

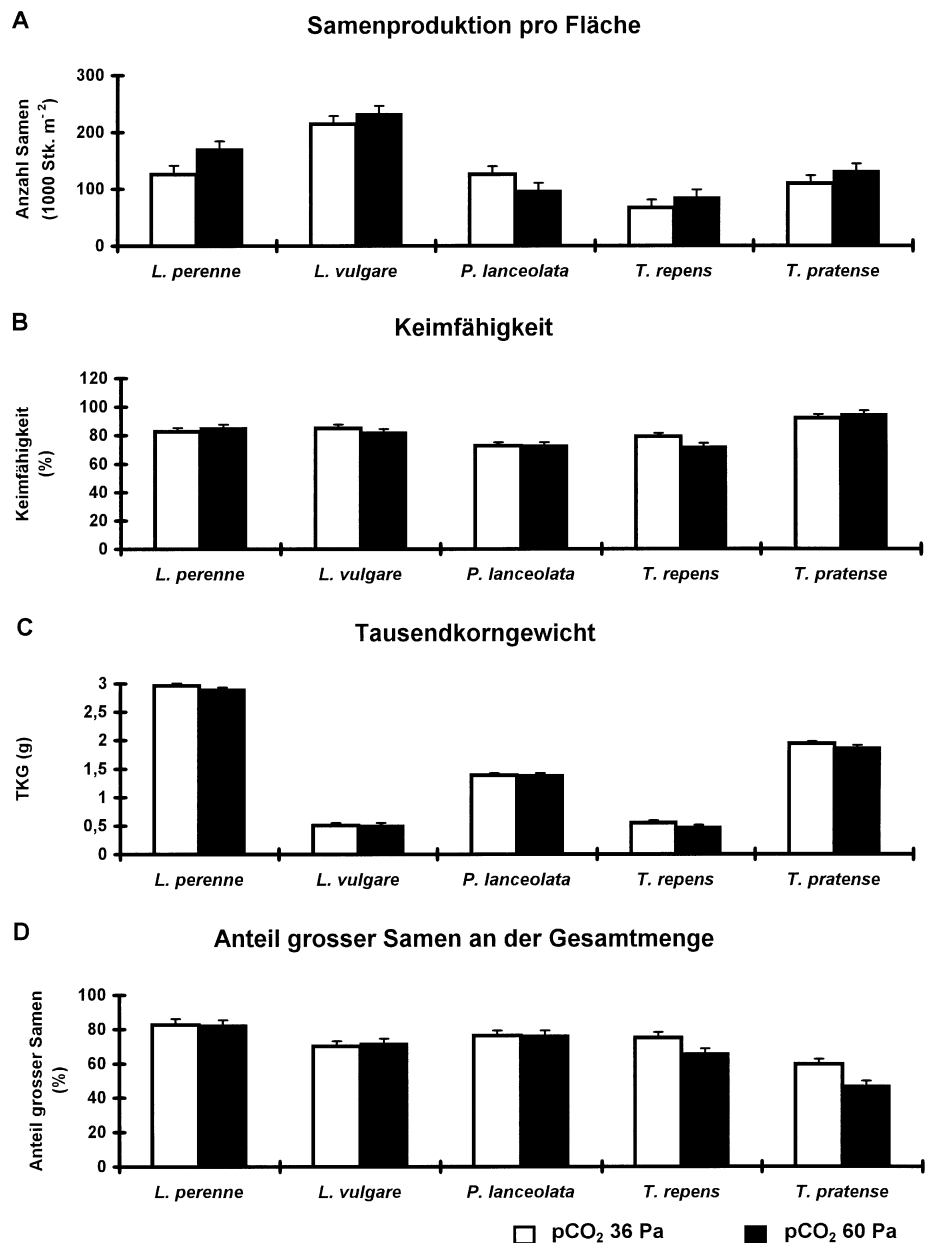
# CO<sub>2</sub>-Erhöhung beeinflusst Samenproduktion von Wiesenpflanzen

Kaspar RÜEGG, Andreas LÜSCHER, Ueli A. HARTWIG und Josef NÖSBERGER, Institut für Pflanzenwissenschaften, ETH Zentrum, CH-8092 Zürich  
 Andreas RÜEGGER, Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau (FAL) Reckenholz, CH-8046 Zürich  
 Auskünfte: Andreas Lüscher, e-mail: andreas.luescher@ipw.agrl.ethz.ch, fax: +41 (0)1 632 11 53, Tel: +41 (0)1 632 38 90

