

CO₂-Abhängigkeit des Gaswechsels (CO₂/H₂O) von jungen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach Langzeitbegasung bei 350 und 700 µmol mol⁻¹ CO₂

Manfred Forstreuter

Synopsis

CO₂ dependent gas exchange (CO₂/H₂O) of juvenile beech stands (*Fagus sylvatica* L.) after long-term exposure at 350 und 700 µmol mol⁻¹ CO₂

Since April 1994, a CO₂ experiment has been carried out on young beech stands in four semi-closed acrylic chambers under field-like conditions. These microcosms – consisting of a plant stand of 49 saplings (provenance 810 03, 1,5 years old) in a soil block (loamy sand, bulk density 1,1 g cm⁻³) of 0.4 m³ and an air volume of 1 m³ – were exposed to CO₂ concentrations of unchanged ambient air (371 ± 46 µmol mol⁻¹ CO₂), of 450 (447 ± 17) µmol mol⁻¹ CO₂, of 550 (555 ± 18) µmol mol⁻¹ CO₂ and of 700 (703 ± 10) µmol mol⁻¹ CO₂.

From July to August 1994 in two of the chambers at 350 and 700 µmol mol⁻¹ CO₂ single leaf measurements were carried out. By using a mini-cuvette system (CMS 400, Walz) A_n/C_i-curves on shade, sun, and second flush leaves were measured in constant environmental conditions (25°C, 1.3 kPa VPD, PPFD > 1200 µmol m⁻² s⁻¹, 1.9 m s⁻¹ wind speed).

A_n was enhanced in average by a factor of 1.56 after increase of CO₂ concentration. Shade and sun leaves grown at elevated CO₂ showed no acclimation. In all leaf types, the initial slope of the A_n/C_i-curves and A_{max} was not affected by the CO₂ growth concentration. The C_i/C_a ratio ranged between 0.71 and 0.67 in ambient growth conditions and between 0.68 and 0.59 in elevated growth conditions.

E was reduced in average by 27% at 700 µmol mol⁻¹ CO₂ relative to 350 µmol mol⁻¹ CO₂ resulted from changes in g_{H2O}. In all leaf types the amount of reduction was more or less identical. WUE increased linearly with rising CO₂ concentrations.

By means of mathematical models Γ-values of 83–80 (shade leaves), of 75–72 (sun leaves) and of 55–51 µmol mol⁻¹ CO₂ (second flush leaves) were calculated. By using these nonlinear regression models it has also been estimated that A_{max} has increase since the preindustrial atmospheric CO₂ of 280 µmol mol⁻¹ CO₂ by 25%.

Fagus sylvatica L., increasing atmospheric CO₂ concentration, intercellular CO₂ concentration, net photosynthesis, conductance, transpiration, water use efficiency, acclimation

Abkürzungen

A_n: net photosynthesis, A_{max}: net photosynthetic capacity, E: transpiration, C_a, C_i: atmospheric and intercellular CO₂ concentration, g_{CO₂}, g_{H₂O}: total leaf conductance for CO₂ and H₂O, Γ: CO₂ compensation point, WUE: water use efficiency

1 Einleitung

Der gegenwärtige Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration von 1,3 µmol mol⁻¹ CO₂ pro Jahr wird von vielen Meßstationen der Erde, die sich sowohl fernab von Industriezentren befinden als auch von Stationen in urbanen Zentren, bestätigt (KEELING & al. 1994, FORSTREUTER & al. 1994). Ausgehend von einer vorindustriellen atmosphärischen CO₂-Konzentration von 280 ± 5 µmol mol⁻¹ CO₂ (NEFTEL & al. 1985) ist im kommenden Jahrhundert eine Verdoppelung dieses Wertes aufgrund der anhaltenden hohen anthropogenen CO₂-Emission zu erwarten.

Neben dem Kohlenstoffkreislauf wirkt der Wasserkreislauf im globalen Treibhausgeschehen. In Bezug auf mögliche Kohlenstoffsinken spielen neben den Ozeanen, terrestrische Ökosysteme eine nicht unbedeutende Rolle (WOFSEY & al. 1993, SARMIENTO & BENDER 1994). Insbesondere Holzpflanzen vermögen, über den Prozeß der Photosynthese, die zusätzliche Kohlenstoffquelle in der Atmosphäre zu nutzen und über eine erhöhte Kohlendioxidaufnahme vermehrt Holzbiomasse aufzubauen (OVERDIECK 1989, JARVIS 1993). Ebenso erscheint eine Beeinflussung des Wasserhaushaltes in terrestrischen Ökosystemen über veränderte Transpirationsraten möglich (OVERDIECK & FORSTREUTER 1994).

Die Auswirkungen der erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf den Gaswechsel, insbesondere auf Holzpflanzen, in Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen, wurde bereits eingehend untersucht. Anhand dieser Experimente wurde unter erhöhter CO₂-Konzentration eine Akklimation des

Photosyntheseapparates infolge einer 'down-regulation' der Rubisco (Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase)-Aktivität und einer verringerten Photosynthesekapazität nachgewiesen (GUNDERSON & WÜLLSCHLEGER 1994, SAGE 1994). Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen, die überwiegend in Topfversuchen unter Laborbedingungen erzielt wurden, stehen Untersuchungsergebnisse aus einigen wenigen Versuchsreihen, in denen Holzpflanzen unter freilandnahen Bedingungen erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen ausgesetzt wurden (GUNDERSON & al. 1993). Diese deuten darauf hin, daß eine Akklimation des Photosyntheseapparates unter freilandnahen Bedingungen nicht auftritt. Aufgrund dieser wissenschaftlichen Befunde scheinen Untersuchungen an Modell-Ökosystemen unter Freilandbedingungen dringend erforderlich zu sein (BAZZAZ 1990, KÖRNER 1993).

