# Temperatur- und CO<sub>2</sub>-Abhängigkeit des Gaswechsels von *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum unter erhöhter atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentration

Jörn Strassemeyer, Manfred Forstreuter und Dieter Overdieck

# Synopsis

# Temperature and $CO_2$ dependent gas exchange of *Fagus sylvatica* L. after growth at elevated $CO_2$ concentration

In the second year of a long-term  $CO_2$  experiment on young beech stands grown at ambient (371  $\pm$  46 µmol mol<sup>-1</sup>) and elevated (701  $\pm$  10 µmol mol<sup>-1</sup>)  $CO_2$  concentrations and under unlimited nutrient supply, single leaf gas exchange measurements were obtained during three measurement periods.  $A_n/C_i$  curves were measured on sun and shade leaves with a mini-cuvette system (CMS 400, Walz) under constant environmental conditions (*PPFD* > 1000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  $T_{leaf} = 25 \,^{\circ}C$ ,  $VPD = 1.4 \,$  kPa). During the second measurement period  $A_n/C_i$  curves were measured at four additional temperatures (17, 21, 29, 35  $^{\circ}C$ ).

At elevated  $CO_2$ , sun and shade leaves showed a 66% increase in net photosynthesis. Adjustments of the photosynthesis apparatus to  $CO_2$  elevation were not detected either for sun or shade leaves.  $A_{n\nu} A_{max}$  and the initial slope of the  $A_n/C_i$  curves showed no significant change as a result of the increase in the  $CO_2$  growth concentration. Saplings of *Fagus sylvatica* L. will therefore profit from the future rise in the atmospheric  $CO_2$  concentration.

An increase in the temperature will modify the reponse of  $A_n$  under changing atmospheric CO<sub>2</sub> conditions. At 30 °C the CO<sub>2</sub> response was significantly higher than at 20 °C. Additionally, the temperature optimum of  $A_n$  will increase by 1-2 °C if the CO<sub>2</sub> concentration is doubled. Therefore the interaction of the rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and the predicted warming of the earth's surface are likely to enhance the CO<sub>2</sub> response of young beech trees.

Fagus sylvatica L., elevated  $CO_2$  concentration, net photosynthesis, acclimation, conductance, transpiration, intercellular  $CO_2$  concentration, temperature optimum

# Abkürzungen

 $\begin{array}{l} A_{max}: \mbox{Photosynthesekapazität;}\\ A_n: \mbox{Nettophotosyntheserate;}\\ & \Delta A_{350-700}: \mbox{Steigerung der Nettophotosyntheserate}\\ \mbox{nach Verdoppelug von } C_a;\\ & A_{opt}: \mbox{A}_n \mbox{ bei Optimum stemperatur;}\\ & C_a: \mbox{CO}_2\cdot \mbox{Konzentration in der Blattmeßküvette;}\\ & C_i: \mbox{interzellulare } \mbox{CO}_2\cdot \mbox{Konzentration;}\\ & dA_n/dC_i: \mbox{Anagesteigung der } A_n/C_i \mbox{Kurven;}\\ & T_{opt}: \mbox{Optimum stemperatur von } A_n;\\ & \Gamma: \mbox{CO}_2\cdot \mbox{Kompensationspunkt;}\\ & VPD: \mbox{Wasserdampfdruckdefizit;}\\ & PPFD: \mbox{Photonenflußdichte;} \end{array}$ 

# 1 Einleitung

Seit Beginn der Industrialisierung ist die atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration von einem vorindustriellen Wert von ca. 280 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> um 27 % auf den heutigen Wert von ca. 360 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> gestiegen (NEFTEL & al. 1985, SARIMENTO & BENDER 1994). Aufgrund der anhaltenden anthropogenen CO<sub>2</sub>-Emission (KEELING & WHORF 1994, FORSTREUTER & al. 1994) ist im kommenden Jahrhundert eine Verdoppelung der vorindustriellen CO<sub>2</sub>-Konzentration und ein Anstieg der Temperatur um 3 °C zu erwarten (HOUGHTON & al. 1990).

