,14	27,50	999,18	
29	5,90	0,08	253,34	1,12	1,34	26,01	26,41	1000,68	
30	8,76	0,13	244,85	2,08	1,74	27,81	27,88	999,31	
31	4,51	0,05	243,80	0,91	1,66	27,52	28,12	998,77	
32	Messgerät defekt								
33	7,50	0,16	287,75	2,28	1,46	27,30	27,36	1001,31	
34	8,14	0,15	265,14	2,24	1,62	27,42	27,53	1000,12	
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	4,68	0,06	235,00	0,89	1,56	24,37	24,93	1000,23	
37	5,25	0,10	267,67	1,30	1,39	24,11	24,36	1001,26	
38	4,89	0,10	281,21	1,71	1,87	27,25	27,61	998,56	
x_{arithm}	5,27	0,09	259,64	1,40	1,69	26,64	27,07	1000,09	40%
σ	2,95	0,06	28,73	0,88	0,21	1,19	1,17	0,99	10%

Tabelle 66: Gaswechseldaten von *U. glabra* – Varianten unter 950 ppm, mit photosynthetischer CO_2 Aufnahmerate (= Nettophotosyntheserate A) [$\mu mol_{CO_2}\ m^{-2}\ s^{-1}$], stomatärer Leitfähigkeit g_s [$mol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], intrazellulärer CO_2 Konzentration c_i [$\mu mol_{CO_2}\ mol^{-1}$], stomatärer Transpiration E [$mmol_{H_2O}\ m^{-2}\ s^{-1}$], Dampfdruckdefizit VPD [kPa], Temperatur von Luft und Blatt [°C] und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR).

Kalenderwochen 2012	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
	***Ulmus glabra* - 950 ppm - normal gewässert**								
22	10,14	0,09	731,80	1,50	1,64	27,01	27,18	999,66	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	9,70	0,16	786,27	2,25	1,57	26,57	26,71	999,95	
24	7,39	0,06	739,01	1,19	1,83	27,19	27,55	999,66	
25	7,36	0,07	734,33	1,17	1,71	28,01	28,54	999,45	
26	4,54	0,05	750,94	0,70	1,49	25,55	26,09	999,75	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	9,85	0,06	671,18	0,94	1,48	27,20	27,75	999,57	
29	7,79	0,09	742,87	1,46	1,63	27,14	27,51	1000,04	
30	11,39	0,09	667,22	1,28	1,54	27,14	27,47	1001,17	
31	13,61	0,08	623,70	1,34	1,72	28,05	28,41	999,73	
32	15,46	0,10	647,09	1,50	1,57	27,76	28,21	999,18	
33	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
34	Messgerät defekt								
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	9,74	0,07	667,55	1,04	1,56	27,45	27,76	1000,91	
37	10,09	0,12	781,14	1,69	1,45	26,87	27,31	1000,73	
38	13,10	0,13	744,15	1,87	1,50	27,04	27,25	998,90	
x_{arithm}	9,35	0,08	719,05	1,32	1,61	25,21	25,55	928,48	78%
σ	4,30	0,06	73,65	0,75	0,14	7,28	7,38	267,23	28%

Kalenderwochen 2013	photosynthetische CO_2 Aufnahmerate	stomatäre Leitfähigkeit	intrazelluläre CO_2 Konzentration	Transpiration	Dampfdruckdefizit	Temperatur Luft	Temperatur Blatt	photosynthetisch wirksame Strahlung (PAR)	Wassernutzungseffizienz
	***Ulmus glabra* - 950 ppm - Trockenstress**								
22	9,79	0,15	796,18	2,31	1,59	27,06	27,15	999,22	nicht wöchentlich ermittelt, sondern nächträglich für ganze Vegetationsperiode berechnet
23	11,52	0,11	704,99	1,64	1,57	25,86	26,15	998,92	
24	10,30	0,11	738,63	1,91	1,77	27,27	27,57	1000,55	
25	5,63	0,05	731,79	0,87	1,70	27,46	28,12	998,98	
26	5,28	0,04	726,23	0,69	1,55	25,57	26,24	1000,91	
27	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
28	7,99	0,07	692,01	0,97	1,50	27,18	27,68	999,67	
29	9,77	0,08	716,39	1,34	1,62	26,39	26,91	1000,75	
30	12,30	0,09	679,16	1,27	1,49	27,06	27,53	1000,21	
31	8,30	0,07	712,00	1,18	1,72	27,39	28,09	999,59	
32	11,75	0,08	668,47	1,17	1,53	26,72	27,42	1000,52	
33	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
34	Messgerät defekt								
35	Schädlingsbekämpfung in dem Gewächshaus								
36	13,81	0,10	652,97	1,47	1,48	27,22	27,53	1001,35	
37	11,38	0,14	776,26	1,70	1,26	24,82	25,25	1000,12	
38	12,58	0,12	738,55	1,84	1,54	26,53	26,92	1000,43	
x_{arithm}	9,55	0,09	720,66	1,37	1,57	26,66	27,12	1000,09	79%
σ	4,37	0,07	69,96	0,85	0,15	0,81	0,83	0,77	27%

Tabelle 67: Ermittlung der WUE von *Aronia melanocarpa*.

