ETH zürich

ETH Library

Influence of an elevated atmospheric co_2 concentration on source-sink relations during regrowth of Lolium perenne L. and Trifolium repens L.

Doctoral Thesis

Author(s):
Fischer, Bernt Uwe

Publication date:
1998

Permanent link:
https://doi.org/https://doi.org/10.3929/ethz-a-001895476

Rights / license:
In Copyright - Non-Commercial Use Permitted

This page was generated automatically upon download from the ETH Zurich Research Collection.
For more information, please consult the Terms of use.

DISS. ETH No. 12448

INFLUENCE OF AN ELEVATED ATMOSPHERIC CO_2 CONCENTRATION ON SOURCE-SINK RELATIONS DURING REGROWTH OF *LOLIUM PERENNE* L. AND *TRIFOLIUM REPENS* L.

A dissertation submitted to the

SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY

ZÜRICH

for the degree of

DOCTOR OF NATURAL SCIENCES

presented by

BERNT UWE FISCHER

Diplom in Biologie II, Universität Basel

born May 5, 1968 at Freiburg i. Brsg.

German citizen

accepted on the recommendation of

PROF. DR. J. NÖSBERGER, EXAMINER

PROF. DR. S. P. LONG, CO-EXAMINER

DR. M. FREHNER, CO-EXAMINER

Zürich, 1997

SUMMARY

Rising atmospheric partial pressures of CO_2 (p_{CO_2}) tend to enhance the availability of assimilates in plants through a stimulation of photosynthesis and an inhibitory effect on respiration. Even though an increased biomass is typically observed in plants grown at elevated p_{CO_2}, average relative growth rates (RGRs) are generally increased to a much smaller extent than rates of photosynthesis per unit leaf area. Both the availability of essential resources – such as nutrients – and environmental and developmental constraints may limit the extent to which growth rates depend on carbon (C) availability, thus restricting the responsiveness of plant growth to elevated p_{CO_2}. It was therefore hypothesised that an enhanced responsiveness to elevated p_{CO_2} may be observed in systems with limiting assimilate availability, such as managed grassland during early regrowth after defoliation – particularly at ample nutrient supply. In addition, an enhanced assimilate availability at elevated p_{CO_2} may reduce the depletion and favour an earlier replenishment of carbohydrate reserves after defoliation. These hypotheses were tested in the context of a co-ordinated research project on the effect of elevated p_{CO_2} on two important species of temperate grasslands, *Lolium perenne* L. (perennial ryegrass) and *Trifolium repens* L. (white clover). The effect of elevated p_{CO_2} on carbohydrate availability and regrowth after defoliation was studied in a combination of field experiments – using the *F*ree *A*ir *C*arbon Dioxide *E*nrichment (FACE) technology – and detailed studies in controlled environments.

In all experiments, elevated atmospheric p_{CO_2} generally led to an enhanced availability of C building blocks as indicated by a pronounced accumulation of non-structural carbohydrates in both *L. perenne* and *T. repens*. A pronounced $p_{CO_2} \times$ N (nitrogen) interaction was observed in *L. perenne* in the field, even around the time of minimal carbohydrate concentrations. Here, water-soluble carbohydrate concentrations were typically around 0.5 mol kg^{-1} (as hexose equivalents) while they were about 1 mol kg^{-1} at elevated p_{CO_2} in combination with low N supply. Starch concentrations in *T. repens* at elevated p_{CO_2} were frequently at least twice as high as concentrations at ambient p_{CO_2} (at elevated p_{CO_2}, leaf starch concentrations after apparent recovery from defoliation were typically in the range of 0.4–0.8 mol kg^{-1}). Together with a stimulation of the production of structural tissue components, the carbohydrate accumulation resulted in a roughly 30 % higher dry mass per growing point, as observed in the growth chamber in both species. In fact, this increase in dry mass per growing point was the principal growth response to elevated p_{CO_2} in the growth chamber.

