

CO₂-Reaktion von Wiesenpflanzenarten und Genotypen

Andreas LÜSCHER, Kaspar RÜEGG und Josef NÖSBERGER, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

Wie die Vegetation auf die andauernde Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration reagieren wird, kann heute nur ungenügend abgeschätzt werden. Unsere Ergebnisse zeigen, dass sich Pflanzenarten in ihrer CO₂-Reaktion unter Feldbedingungen stark unterscheiden. Genetische Variabilität in der CO₂-Reaktion konnte nicht festgestellt werden. Es wird erwartet, dass vor allem Leguminosen von einer CO₂-Erhöhung profitieren werden.

Die CO₂(Kohlendioxid)-Konzentration in der Atmosphäre ist seit der Industrialisierung von 280 ppm auf den heutigen Wert von 350 ppm (0,035 %) angestiegen. Es wird erwartet, dass die CO₂-Konzentration bis in 70 Jahren ca. 600 ppm (0,060 %) betragen wird. Die möglichen Auswirkungen dieses CO₂-Anstieges auf die Vegetation der Erde haben kontroverse Diskussionen unter Wissenschaftlern und in der Öffentlichkeit ausgelöst. Leider stehen bis heute nur ungenügend Daten zur Verfügung, um den Effekt des CO₂-Anstieges auf die Vegetation fundiert abschätzen zu können.

Aufgrund von Gewächshaus- und Klimakammerversuchen weiss man, dass das Pflanzenwachstum durch erhöhtes CO₂ allgemein gefördert wird. Die Pflanzenarten können sich in ihrer Reaktion auf das CO₂-Angebot jedoch stark unterscheiden.

Deshalb muss befürchtet werden, dass in gemischten Beständen, wie zum Beispiel in Wiesen, bei erhöhter CO₂-Konzentration Veränderungen in der botanischen Zusammensetzung auftreten werden. Einzelne Arten, welche besonders stark von einer CO₂-Erhöhung profitieren, könnten die Arten mit einer schwachen CO₂-Reaktion zurückdrängen. Weltweit, und ganz besonders in der Schweiz, bedecken Wiesen einen grossen Teil der bewachsenen Fläche. CO₂-bedingte Veränderungen in Wiesen wären deshalb von grosser ökologischer und wirtschaftlicher Bedeutung. Die heutigen Erkenntnisse basieren nahezu ausschliesslich auf Topfversuchen an Einzelpflanzen mit sehr guter Nährstoffversorgung. Die Extrapolation auf gemischte Bestände unter Feldbedingungen ist also kaum möglich. Zudem hat man bis heute fast ausschliesslich nach Unter-

schieden in der CO₂-Reaktion von Pflanzenarten geforscht. Unterschiede in der CO₂-Reaktion von einzelnen Genotypen einer Pflanzenart wurden bis heute nicht untersucht. Damit wird jedoch ein wesentlicher Aspekt von natürlichen Systemen ausser acht gelassen. Würden sich die Genotypen einer Pflanzenart in ihrer CO₂-Reaktion sehr stark unterscheiden, so wäre eine natürliche Selektion möglich, die in Zukunft diejenigen Genotypen begünstigt, die besonders stark von einer CO₂-Erhöhung profitieren. Damit könnten sich die Pflanzenarten an die veränderten Umweltbedingungen anpassen, und die oben beschriebene Verdrängung einzelner Arten könnte so verhindert werden. Die genetische Vielfalt hätte also einen positiven Effekt auf die Stabilität der botanischen Zusammensetzung.

Wissenslücken schliessen

Aufgrund der oben beschriebenen Wissenslücken prüfen wir in unserem Versuch, wie verschiedene Wiesenpflanzen im Freiland auf eine CO₂-Erhöhung rea-



Abb. 1. Erntearbeiten auf einer mit CO₂ begasten Versuchsfläche. Aus den senkrechten, schwarzen Rohren strömt CO₂ angereicherte Luft und wird mit dem Wind über die Versuchsfläche verteilt.