Aronia melanocarpa																				
380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		
normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	
0,27	0,35	0,53	0,59	0,34	0,67	0,50	0,62	0,43	0,35	0,66	0,68	0,29	0,30	0,56	0,50	0,27	0,36	0,41	0,75	
0,28	0,36	0,43	0,69	0,29	0,67	0,62	0,74	0,45	0,39	0,88	0,57	0,28	0,29	0,57	0,53	0,29	0,38	0,55	0,75	
0,29	0,24	0,64	0,62	0,28	0,51	0,52	1,49	0,46	0,51	0,58	0,75	0,31	0,25	0,63	0,55	0,26	0,31	0,62	0,70	
0,27	0,27	0,49	0,62	0,24	0,54	0,47	1,47	0,30	0,47	0,81	0,71	0,26	0,28	0,66	0,46	0,36	0,33	0,61	0,65	
0,45	0,45	0,82	0,74	0,28	0,65	0,54	1,41	0,52	0,46	0,67	0,59	0,25	0,39	0,58	0,58	0,37	0,32	0,58	0,76	
0,25	0,48	0,78	0,49	0,36	0,63	0,35	0,94	0,48	0,47	0,63	0,67	0,27	0,40	0,56	0,51	0,46	0,29	0,60	0,70	
0,31	0,41	0,55	0,64	0,39	0,66	0,36	0,37	0,39	0,44	0,74	0,70	0,35	0,36	0,51	0,55	0,33	0,39	0,40	0,86	
0,36	0,39	0,47	0,62	0,31	0,60	0,39	0,78	0,41	0,46	0,74	0,66	0,29	0,43	0,56	0,79	0,29	0,43	0,49	0,79	
0,26	0,54	0,58	0,62	0,34	0,61	0,38	1,12	0,41	0,47	0,81	0,82	0,35	0,35	0,40	0,68	0,30	0,40		0,55	
0,30	0,52	0,72	0,80	0,39	0,37	0,47	0,94	0,37	0,39	0,66	0,76	0,53	0,29	0,60	0,72	0,26	0,40		0,67	
0,25	0,55	0,52	0,52	0,38	0,37	0,34	0,72	0,31	0,45	0,73	0,88	0,29	0,32	0,57	0,81	0,26	0,44			
0,28	0,55	0,43	0,98	0,38	0,36	0,57	0,93	0,37	0,37	1,04	0,72	0,40	0,32	0,48	0,82	0,23	0,39			
0,37	0,47	0,68	0,73	0,38	0,55	0,63	1,02	0,34	0,37	0,92	0,82	0,35	0,34	0,58	0,91	0,38	0,31			
0,34	0,45	0,46	0,99	0,32	0,52	0,59	0,75	0,30	0,37	0,65	0,63	0,25	0,27	0,82	0,73	0,30	0,30			
0,26	0,32	0,64	0,27	0,40	0,54	0,69	0,67	0,34	0,39	0,72	0,62	0,42	0,26	0,81	0,59	0,20	0,32			
0,33	0,54	0,51	1,09	0,32	0,36	0,72	0,75	0,39	0,37	0,52	0,60	0,37	0,22	0,88	0,61	0,41	0,32			
0,32	0,52	0,49	1,02	0,34	0,35	0,50	0,80	0,40	0,45	0,56	0,69	0,34	0,31	0,88	0,73	0,32	0,24			
0,31	0,38	0,33	1,18	0,28	0,46	0,88	1,76	0,36	0,40	0,65	0,76	0,32	0,32	0,72	0,71	0,33	0,28			
0,39	0,40	0,60	1,22	0,27	0,33	0,91	1,83	0,42	0,44	0,79	0,72	0,24	0,32	0,82	0,72	0,23	0,21			
0,38	0,43	0,54	1,08	0,31	0,38	0,85	1,68	0,42	0,42	0,83	0,75	0,17	0,29	0,72	0,93	0,30	0,23			
0,25	0,43	0,31	1,38	0,37	0,32	0,75	0,91	0,32	0,42	0,75	1,06	0,29	0,38	0,78	0,80	0,31	0,24			
0,34	0,40	0,39	1,27	0,33	0,36	0,60	1,35	0,29	0,37	0,48	0,85	0,21	0,23	0,83	0,91	0,32	0,20			
0,34	0,37	0,30	0,80	0,39	0,33	0,75	1,46	0,30	0,28	0,80	0,94	0,35	0,25	0,89	0,72	0,20	0,20			
0,31	0,33	0,38	0,74	0,31	0,37	0,88	0,89	0,25	0,37	0,60	1,02	0,33	0,24	0,79	0,67	0,32	0,19			
0,24	0,24	0,43	0,87	0,39	0,40	1,10	0,91	0,30	0,44	0,56	0,91	0,29	0,26	0,93	0,67	0,25				
0,41	0,30	0,81	1,31	0,26	0,27	1,16	1,10	0,33	0,37	0,59	0,80	0,32	0,29	0,83	0,58	0,31				
0,42	0,33	0,95	1,47	0,44	0,35	0,88	0,82	0,27	0,42	0,78	1,08	0,35	0,33	0,97	0,53	0,23				
0,39	0,50	1,11	1,15	0,32	0,34	0,90	0,90	0,27	0,33	0,55	1,01	0,30	0,31	0,73	0,61					
0,27	0,41	0,85	1,53	0,37	0,29	1,04	0,85	0,25	0,37	0,72	0,84	0,25	0,23	0,71	0,67	0,32	0,38	0,66	0,81	$\mathbf{x}_{\mathbf{arithm}}$
0,32	0,44	0,70	1,52	0,42	0,29	0,76	1,06	0,29	0,37	0,72	1,12	0,30	0,32	0,74	0,48	0,07	0,11	0,17	0,26	$\boldsymbol{\sigma}$
0,39	0,46	0,79	0,74	0,35	0,36	0,91	0,84	0,25	0,46	0,76	1,08	0,22	0,26	0,73	0,70					
0,37	0,42	0,64	0,67	0,37	0,40	0,83	0,79	0,13	0,44	0,87	0,87	0,19	0,31	0,79	0,72					
0,34	0,43	0,56	0,60	0,57	0,46	0,93	0,66	0,25	0,35	0,76	0,80	0,22	0,22	0,63	0,83					
0,41	0,63	0,59	0,61	0,36	0,51	0,89	0,62	0,31	0,37	0,74	0,70	0,15	0,24	0,60	0,65					
0,43	0,63	0,67	0,78	0,45	0,46	0,76	0,71	0,30	0,28	0,44	0,86	0,36	0,26	0,61	0,59					
0,36	0,64	0,66	0,63	0,54	0,43	0,76	0,75	0,30	0,36	0,61	0,60	0,34	0,27	0,56	0,74					
0,27	0,64	0,72	0,85	0,39	0,46	0,70	0,67	0,34	0,34	0,46	0,69	0,29	0,27	0,73	0,60					
0,35	0,62	0,78	0,85	0,40	0,43	0,79	0,72	0,29	0,37	0,59	0,73	0,34	0,24	0,74	0,60					
0,23	0,66	0,58	0,82	0,36	0,35	0,92	0,63	0,26	0,41	0,51	0,73	0,32	0,22	0,55	0,60					
0,30	0,72	0,50	0,73	0,39	0,55	0,82	0,62	0,25	0,38	0,50	0,53	0,25	0,23	0,61	0,69					
0,32	0,49	0,56	0,78	0,41	0,34	0,66	0,87	0,27	0,39	0,70	0,63	0,35	0,35	0,60	0,68					
0,30	0,42	0,58	0,91	0,36	0,41	0,66	0,68	0,19	0,31	0,68	0,54	0,30	0,33	0,67	0,78					
0,36	0,33	0,72	0,58	0,39	0,29	0,71	0,52	0,21	0,42	0,66	0,65	0,24	0,21	0,43	0,73					

Tabelle 68: Ermittlung der WUE von *Ulmus glabra*.

