Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalte in der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhten CO_2-Konzentrationen

Therese Köln, Manfred Forstreuter und Dieter Overdieck

Synopsis

Carbohydrate and nitrogen content of beech (*Fagus sylvatica* L.) under elevated CO_2 concentration

The objective of this study was to examine the effects of long-term exposure to elevated CO_2 on production and allocation of starch and nitrogen in young beech plants. In the first experiment two-and-a-half-year-old beech seedlings were grown under outdoor conditions in four acrylic chambers. They were exposed to different CO_2 concentrations (350, 450, 550 and 700 µmol mol^{-1}). We determined the contents of non-structural carbohydrates in sun and shade leaves over the course of a hot, sunny day in June. We found significantly higher starch contents under elevated CO_2 in both sun and shade leaves, indicating no adjustment to high CO_2. The starch contents rose almost linearly with rising CO_2 concentration.

In August, the CO_2 concentrations in the chambers were switched for two weeks. The plants grown at 350 and 450 µmol mol^{-1} CO_2 were exposed to 700 µmol mol^{-1} and conversely the elevated CO_2 grown plants were exposed to the atmospheric CO_2 concentration. On the twelfth day of the switch-experiment the starch content in sun leaves corresponded to the actual CO_2 concentration and was obviously not influenced by the previous CO_2 treatment.

In the second experiment eight-week-old beech seedlings were exposed to 350 and 700 µmol mol^{-1} CO_2 for four weeks in glass houses under constant light, temperature and humidity conditions. After harvesting we examined the distribution of non-structural carbohydrates and nitrogen in the various organs (primary leaves, stem and roots). We found higher starch concentrations in all organs under high CO_2. Nitrogen concentrations of the roots and stems on a TNC (total non-structural carbohydrates) – free dry matter basis were similar in the two treatments, while N on a TNC-free dry matter basis of the primary leaves was significantly lower under higher CO_2, indicating a dilution effect. The total amount of nitrogen in the leaves was similar in the two CO_2 treatments. In contrast, total nitrogen uptake into stems and roots were significantly enhanced at elevated CO_2, because of the higher growth rates of these organs.

Elevated CO_2 concentration, carbohydrates, starch, sucrose, nitrogen, Fagus sylvatica L.

1 Einleitung

Pflanzen, die unter erhöhten CO_2-Konzentrationen wachsen, steigern in der Regel ihre Netto-Assimilationsrate (EAMUS & JARVIS 1989). Die Folge davon sind steigende Stärkekonzentrationen in den Blättern (STITT 1991, PETTERSSON & MCDONALD 1992, WULLSCHLEGER & al. 1992, CIPOLLINI 1993, KÖRNER & al. 1995). Dieses erhöhte Angebot an Photosyntheseprodukten führt zu einem verstärkten Pflanzenwachstum. Zahlreiche Studien belegen jedoch, daß dieser positive CO_2-Effekt bei Langzeitbegasung häufig reduziert wird, weil es zu einer Akklimatisation des Photosyntheseapparates an die erhöhten CO_2-Wachstumskonzentrationen kommt (SAGE & al. 1989, EL KOHEN & al. 1993). Eine Ursache für diese Beobachtung wird in der Stärkeakkumulation in den Chloroplasten gesehen, die zu einer feedback-Hemmung der Photosynthese führen könnte (YELLE & al. 1989, STITT 1991). Zu einer Stärkeakkumulation kommt es, wenn die Produktion von Kohlenhydraten ihren Abtransport in Form von Saccharose aus den Blättern (source) in die Senken (Wurzeln und Stamm) übersteigt, weil die Transportkapazität des Phloems und/oder die Senkenaktivität nicht ausreichen.

Die Reaktion der Pflanze auf ein erhöhtes CO_2-Angebot hängt von der untersuchten Art und den Wachstumsbedingungen, wie z.B. dem Stickstoffangebot, ab (WILLIAMS & al. 1986, EL KOHEN & MOUSSEAU 1994). Die N-Konzentration in der Pflanze nimmt i.d.R. unter erhöhten CO_2-Wachstumsbedingungen ab (OVERDIECK 1993). Es handelt sich dabei häufig um einen Verdünnungseffekt aufgrund des gesteigerten Wachstums.