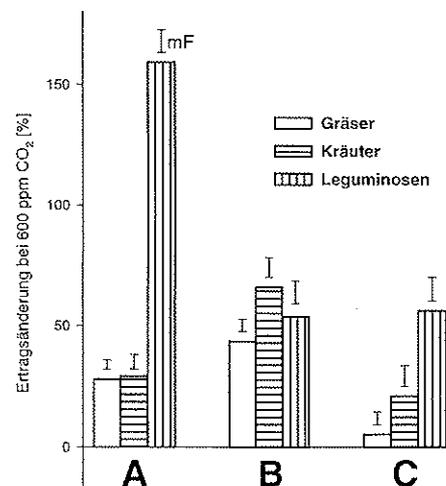


Abb. 2. Relative Ertragsveränderung bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration von zwölf Wiesenpflanzenarten, zusammengefasst in die drei Artengruppen Gräser, Kräuter und Leguminosen. (A) Sommer/Herbst 1993, (B) Frühling 1994, (C) Sommer/Herbst 1994. mF = mittlerer Fehler.



Abb. 3. Kleearten zeigten eine besonders starke Reaktion auf eine CO₂-Erhöhung in der Atmosphäre. Rotklee oben, Weissklee unten.

Tab. 1. Ertragsveränderung (in %) bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration (600 ppm) im Vergleich zur Ertragsleistung bei heutiger CO₂-Konzentration (350 ppm). Dargestellt sind die Resultate der drei Erhebungsperioden Sommer/Herbst 1993, Frühling 1994 und Sommer/Herbst 1994.

Erhebungsperiode Pflanzenart	Sommer/Herbst 1993	Frühling 1994	Sommer/Herbst 1994
Gräser			
Fromental	+ 19	+39	-27
Knautgras	+ 21	+64	-14
Wiesenschwingel	+ 27	+47	+58
Wolliges Honiggras	+ 44	+62	+19
Italienisches Raigras	+ 17	+28	+20
Englisches Raigras	+ 18	+29	+ 7
Goldhafer	+ 53	+41	- 4
Kräuter			
Scharfer Hahnenfuss	+ 7	+90	+24
Sauerampfer	+ 43	+61	+47
Blacke	+ 41	+50	- 3
Leguminosen			
Rotklee	+137	+32	+39
Weissklee	+184	+84	+76
mittlerer Fehler	10,5	13,3	14,3

gieren. Das Ziel dieses Versuches ist es, die CO₂-Reaktion verschiedener **Pflanzenarten** als auch die CO₂-Reaktion verschiedener **Genotypen** zu erheben. Damit können Aussagen gemacht werden, einerseits über mögliche Veränderungen in der Konkurrenzkraft der Arten und andererseits über eine mögliche Anpassung an erhöhte CO₂-Konzentrationen durch natürliche Selektion. Solche Daten sind unerlässlich für Langzeitprognosen der Auswirkungen einer CO₂-Erhöhung auf die botanische Zusammensetzung von Naturwiesen.

Arten reagieren unterschiedlich

Alle Pflanzenarten zeigten im ersten Versuchsjahr eine positive Reaktion auf eine Erhöhung der CO₂-Konzentration (Tab. 1). Die CO₂-Reaktionen der drei Gruppen Gräser, Kräuter und Leguminosen unterschieden sich jedoch sehr stark (Abb. 2A). Die Leguminosen zeigten mit einer Ertragssteigerung von +159 % eine fünfmal grössere Reaktion als die Pflanzenarten, die keinen Luftstickstoff binden können (Gräser und Kräuter). Dies resultierte in einer hoch signifikanten Art x CO₂-Interaktion* (Tab. 2). Innerhalb der dargestellten Gruppen unterschieden sich die CO₂-Reaktionen der einzelnen Arten jedoch nicht signifikant voneinander.

Der Vorteil in der CO₂-Reaktion der Leguminosen wurde auch in der Sommer-/Herbst-Periode des zweiten Versuchsjahres beobachtet (Tab. 1, Abb. 2C). Die Leguminosen verzeichneten immer noch eine etwa dreimal stärkere Reaktion als die Kräuter, während die Gräser im gleichen Zeitraum keine CO₂-Reaktion mehr aufwiesen. Wieder war die Art x CO₂-Interaktion als Mass für die unterschiedliche Reaktion der Pflanzenarten auf die CO₂-Konzentration gesichert (Tab. 2).