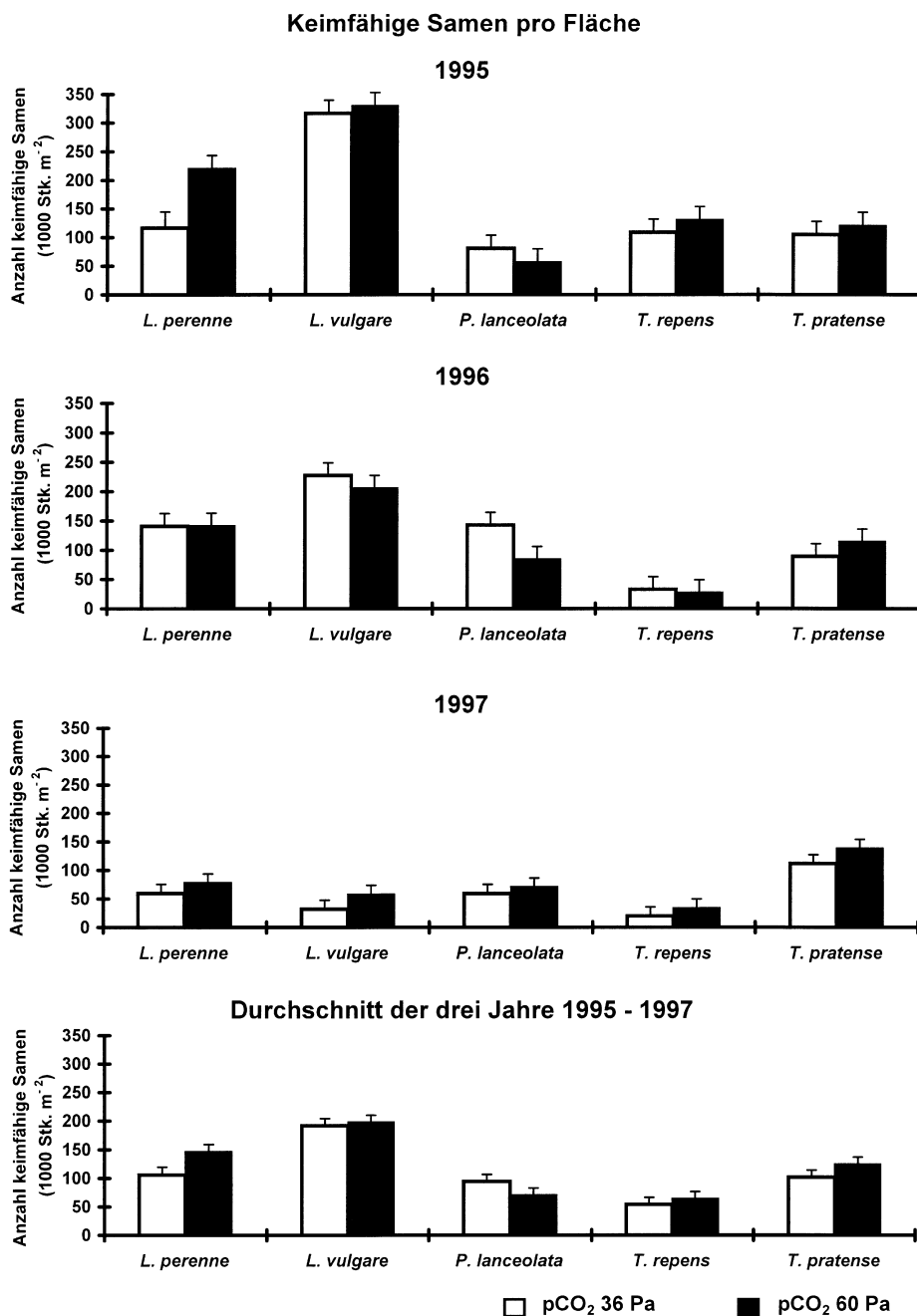
**Eine Zunahme des CO<sub>2</sub>-Gehaltes der Atmosphäre kann sich über verschiedene Wege auf Wiesen auswirken. Der Beeinflussung des Wachstums, des Nährwerts und der Vermehrung kommt eine Schlüsselrolle zu. Unsere mehrjährigen Ergebnisse zeigen, dass unter erhöhtem CO<sub>2</sub> ein Trend zu mehr aber kleineren Samen besteht. Von grosser Bedeutung ist die Beobachtung, dass sich die einzelnen Pflanzenarten in ihrer CO<sub>2</sub>-Reaktion unterscheiden.**