Unsere Untersuchung geht von der Hypothese aus, daß es aufgrund eines erhöhten CO_2-Angebotes zu einem Stau von Photosyntheseprodukten in den Blättern der Buche kommt, der nicht durch erhöhte Transportraten und eine erhöhte Senkenaktivität kompensiert werden kann.

2 Material und Methoden

Versuch 1:
Sechs Wochen alte *Fagus sylvatica*-Keimlinge wuchsen in 2 l-Plastik-Containern unter konstanten Bedingungen (Temperatur: 20 ± 1,5 °C in der Lichtperiode und 15 ± 1,5 °C in der Dunkelperiode; Photonenflußdichte (PPFD): 16 Stunden 290 µmol $m^{-2}s^{-1}$; Wasserdampfdruckdefizit (VPD) 0,70 kPa am Tag und 0,17 kPa in der Nacht) 30 Tage lang in Klimakammern unter 350 und 700 µmol mol^{-1} CO_2. Die Keimlinge wurden bei der Ernte in ihre Organe zerlegt und auf Pflanzenniveau weiterverarbeitet (keine Mischproben).

Versuch 2:
Zweieinhalb-jährige *Fagus sylvatica*-Sämlinge wuchsen im zweiten Jahr in nach den Außenbedingungen klimatisierten Mini-Gewächshäusern (FORSTREUTER 1995) unter 350, 450, 550 und 700 µmol mol^{-1} CO_2. Das Bodenvolumen in den Kammern betrug 385 dm^{-3} (7,4 dm^{-3} pro Pflanze). Als Substrat wurde ein lehmiger Sand (Raumgewicht: 1,1 g cm^{-3}) mit mittlerer bis guter Nährstoffversorgung (P_{DL}: 19, K_{DL}: 16, Mg_{CaCl_2}: 10 mg/100 mg Boden, NH_4^+-N: < 5, NO_3^--N: 50 kg/ha) verwendet. Die Bodenwassergehalte wurden bei ca. 20 Vol.% konstant gehalten. Die Ernte der Blätter erfolgte an sieben Zeitpunkten eines extrem heißen und strahlungsreichen Tages (29. Juni 1995).