2 Material und Methoden

In einem auf drei Jahre angelegten CO_2 -Begasungsversuch wuchsen seit April 1994 eineinhalbjährige Buchensämlinge ($n=49$) bei kontrollierten CO_2 -Konzentrationen (350, 450, 550 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) unter Freilandbedingungen in Modell-Ökosystemen heran. Die Sämlinge wurden vor dem Blattaustrieb in Mini-Gewächshäuser aus UV-durchlässigem Acrylglas ausgepflanzt (FORSTREUTER 1993, 1995). Zwei Freilandbestände dienen als zusätzliche Kontrollen.

Die jungen Buchensämlinge wurden aus Saatgut der Herkunft 810 03 im Gewächshaus herangezogen. Die Anzucht erfolgte im Herbst 1992 in einem Torf-Sandgemisch bei 5°C . Seit Januar 1993 wuchsen die Keimlinge in Töpfen (13 x 13 x 13 cm) bei 10°C , wurden im Juni desselben Jahres balliert und ins Freiland in Baumschulbeete gesetzt. Im März 1994 wurden aus den etwa 1000 Sämlingen 49 Buchen pro Versuchsfläche nach Höhe und Durchmesser ausgewählt und in die Expositionskammern bzw. Freilandflächen gepflanzt.

Das Bodenvolumen in den Kammern betrug 384 dm^3 ($7,4 \text{ dm}^3$ pro Pflanze). Als Boden wurde ein lehmiger Sand (Raumgewicht: $1,1 \text{ g cm}^{-3}$, Bodenwassergehalt: 20 Vol.%) mit mittlerer bis guter Nährstoffversorgung (C-Gehalt: 2,7%, C/N: 19,4) verwendet. Eine ausreichende und gleichbleibende Wasserversorgung der Pflanzen in der Versuchsanlage wurde erreicht, indem entsprechend den gemessenen Evapotranspirationsraten der Bestände (FORSTREUTER 1991), mit Leitungswasser gegossen wurde. Eine Kontrolle der Bodenwassergehalte erfolgte über Probenentnahmen und der gravimetrischen Wassergehaltsbestimmung.

Das Mikroklima in den Mini-Gewächshäusern wurde entsprechend den Außenbedingungen geregelt

(FORSTREUTER 1991). Die Windgeschwindigkeiten wurden mit einem Schalenstern-Anemometer Typ 1469, Lamprecht) im Freiland gemessen und innerhalb der Expositionskammern im Bereich von $0,1$ bis $2,5 \text{ m s}^{-1}$ mit einem Ventilator nachgeregelt. Die Photonenflußdichte (PPFD) wurde im Freiland und in den Kammern mit Hilfe von Quantum Sensoren: Li-190 SB, LiCor) erfaßt. Die Messungen der CO_2 -Konzentrationen wurden mit Hilfe von Ultrarotabsorptionsspektroskopen (URAS 4, Hartmann & Braun) durchgeführt. Eine PC-Steuerung regelte die voreingestellten CO_2 -Sollwerte in den Mini-Gewächshäusern über Massendurchflußmesser (FC-2900, Tylan General), wobei reines Kohlendioxid aus einer Gasflasche der Zuluft beigemischt wurde. Die CO_2 -Konzentrationen betragen in den Mini-Gewächshäusern, in denen Einzelblattmessungen durchgeführt wurden, 371 ± 46 (Kontrolle: Sollwert 350) und 701 ± 10 (Sollwert 700) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Von Mitte Juli bis Mitte August wurden Einzelblattmessungen ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsel) an Schatten-, Sonnen- und Jahrestrieblättern mit Hilfe eines Mini-Küvettensystems (CMS 400, Walz) durchgeführt. In das Meßsystem waren eine Eingangsfeuchteregeleung (RSV 42, Walz), eine Beleuchtungseinrichtung (LR4 und LA4, Walz) und eine Gasmischanlage (GMA-2, Walz) integriert. Zur Erstellung der CO_2 -Abhängigkeitskurven wurden den Blättern acht CO_2 -Meßkonzentrationen (C_a : 50, 200, 350, 450, 550, 700 und $1000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) jeweils für einen Zeitraum von 30 min angeboten. Die Empfindlichkeitsänderungen des Meßgerätes (Binos 100, Rosemount) wurden über die gerätespezifischen Kalibrierungskurven des Ist/Sollwert-Verhältnisses in Abhängigkeit von der jeweiligen CO_2 -Konzentration bzw. dem absoluten Wasserdampfgehalt im Referenzgas berücksichtigt.

Alle Blattmessungen wurden bei einer Temperatur von 25°C , einem Taupunkt von $16,7^\circ\text{C}$ (VPD: 1,3 kPa) und einer Photonenflußdichte (PPFD) von $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei einer mittleren Luftbewegung von $1,9 \text{ m s}^{-1}$ durchgeführt. Bei PPFD $>500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreichten bereits alle Blätter (Schatten-, Sonnen- und Jahrestrieblätter) die Lichtsättigung der Netto-Photosynthese (FORSTREUTER 1995).