Im vorliegenden dreijährigen Feldversuch wurde das generative Vermehrungspotenzial von fünf Wiesenpflanzenarten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> in Reinkulturen untersucht. Diese Resultate liefern einen weiteren Baustein für eine Prognose der Auswir-

Der CO<sub>2</sub>-(Kohlendioxid)-Partialdruck in der Atmosphäre ist seit der Industrialisierung von 28 Pa (entspricht 280 ppm, parts per million) auf heute 36 Pa gestiegen. Auf Ende des nächsten Jahrhunderts wird beinahe eine Verdoppelung des heutigen Wertes vorausgesagt. Wie sich dies auf komplexe Pflanzengemeinschaften wie zum Beispiel bewirtschaftete Wiesen auswirken wird, lässt sich nur schwer abschätzen. In den letzten Jahren wurde auf diesem Gebiet intensiv geforscht. Aus Freilandversuchen weiss man, dass bei erhöhtem CO<sub>2</sub> das vegetative Pflanzenwachstum im Allgemeinen gefördert wird. Da sich die Reaktionen der Pflanzen auf das CO<sub>2</sub>-Angebot jedoch je nach Art stark unterscheiden, (Lüscher *et al.* 1995; Hebeisen *et al.* 1997a) können in gemischten Beständen Verschiebungen der Konkurrenzverhältnisse und damit der Artanteile entstehen (Lüscher *et al.* 1996; Hebeisen *et al.* 1997b). Individuen derselben oder verschiedener Arten konkurrieren sich über das vegetative Wachstum. Langfristig ist für viele Arten aber auch ihr generatives Potenzial für ihre Erhaltung und damit für die botanische Zusammensetzung der Bestände von entscheidender Bedeutung. Der Einfluss einer CO<sub>2</sub>-Erhöhung auf die generative Reproduktion wurde jedoch, ausser an Ackerkulturen (Reis, Soja, Weizen; Cure *et al.* 1988; Baker *et al.* 1992) und einjährigen Ackerbegleitkräutern (Bazzaz *et al.* 1992; Farnsworth und Bazzaz 1995) bis jetzt kaum untersucht. Lediglich Overdieck (1986) machte im Gewächshaus Untersuchungen an Blüten und Samen von Englisch Raigras und Weissklee; er beobachtete grössere Blüten und schwerere Samen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>.



**Abb. 1.** Einfluss der CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die total produzierte Menge Samen (A) und deren Qualität gemessen als Keimfähigkeit (B), Tausendkorngewicht (C) und Anteil grosser Samen (D) im Durchschnitt der drei Versuchsjahre 1995 bis 1997 (Mittelwerte von drei Wiederholungen mit mittlerem Fehler).



**Abb. 2.** Einfluss der CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die Produktion keimfähiger Samen in den Jahren 1995 bis 1997 und im Durchschnitt über die drei Jahre (Mittelwerte von drei Wiederholungen mit mittlerem Fehler).

kungen einer CO<sub>2</sub>-Erhöhung auf die botanische Zusammensetzung von Wiesen.

### CO<sub>2</sub>-Reaktion ist von Pflanzenart abhängig

Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zeigten alle Arten ausser dem Spitzwegerich (*P. lanceolata*) einen Trend zu mehr produzierten Samen (Abb. 1A) und zu mehr keimfähigen Samen (Abb. 2). So zeigte im Durchschnitt über die drei Jahre Englisch Raigras (*L. perenne*) eine deutliche Steigerung der

Samenproduktion von +38 % ( $p < 0,05$ ) und der Spitzwegerich einen Trend zu einer negativen Reaktion von -26 %. Im Jahr 1996 war diese Reaktion mit -41% besonders ausgeprägt ( $p < 0,07$ ). Der Anteil von Spitzwegerich an den ausfallenden Samen von Mischbeständen könnte unter den erwarteten CO<sub>2</sub>-Bedingungen deutlich abnehmen und vermutlich auch sein Anteil in den Beständen. Auch Farnsworth und Bazzaz (1995) haben bei Untersuchungen an einjährigen Pflanzenarten gezeigt, dass nicht alle Arten gleich stark

von der CO<sub>2</sub>-Erhöhung profitieren und haben daraus auf mögliche Verschiebungen in den Artanteilen geschlossen.