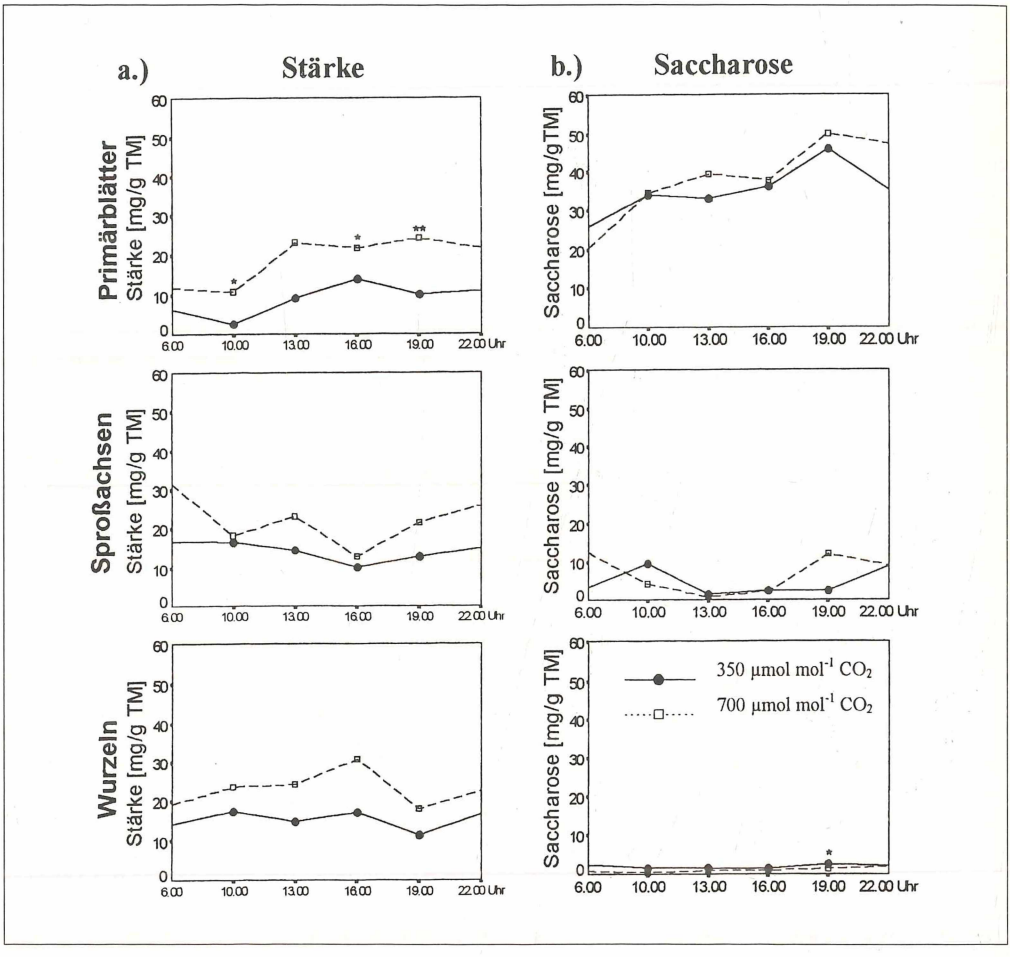

Abb. 1
Saccharose- und Stärkegehalte in verschiedenen Organen von *Fagus sylvatica*-Keimlingen nach vierwöchigem Wachstum bei 350 und 700 µmol mol^{-1} CO_2 (Mediane; n = 5); Signifikanzniveau (U-Test) 350 gegenüber 700 µmol mol^{-1} CO_2: * 0,05 ≥ α > 0,01, ** 0,01 ≥ α > 0,001.

Fig. 1
Sucrose- and starch contents in different organs of beech seedlings after growth under 350 and 700 µmol mol^{-1} CO_2 for four weeks (medians; n = 5);
Level of significance (U-test) 350 compared with 700 µmol mol^{-1} CO_2: * 0,05 ≥ α > 0,01, ** 0,01 ≥ α > 0,001.

In der Mitte der Vegetationsperiode wurden die langfristigen CO_2-Wachstumskonzentrationen in den Mini-Gewächshäusern für 12 Tage (kurzfristig) verändert (Abb. 5 »Switch-Versuch«). Um 15.00 Uhr des letzten Versuchstages (8.8.1995) wurden Sonnenblätter aus jedem der vier Mini-Gewächshäuser geerntet. Je drei Blätter wurden zu einer Mischprobe zusammengefaßt.

Bestimmung des Kohlenhydrat- und Stickstoff-Gehaltes

Das Pflanzenmaterial wurde direkt nach der Ernte in flüssigem Stickstoff schockgefroren, anschließend gefriergetrocknet und gemahlen. Dieses Material wurde dann einer 80%-igen Ethanolextraktion unterzogen und abzentrifugiert. Aus dem Überstand wurden D-Glucose, D-Fructose und Saccharose enzymatisch bestimmt. Das Sediment wurde nach dem Waschen mit 80%-igem Ethanol in destilliertem Wasser aufgenommen und autoklaviert. Nach anschließendem Abzentrifugieren wurde die Stärke bei einer Inkubationstemperatur von 55 °C durch das Enzym Amyloglucosidase (AGS) verdaut und die D-Glucose enzymatisch bestimmt. Es wurden jeweils Doppelbestimmungen durchgeführt. Die enzymatische Bestimmung der Kohlenhydrate erfolgte nach Methoden der Firma Boehringer (BOEHRINGER 1994).

Die N-Gehalte wurden mit einem Kohlenstoff-Wasserstoff-Stickstoff-Analysator (Modell CHN-932, LECO, Kirchheim, Deutschland) ermittelt.

Von den Meßwerten wurden Mittelwerte und Standardabweichungen berechnet. Da die Anzahl der Meßwerte häufig gering war (n = 4), wurde der Median berechnet und auch in den graphischen Darstellungen verwendet. Zur Bewertung von signifikanten Unterschieden zwischen den Meßwerten wurde der U-Test für die Mediandifferenz nach Mann und Whitney angewendet.

3 Ergebnisse

Versuch 1:

In den Organen der Buchenkeimlingen waren Unterschiede in den Kohlenhydratgehalten zwischen beiden CO_2-Wachstumskonzentrationen nachweisbar. Unter erhöhter CO_2-Konzentration war der Stärkegehalt im Tagesdurchschnitt in den Primärblättern um 98%, in den Sproßachsen um 41% und in den Wurzeln um 36% höher als in den Organen der Kontrollpflanzen (Abb. 1a). Nur die Stärkegehalte in den Primärblättern verliefen diurnal.