In contrast to expectations, during the first 4 d after defoliation, no stimulation of regrowth was observed in either *L. perenne* or *T. repens*. Nevertheless, total plant biomass remained higher in plants growing at elevated p_{CO_2} throughout the experiments. Apparently, the vigour of initial regrowth depended more directly on the vigour of meristems present at the time of defoliation than either on the availability of carbohydrate reserves or on current rates of photosynthesis. Only about one week after defoliation, a transient

stimulation of growth – as hypothesised – was observed in *T. repens*. Thus, it appeared that regrowth was temporarily co-limited by C availability after a severe defoliation of *T. repens*. However, the growth stimulation (18 %) remained small in comparison to the persistent effect of elevated p_{CO_2} on the dry mass accumulated per growing point. In contrast, in *L. perenne*, C availability never appeared to contribute to the control of the rate of regrowth. In contrast to expectations, N supply did not affect the responsiveness of growth and the production of new sinks to the increased carbohydrate availability at elevated p_{CO_2} in either species. Thus, it is suggested that other – environmental or inherent – limitations restricted the responsiveness of sink development, and that only in *T. repens*, this restriction was briefly released after defoliation. In both species, patterns of carbohydrate concentrations in leaves and storage tissue observed in the field were essentially similar to those found in the growth chamber, indicating that similar processes were governing source-sink relations in both systems. Therefore, both in the growth chamber and in the field, the higher leaf carbohydrate concentrations and the enhanced accumulation of carbohydrate reserves towards the end of regrowth reflected an apparent sink limitation of the growth response to elevated p_{CO_2}. The $p_{CO_2} \times$ N interaction in *L. perenne* in the field suggested that this sink limitation was particularly pronounced at low N supply. Further, a sink limitation of carbohydrate utilisation was indicated by the pattern of apparent night-time carbohydrate export from leaves of *L. perenne* in the field. It is therefore suggested that not only differences between p_{CO_2} treatments in total plant biomass in the growth chamber, but also differences in yield in the field may have been caused primarily by an accumulation of more dry matter per growing point. An enhanced accumulation of non-structural carbohydrates and an increased production of structural tissue components at the expense of additional leaf area led to a decrease in leaf area ratio (LAR) and appeared to aid in maintaining balanced source–sink relations in *T. repens* growing at elevated p_{CO_2}. In contrast, *L. perenne* also exhibited a pronounced acclimation of photosynthesis.

Even though carbohydrate availability was generally increased at elevated p_{CO_2}, recovery from defoliation as assessed by the resumption of growth of all plant tissues and/or the start of replenishment of carbohydrate reserves was not accelerated. Rates of carbohydrate depletion from storage tissue after defoliation were apparently not dependent on carbohydrate availability, but may have been related to the residual leaf area after defoliation. However, as hypothesised, the rate at which carbohydrate reserves were replenished after recovery was enhanced at elevated p_{CO_2}. It is therefore suggested that plants grown at elevated p_{CO_2} may be more tolerant to further defoliation than plants grown at ambient p_{CO_2} from about one week after defoliation. However, such an advantage may be only significant in cases of very severe defoliation and is likely to disappear when plants growing at ambient p_{CO_2} have also restored their reserves to a non-limiting level.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch eine Stimulierung der Photosynthese und eine hemmende Wirkung auf die Atmung führt der stetig steigende CO_2-Partialdruck (p_{CO_2}) in der Atmosphäre bei Pflanzen im allgemeinen zu einer gesteigerten Verfügbarkeit von Assimilaten. Obwohl in den meisten Versuchen mit erhöhtem p_{CO_2} eine grössere Biomasse beobachtet wird, ist die mittlere Zunahme der relativen Wachstumsrate (RGR) meist wesentlich geringer als die Steigerung der Photosyntheserate pro Blattflächeneinheit. Sowohl die Verfügbarkeit essentieller Ressourcen (wie z. B. Nährstoffe), als auch umwelt- und entwicklungsbedingte Limitierungen beschränken wahrscheinlich das Ausmass, in dem das Pflanzenwachstum von der Verfügbarkeit von Kohlenstoff (C) abhängt und damit auch die Reaktion des Pflanzenwachstums auf einen erhöhten p_{CO_2}. Es wurde deshalb die Hypothese aufgestellt, dass Systeme mit eingeschränkter Verfügbarkeit von Assimilaten, wie z. B. bewirtschaftetes Grünland, eine ausgeprägtere Reaktion auf einen erhöhten p_{CO_2} zeigen, besonders wenn ausreichend Nährstoffe zur Verfügung stehen. Ausserdem wäre zu erwarten, dass eine gesteigerte Verfügbarkeit von Assimilaten bei erhöhtem p_{CO_2} zu einer reduzierten Auslagerung von Kohlenhydratreserven nach einem Schnitt führt und eine frühere Wiedereinlagerung begünstigt. Im Rahmen eines breit abgestützten Forschungsprojektes zur Wirkung eines erhöhten p_{CO_2} auf zwei wichtige Arten des Grünlandes gemässigter Klimazonen – *Lolium perenne* L. (Englisch Raigras) und *Trifolium repens* L. (Weissklee) – wurden diese Hypothesen experimentell überprüft. Die Wirkung eines erhöhten p_{CO_2} auf die Verfügbarkeit von Kohlenhydraten und den Wiederaustrieb nach einer Entblätterung wurde in einer Kombination von Feldversuchen – unter Verwendung der "*F*ree *A*ir *C*arbon Dioxide *E*nrichment" (Freiluft-CO_2-Begasungs-, oder kurz: FACE-) Technologie – und detaillierten Studien in Klimakammern untersucht.