Die Menge der produzierten Samen der Arten unterschied sich von Jahr zu Jahr stark, unabhängig von der CO<sub>2</sub>-Konzentration (Abb. 2). Ebenso variierte die durchschnittliche Reaktion auf das erhöhte CO<sub>2</sub> von Jahr zu Jahr (CO<sub>2</sub> x Jahr,  $p < 0,08$ ). Dies weist darauf hin, dass die CO<sub>2</sub>-Reaktion von den saisonalen und jährlichen Witterungsbedingungen abhängt.

Für eine Übertragung der Resultate auf andere Bedingungen stellt sich die Frage, welche Umweltfaktoren die CO<sub>2</sub>-Reaktion der Samenproduktion beeinflussen. Jegliche Veränderungen in den Umweltbedingungen vor und während der Blühphase können sich hier auswirken; allerdings konnten in diesem Versuch keine Verschiebungen des Blühzeitpunkts aufgrund der CO<sub>2</sub>-Anreicherung festgestellt werden. Aus Untersuchungen an unterschiedlich gedüngten Beständen von *L. perenne* wissen wir, dass die CO<sub>2</sub>-Reaktion der Samenproduktion von der Stickstoffversorgung abhängig ist. Larcher und Wagner (1997) konnten bei Reinkulturen von Englisch Raigras in unseren Versuchen nur bei der sehr hohen Stickstoffdüngung (560 kg/ha Jahr) einen durch die CO<sub>2</sub>-Anreicherung gesteigerten Samenertrag beobachten, der auf einer grösseren Blütenproduktion beruhte.

### Auswirkungen auf die Samenqualität

Ein Hauptmerkmal für die Samenqualität ist die Keimfähigkeit (Abb. 3), sie wurde durch den CO<sub>2</sub>-Partialdruck praktisch nicht beeinflusst (Abb. 1B). Ein weiterer Faktor der Samenqualität ist die Samen grösser. Sie kann die Reservestoffmenge (z.B. Proteine) und die Embryogrösse im Samenkorn widerspiegeln. Beide Faktoren können zu einer verbesserten Triebkraft führen, was ein entscheidender Vorteil bei der Etablierung des Keimlings im Bestand sein kann (Kruse 1996; Wood *et al.* 1977). Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Overdieck (1986) nahm das durchschnittliche Tausendkorngewicht (TKG) über die untersuchten drei Jahre bei erhöhtem CO<sub>2</sub> tendenziell ab (Abb. 1C). Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass auf den mit CO<sub>2</sub> begasten Flächen mehr Samen produziert wurden, die Pflanzen aber abgesehen von der CO<sub>2</sub>-Versorgung die gleiche Menge an Wachstumsressourcen zur Verfügung hatten.