C_i und g_{CO_2} bzw. $g_{\text{H}_2\text{O}}$ ($g_{\text{CO}_2} \cdot 1,6 = g_{\text{H}_2\text{O}}$) der Blätter wurden nach VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981) berechnet. Über nichtlineare Regressionsanalysen (SAS Institute 1988) wurden Exponentialfunktionen nach dem »Marquart Least Square«-Verfahren an die Meßdaten angepaßt. Dabei wurden zur mathematischen Beschreibung die CO_2 -Abhängigkeiten von: a) A_n mit der Exponentialfunktion $y = C1 \cdot (1 - \exp(-C2 \cdot (x - C3)))$ dargestellt, wobei die Variablen $y = A_n$, $x = C_a$ bzw. C_i und die Parameter $C1 = A_{\text{max}}$, $C2 =$ Krümmungsfaktor der Funktion, $C3 = \Gamma$ entsprechen; b) E mit dem Funktionstyp

$[y = C1 + C2 \cdot \exp(-C3 \cdot x)]$ beschrieben, wobei die Variablen $y = E$, $x = C_a$ und die Parameter C1 bis C3 empirische Konstanten wiedergeben und c) g_{CO_2} ebenfalls mit der Funktion $[y = C1 + C2 \cdot \exp(-C3 \cdot x)]$ beschrieben, wobei die Variablen $y = g_{CO_2}$, $x = C_i$ und die Parameter C1 bis C3 empirisch ermittelte Konstanten darstellen.

3 Ergebnisse

A_n nahm bei allen Blattyten (Schatten-, Sonnen- und Jahrestriebblätter) mit steigender C_a stark zu (Abb.1, oben). Bis etwa 500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ stieg A_n zunächst steil an, und oberhalb von 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ging A_n nahezu in die Sättigung (A_{max}) über. Im Vergleich der Meßkonzentrationen von 350 zu 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ war A_n der Schattenblätter um 54%, der Sonnenblätter um 56% und der Jahrestriebblätter um 57% gesteigert. Von Schatten- über Sonnen- zu

Jahrestriebblättern wurde A_{max} erst bei höheren CO₂-Konzentrationen erreicht.

In Bezug auf die langfristigen Aufwuchsbedingungen, Wachstum bei 350 oder 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂, wiesen die Schatten- und Sonnenblätter keine signifikanten Unterschiede in A_{max} auf. Nur die Jahrestriebblätter der niedrigen Aufwuchsbedingung (350) im Vergleich zu 700 zeigten höhere A_{max} -Werte.

E (Abb.1, oben) verringerte sich mit steigender C_a und sank bei der Meßkonzentration von 700 im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ bei den Schattenblättern um 25%, bei den Sonnenblättern um 28% und bei den Jahrestriebblättern um 27% ab.

g_{CO_2} (Abb.1, unten) nahm mit zunehmenden C_i -Werten deutlich ab. Die Stomata verringerten die Öffnungsweiten und bedingten somit die o. g. Transpirationsabnahme der Blätter.

Der quasilineare Anstiegsast der A_n/C_i -Kurven (Abb.1, unten), der ein Maß für die Carboxylierungseffizienz darstellt und durch die Aktivität der Rubisco

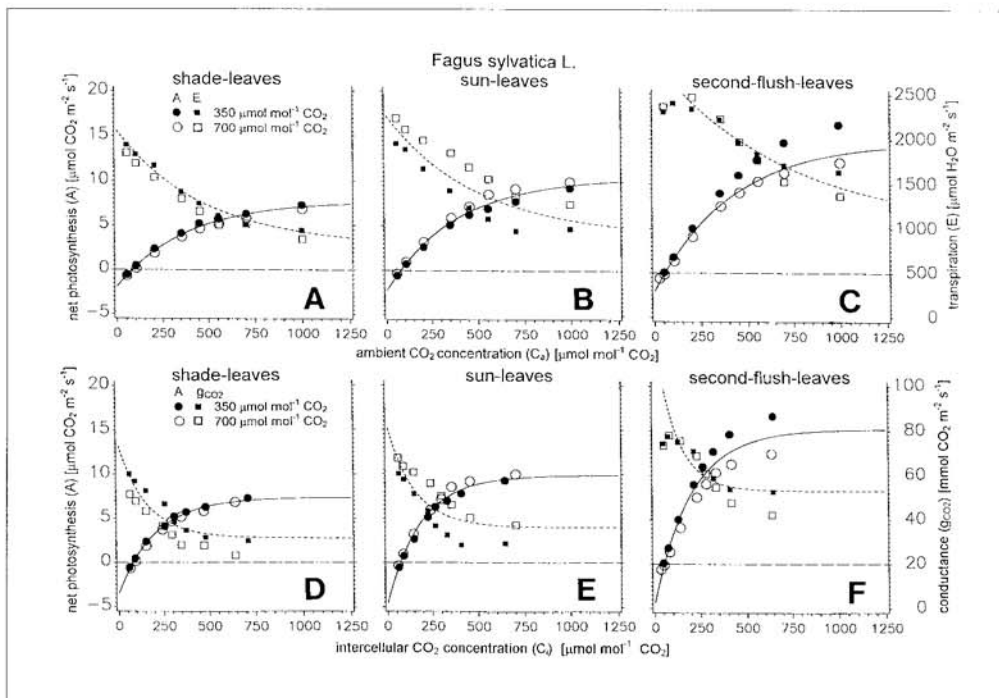


Abb. 1
Netto-Photosyntheseraten (A_n) und Transpiration (E) von Buchenblättern in Abhängigkeit von der atmosphärischen CO₂-Konzentration (C_a), A: Schattenblätter, B: Sonnenblätter, C: Jahrestriebblätter (oben) und Netto-Photosyntheseraten (A_n) und Blattleitfähigkeit (g_{CO_2}) in Abhängigkeit von der interzellulären CO₂-Konzentration (C_i), D: Schattenblätter, E: Sonnenblätter, F: Jahrestriebblätter (unten) nach Wachstum unter freilandnahen Bedingungen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