Seit langem ist bekannt, daß  $C_3$ -Pflanzen auf eine kurzfristige Erhöhung der atmosphärischen  $CO_2$ -Konzentration mit einer Steigerung der Photosyntheserate reagieren (GODELEWSKY 1873, FARQUHAR & al. 1980, CURE & ACOCK 1986, EAMUS & JARVIS 1989, OVERDIECK 1993, SAGE 1994). Eine andauernde Erhöhung der  $CO_2$ -Konzentration kann zu Akklimatisationen des Photosyntheseapparates wie z. B. der Reduktion des RuBisCO-Gehaltes und Veränderungen in der Thylakoidstruktur führen (von CAEM-MERER & FARQUHAR 1984, DE LUCIA & al. 1985, SAGE & al. 1989).

Die Antwort des Photosyntheseapparates auf eine Erhöhung der  $CO_2$ -Konzentration kann durch Umweltbedingungen wie Verfügbarkeit von Wasser, Stickstoffgehalt und Temperatur modifiziert werden (von CAEMMERER & FAROUHAR 1981, TISSUE & OECHEL 1987, FAROUHAR & al. 1989, GRULKE & al. 1990, IDSO & al. 1993). Mit steigender Temperatur nimmt die Oxygenierungsrate im Verhältnis zur Carboxylierungsrate aus zwei Gründen zu: 1) Die Affinität der RuBisCO für CO2 nimmt unter hohen Temperaturen ab und 2) die Löslichkeit von CO2 in Wasser nimmt im Vergleich zur Löslichkeit von O2 stärker ab (JORDAN & OGREN, 1984). Somit nimmt auch der Anteil an Photorespiration mit steigender Temperatur zu. Unter hohen CO2-Bedingungen, bei denen Photorespiration kompetitiv durch CO2 gehemmt ist, hat der Temperatureffekt demnach stärkere Auswirkungen auf die Nettophotosyntheserate als unter niedrigen CO<sub>2</sub>-Bedingungen (FARQUHAR & al. 1980, BERRY & RAISON 1982, LONG 1991). Die Reaktion der Nettophotosynthese auf Temperaturveränderungen ergibt sich aus der Summierung der Temperaturabhängigkeiten der daran beteiligten Prozesse. Mit steigender CO2-Konzentrationen ändert sich der Anteil der einzelnen Prozesse an der Nettophotosynthese und somit auch das Temperaturoptimum (FARQUHAR & al. 1980, BERRY & RAISON 1982, LONG 1991).

In der vorliegenden Arbeit wird die Akklimatisation des Photosyntheseapparates von jungen Buchen an langzeitig erhöhte  $CO_2$ -Bedingungen untersucht. Außerdem soll untersucht werden, ob und inwieweit Jungpflanzen von *Fagus sylvatica* L. auf eine Temperaturerhöhung reagieren.

#### 2 Material und Methoden

Eineinhalbjährige Sämlinge von Fagus sylvatica L. wachsen seit April 1994 unter atmosphärischer (370  $\pm$  46 µmol mol<sup>-1</sup>) und erhöhter (701  $\pm$ 10 µmol mol<sup>-1</sup>) CO<sub>2</sub>-Konzentration. Die Buchensämlinge (erstes Jahr: n = 49; zweites Jahr n = 36) werden dabei in Minigewächshäusern aus UV-durchlässigem Acrylglas nachgestellten Freilandbedingungen ausgesetzt (FORSTREUTER 1995). Im Herbst 1992 erfolgte die Aussaat der Samen (Herkunft 810 03, Nordwestdeutsches Tiefland) in einem Torfsandgemisch bei 5 °C im Gewächshaus. Ab Januar 1993 wuchsen die Keimlinge in Töpfen (13 x 13 x 13 cm) bei 10 °C und wurden im Juli 1993 balliert und im Freiland in Baumschulbeete gesetzt. Im März 1994 wurden aus etwa 1000 Sämlingen 49 Buchen pro Versuchsfläche ausgewählt und in die Minigewächshäuser bzw. Freilandflächen gepflanzt (FORSTREUTER 1996).