Ulmu glabra																									
380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm		380 ppm		950 ppm			
normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress	normal gewässert	Trockenstress		
0,17	0,35	0,52	0,43	0,4	0,44	0,76	0,67	0,34	0,26	0,85	0,83	0,43	0,45	0,95	0,84	0,24	0,32	1,26	0,78	0,17	0,31		0,99		
0,32	0,11	0,64	0,44	0,08	0,32	0,59	0,46	0,36	0,5	0,67	0,82	0,47	0,41	1,04	0,53	0,29	0,35	0,96	0,98	0,26	0,36		0,61		
0,17	0,18	0,35	0,38	0,21	0,49	0,62	0,37	0,27	0,29	0,38	0,82	0,46	0,46	1,15	0,25	0,27	0,32	1,01	1,03	0,28	0,25		0,60		
0,18	0,38	0,96	0,64	0,33	0,41	0,65	0,32	0,25	0,45	1,02	1,07	0,46	0,42	1,07	1,06	0,32	0,33	0,89	1	0,37	0,30		0,52		
0,35	0,26	0,44	0,42	0,47	0,44	0,7	0,5	0,22	0,48	0,51	0,61	0,47	0,46	1,27	0,86	0,4	0,28	0,9	1,02	0,30	0,28		0,93		
0,31	0,16	1,05	0,74	0,42	0,46	0,59	0,75	0,27	0,52	1,11	0,33	0,35	0,41	0,57	1,02	0,35	0,38	0,7	1,26	0,30	0,32		0,73		
0,34	0,41	0,77	0,38	0,4	0,39	0,54	0,31	0,39	0,44	1,3	0,32	0,48	0,42	0,37	1,15	0,32	0,33	0,79	1,01	0,19	0,25		0,66		
0,32	0,36	0,73	0,71	0,42	0,38	0,48	0,86	0,24	0,24	1	0,94	0,34	0,31	1,05	1,16	0,31	0,37	1,03	0,88	0,33			0,78		
0,32	0,5	0,78	0,86	0,38	0,45	0,61	0,52	0,43	0,36	1,28	1,05	0,51	0,47	0,94	1,11	0,4	0,43	0,8	1,08	0,15			0,64		
0,3	0,33	0,56	0,22	0,25	0,35	0,72	0,82	0,42	0,45	0,84	0,92	0,49	0,43	1,22	1,14	0,33	0,47	1,02	1,66	0,18			0,52		
0,37	0,21	1,13	0,28	0,39	0,44	0,84	0,71	0,38	0,41	0,9	0,32	0,42	0,47	1,3	0,88	0,31	0,5	0,66	1,24	0,18					
0,4	0,28	0,58	0,31	0,38	0,33	0,64	0,7	0,39	0,43	1,05	1,04	0,46	0,36	0,7	1,04	0,33	0,43	0,51	0,83						
0,27	0,44	0,69	0,33	0,32	0,4	0,72	0,67	0,39	0,46	1,14	0,83	0,42	0,55	1,1	0,9	0,3	0,52	0,67	0,71	0,37	0,40	0,78	0,79	x_{arithm}	
0,37	0,46	0,73	0,31	0,3	0,36	0,67	0,65	0,26	0,47	0,76	1,08	0,44	0,53	1,24	0,8	0,45	0,56	0,63	0,69	0,11	0,10	0,28	0,27	σ	
0,36	0,34	0,53	0,57	0,36	0,46	0,79	0,71	0,04	0,48	1,04	1,14	0,62	0,54	1,14	0,81	0,24	0,53	0,7	1,24						
0,42	0,42	0,33	1,09	0,35	0,53	0,73	0,95	0,28	0,48	1	1,17	0,6	0,55	0,89	0,96	0,29	0,47	0,56	1,55						
0,36	0,35	0,37	1,14	0,32	0,42	0,75	0,65	0,44	0,42	0,36	1,06	0,43	0,56	1,02	1,06	0,52	0,54	0,71	1,47						
0,24	0,4	0,95	1,09	0,26	0,44	0,39	1,01	0,37	0,45	0,88	1,02	0,52	0,24	0,77	1	0,46	0,43	0,5	0,97						
0,24	0,32	0,31	0,93	0,34	0,34	0,42	0,77	0,36	0,53	0,74	0,61	0,6	0,2	1,16	0,94	0,58	0,58	0,64	1						
0,39	0,39	0,53	0,75	0,3	0,32	0,26	0,99	0,42	0,58	0,45	0,84	0,58	0,4	1,1	0,81	0,49	0,59	0,41	0,8						
0,41	0,41	0,63	0,91	0,35	0,46	0,57	0,6	0,38	0,4	0,78	1,05	0,35	0,5	1,25	0,83	0,57	0,46	0,66	0,71						
0,33	0,31	0,47	0,98	0,21	0,38	0,79	0,53	0,48	0,52	0,65	1,04	0,51	0,4	1,08	0,92	0,37	0,62	0,54	0,85						
0,36	0,45	0,51	0,73	0,31	0,23	0,75	0,32	0,47	0,53	0,92	0,71	0,43	0,51	0,94	0,4	0,42	0,6	0,84	0,94						
0,17	0,38	0,75	0,78	0,24	0,38	0,92	0,38	0,52	0,54	0,88	0,7	0,54	0,58	0,91	0,89	0,42	0,49	0,77	0,68						
0,33	0,41	0,28	0,73	0,31	0,36	1,1	0,49	0,47	0,5	0,1	1,03	0,41	0,57	1,18	0,95	0,29	0,52	0,62	0,52						
0,29	0,15	0,39	1,11	0,37	0,39	1	0,9	0,33	0,52	0,52	0,88	0,53	0,39	1,09	0,47	0,44	0,58	0,69	0,67						
0,28	0,5	0,54	0,42	0,43	0,36	1,31	1,23	0,52	0,57	0,72	1,09	0,45	0,3	1,12	0,83	0,51	0,44	0,57	0,6						
0,4	0,46	0,55	0,18	0,4	0,33	0,63	1,18	0,54	0,59	0,19	0,47	0,51	0,31	1,21	0,35	0,47	0,32	0,86	0,97						
0,39	0,51	0,81	0,6	0,18	0,36	0,52	1,16	0,55	0,56	0,73	0,91	0,47	0,28	1,2	0,76	0,46	0,35	0,57	0,91						
0,31	0,41	0,74	0,97	0,38	0,35	0,27	0,82	0,51	0,53	1,41	1,17	0,35	0,41	0,81	0,36	0,52	0,23	0,82	0,45						
0,41	0,47	0,62	0,64	0,36	0,35	0,85	0,64	0,43	0,49	1,15	0,89	0,24	0,29	0,97	0,87	0,39	0,27	0,95	0,73						
0,42	0,37	0,46	0,72	0,22	0,29	0,4	0,54	0,59	0,44	1,1	0,96	0,23	0,35	0,9	0,97	0,51	0,33	0,64	0,6						
0,44	0,32	0,48	0,85	0,38	0,25	1,1	0,87	0,51	0,53	1,18	0,34	0,33	0,31	1,55	0,89	0,47	0,24	0,58	0,79						
0,36	0,45	0,46	0,73	0,35	0,21	0,24	0,62	0,36	0,39	0,87	0,76	0,28	0,34	1,24	1,2	0,3	0,27	0,75	0,85						

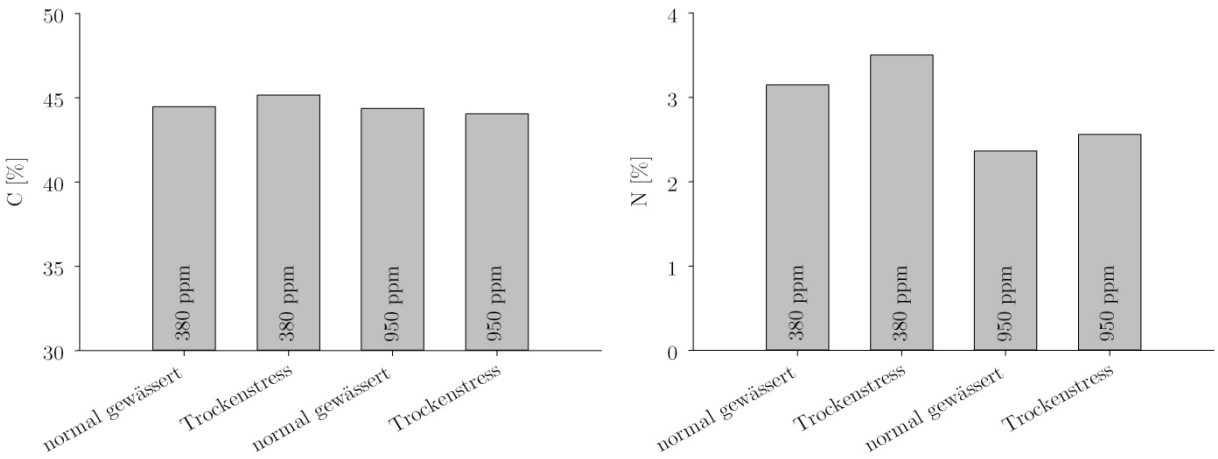


Abbildung 61: Kohlenstoffanteil [%] (links) und Stickstoffanteil [%] (rechts) im Blatt von *A. melanocarpa* zum Erntezeitpunkt.

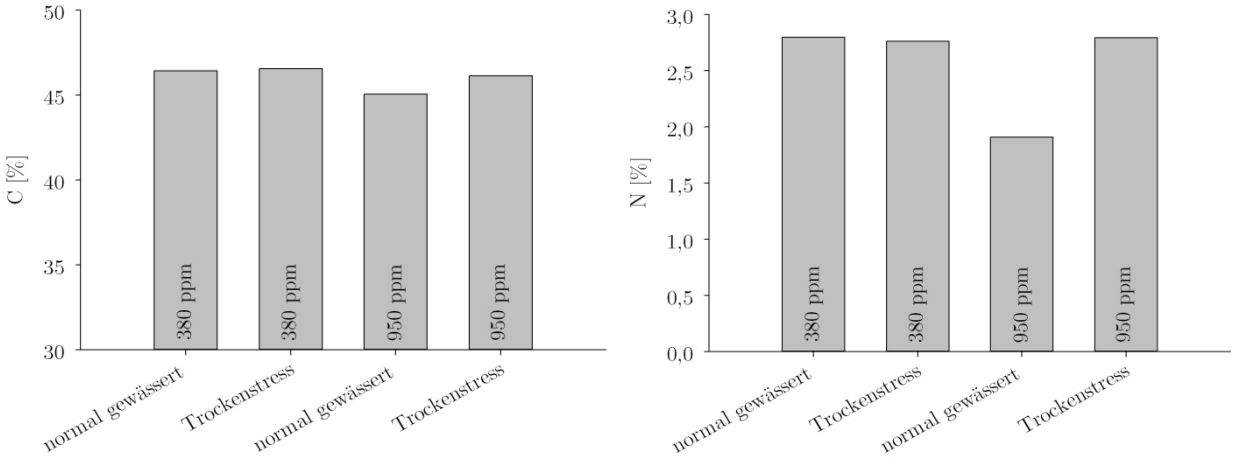


Abbildung 62: Kohlenstoffanteil [%] (links) und Stickstoffanteil [%] (rechts) im Blatt von *U. glabra* zum Erntezeitpunkt.