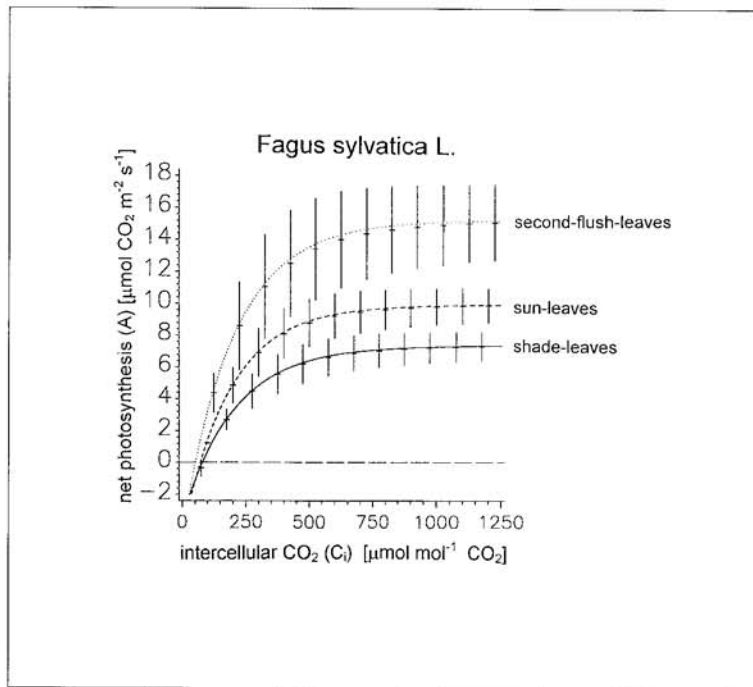
Fig. 1
Net photosynthesis (A_n), transpiration (E) of beech leaves at atmospheric CO₂ concentration (C_a), A: shade leaves, B: sun leaves, C: second flush leaves (above) and net photosynthesis (A_n) at intercellular CO₂ concentration (C_i), D: shade leaves, E: sun leaves, F: second flush leaves (below) after growth in field conditions at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

Abb.2

Regressionsmodelle der A_n/C_i -Kurven der Schatten-, Sonnen- und Jahrestrieblätter der Buche (*Fagus sylvatica* L.) nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, die mit Hilfe statistischer Regressionsverfahren (SAS Institute 1988) erstellt wurden. Die vertikalen Balken geben das Konfidenz-Intervall für 95% der Daten an.

Fig. 2

Models of A_n/C_i -curves from shade, sun and second flush leaves of *Fagus sylvatica* L. after long-term exposure at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (look for nonlinear regression models in Tab.1). Vertical lines represent the 95-percent confidence limit of nonlinear model (least square procedure, SAS Institute 1988).



Tab.1

Regressionsmodelle der A_n/C_a - und A_n/C_i - und g_{CO_2}/C_i - und E/C_a - und WUE/C_a -Kurven der Schatten-, Sonnen- und Jahrestrieblätter von *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, die mit Hilfe statistischer Regressionsverfahren (SAS Institute 1988) erstellt wurden.

Tab.1

Regression models of A_n/C_a -, A_n/C_i -, E/C_a - and WUE/C_a -curves of shade leaves, sun leaves, and second flush leaves of *Fagus sylvatica* L. after long-term exposure at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

leaf regression models

A_n	: leaf net photosynthetic rate	$[\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$
C_a	: atmospheric CO_2 concentration	$[\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2]$
C_i	: intercellular CO_2 concentration	$[\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2]$
g_{CO_2}	: total leaf conductance	$[\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$
E	: leaf transpiration rate	$[\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$
WUE	: water use efficiency	$[\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}]$

 A_n/C_a models

$$\text{shade-leaves: } A_n = 7.75 \cdot (1 - e^{-0.0026 \cdot (C_a - 83)}) \quad (1)$$

$$\text{sun-leaves: } A_n = 10.55 \cdot (1 - e^{-0.0026 \cdot (C_a - 75)}) \quad (2)$$

$$\text{second-flush-leaves: } A_n = 16.58 \cdot (1 - e^{-0.0023 \cdot (C_a - 55)}) \quad (3)$$