Einzig im ersten Aufwuchs des Jahres 1994 zeigten alle Arten eine sehr ähnliche Reaktion auf eine CO₂-Erhöhung (Tab. 1). Während die Gräser und die Kräuter ihre grösste CO₂-bedingte Ertragssteigerung der ganzen Versuchsperiode zeigten, verzeichneten die Leguminosen im ersten Aufwuchs einen relativ kleinen CO₂-Effekt (Abb. 2C).

Diese Resultate zeigen, dass eine CO₂-Erhöhung das Wachstum aller getesteten Pflanzenarten positiv beeinflusste. Damit sind Resultate von Klimakammer-

*Unterschiede in der CO₂-Reaktion der Arten.

Tab. 2. Varianzanalyse des Trockensubstanzertrages von zwölf Wiesenspflanzenarten und deren Genotypen bei unterschiedlicher Konzentration des atmosphärischen CO₂. Dargestellt sind die Resultate von 10-14 Genotypen von je zwölf Pflanzenarten.

Erhebungsperiode	Streuungsursache	FG	Sommer/Herbst	Frühling	Sommer/Herbst
			1993	1994	1994
			P	P	P
CO ₂		1	<0,01	<0,05	<0,05
Art		11	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Art x CO ₂ ^a		11	<0,0001	ns	<0,01
Genotyp(Art) ^b		140	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Genotyp(Art) x CO ₂ ^c		140	ns (>0,9)	ns (>0,9)	ns (>0,9)
Fehler		592			
Total		895			

FG, Freiheitsgrad; p, Irrtumswahrscheinlichkeit; ns, nicht signifikant

^a Unterschiede in der CO₂-Reaktion der Arten

^b Ertragsunterschiede zwischen den Genotypen der einzelnen Arten (unabhängig von der CO₂-Konzentration)

^c Unterschiede in der CO₂-Reaktion der Genotypen

versuchen bestätigt. Erstaunlich sind die grossen Unterschiede in der CO₂-Reaktion, die zwischen den einzelnen Gruppen von Pflanzenarten festgestellt wurden. Es ist zu erwarten, dass solche Reaktionsunterschiede die Konkurrenzverhältnisse in Pflanzenbeständen beeinflussen werden, wenn sich die CO₂-Konzentration erhöht. Die Pflanzenarten, die eine stark positive CO₂-Reaktion aufweisen, könnten von einer CO₂-Erhöhung profitieren und damit ihre Konkurrenzkraft und ihren Ertragsanteil im Pflanzenbestand steigern. Eine erste Bestätigung dieser erwarteten Verschiebungen in den Artanteilen zeigte sich in den Resultaten von Hebeisen *et al.* (1994) und Blum *et al.* (1994) am Beispiel von Mischbeständen von Englisch Raigras und Weissklee, wie auch in einer komplexeren Mischung

von sieben Pflanzenarten (Lüscher *et al.* 1996). Die CO₂-Reaktion der Gräser war in den zitierten Arbeiten, bedingt durch die erhöhte Konkurrenz der Leguminosen, sogar negativ.

Kein Einfluss auf Genotypen festgestellt

Die oben dargestellte und diskutierte CO₂-Reaktion der Arten bezieht sich jeweils auf einen Artmittelwert, der für jede einzelne Art aus dem Mittel der Reaktionen von mehreren Genotypen entstand. Es stellt sich nun die Frage, ob die einzelnen Genotypen einer Art gleich reagieren wie dieser Artmittelwert. Mögliche Reaktionsunterschiede zwischen den Genotypen bilden die Basis für eine Anpassung der

Art durch natürliche Selektion an die veränderten Bedingungen. So wäre es denkbar, dass die relativ schwache Reaktion der Gräser langfristig gesteigert würde, wenn einzelne Gras-Genotypen mit besonders starker CO₂-Reaktion herausselektioniert werden könnten.