Das Mikroklima und die Windgeschwindigkeit in den Minigewächshäusern wurde entsprechend den Außenbedingungen geregelt (FORSTREUTER 1991, 1996). Das Bodenvolumen in den Kammern beträgt 385 dm<sup>-3</sup> (7,4 dm<sup>-3</sup> pro Pflanze). Als Substrat wurde ein lehmiger Sand (Raumgewicht: 1,1 g cm<sup>-3</sup>) mit mittlerer bis guter Nährstoffversorgung (P<sub>DL</sub>: 19, K<sub>DL</sub>: 16,  $Mg_{CaCl_2}$ : 10 mg/100mg Boden,  $NH_4^{+}$ -N: < 5,  $NO_3^{-}$ -N: 50 kg/ha) verwendet. Die Bodenwassergehalte wurden bei ca. 20% konstant gehalten.

Im zweiten Begasungsjahr wurden während drei Meßperioden (4.6-6.7.; 8.8.-27.8.; 27.8.-22.9.) an je sechs bis acht Sonnen- und Schattenblättern mit Hilfe eines Miniküvetten-Systems (CMS Blau 400, Walz) und einer Gasmischanlage (GMA-2, Walz)  $A_n/C_i$ -Kurven unter konstanten Bedingungen (*PPFD*) > 1000  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  $T_{blatt} = 25 \,^{\circ}\text{C}$ ,  $VPD = 1,4 \,\text{kPa}$ erstellt. Dazu wurden den Blättern acht Meßkonzentrationen ( $C_a$ : 50, 100, 200, 350, 450, 550, 700 und 1000) angeboten. Die Empfindlichkeitsänderung des URAS (BINOS 100, Rosemont) für CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>O bei verschiedenen Grundpegeln wurde mit Hilfe der gerätespezifischen Empfindlichkeitsfunktion abgeglichen. Zusätzlich wurden während der zweiten Meßperiode an je sechs bis acht Sonnenblättern  $A_n/C_i$ Kurven bei vier weiteren Temperaturstufen (T<sub>blatt</sub>= 17, 21, 29, 35 °C) ermittelt.

Die Berechnug von  $C_i$  wurde nach dem Modell von FARQUHAR & al. (1980) durchgeführt. Die Daten der Einzelblattmessungen wurden mittels U-Test auf Signifikanz getestet. Mit Hilfe nicht linearer Regressionen nach dem 'Marquart Least Square'-Verfahren (SAS Institute, 1988) wurden folgende Funktionen an die Meßdaten angepaßt:

I) Nettophotosyntheserate:

$$A_n = A_{\max} \cdot \left(1 - e^{-b \cdot (C_i - \Gamma)}\right)$$

wobei  $A_{maxo} \Gamma$  und *b* (Krümmungsfaktor) die Parameter sind;

II) Temperaturabhängigkeit von  $A_n$ :

$$A_{n} = \frac{a \cdot (-1 \cdot (T_{blalt})^{4} + 2 \cdot (T_{blalt} - b)^{2} \cdot (c - b)^{2})}{(c - b)^{4}}$$

wobei a, b und c empirische Parameter sind.

# 3 Ergebnisse

#### CO2-Abhängigkeit des Gaswechsels

Mit zunehmender  $C_i$  läßt die Steigerung von  $A_n$ nach, bis ein Sättigungswert ( $A_{max}$ ) erreicht wird (Abb. 1 und 2). Bei beiden Blattypen ist eine starke Streuung von  $A_n$ ,  $A_{max}$ ,  $\Delta A_{350-700}$  und  $dA_n/dC_i$  zu erkennen (Tab. 1). Zwischen den beiden CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingungen bestehen bezüglich  $\Delta A_{350-700}$ ,  $A_{max}$  und  $dA_n/dC_i$  keine signifikanten Unterschiede (p>0,1, Tab.1). Dagegen liegen die CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkte ( $\Gamma$ ) der Sonnen- und Schattenblätter unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingung bei signifikant höheren CO<sub>2</sub>-Konzentrationen als unter normaler CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration (p<0,01). Unter CO<sub>2</sub>-