Im tageszeitlichen Verlauf stieg der Saccharosegehalt in den Primärblättern vom Beginn der Lichtperiode bis zu einem Maximum nach 13-stündiger Beleuchtungsdauer relativ kontinuierlich an. Bei den Kontrollpflanzen betrug dieser lichtabhängige Anstieg 77%, bei den mit 700 µmol mol^{-1} CO_2 begasten Pflanzen 145%. In den übrigen Organen blieb der Saccharosegehalt relativ konstant, wobei die mittleren Gehalte vom Blatt (»source«, 36,6 mg g^{-1} TM) über den Sproß (5,8 mg g^{-1} TM) zu den Wurzeln (»sink«, 1,6 mg g^{-1} TM) stark abnahmen (Abb. 1b). Zwischen den beiden CO_2-Varianten unterschieden sich die Saccharosegehalte der verschiedenen Organe nur geringfügig. Nur in den Wurzeln war ein geringerer Saccharosegehalt in den mit 700 µmol mol^{-1} CO_2 begasten Pflanzen gegenüber den Kontrollpflanzen (350 µmol mol^{-1} CO_2) nachzuweisen.

Die relativen Wachstumsraten waren in allen Organen der Buchensämlinge, die erhöhten CO_2-Konzentrationen ausgesetzt waren, signifikant gesteigert. Die Gesamttrockenmasse je Pflanze nahm unter dem Einfluß des erhöhten CO_2-Angebots um durchschnittlich 28% zu (Daten nicht dargestellt). Unter erhöhter CO_2-Konzentration war besonders das Wurzelwachstum der Buchensämlinge gefördert.

Die Primärblätter der mit 700 µmol mol^{-1} CO_2 begasten Keimlinge wiesen um durchschnittlich 9 % niedrigere Stickstoff-Gehalte (bezogen auf TNC-freie Trockenmasse) als die Primärblätter der Kontrollpflanzen auf. In den Wurzeln und im Sproß waren diesbezüglich keine Unterschiede nachweisbar. Die absoluten N-Gehalte der Keimlinge waren jedoch aufgrund der gesteigerten Biomasseproduktion bei 700 µmol mol^{-1} CO_2 um durchschnittlich 27% höher (Abb. 2).

Versuch 2:

Die Stärkegehalte der Sonnenblätter waren im Tagesdurchschnitt in den mit 700 µmol mol^{-1} CO_2 begasten Pflanzen um 280 % höher als in den Kontrollpflanzen (Abb. 3). Bei den Schattenblättern betrug der Unterschied 140 %. Die Saccharosegehalte in den Sonnenblättern der begasten Pflanzen waren im Tagesdurchschnitt um 45 % höher als in den Kontrollpflanzen ($\alpha < 0.01$, U-Test). Die Saccharosegehalte der Schattenblätter waren um 35 % gesteigert. Dieser Unterschied war nicht signifikant ($\alpha > 0.05$, U-Test). Die Saccharosegehalte der Sonnenblätter waren im Tagesdurchschnitt gegenüber den Schattenblättern um 147% bei 350 µmol mol^{-1} CO_2 und um 162% bei 700 µmol mol^{-1} CO_2 signifikant erhöht.

Die Stärkegehalte nahmen bei Sonnen- und Schattenblättern aller CO_2-Stufen (350, 450, 550, 700 µmol mol^{-1}) annähernd linear mit steigender CO_2-Wachstumskonzentration zu (Abb. 4). Zu diesem Zeitpunkt (13.00 Uhr) unterschieden sich weder die D-Glucose-, die D-Fructose- noch die Saccharosegehalte in den Blätter der vier verschiedenen CO_2-Varianten signifikant voneinander. Die während des »Switch-Experimentes« in zwei Mini-Gewächshäusern kurzfristig für 12 Tage mit 700 µmol mol^{-1} CO_2