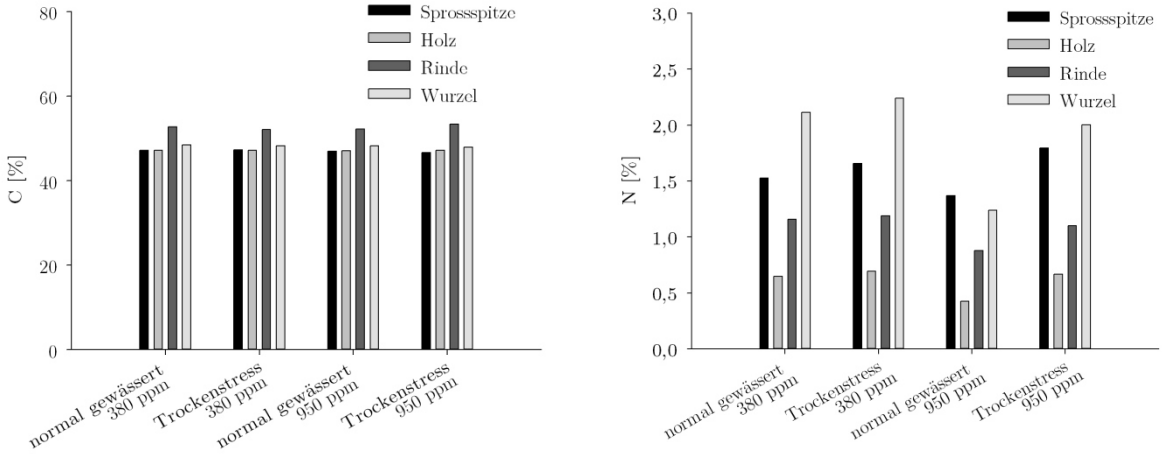


Abbildung 63: Kohlenstoffanteile [%] (links) und Stickstoffanteile [%] (rechts) in Sprossspitze, Holz (letzter Jahrring), Rinde & Wurzel von *A. melanocarpa*.

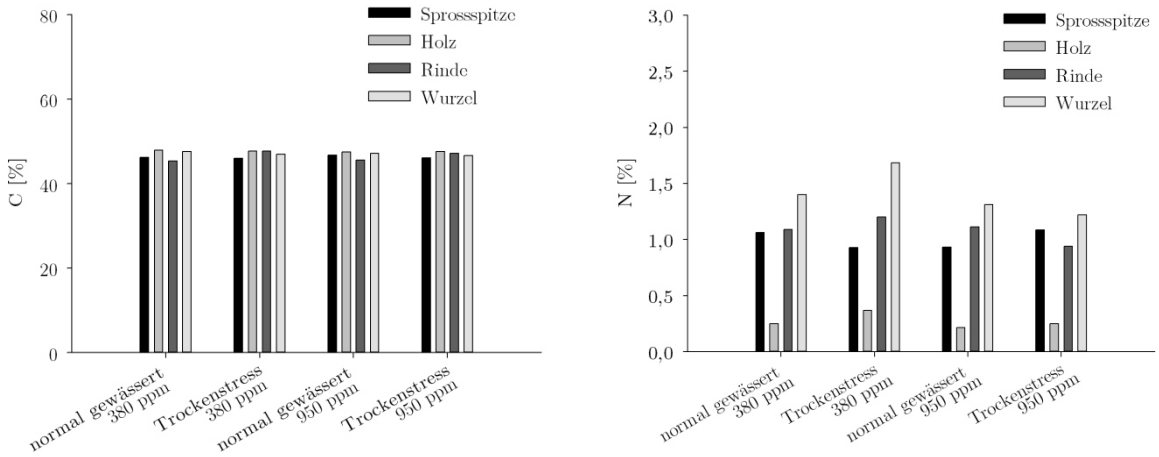


Abbildung 64: Kohlenstoffanteile [%] (links) und Stickstoffanteile [%] (rechts) in Sprossspitze, Holz (letzter Jahrring), Rinde & Wurzel von *U. glabra*.

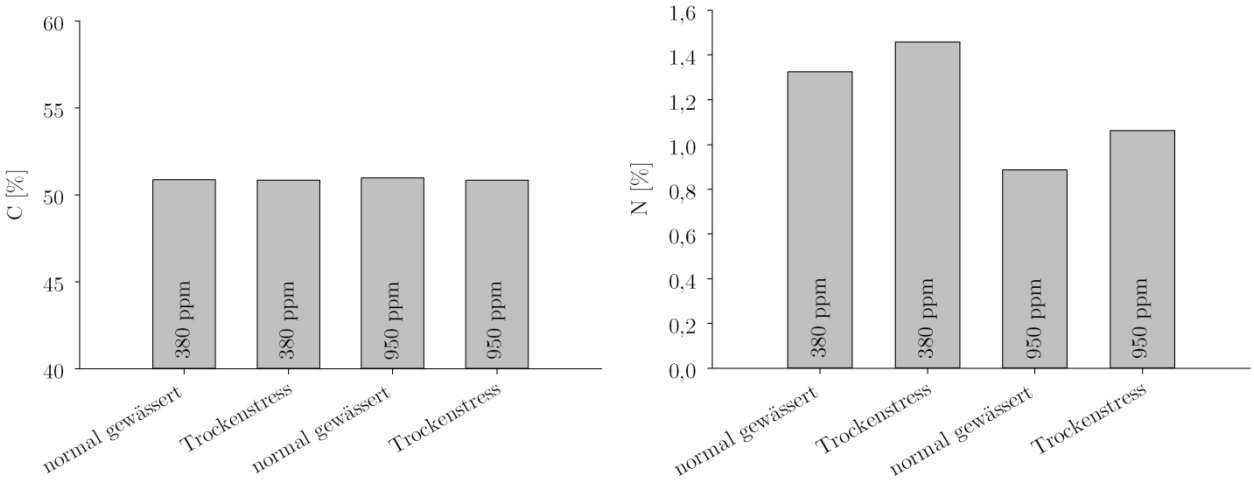


Abbildung 65: Kohlenstoffanteil [%] (links) und Stickstoffanteil [%] (rechts) in der Aroniabeere zum Erntezeitpunkt.

Tabelle 69: Erntemengen der Aroniabeere in g und wöchentlich ermittelter Durchmesser von zehn Beeren in mm.