 A_n/C_i models

$$\text{shade-leaves: } A_n = 7.33 \cdot (1 - e^{-0.0049 \cdot (C_i - 80)}) \quad (4)$$

$$\text{sun-leaves: } A_n = 9.89 \cdot (1 - e^{-0.0053 \cdot (C_i - 72)}) \quad (5)$$

$$\text{second-flush-leaves: } A_n = 15.17 \cdot (1 - e^{-0.0049 \cdot (C_i - 52)}) \quad (6)$$

 g_{CO_2}/C_i models

$$\text{shade-leaves: } g_{CO_2} = 30.4 + 41.9 \cdot (e^{-0.0063 \cdot (C_i)}) \quad (7)$$

$$\text{sun-leaves: } g_{CO_2} = 35.7 + 41.5 \cdot (e^{-0.0066 \cdot (C_i)}) \quad (8)$$

$$\text{second-flush-leaves: } g_{CO_2} = 53.1 + 67.2 \cdot (e^{-0.0081 \cdot (C_i)}) \quad (9)$$

transpiration models

$$\text{shade-leaves: } E = 768 + 1296 \cdot (e^{-0.0021 \cdot (C_a)}) \quad (10)$$

$$\text{sun-leaves: } E = 888 + 1337 \cdot (e^{-0.0020 \cdot (C_a)}) \quad (11)$$

$$\text{second-flush-leaves: } E = 749 + 2199 \cdot (e^{-0.0012 \cdot (C_a)}) \quad (12)$$

 WUE models

$$\text{shade-leaves: } WUE = 0.0096 \cdot C_a - 0.58 \quad R^2 = 0.73 \quad (13)$$

$$\text{sun-leaves: } WUE = 0.0106 \cdot C_a - 0.33 \quad R^2 = 0.83 \quad (14)$$

$$\text{second-flush-leaves: } WUE = 0.0115 \cdot C_a - 0.29 \quad R^2 = 0.83 \quad (15)$$

bestimmt wird, war durch die CO₂-Aufwuchsbedingungen unbeeinflusst. Die Anfangssteigungen der A_n/C_i-Kurven der einzelnen Blattyten (Abb.2) wiesen dagegen signifikante Unterschiede auf. Die Steigungen nahmen von Schatten- zu Sonnen- und Jahrestriebblättern signifikant zu. A_{max} wurde bei den Schattenblättern erst bei C_i-Werten oberhalb von 500 μmol mol⁻¹ CO₂ erreicht.

Anhand der Regressionsmodelle (A_n/C_a bzw. C_i-Modelle, Tab.1) wurden die Γ-Werte der Blätter bestimmt. Γ sank von Schatten- über Sonnen- zu Jahrestriebblättern signifikant ab, wobei zwischen den Aufwuchsbedingungen kein Unterschied nachweisbar war. Γ lag bei 83–80 μmol mol⁻¹ CO₂ (Schattenblätter), bei 75–72 μmol mol⁻¹ CO₂ (Sonnenblätter) und bei 55–52 μmol mol⁻¹ CO₂ (Jahrestriebblätter).

Bei den Blättern, die bei 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ heranwuchsen, traten keine signifikanten Unterschiede bezüglich der C_i-Werte und C_i/C_a-Verhältnisse auf. Bei C_a von 280 μmol mol⁻¹ CO₂ betragen die C_i-Werte 194 μmol mol⁻¹ CO₂ (Schattenblätter), 180 μmol mol⁻¹ CO₂ (Sonnenblätter) und 170 μmol mol⁻¹ CO₂ (Jahrestriebblätter). Bei C_a von 350 μmol mol⁻¹ CO₂ betrug der C_i-Wert der Schattenblätter 249 μmol mol⁻¹ CO₂, der Sonnenblätter 230 μmol mol⁻¹ CO₂ und der Jahrestriebblätter 224 μmol mol⁻¹ CO₂. Dies entspricht C_i/C_a-Verhältnissen von 0,71 bis 0,67. Von 280 auf 350 μmol mol⁻¹ CO₂ nahm A_n, errechnet aus den Regressionsmodellen (Tab.1), um etwa 25% zu. Bei C_a von 700 μmol mol⁻¹ CO₂ wurden C_i-Werte von 478 (Schattenblätter), von 427 (Sonnenblätter) und von 415 μmol mol⁻¹ CO₂ (Jahrestriebblätter) bestimmt. Dies entspricht C_i/C_a-Verhältnissen von 0,68 bis 0,59.

WUE (Abb.3) der Buchenblätter, d.h. das Verhältnis von fixiertem CO₂ zu transpiriertem H₂O (μmol CO₂/mmol H₂O) stieg mit zunehmender C_a linear an. Von der Meßkonzentration 350 μmol mol⁻¹ CO₂ zu der Meßkonzentration 700 μmol mol⁻¹ CO₂ nahmen die WUE-Werte um 70% (Schattenblätter), um 118% (Sonnenblätter) und 121% (Jahrestriebblätter) zu. Zwischen den WUE-Werten der verschiedenen Aufwuchsbedingungen (350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂) bestanden keine signifikanten Unterschiede. In Bezug auf die Blattyten deutete sich eine Zunahme der Steigungen der Geraden (Tab.1) von Schatten- zu Sonnen- und zu Jahrestriebblättern an.