Abb. 1:  $A_{\mu}/C_{t}$ -Kurven (a–c) und Anfangssteigungen der  $A_{\mu}/C_{t}$ -Kurven (e–f) von allen untersuchten Sonnenblättern. Einzelblattmessungen und Regressionsmodelle bei a, d) 350 µmol mol<sup>-1</sup> (—  $\bullet$ ) und b, e) 700 µmol mol<sup>-1</sup> (—  $\circ$ ) CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration. c, f) Mediane der Regressionsmodelle, +: kennzeichnet die den Wachstumsbedingungen (350 und 700 µmol mol<sup>-1</sup>) entsprechende  $C_{t}$ -Konzentration.

Fig. 1:  $A_n/C_i$  curves (a-c) and initial slopes of  $A_n/C_i$  curves (e-f) of all measured sun leaves. Single leaf measurements and regression models at a, d) 350 µmol mol<sup>-1</sup> (--  $\oplus$ ) and b, e) 700 µmol mol<sup>-1</sup> (--  $\bigcirc$ ) CO<sub>2</sub> growth concentration. c, f) Median of the regression models, +: marks the  $C_i$  concentration corresponding to the CO<sub>2</sub> growth concentrations (350 µmd 700 µmol mol<sup>-1</sup>).

Abb. 2:  $A_{ir}/C_i$ -Kurven (a–c) und Anfangssteigungen der  $A_{ir}/C_i$ -Kurven (e–f) von allen untersuchten Schattenblättern. Einzelblattmessungen und Regressionsmodelle bei a, d) 350 µmol mol<sup>-1</sup> (— •) und b, e) 700 µmol mol<sup>-1</sup> (— ·) CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration. c, f) Mediane der Regressionsmodelle, +: kennzeichnet die den Wachstumsbedingungen (350 und 700 µmol mol<sup>-1</sup>) entsprechende  $C_i$ -Konzentration.

Fig. 2:  $A_{n}/C_i$  curves (a-c) and initial slopes of  $A_{n}/C_i$  curves (e-f) of all measured shade leaves. Single leaf measurements and regression models at a, d) 350 µmol mol<sup>-1</sup> (--  $\oplus$ ) and b, e) 700 µmol mol<sup>-1</sup> (-- O) CO<sub>2</sub> growth concentration. c, f) Median of the regression models, +: marks the  $C_i$  concentration corresponding to the CO<sub>2</sub> growth concentrations (350 und 700 µmol mol<sup>-1</sup>). Tab. 1

Nettophotosyntheseraten ( $A_{350}$ ,  $A_{700}$ ), Steigerung der Nettophotosyntheserate ( $\Delta A_{350-700}$ ), Photosynthesekapazität ( $A_{max}$ ), CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt ( $\Gamma$ ) und Anfangssteigung ( $dA_n/dC_i$ ) der  $A_n/C_\Gamma$ Kurven.

Table 1

Net photosynthesis ( $A_{350}$ ,  $A_{700}$ ), increase of net photosynthesis ( $\Delta A_{350}$ ,  $_{-700}$ ), capacity of photosynthesis ( $A_{max}$ ), CO<sub>2</sub> compensation point (I) and initial slope ( $dA_{n}/dC_{i}$ ) of the  $A_{n}/C_{r}$  curves.

		Α <sub>350</sub> [µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]		<b>Α</b> <sub>700</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]		⊿A <sub>350-700</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]		Α <sub>max</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]		Г [µmol mol <sup>-1</sup> ]		dA <sub>n</sub> /dC <sub>i</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> / μmol mol <sup>-1</sup> ]	
CO <sub>2</sub> -growth concentration [µmol mol <sup>-1</sup> ]		350	700	350	700	350	700	350	700	350	700	350	700
	М	4.0	3.1	6.6	5.4	2.6 (65%)	2.3 (74%)	8.8	7.8	66	89	0.030	0.029
sun leaves	I <sub>50</sub>	1.9	1.2	3.0	2.2	1.5	0.9	4.5	3.6	16	21	0.008	0.008
· .4	р	0.11		0.22		0.73		0.64		0.001		0.15	
	M	2.2	1.8	3.4	3.0	1.2 (52%)	1.2 (66%)	4.1	5.2	67	99	0.021	0.020
shade leaves	I <sub>50</sub>	0.5	0.7	0.9	1.5	0.5	0.7	1.9	3.2	20	24	0.008	0.008
	р	0.06		0.36		0.18		0.92		0.002		0.98	
	р	0.06		0.36		0.18		0.92		0.002		0.98	

M: median of single leaf measurements,  $I_{50}$ : interquartil range, p: significance level for the U-Test.