	380 ppm normal Durchmesser (mm)	380 ppm normal Erntegewicht (g)	380 ppm Trockenstress Durchmesser (mm)	380 ppm Trockenstress Erntegewicht (g)	950 ppm normal Durchmesser (mm)	950 ppm normal Erntegewicht (g)	950 ppm Trockenstress Durchmesser (mm)	950 ppm Trockenstress Erntegewicht (g)
KW 30	1,05	44,975		0	1,2	151,67	1,1	52,116
	1,2				1,3		1,2	
	1,2				1,2		1,3	
	1,2				1,2		1,1	
	1,15				1,2		1,15	
	1,2				1,3		1,15	
	1,1				1,2		1,2	
	1,1				1,2		1,3	
	1,2				1,15		1,2	
	1,1				1,2		1,2	
KW 31	1,3	125,888	1,1	46,327	1,31	507,25	1,25	337,401
	1,2		1,15		1,3		1,25	
	1,2		1,15		1,25		1,3	
	1,3		1,21		1,3		1,25	
	1,1		1,15		1,4		1,31	
	1,2		1,15		1,29		1,39	
	1,19		1,12		1,29		1,35	
	1,2		1,19		1,2		1,2	
	1,25		1,15		1,21		1,5	
	1,28		1,1		1,3		1,22	
KW 32	1,25	185,03	1,2	187,749	1,3	181,841	1,35	338,267
	1,1		1,3		1,4		1,4	
	1,35		1,2		1,3		1,2	
	1,3		1,3		1,49		1,22	
	1,2		1,2		1,3		1,32	
	1,3		1,3		1,25		1,39	
	1,25		1,3		1,35		1,3	
	1,2		1,3		1,2		1,4	
	1,2		1,2		1,35		1,4	
	1,25		1,3		1,19		1,3	
KW 33	1,2	285,262	1,3	235,635	1,4	41,392	1,2	545,616
	1,25		1,3		1,35		1,35	
	1,19		1,3		1,2		1,2	
	1,3		1,2		1,2		1,4	
	1,3		1,35		1,15		1,3	
	1,25		1,3		1,25		1,4	
	1,3		1,32		1,3		1,25	
	1,25		1,35		1,4		1,4	
	1,15		1,3		1,3		1,4	
	1,3		1,2		1,45		1,4	
KW 34	1,3	349,864	1,4	655,131	1,35	244,654	1,3	400,422
	1,15		1,3		1,45		1,3	
	1,35		1,4		1,3		1,3	
	1,15		1,35		1,3		1,3	
	1,2		1,3		1,55		1,3	
	1,2		1,2		1,3		1,4	
	1,25		1,3		1,4		1,35	
	1,3		1,4		1,25		1,25	
	1,2		1,4		1,35		1,3	
	1,3		1,25		1,2		1,3	
KW 35/36		527,57		434,278		20,46		66,571
Σ	-	1518,59	-	1559,12	-	1147,27	-	1740,39
x_{arithm}	1,22	-	1,26	-	1,29	-	1,29	-
σ	0,07	-	0,09	-	0,09	-	0,09	-

8.Kapitel
Literatur

Abrams MD (1990) Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. Tree Physiology 7: 227–238

Adam NR, Wall GW, Kimball BA, Idso SB, Webber AN (2004) Photosynthetic down-regulation over long-term CO_2 enrichment in leaves of sour orange (*Citrus aurantium*) trees. New Phytologist 163: 341–347

Ainsworth EA, Long SP (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. New Phytologist 165: 351–371

Arend M, Fromm J (2007) Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. Tree Physiology 27: 985–992

Atkinson CJ, Taylor JM (1996) Effects of elevated CO_2 on stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings. New Phytologist 133: 617–626

Gartner BL, Roy J, Huc R (2003) Effects of tension wood on specific conductivity and vulnerability to embolism of *Quercus ilex* seedlings grown at two atmospheric CO_2 concentrations. Tree Physiology 23: 387–395

Barnett JR (1981) Xylem cell development. Castle House Publications Ltd., Turnbridge Wells, UK.

Beismann H, Schweingruber F, Speck T, Körner C (2002) Mechanical properties of spruce and beech wood grown in elevated CO_2. Trees 16: 511–518

Bernacchi CJ, Pimentel C, Long SP (2003) In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. Plant, Cell & Environment 26: 1419–1430

Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis Jr, A. R., Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. Plant, Cell & Environment 24: 253–259

Bindi M, Fibbi L, Miglietta F (2001) Free Air CO_2 Enrichment (FACE) of grapevine (*Vitis vinifera* L.): II. Growth and quality of grape and wine in response to elevated CO_2 concentrations. European Journal of Agronomy 14: 145–155

Bird SM, Gray JE (2003) Signals from the cuticle affect epidermal cell differentiation. New Phytologist 157: 9–23

Blaschke L, Forstreuter M, Sheppard LJ, Leith IK, Murray MB, Polle A (2002) Lignification in beech (*Fagus sylvatica*) grown at elevated CO_2 concentrations: interaction with nutrient availability and leaf maturation. Tree Physiology 22: 469–477

Blechschmidt J (2013) Taschenbuch der Papiertechnik, Carl Hanser Fachbuchverlag, München

Bowes G (1993) Facing the Inevitable: Plants and Increasing Atmospheric CO_2. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 44: 309–332

Bradford KJ, Hsiao TC (1982) Physiological Responses to Moderate Water Stress. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) Physiological Plant Ecology II. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 263–324

Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science 63: 625–644

Breitmaier E, Jung G, Breitmaier-Jung (2005) Organische Chemie: Grundlagen, Stoffklassen, Reaktionen, Konzepte, Molekülstruktur. Thieme, Stuttgart

Brownlee C (2001) The long and the short of stomatal density signals. Trends in Plant Science 6: 441–442

Burg SP, Burg EA (1969) Interaction of ethylene, oxygen and carbon dioxide in the control of fruit ripening. Plant Foods for Human Nutrition 19: 185–200

Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153: 376–387.

Calfapietra C, Gielen B, Galema, ANJ, Lukac M, Angelis P de, Moscatelli MC, Ceulemans R, Scarascia-Mugnozza G (2003) Free-air CO_2 enrichment (FACE) enhances biomass production in a short-rotation poplar plantation. Tree Physiologist 23: 805–814

Carter EB, Theodorou MK, Morris P (1997) Responses of *Lotus corniculatus* to environmental change I. Effects of elevated CO_2, temperature and drought on growth and plant development. New Phytologist 136: 245–253

Ceulemans R, Mousseau M (1994) Tansley Review No. 71 Effects of elevated atmospheric CO_2 on woody plants. New Phytologist 127: 425–446

Chandra A, Pathak PS, Bhatt RK, Dubey A (2004) Variation in Drought Tolerance of Different Stylosanthes Accessions. Biologia Plantarum 48: 457–460

Chaves MM (2002) How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. Annals of Botany 89: 907–916

Cole CT, Anderson JE, Lindroth RL, Waller DM (2010) Rising concentrations of atmospheric CO_2 have increased growth in natural stands of quaking aspen (*Populus tremuloides*). Global Change Biology 16: 2186–2197

Cotrufo MF, Ineson P, Scott A (1998) Elevated CO_2 reduces the nitrogen concentration of plant tissues. Global Change Biology 4: 43–54

Couteaux M, Kurz C, Bottner P, Raschi A (1999) Influence of increased atmospheric CO_2 concentration on quality of plant material and litter decomposition. Tree Physiology 19: 301–311

Cure JD, Acock B (1986) Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. Agricultural and Forest Meteorology 38: 127–145

Curtis PS, Wang X (1998) A meta-analysis of elevated CO_2 effects on woody plant mass, form, and physiology. Oecologia 113: 299–313

Cutler JM, Rains DW, Loomis RS (1977) The Importance of Cell Size in the Water Relations of Plants. Physiologia Plantarum 40: 255–260

Dallwitz MJ (1980) A general system for coding taxonomic descriptions. Taxon 29: 41-6

Dallwitz MJ, Paine TA, Zurcher EJ (1993 onwards) User`s Guide to the DELTA System: a General System for Processing Taxonomic Descriptions. 4th edition. http://biodiversity.uno.edu/delta/

Dallwitz MJ, Paine TA, Zurcher EJ (1995 onwards) User`s Guide to Intkey: a Program for Interactive Identification and Information Retrieval. 1st edition. http://biodiversity.uno.edu/delta/

Dallwitz MJ, Paine TA, Zurcher EJ (1998) Interactive keys. In: Information Technology, Plant Pathology and Biodiversity, pp. 201-212. (Eds Bridge P, Jeffries P, Morse DR, and Scott PR) (CAB International: Wallingford)

Davies WJ (2000) Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in drying soil: exploitation of the plants' chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. Journal of Experimental Botany 51: 1617–1626

Dieleman WIJ, Vicca S, Dijkstra FA, Hagedorn F, Hovenden MJ, Larsen KS, Morgan JA, Volder A, Beier C, Dukes JS, King J, Leuzinger S, Linder S, Luo Y, Oren R, Angelis P de, Tingey D, Hoosbeek MR, Janssens IA (2012) Simple additive effects are rare: a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO_2 and temperature. Global Change Biology 18: 2681–2693

Digby J, Wareing PF (1966) The Effect of Applied Growth Hormones on Cambial Division and the Differentiation of the Cambial Derivatives. Annals of Botany 30: 539-548.