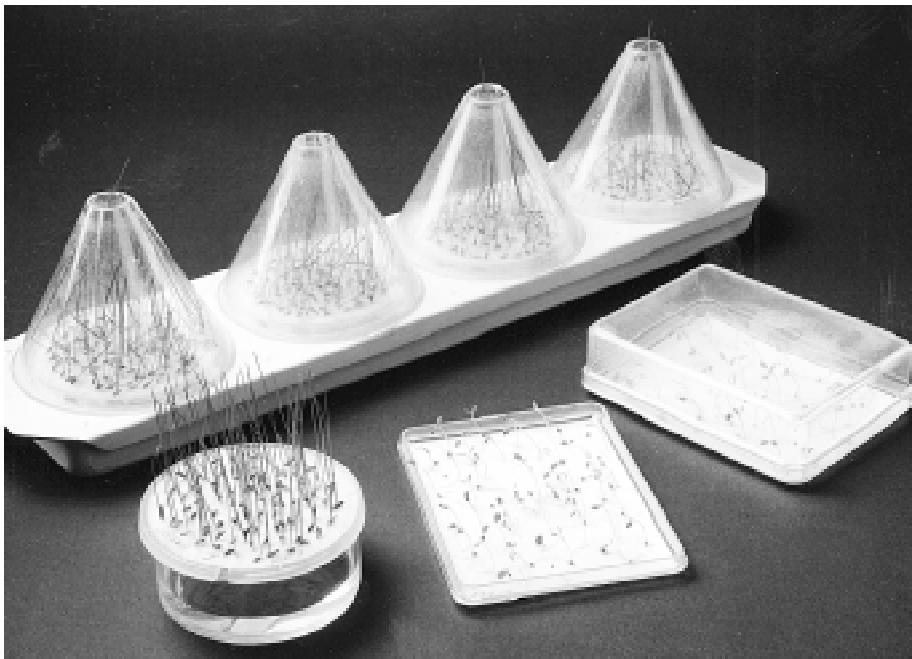


Abb. 3. Die Keimfähigkeit der Samen wurde an der Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau (FAL) nach ISTA-Normen (Anonym 1996) getestet.

Das TKG allein gibt noch keine Auskunft über die Verteilung von verschiedenen Samengrößen im Erntegut. Die Erhebung von zwei Samenkalibrierungen lieferte uns die entsprechenden Daten. Während man bei den beiden Kleearten eine Abnahme (*T. pratense*  $p < 0,01$ , *T. repens*  $p < 0,05$ ) grosser Samen feststellen konnte, war dies bei den anderen Arten nicht der Fall (Abb. 1D). Auch in Bezug auf die Samenqualität hatten die Pflanzenarten also verschieden auf das erhöhte  $\text{CO}_2$  reagiert.

Die Kleearten mit einer signifikant kleineren Anzahl an produzierten grossen Samen könnten in Zukunft bei der Etablierung ihrer Nachkommen im Bestand gegenüber den anderen Arten gewisse Nachteile erleiden. Dies müsste mit Versuchen zum Etablieren von Keimlingen noch erhärtet werden.

### Verändert sich die Zusammensetzung von Wiesen?

Neben der generativen Fitness der Arten wird auch die Konkurrenz zwischen den etablierten Pflanzen im Mischbestand durch einen erhöhten  $\text{CO}_2$ -Partialdruck verändert (Lüscher *et al.* 1996; Hebeisen *et al.* 1997b). Das vegetative Wachstum von Kleearten und Kräutern wurde stärker gefördert als dasjenige von Gräsern. Dadurch hatten die Leguminosen ihren Anteil am Pflanzenmassenertrag in Mischbeständen erhöht. Unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  dürften deshalb die Leguminosen in Mischbe-

ständen deutlich grössere und stärkere Pflanzen bilden (Lüscher *et al.* 1998) und dadurch die Samenproduktion (mehr Triebe mit Blütenständen) erhöhen. Somit könnten sie Verluste in der Samenqualität mehr als kompensieren. Auch Kräuter haben unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  grössere Pflanzen gebildet (Lüscher *et al.* 1998) und könnten so allfällige negative  $\text{CO}_2$ -Effekte auf die Samenproduktion ausgleichen. Da solche Konkurrenzverschiebungen zwischen den Arten in den Reinkulturen des vorliegenden Versuches keine Rolle spielten, können wir nicht beurteilen, wie sich die Summe der  $\text{CO}_2$ -Reaktionen des vegetativen Wachstums und der Samenproduktion in Mischbeständen auswirken werden. Wir erwarten aber, dass sich die  $\text{CO}_2$ -Effekte auf die Samenproduktion vor allem in extensiv bewirtschafteten Wiesen auswirken, da in diesen Gesellschaften die Vermehrung über die Samen eine grosse Rolle spielt. In intensiv bewirtschafteten Wiesen hingegen erwarten wir, dass die Beeinflussung des vegetativen Wachstums der Pflanzen und damit die Etablierung von Trieben und Wachstumspunkten von grösserer Bedeutung sein wird.

### Folgerungen

■ Von den untersuchten Wiesenpflanzen scheinen in Reinkulturen die meisten Arten ein Potenzial zu einer grösseren Produktion von Samen unter erhöhtem  $\text{CO}_2$ -Angebot zu haben, während der

### Versuchsanlage

Die untersuchten Wiesenpflanzenarten wurden in der FACE-Anlage (Free Air Carbon Dioxide Enrichment) des Institutes für Pflanzenwissenschaften in Eschikon (ZH) mit drei Wiederholungen in Monokulturen ausgepflanzt. Der Effekt des erhöhten  $\text{CO}_2$ -Partialdruckes (60 Pa) auf die Samenproduktion wurde während der Jahre 1995 bis 1997 mit der heutigen  $\text{CO}_2$ -Konzentration (36 Pa) verglichen. Mit der FACE-Technik ist es möglich, den atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Partialdruck ohne den Aufbau von Kammern zu steuern. In einem solchen Versuch wachsen die Pflanzen unter natürlichen Bedingungen; das Mikroklima und der Boden sind unverändert.