In allen Versuchen führte ein erhöhter p_{CO_2} im allgemeinen zu einer gesteigerten Verfügbarkeit von C, wie aus einer deutlichen Anhäufung von nicht-strukturbildenden Kohlenhydraten sowohl bei *L. perenne* als auch bei *T. repens* hervorgeht. Eine ausgeprägte p_{CO_2} × N (Stickstoff) Interaktion wurde bei *L. perenne* im Feld beobachtet, sogar zu dem Zeitpunkt, als die Konzentrationen wasserlöslicher Kohlenhydrate ein Minimum erreichten und im allgemeinen im Bereich um 0.5 mol kg^{-1} (als Hexose-Äquivalente) lagen, während sie bei der Kombination von erhöhtem p_{CO_2} und geringer N-Versorgung im Bereich um 1 mol kg^{-1} lagen. Stärkekonzentrationen in *T. repens* unter erhöhtem p_{CO_2} waren häufig mindestens doppelt so hoch wie bei heutigen p_{CO_2} (Stärkekonzentrationen in Blättern nach der Erholung von einer Entblätterung lagen unter erhöhtem p_{CO_2} meistens im Bereich von 0.4–0.8 mol kg^{-1}). Zusammen mit einer Stimulierung der Bildung struktureller Gewebebestandteile resultierte diese Anhäufung von Kohlenhydraten in einer um ca. 30 % grösseren Trockensubstanz pro Wachstumspunkt, wie in der Klimakammer bei beiden Arten beobachtet wurde. Diese Zunahme der Trockensubstanz pro Wachstumspunkt war sogar die hauptsächliche Wachstumsreaktion auf einen erhöhten p_{CO_2} in der Klimakammer.