Doenecke D, Karlson P (2005) Karlsons Biochemie und Pathobiochemie. Thieme, Stuttgart

Doley D, Leyton L (1968) Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. New Phytologist 67: 579–594

Drake BG (1992) A Field-Study of the Effects of Elevated CO_2 on Ecosystem Processes in a Chesapeake Bay Wetland. Australian Journal of Botany 40: 579-595

Drake BG, Gonzalez-Meler MA, Long SP (1997) More Efficient Plants: A Consequence of Rising Atmospheric CO_2? Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 48: 609–639

Driscoll SP, Prins A, Olmos E, Kunert KJ, Foyer CH (2006) Specification of adaxial and abaxial stomata, epidermal structure and photosynthesis to CO_2 enrichment in maize leaves. Journal of Experimental Botany 57: 381–390

Düll R, Kutzelnigg H (2011) Taschenlexikon der Pflanzen Deutschlands und angrenzender Länder: Die häufigsten mitteleuropäischen Arten im Porträt. Quelle & Meyer, Wiebelsheim

Duursma RA, Barton CV, Lin Y, Medlyn BE, Eamus D, Tissue DT, Ellsworth DS, McMurtrie RE (2014) The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. Agricultural and Forest Meteorology 189-190: 2–10

Ehleringer J, Björkmann O (1977) Quantum Yields for CO_2 Uptake in C3 and C4 Plants: Dependence on Temperature, CO_2, and O_2 Concentration. Plant Physiology 59: 86-90

Ehleringer JR, Cerling TE (1995) Atmospheric CO_2 and the ratio of intercellular to ambient CO_2 concentrations in plants. Tree Physiology 15: 105–111

Eriksson ME, Israelsson M, Olsson O, Moritz T (2000) Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. Nature Biotechnology 18: 784–788

Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. Oecologia 78: 9–19

Evert RF, Eichhorn SE, Langenfeld-Heyser R, Esau K (2009) Esaus Pflanzenanatomie: Meristeme, Zellen und Gewebe der Pflanzen - ihre Struktur, Funktion und Entwicklung. de Gruyter, Berlin

Fralish JS, Franklin SB (2002) Taxonomy and ecology of woody plants in North American forests (excluding Mexico and subtropical Florida). Wiley, New York

Gallois J, Woodward C, Reddy G, Sablowski R (2002) Combined Shoot Meristemless and Wuschel trigger ectopic organogenesis in Arabidopsis. Development 129: 3207–3218

Gartner BL (1995) Plant stems: Physiology and functional morphology. Academic Press, San Diego, CA

Gifford RM, Barrett DJ, Lutze JL (2000) The effects of elevated [CO_2] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues. Plant and Soil 224: 1–14

Govindjee (1982) Photosynthesis. Vol. 2. Development, carbon metabolism, and plant productivity. Academic Press, New York

Granier A, Reichstein M, Bréda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grünwald T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H, Keronen P, Knohl A, Köstner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J, Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Rebmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala T, Wang Q (2007) Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and Forest Meteorology 143: 123–145

Graven HD, Keeling RF, Piper SC, Patra PK, Stephens BB, Wofsy SC, Welp LR, Sweeney C, Tans PP, Kelley JJ, Daube BC, Kort EA, Santoni GW, Bent JD (2013) Enhanced seasonal exchange of CO_2 by northern ecosystems since 1960. Science 341: 1085–1089

Grill D, Keppel H (2008) Alte Apfel- und Birnensorten für den Streuobstbau, 2nd edn. Stocker, Graz

Groom PK, Lamont BB (1997) Xerophytic implications of increased sclerophylly: interactions with water and light in *Hakea psilorrhyncha* seedlings. New Phytologist 136: 231–237

Gunderson CA, Wullschleger SD (1994) Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO_2: A broader perspective. Photosynthesis Research 39: 369–388

Haring DA, Korner C (2004) CO_2 enrichment reduces the relative contribution of latex and latex-related hydrocarbons to biomass in *Euphorbia lathyris*. Plant, Cell & Environment 27: 209–217

Harz K (2005) Bäume und Sträucher: Blätter, Blüten, Früchte der heimischen Arten, 12th edn. blv Buchverlag, München

Hattenschwiler S, Miglietta F, Raschi A, Koner C (1997) Thirty years of in situ tree growth under elevated CO_2: a model for future forest responses? Global Change Biology 3: 463–471

Hattenschwiler S, Schweingruber FH, Korner C (1996) Tree ring responses to elevated CO_2 and increased N deposition in *Picea abies*. Plant, Cell Environment 19: 1369–1378

Hattenschwiler S, Zumbrunn T (2006) Hemiparasite abundance in an alpine treeline ecotone increases in response to atmospheric CO_2 enrichment. Oecologia 147: 47–52

Heath, OVS, Meidner H, Spanner DC (1967) Compensation Points and Carbon Dioxide Enrichment for Lettuce Grown Under Glass in Winter. Journal of Experimental Botany 18: 746–751

Helbig M (2012) Einflüsse von erhöhtem CO_2 und Trockenstress auf Physiologie und Anatomie von *Populus x canéscens* und *Fagus sylvatica*. Doktorarbeit AG Fromm, Universität Hamburg

Hetherington AM, Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature 424: 901–908

Hübner J (2009) Aloe, Ginkgo, Mistel & Co: Ergänzende Wirkstoffe in der Krebsbehandlung. Schattauer, Stuttgart

Hübner J, Bamberg M (2008) Komplementäre Onkologie: Supportive Maßnahmen und evidenzbasierte Empfehlungen. Schattauer, Stuttgart

Hungate BA, Canadell J, Chapin FS (1996) Plant Species Mediate Changes in Soil Microbial N in Response to Elevated CO_2. Ecology 77: 2505–2515

Jach ME, Ceulemans R (1999) Effects of elevated atmospheric CO_2 on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. Tree Physiology 19: 289–300

Johnson, Dale W. (2006): Progressive N Limitation in Forests: Review and Implication for long-term responses to elevated CO_2. Ecology 87: 64–75

Jones HG (1989) Plants under stress: Biochemistry, physiology, and ecology and their application to plant improvement. Cambridge Univ. Press, Cambridge

Kaakinen S, Kostiainen K, Ek F, Saranpaa P, Kubiske ME, Sober J, Karnosky DF, Vapaavuori E (2004) Stem wood properties of *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* and *Acer saccharum* saplings after 3 years of treatments to elevated carbon dioxide and ozone. Global Change Biology 10: 1513–1525

Kilpelainen A, Peltola H, Ryyppo A, Sauvala K, Laitinen K, Kellomaki S (2003) Wood properties of Scots pines (*Pinus sylvestris*) grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration. Tree Physiology 23: 889–897

Kirkham MB (2011) Elevated carbon dioxide: Impacts on soil and plant water relations. CRC Press, Boca Raton

Koricheva J, Larsson S, Haukioja E, Keinänen M, Keinanen M (1998) Regulation of Woody Plant Secondary Metabolism by Resource Availability: Hypothesis Testing by Means of Meta-Analysis. Oikos 83: 212-226

Körner C, Asshoff R, Bignucolo O, Hättenschwiler S, Keel SG, Peláez-Riedl S, Pepin S, Siegwolf, Rolf T W, Zotz G (2005) Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO_2. Science 309: 1360–1362

Körner C, Basler D (2010) Plant science. Phenology under global warming. Science 327: 1461–1462

Kozlowski TT, Pallardy SG (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. Botanical Review 68: 270–334

Kurz WA, Stinson G, Rampley GJ, Dymond CC, Neilson ET (2008) Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. 105: 1551–1555