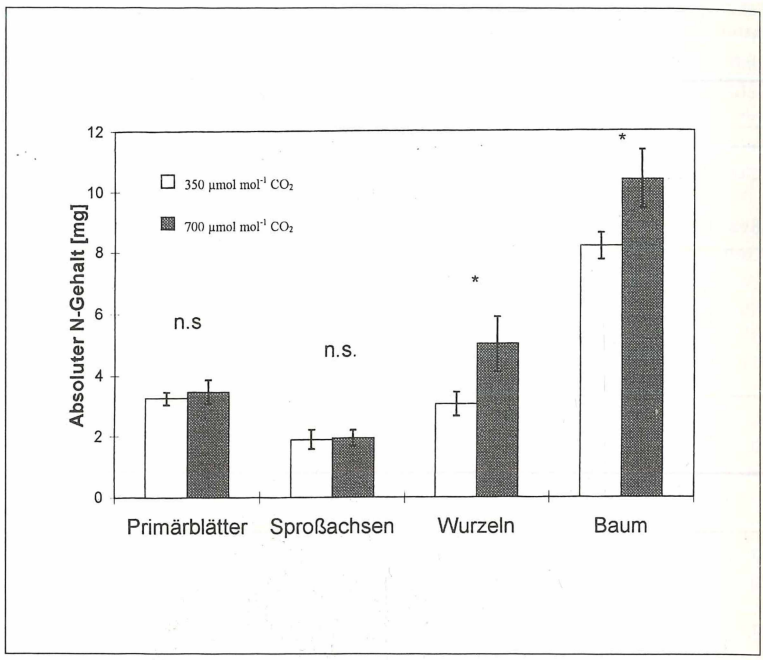

Abb. 2
Absolute N-Gehalte in den verschiedenen Organen und pro *Fagus sylvatica*-Sämling bei 350 und 700 µmol mol^{-1} CO_2 (Mittelwerte und Standardabweichung; $n_{350} = 4$ und $n_{700} = 6$); Signifikanzniveau (U-Test) 350 gegenüber 700 µmol mol^{-1} CO_2: n.s. nicht signifikant * $0{,}05 \geq \alpha > 0{,}01$.

Fig. 2
Total N-content of different organs of beech seedlings at 350 and 700 µmol mol^{-1} CO_2 (means and standard errors; $n_{350} = 4$ and $n_{700} = 6$); Level of significance (U-test) 350 compared with 700 µmol mol^{-1} CO_2: n.s. not significant * $0{,}05 \geq \alpha > 0{,}01$.

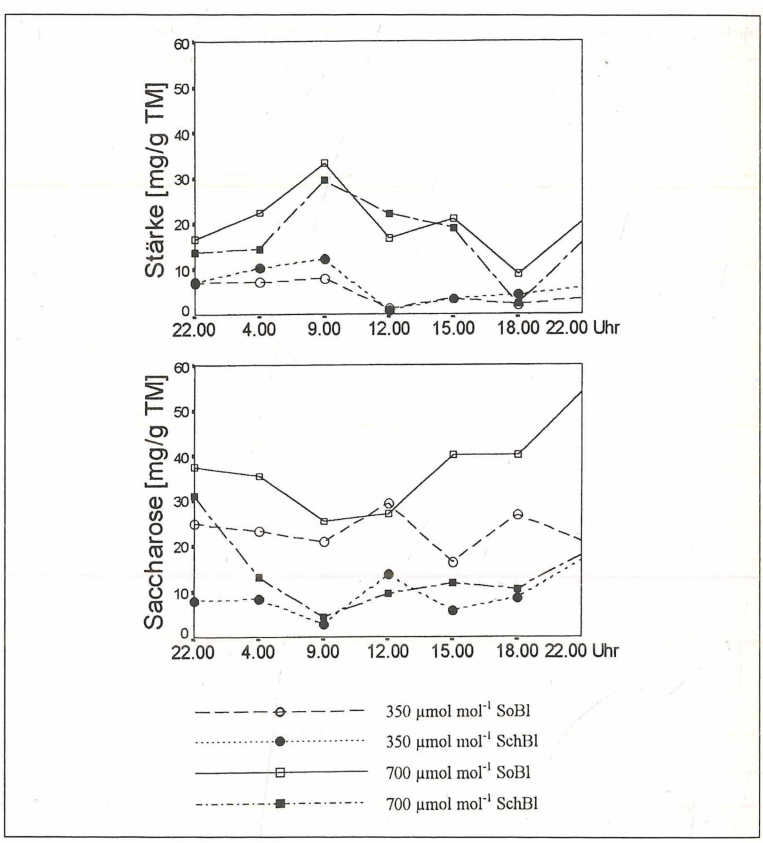

Abb. 3
Stärke- und Saccharosegehalte in Sonnen- und Schattenblättern bei 350 und 700 µmol mol^{-1} CO_2 am 28./29 Juni 1995 (Mediane; n = 4).