4 Diskussion

In Experimenten, bei denen C₃-Pflanzen kurzfristig erhöhten CO₂-Konzentrationen ausgesetzt waren, trat bei einer Verdoppelung der jetzigen atmosphärischen CO₂-Konzentration eine potentielle Steigerung der Netto-Photosyntheseraten zwischen 25 und 75% auf (STITT 1991). Temperaturbedingt unterliegen

diese Werte starken Schwankungen (LONG 1991). Untersuchungen an 39 verschiedenen Holzpflanzenarten bei erhöhter CO₂-Konzentration ergaben eine mittlere Zunahme der Photosyntheseraten von 44% im Vergleich zu den Kontrollpflanzen, die bei der momentanen CO₂-Konzentration heranwuchsen (GUNDERSON & al. 1994). Hierbei waren die Photosyntheseraten von *Fagus sylvatica* L. bei 700 μmol mol⁻¹ CO₂ im Vergleich zu 350 μmol mol⁻¹ CO₂ um 55% gesteigert. Die in der vorliegenden Untersuchung gemessenen Steigerungsraten von 56% weisen damit *Fagus sylvatica* L. als eine Baumart aus, die hinsichtlich ihres Wachstums erheblich von der zunehmenden atmosphärischen CO₂-Konzentration profitieren kann (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995).

Zudem wurde eine Anpassung der Buchenblätter an veränderte Umweltbedingungen in den Modellbeständen besonders deutlich in der Ausbildung der verschiedenen Blattyten (Schatten-, Sonnen- und Jahrestriebblätter). Neben den anatomischen und morphologischen Veränderungen, z. B. den spezifischen Blattflächenwerten (FORSTREUTER 1995) unterschieden sich die Blattyten besonders in der biochemischen Ausstattung des Photosyntheseapparates. Der initiale Anstieg der A_n/C_i-Kurven, der eng mit der Rubisco-Aktivität korreliert ist (von CAEMMERER & FARQUHAR 1981), wies auf eine verringerte Carboxylierungseffizienz der Schattenblätter im Vergleich zu den Sonnenblättern und Jahrestriebblättern hin.

Bei einigen CO₂-Begasungsversuchen an Holzpflanzen wurde eine Akklimation bzw. 'down-regulation' des Photosyntheseapparates um etwa 21% festgestellt (GUNDERSON & al. 1994). So waren der Gehalt und die Aktivität der Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase bei *Prunus avium* bei 700 μmol mol⁻¹ CO₂ im Vergleich zu den Kontrollpflanzen bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ signifikant verringert (WILKENS & al. 1994). Dieser Effekt zeigte sich ebenfalls in einem zweijährigen Begasungsversuch bei 650 μmol mol⁻¹ CO₂ an *Pinus taeda* L., einhergehend mit einer Stickstoffverlagerung in Komponenten, die limitierend auf die CO₂-Fixierung wirkten (TISSUE & al. 1993). Besonders bei Untersuchungen mit verringerter Nährstoffzufuhr und einem begrenzten Wurzelraum (Topfversuche), zeigten die Pflanzen eine 'down-regulation' der Photosyntheseraten im Vergleich zu den Kontrollen (ARP 1991, THOMAS & STRAIN 1991), wobei dem Quellen-Senken-Status der fixierten Kohlenhydrate innerhalb der Pflanze in Bezug auf zu untersuchende Regelmechanismen eine besondere Rolle zukommt (STITT 1991).

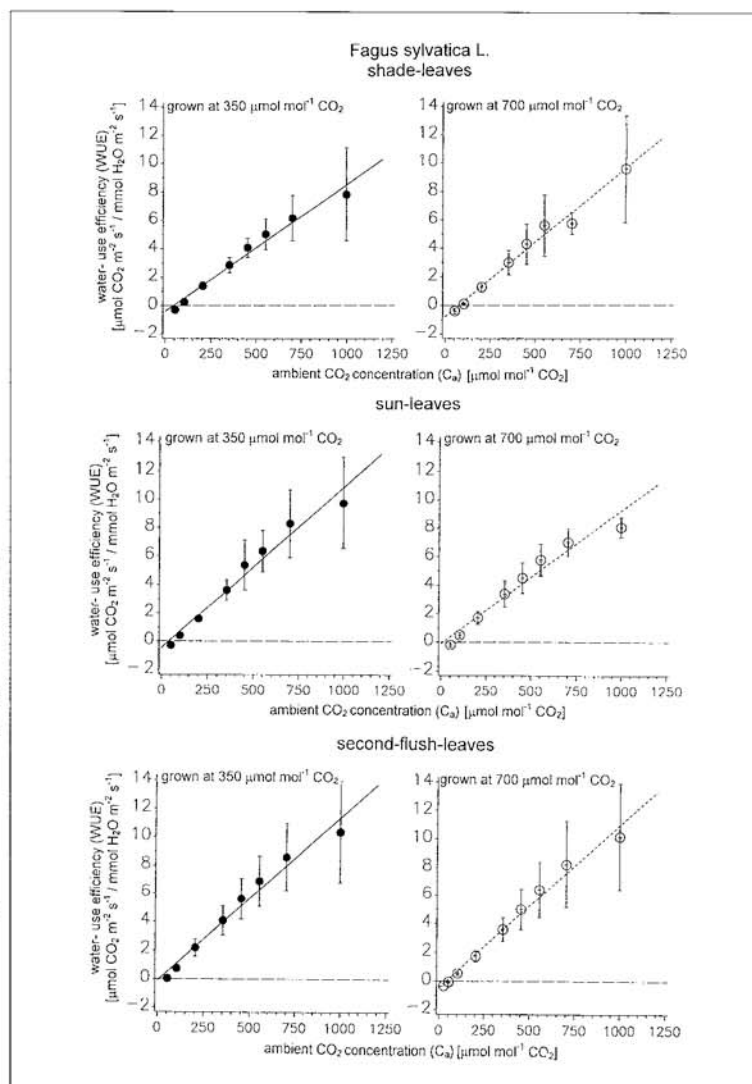
Im Gegensatz dazu wurde im vorliegenden Versuch keine 'down-regulation' der Schatten- und Sonnenblätter unter erhöhter CO₂-Konzentration festgestellt. Sowohl der initiale Anstieg der A_n/C_i-Kurven wie auch die Photosynthesekapazität (A_{max}) waren