Wir haben fünf Pflanzenarten aus den drei Pflanzengruppen Gräser, Leguminosen und Kräuter auf ihre  $\text{CO}_2$ -Reaktion untersucht. Folgende Arten wurden berücksichtigt: Englisch Raigras (*Lolium perenne* L., CV Bastion), Weissklee (*Trifolium repens* L., CV Milkanova), Rotklee (*Trifolium pratense* L., CV Rütinova, Temara), Wiesenmargerite (*Leucanthemum vulgare* L.) und Spitzwegerich (*Plantago lanceolata* L.). Die Arten wurden im Gewächshaus aus Samen angezogen. Die Jungpflanzen wurden im Spätsommer 1994 auf Flächen von jeweils 0,49 m<sup>2</sup> ins Feld gepflanzt. Nach jeder Ernteperiode wurden, sofern nötig, eingegangene Pflanzen ersetzt.

Gedüngt wurden die Flächen im Frühling mit 400 kg/ha Foskal, was 44 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> und 132 kg K<sub>2</sub>O pro ha entspricht. Stickstoff wurde während der Vegetationsperiode dreimal in Form von Ammonsalpeter verabreicht (3 x 60 kg N/ha = 180 kg N/ha und Jahr).

Über die gesamte Reifeperiode der Samen aller Arten wurden zweimal wöchentlich die reifen Samen geerntet. Die gesamte Ernte wurde von Hand gedroschen, gewogen, das TKG (Tausend-Korn-Gewicht) festgestellt und die Keimfähigkeit nach ISTA-Normen (International Seed Testing Association) erhoben (Abb. 3, Anonym 1996).

Spitzwegerich eine negative Reaktion zeigte.

■ Die Keimfähigkeit wurde durch das erhöhte  $\text{CO}_2$ -Angebot nicht beeinflusst. Bei Kleearten wurde jedoch eine kleinere Anzahl grosser Samen produziert, was sich negativ auf die Triebkraft (Vigour) auswirken könnte.

■ Die Reaktion auf das erhöhte CO<sub>2</sub> war jahresabhängig. Dies zeigt die Notwendigkeit mehrjähriger Versuche unter Freilandbedingungen.

## DANK

Wir danken herzlich W. Wild, P. Schlüssel, P. Jäger und B. Pineroli und den MitarbeiterInnen der Gruppe Saatgutqualität an der Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau (FAL) für die Mithilfe im Versuch und beim Testen der Keimfähigkeit. Für die Installation und Betreuung der CO<sub>2</sub>-Begasungsanlage möchten wir Dr. H. Blum und R. Bossi danken.

Die Untersuchungen wurden durch Beiträge des Nationalen Energie-Forschungs-Fonds (NEFF), des Schweizerischen Nationalfonds, dem Bundesamt für Landwirtschaft, dem Bundesamt für Energiewirtschaft und der ETH Zürich möglich.

## LITERATUR

■ Anonym, 1996. International rules for seed testing, Volume 24, Rules 1996. International Seed Testing Association ISTA, Zürich.

■ Baker J.T., Allen L.H. and Boote K.J., 1992. Temperature effects on rice at elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Journal of Experimental Botany* **43**, 959-964.

■ Bazzaz F.A., Ackerly D.D., Woodward F.I. and Rochefort L., 1992. CO<sub>2</sub> enrichment and dependence of reproduction on density in an annual plant and simulation of population dynamics. *Journal of Ecology* **80**, 643-651.

■ Cure J.D., Rufty T.W. and Israel D.W., 1988. Phosphorus stress effects on growth and seed yield responses of nonnodulated soybean to elevated carbon dioxide. *Agronomy Journal* **80**, 897-902.

■ Farnsworth E.J. and Bazzaz F.A., 1995. Inter- and intra-generic differences in growth, reproduction, and fitness of nine herbaceous annual species grown in elevated CO<sub>2</sub> environments. *Oecologia* **104**, 454-466.