Fig. 3
Starch and sucrose contents of sun and shade leaves at 350 and 700 µmol mol^{-1} CO_2 (medians; n = 4).

begasten Rotbuchenpflanzen wiesen signifikant höhere Stärkegehalte (29,8 bzw. 29,6 mg g^{-1} TM) in ihren Sonnenblättern auf als die in zwei Mini-Gewächshäusern kurzfristig mit 350 µmol mol^{-1} CO_2 begasten Pflanzen (8,9 bzw. 8,4 mg g^{-1} TM; Abb. 5). Das Niveau der gemessenen Stärkegehalte entsprach denen nach Langzeitbegasung (29. Juni der zweiten Vegetationsperiode; Abb. 3).

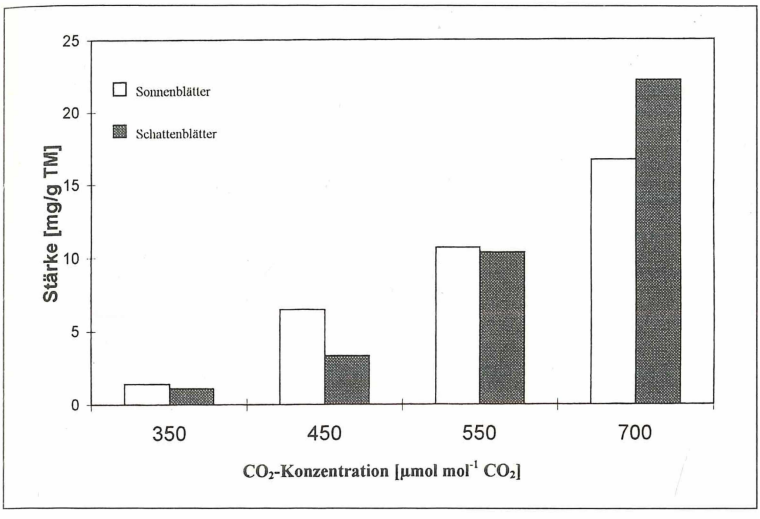

Abb. 4
Stärkegehalte in Sonnen- und Schattenblättern von zweieinhalb-jährigen *Fagus sylvatica*-Sämlingen bei vier CO_2-Konzentrationen (350, 450, 550 und 700 µmol mol^{-1} CO_2) an einem extrem strahlungsreichen Tag (Mediane; n = 5).

Fig. 4
Starch content of sun and shade leaves of beech seedlings at four CO_2-concentrations (350, 450, 550 and 700 µmol mol^{-1} CO_2; medians; n = 5).