Wider Erwarten wurde während der ersten 4 Tage nach der Entblätterung weder bei *L. perenne* noch bei *T. repens* eine Förderung des Wiederaustriebs beobachtet. Dennoch hatten die Pflanzen unter erhöhtem p_{CO_2} während des gesamten Versuchs eine grössere Biomasse. Offenbar hing die Stärke des anfänglichen Wiederaustriebs enger mit der Aktivität der Meristeme zum Zeitpunkt der Entblätterung zusammen als mit der Verfügbarkeit von Kohlenhydratreserven oder der laufenden Photosyntheserate. Erst ungefähr eine Woche nach dem Schnitt wurde bei *T. repens* – wie postuliert – eine vorübergehende Steigerung der Wachstumsrate beobachtet. Daher war offenbar der Wiederaufwuchs nach einem starken Schnitt von *T. repens* zeitweilig auch durch die Verfügbarkeit von Kohlenstoff begrenzt. Allerdings blieb diese Stimulation des Wachstums (18 %) klein gegenüber dem anhaltenden Effekt des erhöhten p_{CO_2} auf die pro Wachstumspunkt gebildete Trockensubstanz. Hingegen schien die Verfügbarkeit von Kohlenstoff nicht zur Kontrolle der Geschwindigkeit des Wiederaustriebs von *L. perenne* beizutragen. Wider Erwarten hatte die Stickstoffversorgung bei keiner der beiden Arten einen Einfluss auf die Reaktion der Wachstumsrate und der Produktion neuer Wachstumspunkte auf die gesteigerte Verfügbarkeit von Assimilaten unter erhöhtem p_{CO_2}. Es ist daher zu vermuten, dass andere – umweltbedingte oder endogene – Faktoren den Einfluss auf die Entwicklung neuer Wachstumspunkte beschränkten, und dass diese Beschränkung nur bei *T. repens* kurzzeitig wegfiel. Bei beiden Arten war der zeitliche Verlauf der Konzentration von Kohlenhydraten in Blättern und Speichergeweben, wie er im Feld beobachtet wurde, im wesentlichen ähnlich wie in der Klimakammer. Dies lässt vermuten, dass in beiden Systemen vergleichbare Prozesse für das Verhältnis von Assimilation und Kohlenhydrat-Verbrauch entscheidend waren. Deshalb weisen die erhöhten Konzentrationen von Kohlenhydraten in den Blättern beider Arten und die gesteigerte Anhäufung von Kohlenhydratreserven gegen Ende des Wiederaufwuchses auf eine eingeschränkte Reaktion des Wachstums auf den erhöhten p_{CO_2} hin. Die $p_{CO_2} \times$ N Interaktion bei *L. perenne* im Feld deutete darauf hin, dass diese Limitierung des Wachstums bei geringer N-Versorgung besonders ausgeprägt war. Ausserdem wies auch der Verlauf des geschätzten Exports während der Nacht aus Blättern von *L. perenne* auf einen eingeschränkten Bedarf für Assimilate hin. Es ist daher anzunehmen, dass der Einfluss des erhöhten p_{CO_2} sowohl auf die Biomasse der Pflanzen in der Klimakammer als auch auf den Ertrag im Feld primär auf eine grössere Trockensubstanz pro Wachstumspunkt zurückzuführen ist. Eine vermehrte Einlagerung von nicht-strukturbildenden Kohlenhydraten und eine gesteigerte Produktion struktureller Gewebebestandteile auf Kosten zusätzlicher Blattfläche führten zu einer Reduktion des Blattflächenverhältnisses (LAR) und trugen offenbar dazu bei, unter erhöhtem p_{CO_2} einen ausgeglichenen Kohlenstoffhaushalt von *T. repens* zu gewährleisten. Im Gegensatz dazu zeigte sich bei *L. perenne* zusätzlich eine ausgeprägte Reduktion der Photosynthesekapazität.

Trotz einer im allgemeinen gesteigerten Verfügbarkeit von Kohlenhydraten unter erhöhtem p_{CO_2} erholten sich die Pflanzen – nach der Wiederaufnahme des Wachstums aller Pflanzenteile und/oder dem Beginn der Kohlenhydrateinlagerung zu urteilen – nicht schneller von der Entblätterung. Die Geschwindigkeit der Auslagerung von Kohlen-

hydraten aus dem Speichergewebe hing offenbar nicht von deren Verfügbarkeit für die Pflanze ab, sondern stand möglicherweise im Zusammenhang mit der Restblattfläche nach dem Schnitt. Hingegen wurden die Kohlenhydratreserven nach der Erholung, wie postuliert, unter erhöhtem p_{CO_2} schneller wiederaufgefüllt. Es wird daher vermutet, dass Pflanzen unter erhöhtem p_{CO_2} ab ca. einer Woche nach dem Schnitt eine weitere Entblätterung besser ertragen als Pflanzen unter heutigem p_{CO_2}. Allerdings ist ein solcher Vorteil wahrscheinlich nur nach einem sehr starken Schnitt von Bedeutung und verschwindet vermutlich nach dem Zeitpunkt, bei dem Pflanzen unter heutigem p_{CO_2} eine für einen uneingeschränkten Wiederaustrieb ausreichende Menge an Kohlenhydratreserven eingelagert haben.