Abb. 3

Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese von Sonnenblättern bei verschiedenen CO<sub>2</sub>-Meßkonzentrationen. a) 350 μmol mol<sup>-1</sup>, (--Φ), b) 700 μmol mol<sup>-1</sup>, (--- Φ) CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration, I: kennzeichnet die Optimumstemperatur.

#### Fig. 3



Wachstumsbedingungen von 350 µmol mol<sup>-1</sup> betrug  $\Gamma$  66 bzw. 67 µmol mol<sup>-1</sup> bei Sonnen- bzw. Schattenblättern; unter CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingungen von 700 µmol mol<sup>-1</sup> dagegen 89 bzw. 99 µmol mol<sup>-1</sup>.

# Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese

Bei jeder  $C_a$  nimmt  $A_n$  mit steigender Temperatur zu, bis sie eine Optimumstemperatur ( $T_{opt}$ ) erreicht hat. Abb. 3 zeigt, daß sich  $T_{opt}$  unter normaler atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration um 1,8 °C und unter erhöhter um 0,9 °C verschiebt.  $T_{opt}$  beträgt bei einer  $C_a$  von 350 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 27,8 °C unter normaler bzw. 29,2 °C unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingung. Unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingung wurde  $A_{opt}$  bei einer  $C_a$  von 500 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> und einer  $T_{opt}$  von 30,1 °C erreicht. Unter normaler CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingung wurde  $A_{opt}$  bei einer  $C_a$  von 700 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> und einer  $T_{opt}$  von 29,6 °C erreicht. Höhere  $C_a$  verursachen keine weitere Verschiebung von  $T_{opt}$ .

Eine Temperaturerhöhung hat bei hoher  $C_a$  einen stärkeren Einfluß auf  $A_n$  als bei niedriger  $C_a$ . Bei einer

 $C_a$  von 350 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> beträgt  $A_n$  unter  $T_{opt}$  6,8 bzw. 5,7 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> bei 700 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> dagegen 9,6 bzw. 8,5 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Die Steigerung von  $A_n$  nach einer Verdoppelung von  $C_a$  betrug bei 20 °C 26% bzw. 18% und bei 30 °C 43% bzw. 49%.

#### 4 Diskussion

STITT (1991) berechnete nach dem Modell von FARQUHAR & al. (1980) ein  $\Delta A_{350-700}$  von 25%, wenn die Regeneration von RuBP limitierend wirkt, und von 75%, wenn die RuBisCO limitierend wirkt. In GUNDERSON & WULLSCHLEGER (1994) wird für *Fagus sylvatica* L. eine Steigerung der Nettophotosyntheserate von 55% angegeben. In der vorliegenden Arbeit wurden je nach Blattyp und CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration ein  $\Delta A_{350-700}$  zwischen 52% und 74% gemessen. Der Median der Nettophotosynthesesteigerungen aller Blätter betrug 66% und war etwas größer als der Wert im Vorjahr mit 56% (FORST-REUTER 1996).