Die Variabilität der CO₂-Reaktion innerhalb der einzelnen Arten haben wir mit Hilfe von mehreren Genotypen (10 bis 14 von jeder Pflanzenart) getestet. Zwischen den Genotypen der einzelnen Arten zeigten sich jedoch keine signifikanten Unterschiede in der CO₂-Reaktion (Tab. 2). Dies bedeutet, dass im getesteten Pflanzenmaterial keine Variabilität in der CO₂-Reaktion innerhalb der einzelnen Arten feststellbar war. In Abbildung 4 ist ersichtlich, dass alle Genotypen ihren Ertrag bei erhöhter CO₂-Konzentration ähnlich stark gesteigert haben. Die Raigras-Genotypen zeigten eine schwache Ertragszunahme, während alle Weissklee-Genotypen eine eindruckliche Ertragszunahme verzeichneten. Bei fehlender Variabilität kann die Selektion ein Merkmal nicht verändern. Deshalb ist zu erwarten, dass die Artunterschiede in der CO₂-Reaktion, wie sie in Abbildung 2 und Tabelle 1 dargestellt sind, auch längerfristig erhalten bleiben. Die Veränderungen der Konkurrenzverhältnisse innerhalb von Pflanzenbeständen könnten somit langfristig von Bedeutung bleiben.

Naturwiesen sind sehr vielfältige Ökosysteme, die bei vielen unterschiedlichen Standortbedingungen gedeihen und viele Pflanzenarten enthalten. Bei der Verallgemeinerung der vorliegenden Resultate ist deshalb Vorsicht geboten. Es sind zwei wichtige Punkte zu berücksichtigen:

1. Obwohl wir in diesem Versuch eine grosse Anzahl von Einzelpflanzen untersucht haben, so wurde nur eine beschränkte Anzahl Arten und von jeder einzelnen Pflanzenart nur eine beschränkte Anzahl Genotypen getestet. Es wäre also vorstellbar, dass bei einer Sammlung von sehr vielen Arten und Genotypen aus unterschiedlichsten Standorten eine genetische Variabilität in der CO₂-Reaktion zu finden wäre. Die Vermutung, dass die Unterschiede in der CO₂-Reaktion zwischen den Arten aber immer grösser ist als zwischen den Genotypen einer einzelnen Art, ist dennoch berechtigt.

2. Die CO₂-Reaktion der Pflanzen könnte einerseits von den Standortbedingungen beeinflusst werden oder aber von der Wirkung anderer Umweltfaktoren überdeckt werden. Vor allem wäre

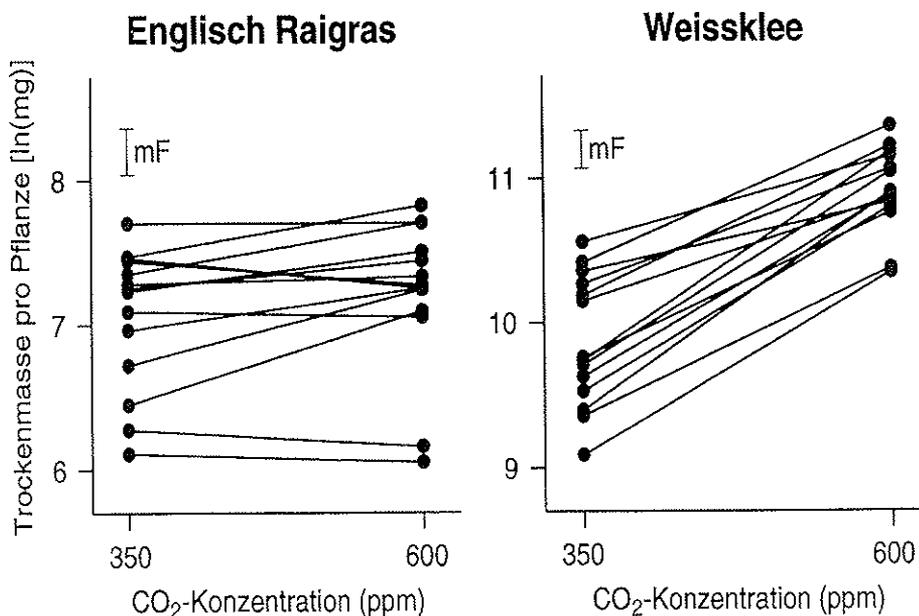


Abb. 4. Effekt der CO₂-Konzentration auf den Ertrag einzelner Genotypen von Englisch Raigras und Weissklee im ersten Versuchsjahr (1993). mF = mittlerer Fehler.