Larcher W (2001) Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 6th edn. Ulmer, Stuttgart

Lawlor DW, Tezara W (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. Annals of Botany 103: 561–579

Lawlor DW, Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature 401: 914–917

Li F, Kang S, Zhang J, Cohen S (2003). Effects of atmospheric CO_2 enrichment, water status and applied nitrogen on water- and nitrogen-use efficiencies of wheat. Plant and Soil 254: 279–289

LI-COR Biosciences I (2012) Using the LI-6400 / LI-6400XT Potable Photosynthesis System, 10th edn, Lincoln, Nebraska

Lieberei R, Reisdorff C (2012) Nutzpflanzen, 8th edn. Thieme Verlag

Lu Y, Duan B, Zhang X, Korpelainen H, Berninger F, Li C (2009a) Intraspecific variation in drought response of *Populus cathayana* grown under ambient and enhanced UV-B radiation. Annals of Forest Science 66: 613

Lu Y, Duan B, Zhang X, Korpelainen H, Li C (2009b) Differences in growth and physiological traits of *Populus cathayana* populations as affected by enhanced UV-B radiation and exogenous ABA. Environmental and Experimental Botany 66: 100–109

Luo, Y.; Su, B.; Currie, W. S.; Dukes, J. S.; Finzi, A. C.; Hartwig, U. et al. (2004) Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. Bioscience 54: 731–739

Lüttge U, Kluge M, Thiel G (2010) Botanik: Die umfassende Biologie der Pflanzen, 1st edn. Wiley-VCH, Weinheim

Madhu, M. and Hatfield, J. (2014) Interaction of Carbon Dioxide Enrichment and Soil Moisture on Photosynthesis, Transpiration, and Water Use Efficiency of Soybean. Agricultural Sciences, 5, 410-429

Maksimov NA, Yapp RH (1929) The Plant in Relation to Water: A Study of the Physiological Basis of Drought Resistance. G. Allen & Unwin Limited, London

Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants, 2nd edn., Academic Press, London

Mazza G, Shi J, Le Maguer M (2002) Functional foods: Biochemical and processing aspects. CRC Press, Boca Raton

McCree KJ, Davis SD (1974) Effect of Water Stress and Temperature on Leaf Size and on Size and Number of Epidermal Cells in Grain *Sorghum*. Crop Science 14: 751-755

McNaughton KG, Jarvis PG (1991) Effects of spatial scale on stomatal control of transpiration. Agricultural and Forest Meteorology 54: 279–302

Medrano H, Parry, M A J, Socias X, Lawlor DW (1997) Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. Annals Applied Biology 131: 491–501

Miller-Rushing AJ, Primack RB, Templer PH, Rathbone S, Mukunda S (2009) Long-term relationships among atmospheric CO_2, stomata, and intrinsic water use efficiency in individual trees. American Journal of Botany 96: 1779–1786

Modrzejewski A (2010) Grundlegende Irrtümer der modernen Medizin: Über Angst machende Mythen und Märchen, die wissenschaftlich anerkannt, jedoch nicht wissenschaftlich bewiesen sind; weniger Medikamente retten Leben. Books on Demand GmbH, Norderstedt

Mohr H, Schopfer P (1992) Pflanzenphysiologie. 4th edn. Springer, Berlin

Mohr R (2008) Statistik für Ingenieure und Naturwissenschaftler: Grundlagen und Anwendung statistischer Verfahren, 2nd edn. expert-Verlang, Renningen

Moore BD, Cheng S, Sims D, Seemann JR (1999) The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO_2. Plant, Cell & Environment 22: 567–582

Morgan PW, He C, De Greef, J. A., De Proft, M. P. (1990) Does Water Deficit Stress Promote Ethylene Synthesis by Intact Plants? Plant Physiology 94: 1616–1624

Morison, JIL (1998) Stomatal response to increased CO_2 concentration. Journal of Experimental Botany 49: 443–452

Nabors MW, Scheibe R (2007) Botanik. Pearson Education, München

National Oceanic & Atmospheric Admisitration (NOAA) (2014) Recent Monthly Average Mauna Loa CO_2 (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/#mlo_growth): Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/) und Dr. Ralph Keeling, Scripps Institution of Oceanography (scrippsco2.ucsd.edu/) (abgerufen 26. Mai 2014)

Niinemets Ü (2010) Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. Forest Ecology and Management 260: 1623–1639

Norby RJ, Delucia EH, Gielen B, Calfapietra C, Giardina CP, King JS, Ledford J, McCarthy HR, Moore, David J P, Ceulemans R, Angelis P de, Finzi AC, Karnosky DF, Kubiske ME, Lukac M, Pregitzer KS, Scarascia-Mugnozza GE, Schlesinger WH, Oren R (2005) Forest response to elevated CO_2 is conserved across a broad range of productivity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102: 18052–18056

Norby RJ, Todd DE, Fults J, Johnson DW (2001) Allometric determination of tree growth in a CO_2-enriched sweetgum stand. New Phytologist 150: 477–487

Norby RJ, Wullschleger SD, Gunderson CA, Johnson DW, Ceulemans R (1999) Tree responses to rising CO_2 in field experiments: implications for the future forest. Plant, Cell & Environment 22: 683–714

Ogaya R, Penuelas J (2006) Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. Plant Biology 50: 373–382

Pegoraro E, Rey A, Barron-Gafford G, Monson R, Malhi Y, Murthy R (2005) The interacting effects of elevated atmospheric CO_2 concentration, drought and leaf-to-air vapour pressure deficit on ecosystem isoprene fluxes. Oecologia 146: 120–129

Poorter H (1993) Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO_2 concentration. Vegetatio 104-105: 77–97

Poorter H, Nagel O (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO_2, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology 27: 595-607

Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytologist 182: 565–588

Poorter H, van Berkel Y, Baxter R, Den Hertog J, Dijkstra P, Gifford RM, Griffin KL, Roumet C, Roy J, Wong SC (1997) The effect of elevated CO_2 on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C3 species. Plant, Cell & Environment 20: 472–482

Pritchard SG, Rogers HH, Prior SA, Peterson CM (1999) Elevated CO_2 and plant structure: a review. Global Change Biology 5: 807–837

Qian H, Joseph R, Zeng N (2010) Enhanced terrestrial carbon uptake in the Northern High Latitudes in the 21st century from the Coupled Carbon Cycle Climate Model Intercomparison Project model projections. Global Change Biology 16: 641–656

Quarrie SA, Jones HG (1977) Effects of Abscisic Acid and Water Stress on Development and Morphology of Wheat. Journal of Experimental Botany 28: 192–203

Radoglou KM, Jarvis PG (1990a) Effects of CO_2 Enrichment on 4 Poplar Clones 1. Growth and Leaf Anatomy. Annals of Botany 65: 617–626

Radoglou KM, Jarvis PG (1990b) Effects of CO_2 Enrichment on 4 Poplar Clones 2. Leaf Surface-Properties. Annals of Botany 65: 627–632

Raeini-Sarjaz M, Barthakur NN, Arnold NP, Jones, P. J. H. (1998) Water Stress, Water Use Efficiency, Carbon Isotope Discrimination and Leaf Gas Exchange Relationships of the Bush Bean. Journal of Agro Crop Science 180: 173–179

Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (2006) Biologie der Pflanzen, 4th edn. de Gruyter, Berlin

Reyer C, Lasch-Born P, Suckow F, Gutsch M, Murawski A, Pilz T (2014) Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. Annals of Forest Science 71: 211–225

Rice-Evans CA, Miller NJ, Paganga G (1996) Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. Free Radical Biology and Medicine 20: 933–956

Richter HG, Dallwitz MJ (2000 onwards) Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. In English, French, German and Spanish. Version: 4th May 2000.