von den CO_2 -Aufwuchsbedingungen unbeeinflusst. Diese Ergebnisse decken sich mit einem dreijährigen CO_2 -Begasungsversuch im Freiland an *Liriodendron tulipifera* L. und *Quercus alba* L. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration wurde keine Akklimation des Photosyntheseapparates nachgewiesen. Es wurden keine signifikanten Unterschiede in den A_n/C_i -Kurven festgestellt (GUNDERSON & al. 1993). Freilandmessungen im Kronenbereich von 20-jährigen Buchen, die mit Hilfe der 'branch-bag'-Technik bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 durchgeführt wurden, zeigten nach Langzeitbegasung unter erhöhter CO_2 -Konzentration ebenfalls keine Akklimation der Photosyntheseraten (DUFRENE & al. 1993). Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 waren die Photosyntheseraten gegenüber der Kontrolle bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 um 85% gesteigert.

Die im Labor durchgeführten CO_2 -Begasungsversuche über das Photosynthesevermögen der Blätter stimmen nicht mit den Ergebnissen aus Freilanduntersuchungen überein. Im vorliegenden Freilandversuch bildeten die Modell-Bestände wie in realen Waldbeständen ein geschlossenes Blätterdach aus, das aufgrund einer erhöhten CO_2 -Konzentration in der Struktur verändert war (FORSTREUTER 1995). Die unterschiedliche Blattflächenverteilung in den Beständen beeinflusste wiederum die Strahlungsintensitäten innerhalb des Bestandes; dieses wirkte sich auf die Verteilung und Anzahl von Schatten- und Sonnenblättern aus. Effekte auf die Kohlenhydratverteilung sind denkbar, die wiederum Rückkopplungseffekte auf den Photosyntheseapparat haben können.

Abb. 3
Wassernutzungs-Effizienzen (WUE) der Schattenblätter (oben), Sonnenblätter (Mitte) und Jahrestriebblätter (unten) von *Fagus sylvatica* L. in Abhängigkeit von der atmosphärischen CO_2 -Konzentration (vgl. Tab.1) nach Wachstum bei 350 (linke Seite) und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (rechte Seite).

Fig. 3
Water use efficiency (WUE) of shade leaves (above), sun leaves (middle), and second flush leaves (below) of *Fagus sylvatica* L. at atmospheric CO_2 concentration (look for regression models Tab.1) after long-term exposure at 350 (on the left) and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (on the right).



Diese Mechanismen auf der Bestandesebene sind realistisch nur in naturnahen Freilandexperimenten aufzuklären, da wie oben angesprochen, reine physiologische Effekte durch ökophysiologische Mechanismenkettens, die in Laborversuchen nicht in Erscheinung treten, beeinflusst werden.

Neben der Kohlenstoffaufnahme wurden durch eine erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration die Transpiration und das Verhältnis dieser beiden Größen, die Wassernutzungs-Effizienz, beeinflusst. Aufgrund der erhöhten CO₂-Bedingungen war die Blattleitfähigkeit für CO₂ und Wasserdampf bei allen Blattyphen deutlich herabgesetzt. Eine Akklimation auf der Ebene der Stomata aufgrund erhöhter CO₂-Aufwuchsbedingungen war nicht nachweisbar. Das C_i/C_a-Verhältnis war bei den Meßkonzentrationen von 350 und 700 µmol mol⁻¹ CO₂ für beide CO₂-Aufwuchsbedingungen etwa gleich groß und betrug 0,7 bzw. 0,6. SAGE (1994) gibt für C₃-Pflanzen bei 'normaler' CO₂-Konzentration ein mittleres C_i/C_a-Verhältnis von 0,73 an, welches mit zunehmender CO₂-Konzentration geringfügig absank. Dieses Ergebnis deckt sich mit den vorliegenden Messungen. Die WUE-Werte stiegen mit zunehmenden C_a-Werten linear an. Eine signifikante Zunahme der Wassernutzungs-Effizienzen bei steigender CO₂-Konzentration wurde bei Langzeitbegasungsversuchen an *Liriodendron tulipifera* L. und *Quercus alba* L. nachgewiesen (GUNDERSON & al. 1993). EAMUS (1991) zeigte in einer Zusammenstellung von CO₂-Begasungsexperimenten, daß Holzpflanzen ihre Transpiration unter erhöhten CO₂-Konzentrationen um durchschnittlich 30 bis 40% vermindern können und sich damit die Wassernutzungs-Effizienzen bei fast allen untersuchten Holzarten steigern. Die veränderten Transpirationsraten auf der Blattebene haben sicherlich Einfluß auf die Evapotranspirationsraten ganzer Bestände. So waren die Evapotranspirationsraten junger Buchenbestände unter erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber denen der Kontrollbestände um 14% verringert (OVERDIECK & FORSTREUTER 1994).