Versuchsanlage

Der Effekt unterschiedlicher CO₂-Konzentrationen (350 ppm / 600 ppm) auf die Trockenmasseproduktion von Wiesenpflanzenarten wurde in einem FACE (Free Air Carbon Dioxide Enrichment)-Experiment während den Jahren 1993 und 1994 untersucht. Die FACE-Technik (Hendrey *et al.* 1993; Blum *et al.* 1994) ermöglicht es, im Felde die atmosphärische CO₂-Konzentration von relativ grossen Flächen (200 m²) zu steuern, ohne dass Kammern aufgebaut werden (Abb. 1). Deshalb ist in solchen Versuchen das Mikroklima der Versuchsflächen unverändert, und die Pflanzen wachsen im natürlichen Boden.

Wir haben zwölf unterschiedliche Pflanzenarten auf ihre CO₂-Reaktion untersucht. Dabei wurden Arten der drei Artengruppen Gräser, Leguminosen und Kräuter berücksichtigt. Die Artengruppen waren wie folgt zusammengesetzt: Gräser (Fromental, Knaulgras, Wiesenschwingel, Wolliges Honiggras, Italienisches Raigras, Englisches Raigras, Goldhafer); Kräuter (Sauerampfer, Blacke, Scharfer Hahnenfuss); Leguminosen (Rotklee, Weissklee). Zehn bis vierzehn Genotypen von jeder Pflanzenart haben wir in Naturwiesen in der Region von Zürich gesammelt und im Gewächshaus vegetativ vermehrt. Danach wurden sie (Mai 1993) im Feld in einen Englisch Raigras-Bestand eingepflanzt. Damit wuchs jede einzelne Pflanze nur in Konkurrenz mit Englisch Raigras heran. Die Pflanzen wuchsen unter Konkurrenzbedingungen, so dass kein unlimitiertes Wachstum möglich war und die Auswirkungen des CO₂-Anstieges auf die Konkurrenzkraft der Pflanzenarten untersucht werden konnte.

denkbar, dass nährstoffreiche und nährstoffarme Ökosysteme unterschiedlich reagieren oder, dass durch die veränderte Düngung und Nutzung auf Wiesen den erwarteten Artverschiebungen entgegengewirkt wird. Deshalb sind Versuche zur CO₂-Reaktion von Pflanzen bei unterschiedlichem Nährstoffangebot und bei unterschiedlicher Nutzung dringend notwendig.

Folgerungen

Die Resultate dieses Feldversuches zeigen, dass die Pflanzenarten stark unterschiedlich auf eine CO₂-Erhöhung in der Atmosphäre reagiert haben. Es ist deshalb zu erwarten, dass sich eine CO₂-Erhöhung auf die Konkurrenzverhältnisse in gemischten Pflanzenbeständen auswirken wird. Vor allem die Leguminosen könnten auf nährstoffreichen Böden von einer CO₂-Erhöhung profitieren.

Aufgrund der fehlenden genetischen Variabilität innerhalb der getesteten Pflanzenarten ist anzunehmen, dass keine evolutionäre Veränderung der CO₂-Reaktion der einzelnen Arten stattfinden wird. Der Konkurrenzvorteil der Leguminosen bei einer CO₂-Erhöhung dürfte also langfristig von Bedeutung sein. Bevor dies jedoch abschliessend beurteilt werden kann, müssen noch weit mehr Genotypen und Arten von möglichst unterschiedlichen Standorten untersucht werden.