Ridoutt BG, Pharis RP, Sands R (1996) Fibre length and gibberellins A1 and A20 are decreased in Eucalyptus globules by acylcyclohexanedione injected into the stem. Plant Physiology 96: 559–566

Riviere-Rolland H, Contard P, Betsche T (1996) Adaptation of pea to elevated atmospheric CO_2: Rubisco, phosphoenolpyruvate carboxylase and chloroplast phosphate translocator at different levels of nitrogen and phosphorus nutrition. Plant, Cell & Environment 19: 109–117

Rogers HH, Runion G, Krupa SV (1994) Plant responses to atmospheric CO_2 enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. Environmental Pollution 83: 155–189

Sage RF (1994) Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO_2: The gas exchange perspective. Photosynthesis Research 39: 351–368

Sage RF, Kubien DS (2007) The temperature response of C(3) and C(4) photosynthesis. Plant, Cell & Environment 30: 1086–1106

Sage RF, Way DA, Kubien DS (2008) Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. Journal of Experimental Botany 59: 1581–1595

Salleo S, Gullo MA (1990) Sclerophylly and Plant Water Relations in Three Mediterranean *Quercus* Species. Annals of Botany 65: 259–270

Sardans J, Peñuelas J (2005) Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. Soil Biology and Biochemistry 37: 455–461

Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M (2008) Changes in soil enzymes related to C and N cycle and in soil C and N content under prolonged warming and drought in a Mediterranean shrubland. Applied Soil Ecology 39: 223–235

Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J (2012) The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14: 33–47

Saxe H, Ellsworth DS, Heath J (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO_2 atmosphere. New Phytologist 139: 395–436

Scheller HV, Ulvskov P (2010) Hemicelluloses. Annual Review of Plant Biology 61: 263–289

Schwerdtfeger F (1981) Die Waldkrankheiten: Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes, 4th edn. Parey, Hamburg

Sims DA, Seemann JR, Luo Y (1998) Elevated CO_2 concentration has independent effects on expansion rates and thickness of soybean leaves across light and nitrogen gradients. Journal of Experimental Botany 49: 583–591

Smith TM, Smith RL, Kratochwil A (2009) Ökologie, 6th edn. Pearson Studium, München

Spence RD, Wu H, Sharpe, PJH, Clark KG (1986) Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. Plant, Cell & Environment 9: 197–202

Staudt M, Joffre R, Rambal S, Kesselmeier J (2001) Effect of elevated CO_2 on monoterpene emission of young *Quercus ilex* trees and its relation to structural and ecophysiological parameters. Tree Physiology 21: 437–445

Stevens, PF (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]

Stiling P, Cornelissen T (2007) How does elevated carbon dioxide (CO_2) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO_2 -mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. Global Change Biology 13: 1823–1842

Stinziano J, Way D (2014) Combined effects of rising CO_2 and temperature on boreal forests: growth, physiology and limitations. Botany (Published on the web 28 March 2014, this paper is part of a Special Issue entitled "New Frontiers in Tree Biology)

Stitt, M. (1991): Rising CO_2 levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. Plant, Cell & Environment 14: 741–762

Stocker T, Alexander L, Allen M (2013) Climate Change 2013: The physical science basis; Working Group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva

Taub DR, Wang X (2008) Why are nitrogen concentrations in plant tissues lower under elevated CO_2? A critical examination of the hypotheses. Journal of Integrated Plant Biology 50: 1365–1374

Taylor G, Tallis MJ, Giardina CP, Percy KE, Miglietta F, Gupta PS, Gioli B, Calfapietra C, Gielen B, Kubiske ME, Scarascia-Mugnozza GE, Kets K, Long SP, Karnosky DF (2008) Future atmospheric CO_2 leads to delayed autumnal senescence. Global Change Biology 14: 264–275

Temperton VM, Millard P, Jarvis PG (2003) Does elevated atmospheric carbon dioxide affect internal nitrogen allocation in the temperate trees *Alnus glutinosa* and *Pinus sylvestris*? Global Change Biology 9: 286–294

Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytologist 119: 345–360

Wagenführ A, Scholz F (2012) Taschenbuch der Holztechnik, Fachbuchverlag Leipzig, München

Wagner F, Below R, Klerk PD, Dilcher DL, Joosten H, Kurschner WM, Visscher H (1996) A natural experiment on plant acclimation: lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO_2 increase. Proceedings of the National Academy of Sciences 93: 11705–11708

Wand, Stephanie J. E., Midgley GF, Jones MH, Curtis PS (1999) Responses of wild C4 and C3 grass (*Poaceae*) species to elevated atmospheric CO_2 concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. Global Change Biology 5: 723–741

Wang X (2007) Effects of species richness and elevated carbon dioxide on biomass accumulation: a synthesis using meta-analysis. Oecologia 152: 595–605

Wareing PF (1958) Interaction between Indole-acetic Acid and Gibberellic Acid in Cambial Activity. Nature 181: 1744–1745

Watanabe Y, Satomura T, Sasa K, Funada R, Koike T (2010) Differential anatomical responses to elevated CO_2 in saplings of four hardwood species. Plant, Cell & Environment. 33: 1101–1111

Watson L, Dallwitz MJ, Gibbs AJ, Pankhurst RJ (1988) Automated taxonomic descriptions. In "Prospects in Systematics", pp. 292-304. (Ed. Hawksworth DL) (Clarendon Press: Oxford)

Weiler EW, Nover L (2008) Allgemeine und molekulare Botanik, 1st edn. Thieme, Stuttgart

Willför S, Sundberg A, Pranovich A, Holmbom B (2005) Polysaccharides in some industrially important hardwood species. Wood Science and Technology 39: 601–617

Wilson PJ, Thompson KE, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143: 155–162

Winner WE, Pell EJ, Roy J (1991) Response of Plants to Multiple Stresses. Elsevier Science, San Diego

Witkowsi ET, Lamont BB (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia 88: 486–493

Wolfe, David W.; Gifford, Roger M.; Hilbert, D; Luo, Y (1998): Integration of photosynthetic acclimation to CO_2 at the whole-plant level. Global Change Biology 4: 879–893

Woodward FI, Kelly CK (1995) The influence of CO_2 concentration on stomatal density. New Phytologist 131: 311–327

Woodward FI, Lake JA, Quick WP (2002) Stomatal development and CO_2: ecological consequences. New Phytologist 153: 477–484

Wookey PA, Robinson CH, Parsons AN, Welker JM, Press MC, Callaghan TV, Lee JA (1995) Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high Arctic polar semi-desert, Svalbard. Oecologia 102: 478–489

Wullschleger SD, Tschaplinski TJ, Norby RJ (2002) Plant water relations at elevated CO_2 - implications for water-limited environments. Plant, Cell & Environment 25: 319–331

Xu Z, Zhou G (2008) Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. Journal of Experimental Botany 59: 3317–3325

Xu Z, Zhou G, Wang Y (2007) Combined effects of elevated CO_2 and soil drought on carbon and nitrogen allocation of the desert shrub *Caragana intermedia*. Plant and Soil 301: 87–97

Yasue K, Funada R, Kobayashi O, Ohtani J (2000) The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors. Trees 14: 223–229

Yazaki K, Funada R, Mori S, Maruyama Y, Abaimov AP, Kayama M, Koike T (2001) Growth and annual ring structure of *Larix sibirica* grown at different carbon dioxide concentrations and nutrient supply rates. Tree Physiology 21: 1223–1229

Yazaki K, Maruyama Y, Mori S, Koike T, Funada R (2005) Effects of elevated carbon dioxide concentration on wood structure and formation in trees. In: Omasa K, Nouchi I, Kok LJ (eds) Plant Responses to Air Pollution and Global Change. Springer Japan, Tokyo

Yin X (2002) Responses of leaf nitrogen concentration and specific leaf area to atmospheric CO_2 enrichment: a retrospective synthesis across 62 species. Global Change Biology 8: 631–642

Zeiger E, Farquhar GD (1987) Stomatal function. Stanford University Press, Stanford, California.

Zheng Y, Wang CY, Wang SY, Zheng W (2003) Effect of high-oxygen atmospheres on blueberry phenolics, anthocyanins, and antioxidant capacity. Journal of Agricultural and Food Chemistry 51: 7162–7169