Bei erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen sind Änderungen im Kohlenstoffhaushalt und Wasserhaushalt in *Fagus sylvatica* L. dominierten Waldökosystemen zu erwarten. Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse sind bereits Waldwachstumssteigerungen an Buchenbeständen gegenüber der vorindustriellen Zeit wahrscheinlich, da die atmosphärische CO₂-Konzentration seitdem um 25% anstieg. Diese Zuwächse könnten aber aufgrund anderer Umweltveränderungen überlagert bzw. kompensiert worden sein. Langzeituntersuchungen in Hinblick auf die direkten Wirkungen der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf reale Waldökosysteme sind daher dringend notwendig.

Danksagung

Für die technische Hilfe bei der Betreuung und Wartung der Versuchsanlage gilt mein besonderer Dank Frau Elfriede West und Herrn Ralf Stark. Herrn Philipp Schach danke ich für die Unterstützung bei den Blattmessungen. Das Vorhaben wurde aus Mitteln der EU gefördert (The likely impact of rising CO₂ and temperature on European forests, R&D, EG-EV 50 CT92-0127).

Literatur

- ARP, W. J., 1991: Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 14: 869–875.
- BAZZAZ, F.A., 1990: The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 167–196.
- DUFRENE, E., PONTAILLER, J.-Y. & B. SAUGIER, 1993: A branch bag technique for simultaneous CO₂ enrichment and assimilation measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant Cell Environ.* 16: 1131–1138.
- FORSTREUTER, M., 1991: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Verh. Ges. Ökol. (Osnabrück)* XIX/III: 265–279.
- FORSTREUTER, M., 1993: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung (Berlin)* 91: 208 S.
- FORSTREUTER, M., TSCHUSCHKE, A. & D. OVERDIECK, 1994: Atmospheric CO₂ record from Osnabrück. In: T.A. BODEN, D.P. KAISER, R.J. SEPANSKI & F.W. STOSS (eds.), *Trends '93: A Compendium of Data on Global Change*. ORNL/CDIAC-65. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.: 157–160.
- FORSTREUTER, M., 1995: Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO₂-Konzentration. *Verh. Ges. Ökol. (Frankfurt/Main)* 24: 283–292.
- GUNDERSON, C. A., NORBY, R. J. & S.D. WULLSCHLEGER, 1993: Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant Cell Environ.* 16: 797–807.
- GUNDERSON, C. A. & S. D. WULLSCHLEGER, 1994: Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspective. *Photosynthesis Research* 39: 369–388.

- JARVIS, P.J. 1993: An investigation into the impact of elevated CO₂ upon the response of European forests. Final report EPOC-0013, Edingburgh, U.K.: 266 p.
- KEELING, C.D. & T.P. WHORF, 1994: Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In: T.A. BODEN, D.P. KAISER, R.J. SEPANSKI & F.W. STOSS (eds.), Trends '93: A Compendium of Data on Global Change. ORNL/CDIAC-65. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.: 16–26.
- KÖRNER, C., 1993: CO₂ fertilization: The great uncertainty in future vegetation development. In: SOLOMON, A.M. & H.H. SHUGART (eds.): Vegetation & global change. Chapman & Hall, London: 53–70.
- LONG, S.P., 1991: Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? Plant Cell Environ. 14: 729–739.
- NEFTEL, A., MOOR, E., OESCHGER, H. & B. STAUFFER., 1985: Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric CO₂ in the past two centuries. Nature 315:45–47.
- OVERDIECK, D., 1989: Wirkungen der Erhöhung des atmosphärischen CO₂-Gehaltes auf einheimische Waldökosysteme. Abschlußbericht des Vorhabens KF-07KF12777, Universität Osnabrück, 101 S.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1994: Evapotranspiration of beech stands and transpiration of leaves (*Fagus sylvatica* L.) at atmospheric CO₂-enrichment. Tree Physiology 14: 997–1003.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1995: Stoffproduktion junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) bei erhöhtem CO₂-Angebot. Verh. Ges. Ökol. 24: 323–330.
- SAGE, R.S., 1994: Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. Photosynthesis Research 39: 351–368.
- SARMIENTO, J.L. & M. BENDER, 1994: Carbon biogeochemistry and climate change. Photosynthesis Research 39: 209–234.
- SAS INSTITUTE, 1988: SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. Cary NC: pp 675–712.
- STITT, M., 1991: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. Plant Cell Environ. 14: 741–762.
- THOMAS, R.B. & R.B. STRAIN 1991: Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. Plant Physiol. 96: 627–634.
- TISSUE, D.T., THOMAS, R.B. & B.R. STRAIN, 1993: Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and rubisco in loblolly pine seedlings. Plant Cell Environ. 16: 859–865.
- VON CAEMMERER, S. & G.D., FARQUHAR, 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153: 376–387.
- WILKINS, D., van OSTEN, J.-J. & R.T. BESFORD, 1994: Effects of elevated CO₂ on growth and chloroplast proteins in *Prunus avium*. Tree Physiol. 14: 769–779.
- WOFSY, S.C., GOULDEN, M.L., MUNGER, J.W., FAN, S.-M., BAKWIN, P.S., DAUBE, B.C., BASSOW, S.L. & F.A. BAZZAZ, 1993: Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. Science 260: 1314–1317.

Adresse

Dr. rer. nat. Manfred Forstreuter
 Technische Universität Berlin
 Institut für Ökologie
 Fachgebiet: Ökologie der Gehölze
 Königin-Luise-Str. 22
 D-14195 Berlin