■ Hebeisen T., Lüscher A. and Nösberger J., 1997a. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilisation on yield of *Trifolium repens* and *Lolium perenne*. *Acta Oecologica* **18**, 277-284.

■ Hebeisen T., Lüscher A., Zanetti S., Fischer B.U., Hartwig U.A., Frehner M., Hendrey G.R., Blum H. and Nösberger J., 1997b. Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air CO<sub>2</sub> enrichment and management. *Global Change Biology* **3**, 149-160.

■ Larcher W. und Wagner J., 1997. Samenentwicklung und Keimfähigkeit von Grünlandpflanzen bei erhöhtem atmosphärischem Kohlendioxidangebot. Endbericht im Auftrag des Bundesministeriums für Wissenschaft und Verkehr, Institut für Botanik der Universität Innsbruck (unveröffentlicht).

■ Lüscher A., Rüegg K. und Nösberger J., 1995. CO<sub>2</sub>-Reaktion von Wiesenpflanzenarten und Genotypen. *Agrarforschung* **2** (11-12), 500-503.

■ Lüscher A., Hebeisen T., Zanetti S., Hartwig U.A., Blum H., Hendrey G.R. and Nösberger J., 1996. Differences in legumes and nonlegumes of permanent grassland in their responses to free-air carbon dioxide enrichment: - its effect on competition in a multispecies mixture. In: Carbon dioxide, populations, and communities (eds Körner C., Bazzaz F.A.), *Physiological Ecology Series*, Academic Press, San Diego, 287-300.

■ Lüscher A., Hendrey G.R. and Nösberger J., 1998. Long-term responsiveness to free air CO<sub>2</sub> enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia* **113**, 37-45.

■ Kruse M., 1996. Der Einfluss der Triebkraft des Saatguts auf den Trockenmasseertrag bei Einjährigem Weidelgras. Tagungsband 38 der Fachtagung des DLG Ausschusses Gräser, Klee und Zwischenfrüchte, 131-139.

■ Overdieck D., 1986. Long-term effects of an increased CO<sub>2</sub> concentration on terrestrial plants in model ecosystems. Morphology and reproduction of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. *International Journal of Biometeorology* **30**, 323-332.

■ Wood D.W., Longden P.C. and Scott R.K., 1977. Seed size variation; its extent, source and significance in field crops. *Seed Science and Technology* **5**, 337-352.

## RÉSUMÉ

### Une concentration élevée en CO<sub>2</sub> influence la production de semences d'espèces herbagères

L'effet d'une concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique élevée (60 Pa) sur le rendement et la qualité des graines de cinq espèces herbagères en culture pure a été testé durant trois ans d'essai en champ. Quatre espèces ont montré une augmentation de la production de graines, alors que *Plantago lanceolata* L. a vu son nombre de graines diminuer. Le taux de germination n'a pas été affecté par une concentration en CO<sub>2</sub> élevée, par contre la proportion de grosses graines chez les légumineuses a été diminuée. On conclut qu'une concentration en CO<sub>2</sub> élevée pourrait réduire la part des graines tombées de *P. lanceolata* par rapport à celles de toutes les espèces de la communauté à laquelle elle appartient et pourrait provoquer une baisse de vigueur des graines de *Trifolium repens* L. et *Trifolium pratense* L. Une concentration en CO<sub>2</sub> élevée pourrait donc influencer la composition botanique des prairies.

## SUMMARY

### Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> affects seed production of grassland species

Seed yield and quality of pure stands of five perennial grassland species were tested at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> (60 Pa) in a three year field experiment. Four species showed a trend to increased seed production, while *Plantago lanceolata* L. produced a reduced number of seeds. Tests on seed quality revealed that the germination rate was not affected by elevated CO<sub>2</sub>; the proportion of big seeds, however, was reduced in legume species. It is concluded that at elevated CO<sub>2</sub> in a multi-species grassland, the proportion of *P. lanceolata* seeds in the seed fall of the total community will be reduced, and that the seeds of *Trifolium repens* L. and *Trifolium pratense* L. could show a lower vigour at germination. Through these processes elevated CO<sub>2</sub> may affect the species proportion in multispecies plant communities.

**KEY WORDS:** CO<sub>2</sub> enrichment, grassland species, seed yield, seed quality