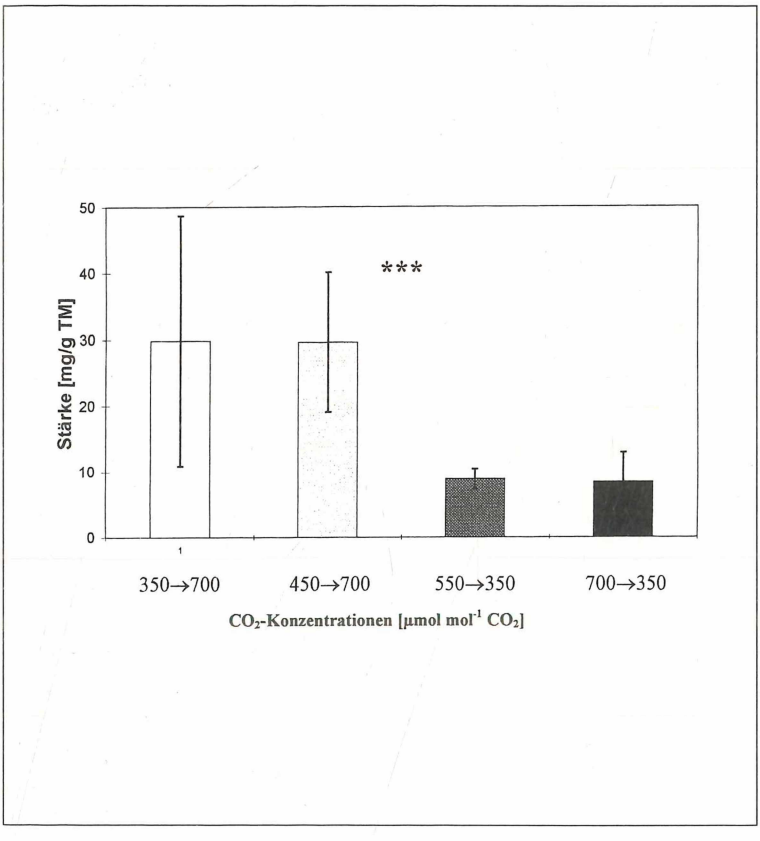

Abb. 5
Stärkegehalte in Sonnenblättern am 12. Tag des Switch-Versuchs (Mittelwerte mit Standardabweichungen; n = 4); Zahl vor den Pfeilen: Langfristige CO_2-Wachstumskonzentration (zweite Vegetationsperiode), Zahl hinter den Pfeilen: CO_2-Konzentration während des 12-tägigen Switch-Versuchs, Signifikanzniveau (U-Test) 350 gegenüber 700 µmol mol^{-1} CO_2: * $\alpha < 0{,}001$.**

Abb. 5
Starch content of sun leaves during the switch experiment after 12 days (means and standard errors; n = 4); number before arrow: long-term CO_2-concentration (second growing season), number behind arrow: CO_2-concentration during the switch-experiment, Level of significance (U-test) 350 compared with 700 µmol mol^{-1} CO_2: * $\alpha < 0{,}001$.**

4 Diskussion

Rotbuchenkeimlinge bilden schon in den ersten Wochen ihrer Entwicklung bei einer atmosphärischen CO_2-Konzentration von 700 µmol mol^{-1} deutlich mehr Stärke als die Kontrollpflanzen (350 µmol mol^{-1}). Die zusätzlich zur Verfügung stehenden Photosyntheseprodukte werden sowohl in ein verstärktes Wachstum investiert, als auch in Sproß und Wurzeln in Form von Stärke gespeichert. PETTERSSON & MCDONALD (1992) wiesen in einem ähnlich angelegten Experiment mit Birken ebenfalls erhöhte Stärkegehalte in den Blättern der höheren CO_2-Variante nach. Bei der Birke wirkt sich diese erhöhte Bereitstellung von Photosyntheseprodukten jedoch nicht – wie bei der Rotbuche – auf den Stärkegehalt der Wurzeln aus. Daß die Buchenkeimlinge einen Großteil der Stärke in Stämmchen und Wurzeln speichern, und nicht in Wachstum investieren, kann eventuell auf eine nicht ausreichende Stickstoffversorgung zurückgeführt werden. Es ist jedoch auch möglich, daß eine langsam wachsende Art – wie die Rotbuche – ihre Wachstumsprozesse nicht kurzfristig so massiv steigern kann wie ihre Photosyntheserate.

Die Buchenkeimlinge wiesen – wie es auch bei anderen Holzpflanzen beobachtet wurde (EL KOHEN & al. 1992, OVERDIECK 1993) – unter erhöhtem CO_2 niedrigere N-Konzentrationen auf. Die absoluten N-Gehalte sind unter erhöhtem CO_2 jedoch aufgrund des verstärkten Wachstums um 27% gesteigert.

Sonnen- und Schattenblätter unserer zweieinhalb-jährigen Buchensämlinge enthielten während des Wachstums bei erhöhter CO_2-Konzentration im gesamten Tagesverlauf – wie auch im Vorjahr (LENZ & al. 1995) – deutlich mehr Stärke. WULLSCHLEGER & al. (1992) wiesen für *Liriodendron tulipifera* und *Quercus alba* ebenfalls schon vor Sonnenaufgang erhöhte Stärkegehalte in den Blättern nach. Sie führen dies auf eine verringerte Dunkelatmung unter erhöhtem CO_2 zurück: Die Pflanze setzt weniger Kohlenstoff frei und der Bedarf an Photosyntheseprodukten sinkt. Dadurch verzögert sich der Abbau der Stärkepools in den Blättern während der Nacht.

Die Proben aus den Mini-Gewächshäusern wurden an einem extrem strahlungsreichen, heißen Tag entnommen. Bei diesen extremen Bedingungen bauten die Pflanzen unter erhöhtem CO_2 im Gegensatz zu den Kontrollpflanzen dennoch eine beträchtliche Menge an Photosyntheseprodukten auf und zeigten damit einen deutlichen CO_2-Effekt. Der »Switch«-Versuch zeigt, daß die momentane atmosphärische CO_2-Konzentration über die Höhe der Stärkeakkumulation entscheidet. Die Rotbuche zeigt also in frühen Entwicklungsphasen – auch nach Langzeitbegasung und sinkenden N-Konzentrationen – CO_2-Effekte, die in einem direkten Zusammenhang zu der augenblicklich herrschenden CO_2-Konzentration stehen.