EPRON & al. (1995) ermittelten an juvenilen Buchen  $\Gamma^*$  (entspricht  $\Gamma$  in Abwesenheit von der Dunkelatmung) von 81 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. In der vorliegenden Arbeit liegt  $\Gamma$  bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentration (89 bzw. 99 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) höher und bei normaler CO2-Wachstumskonzentration (66 bzw. 67 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) niedriger als bei EPRON & al. (1995). Die signifikanten Unterschiede in  $\Gamma$  zwischen den beiden CO2-Wachstumskonzentration können auf eine erhöhte »Dunkelatmung« der Blätter beruhen. Für Fagus sylvatica wird in einem Übersichtsartikel von CEULEMANS & MOUSSEAU (1994) eine Steigerung der Respiration von 90% angegeben. Ein Abnahme der SLA unter erhöhter CO2-Wachstumskonzentration (MOUSSEAU & SAUGIER 1992, FORSTREU-TER 1995) kann erhöhte Atmungsraten erklären, wenn neben den Speicherkohlenstoffen (KÖLN & al. 1997) und Strukturkohlenstoffen auch die Menge an atmungsfähigem Gewebe zunimmt (THOMAS & HARVEY 1983).

Aufgrund der gesteigerten  $A_n$  bei erhöhter  $C_a$ könnten Pflanzen sinnvoll Ressourcen einsparen, wenn sie weniger RuBisCO produzieren und die dadurch frei werdenden Ressourcen, wie z.B. Stickstoff, in andere wachstumslimitierende Prozesse investieren würden. Eine Verringerung der RuBisCO-Aktivität zeigt sich in einer geringeren Anfangssteigung der  $A_n/C_r$ Kurven (Carboxylierungseffizienz), da diese direkt proportional zur RuBisCO-Aktivität ist (FAR-QUHAR & al. 1980). Bei beiden Blattypen waren die Anfangssteigungen  $(dA_n/dC_i)$  zwischen den beiden CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingungen nicht signifikant verschieden. Dies stimmt mit Beobachtungen aus dem Vorjahr von FORSTREUTER (1996) und mit Ergebnissen von GUNDERSON & al. (1993) bei *Liriodendron*  *tulipifera* und *Quercus alba* überein. Auch in  $\Delta A_{350-700}$  und  $A_{max}$  traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden CO<sub>2</sub>-Wachstumskonzentrationen auf. Bei den hohen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, bei denen  $A_{max}$  erreicht wird, wirkt die Endproduktsyntheserate oder die RuBP-Regeneration limitierend auf die Nettophotosynthese (SAGE 1994). Die an diesen Prozessen beteiligten Enzyme unterliegen somit keiner Akklimatisation an eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration. *Fagus sylvatica* ist daher eine Baumart, die von der in Zukunft ansteigenden atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration erheblich profitieren kann.

Die gemessenen Temperaturoptima bei 350 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> ( $T_{opt}$ =27,7 bzw. 29,1°C) liegen im Vergleich zu Untersuchungen an adulten Bäumen mit  $T_{opt}$  von 18 °C bis 25,1 °C deutlich höher (SCHULZE 1970, SCHULTE 1992). Diese Abweichungen können unter anderem auf unterschiedlichen physiologischen Eigenschaften von adulten und juvenilen Bäumen beruhen. Aber auch die extremen Klimabedingungen in 1995, wie hoher Anteil an direkter Sonneneinstrahlung und hohe Temperaturen können zu einer Anpassung der juvenilen Bäume an höhere Temperaturen geführt haben.

Es konnte gezeigt werden, daß  $\Delta A_{350-700}$  bei hoher Temperatur größer ist als bei niedriger. Dies stimmt mit Versuchen von IDSO & al. (1993) an Orangenbäumen überein, die bei niedrigen Außentemperaturen kein  $\Delta A_{350-700}$  zeigten. Freilandversuche unter kalten Klimabedingungen, wie sie in der arktischen Tussoc-Tundra herrschen, zeigen ebenfalls keine oder nur geringe Reaktionen von  $A_n$  auf eine erhöhte/ CO2-Konzentration (TISSUE & OECHEL 1987, GRULKE & al. 1990). Bei hohen Temperaturen ist die CO2-Reaktion dagegen besonders stark ausgeprägt (CURTIS & al. 1989, HOGAN & al. 1991). LONG (1991) berechnete anhand von theoretischen Parametern ein  $\Delta A_{350-700}$  von 20 % bei 10 °C und von 105 % bei 30 °C. In der vorliegenden Arbeit betrug  $\Delta A_{350-700}$  bei 20 °C 26% unter normaler und 18% unter erhöhter CO2-Wachstumsbedingung. Bei 30 °C lag  $\Delta A_{350-700}$  deutlich höher, mit 43% unter normaler und 49% unter erhöhter CO2-Wachstumsbedingung. Neben dieser Verstärkung der CO<sub>2</sub>-Reaktion wurden eine Verschiebung von  $T_{opt}$  nach einer Verdoppelung der CO2-Meßkonzentration beobachtet. Unter normaler CO<sub>2</sub>-Wachstumsbedingung wurde das Temperaturoptimum um 1,8 °C und unter erhöhter um 0,9 °C verschoben. LONG (1991) ermittelte dagegen eine theoretisch mögliche Verschiebung von T<sub>opt</sub> um 5 °C.