In bewirtschafteten Ökosystemen (z.B. Wiesen) könnte einer umweltbedingten Veränderung in der Artenzusammensetzung durch eine veränderte

Nutzung entgegengewirkt werden. Um Anhaltspunkte über die Wirkung von Düngung und Schnittfrequenzen auf die Artzusammensetzung von Wiesenbeständen bei erhöhter CO₂-Konzentration zu erhalten, sind weitere Versuche nötig.

DANK

Herzlichen Dank für die Mithilfe im Versuch, die Installation und Betreuung der CO₂-Begasungsanlage gebührt den Herren P. Schlüssel, H. Blum, S. Koller und P. Jäger. J. Lehmann danken wir für seine Unterstützung beim Sammeln des Pflanzenmaterials. Die Untersuchungen konnten dank einem Kredit des Nationalen Energie Forschungs-Fonds (NEFF) aufgenommen werden, wofür wir bestens danken. Namhafte Beiträge wurden auch vom Schweizerischen Nationalfonds, dem Bundesamt für Energiewirtschaft und der ETH Zürich geleistet.

LITERATUR

Blum H., Frehner M., Hartwig U., Hebeisen T., Lüscher A. und Nösberger J., 1994. Der Freiland CO₂-Versuch mit Wiesen-Ökosystemen. *Agrarforschung* 1 (3), 119-121.

Hebeisen T., Stadelmann F., Zanetti S., Fischer B., Lüscher A., Hartwig U.A., Hendrey G.R., Blum H. und Nösberger J., 1994. Auswirkungen von erhöhtem CO₂ im Freiland auf das Wachstum und die botanische Zusammensetzung in einem Wiesen-Modellökosystem. *Bulletin SGPW/SSA* 3, 46.

Hendrey G.R., Lewin K.F. und Nagy J., 1993. Free air carbon dioxide enrichment - development, progress, results. *Vegetatio* 104, 17-31.

Lüscher A., Hebeisen T., Zanetti S., Hartwig U.A., Blum H., Hendrey G.R. und Nösberger J., 1996, im Druck. Differences between legumes and non-legumes of permanent grassland in their responses to free air carbon dioxide enrichment - its effect on compe-

titution in a multi-species mixture. In: Körner Ch. und Bazzaz F.A. (eds.) Biological diversity in a CO₂-rich world. Physiological Ecology Series. Verlag Academic Press, San Diego.

RÉSUMÉ

Effet du CO₂ sur des espèces prairiales et sur leurs génotypes

L'effet d'une concentration atmosphérique élevée en CO₂ a été testé dans un essai en plein champ en 1993 et 1994. La réaction des espèces à cette concentration élevée en CO₂ a été significativement différente. Ainsi, les légumineuses ont montré une augmentation de rendement qui a été cinq fois plus importante que celle des graminées. La réponse des dicotylédones non-légumineuses a été intermédiaire. Contrairement à ces différences inter-spécifiques, il n'a pas été observé de différences intra-spécifiques. A cause de cette absence de variabilité génétique, on peut conclure qu'il n'existerait probablement pas d'adaptation évolutive des espèces face à des concentrations élevées en CO₂. Les différences inter-spécifiques pourraient donc persister dans le futur, ce qui induirait des changements dans la composition des espèces de l'écosystème des prairies, si les concentrations en CO₂ augmentent.

SUMMARY

Response to CO₂ of grassland species and their genotypes

The yield response of different genotypes of twelve grassland species to elevated atmospheric CO₂ concentration was tested in a field experiment in the years 1993 and 1994. Interspecific differences in the response to CO₂ were highly significant. The legumes showed a five times higher yield increase at elevated CO₂ than the grasses. The response to CO₂ of non-legume dicots was intermediate. In contrast to these interspecific differences in the yield response to CO₂, no intraspecific differences in that response to CO₂ were observed. Due to the failure to detect genetic variability in the response to CO₂, it was concluded that an evolutionary adaptation of the species is unlikely. Thus the interspecific differences in the response to CO₂ could persist in the future; that would induce changes in the species composition in grassland ecosystems, as the CO₂ concentration rises.

KEY WORDS: CO₂ enrichment, grass, legumes, species, genotypes, yield, floristic composition