Danksagung

Für die technische Hilfe bei der Betreuung und Wartung der Versuchsanlage gilt unserer besonderer Dank Frau Elfriede West. Diese Arbeit wurde im Rahmen des DFG-Schwerpunktes 'Wachstum und Stoffwechsel der Pflanze unter erhöhter CO_2-Konzentration' (Ov 2/ 1-1) gefördert.

Literatur

BOEHRINGER Mannheim, 1994: Methoden der enzymatischen BioAnalytik und Lebensmitteltechnikanalytik mit Test-Kombinationen. Boehringer Mannheim Biochemica: S. 56, 118 und 134.

CIPOLLINI, M. L., DRAKE, B. G. & WHIGHAM, D., 1993: Effects of elevated CO_2 on growth and carbon/nutrient balance in the deciduous woody shrub *Lindera benzoin* (L.) Blume (*Lauraceae*). Oecologia 96, 339–346.

EL KOHEN, A., ROUHIER, H. & MOUSSEAU, M., 1992: Changes in dry weight and nitrogen partitioning induced by elevated CO_2 depend on soil nutrient availability in sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.). Ann. Sci. For. 49: 83–90.

EL KOHEN, A., VENET, L. & MOUSSEAU, M., 1993: Growth and photosynthesis of two deciduous forest tree species exposed to elevated carbon dioxide. Functional Ecology 7: 480–486.

EL KOHEN, A. & MOUSSEAU, M., 1994: Interactive effects of elevated CO_2 and mineral nutrition on growth and CO_2 exchange of sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa*). Tree Physiol. 14: 679–690.

EAMUS, D. & JARVIS, P. G., 1989: The direct effects of increase in the global atmospheric CO_2 concentration on natural and commercial temperate trees and forests. Advances in Ecological Research 19: 1–55.

FORSTREUTER, M., 1995: Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO_2-Konzentration. Verh. Ges. Ökol. 24: 283–292.

KÖRNER, C., PELAEZ-RIEDL, S. & VAN BEL, A. J. E., 1995: CO_2 responsiveness of plants: a possible link to phloem loading. Plant, Cell and Environment 18: 595–600.

LENZ, B., OVERDIECK, D. & FORSTREUTER, M., 1995: Atmosphärische CO_2-Konzentrationserhöhung und Kohlenhydratgehalte von Buchenblättern. Verh. Ges. Ökol. 24: 319–322.

OVERDIECK, D., 1993: Elevated CO_2 and the mineral content of herbaceous and woody plants. Vegetatio 104/105: 403–411.

PETTERSSON, R. & MCDONALD, A. J. S., 1992: Effects of elevated carbon dioxide concentration

on photosynthesis and growth of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) at optimal nutrition. Plant, Cell and Environment 15: 911–919.

SAGE, R. F., SHARKEY, T.D. & SEEMANN, J.R., 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated CO_2 in five C_3 species. Plant Physiol. 89: 590–596.

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

WILLIAMS, W. E., GARBUTT, K., BAZZAZ, F. A. & VITOUSEK, P.M., 1986: The response of plants to elevated CO_2. IV. Two deciduous-forest tree communities. Oecologia 69: 454–459.

WULLSCHLEGER, S. D., NORBY, R. J. & HENDRIX, D. L., 1992: Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. Tree Physiol. 10: 21–31.

YELLE, S., BEESON, R. C., TRUDEL, M. J. & GOSSELIN, A., 1989: Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO_2. I. Sugar and starch concentrations. Plant Physiol. 90, 1465–1472.

Adresse

Dipl. Biol. Therese Köln
Dr. rer. nat. Manfred Forstreuter
Prof. Dr. Dieter Overdieck
Technische Universität Berlin, Institut für Ökologie
Fachgebiet: Ökologie der Gehölze
Königin-Luise-Straße 22
14195 Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 27_1996

Autor(en)/Author(s): Forstreuter Manfred, Overdieck Dieter, Köln Therese

Artikel/Article: Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalte in der Rotbuche (Fagus sylvatica L) unter erhöhten C02-Konzentrationen 295-301