Sowohl die temperaturabhängige Modifizierung der  $CO_2$ -Reaktion der Nettophotosyntheserate als auch die Verschiebung von  $T_{opt}$  tragen dazu bei, daß der Anstieg der Nettophotosyntheserate aufgrund erhöhter atmosphärischer  $CO_2$ -Konzentration bei einer möglicherweise zukünftig ansteigenden Temperatur größer ausfallen dürfte als bei der derzeitig herrschenden Temperatur. Eine Steigerung der Respiration bei erhöhter Temperatur in nicht photosynthetisch aktiven Organen könnte jedoch die Auswirkung des verstärkten  $CO_2$ -Effekts der Nettophotosynthese auf die Kohlenstoffbilanz der Pflanze abschwächen.

# Danksagung

Für die technische Hilfe bei der Betreuung und Wartung der Versuchsanlage gilt unser besonderer Dank Frau Elfriede West, Herrn Ralf Stark und Herrn Dirk Rathmann. Diese Arbeit wurde im Rahmen des DFG-Schwerpunktes 'Wachstum und Stoffwechsel der Pflanze unter erhöhter  $CO_2$ -Konzentration (Ov2/1-1)' gefördert.

# Literatur

- BERRY, J.A. & RAISON, J.K., 1982: Responses of macrophytes to temperature. In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (eds.): Encyclopedia of Plant Physiology, N.S. 12A. Springer-Verlag, Berlin, pp. 550-587.
- CAEMMERER VON, S. & FARQUHAR, G.D., 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange in leaves. Planta 153: 376-387.
- CAEMMERER VON, S. & FARQUHAR, G.D., 1984: Effects of partial defoliation, changes in irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced  $p(CO_2)$  on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. Planta 160: 320-329.
- CEULEMANS, R. & MOUSSEAU, M., 1994: Tansley review No. 71. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. New Phytol. 127: 425-446.
- CURE, J.D. & ACOCK, B., 1986: Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. Agricultural Forest Meteorology 38: 127-145.
- CURTIS, P.S., DRAKE, B.G., ARP, W.J. & WHIGHAM, D.F., 1989: Growth and senescence in plant communities exposed to elevated CO<sub>2</sub> concentrations on an estuarine marsh. Oecologia 78: 20-26.
- DE LUCIA, E.H., SASEK, T.W. & STRAIN, B.R., 1985: Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. Photosyn. Res. 7: 175-184.
- EAMUS, D. & JARVIS, P.G., 1989: The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests. Adv. Ecol. Res. 19: 1–15.

EPRON, D., GODARD, D., CORNIC, G. & GENTY,

B. 1995: Limitation of net  $CO_2$  assimilation rate by internal resistances to  $CO_2$  transfer of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). Plant Cell Environ. 18:43–51.

- FARQUHAR, G.D., VON CEAMMERER, S. & BERRY, J.A., 1980: A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation in C<sub>3</sub> species. Planta 149: 178–190.
- FARQUHAR, G.D., WONG, S.C., EVANS, J.R. & HUBRICK, K.T., 1989: Photosynthesis and gas exchange. In: JONES, H.G., FLOWERS, T.J., JONES, M.B (eds.): Plants under stress. Cambridge University Press, Cambridge: pp. 47-71.
- FORSTREUTER, M., 1991: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. Verh. Ges. Ökol. 19: 265-279.
- FORSTREUTER, M., 1995: Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration. Verh. Ges. Ökol. 24: 283–292.
- FORSTREUTER, M., 1996: CO<sub>2</sub>-Abhängigkeit (CO<sub>2</sub>/ H<sub>2</sub>O) von jungen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica L.*) nach Langzeitbegasung bei 350 und 700 µmol mol<sup>-1</sup>. Verh. Ges. Ökol. 26: 629-636.
- FORSTREUTER, M., TSCHUSCHKE, A. & OVERDIECK, D., 1994: Atmospheric CO<sub>2</sub> record from Osnabrück. In: BODEN, T.A, KAISER, D.P., STEPANSKI, R.J & STOSS, F.W (eds.), Trends' 93: A compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, U.S.A.: 157–160.
- GODELEWSKI, E., 1873: Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, Leipzig, Bd. I Heft 3: 343-370.
- GRULKE, N.E., RIECHERS, G.H., OECHEL, W.C., HELM, U. & JAEGER, C., 1990: Carbon balance in tussoc tundra under ambient and elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. Oecologia 83: 485-494.
- GUNDERSON, C.A. & WULLSCHLEGER, S.D., 1994: Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective. Photosyn. Res. 39(3): 369-388.
- GUNDERSON, C.A., NORBY, R.J. & WULLSCHLEGER, S.D., 1993: Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO<sub>2</sub>: No loss of photosynthetic enhancement. Plant Cell Environ. 16(7): 797–807.
- HOGAN, K.P., SMITH, A.P & ZISKA, L.H., 1991: Potential effects of elevated CO<sub>2</sub> and changes in temperature on tropical plants. Plant Cell Environ. 14, 763-778.
- HOUGHTON, J.T., JENKINS, G.J. & EPHRAUNS, J.J., (eds.), 1990: Climate Change. The IPCC scientif-

ic assesment. Cambridge University Press, Cambridge 7(3): 611–617.

- IDSO, S.B., KIMBALL, B.A. & HENDRIX, D.L., 1993: Air temperature modifies the size-enhancing effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on sour orange tree leaves. Environ. Exp. Bot. 33(2): 293-299.
- JORDAN, D.B. & OGREN, W.L., 1984: The CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specifity of ribulose-1,5-bisphospate concentration, pH and temperature. Planta 161: 308-313.
- KEELING, C.D. & WHORF, T.P., 1994: Atmospheric CO<sub>2</sub> records from sites in the SIO air sampling network. In: BODEN, T.A, KAISER, D.P., STEPANSKI, R.J & STOSS, F.W (eds.), Trends' 93: A compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge, U.S.A.: 16-26.
- KÖLN, T., FORSTREUTER, M. & OVERDIECK, D., 1995: Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalte unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. Verh. Ges. Ökol. im Druck.
- LONG, S.P., 1991: Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric  $CO_2$  concentrations: Has its importance been underestimated? Plant Cell Environ. 14: 729-739.
- MOUSSEAU, M. & SAUGIER, B., 1992: The direct effect of increased  $CO_2$  on gas exchange and growth of forest tree species. J. Exp. Bot. 43: 1121-1130.
- NEFTEL, A., MOORE, E., OESCHGER, H. & STAUF-FER, B., 1985: Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric  $CO_2$  in the past two centuries. Nature 315: 45–47.
- OVERDIECK, D., 1993: Effects of atmospheric  $CO_2$ enrichment on  $CO_2$  exchange rates of beech stands in small model ecosystems. Water Air and Soil Pollution 70(1-4): 259-277.
- SCHULTE, M., 1992: Saisonale und interannuelle Variabilität des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) – Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. Dissertation, Aachen Shaker: 164 pp.
- SCHULZE, E. D., 1970: Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-232.
- SAGE, R.F., 1994: Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: The gas exchange perspective. Photosynthesis Research 39: 351-368.
- 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.
- SARIMENTO, J.L. & BENDER, M., 1994: Carbon biogeochemistry and climate change. Photosyn. Res. 39: 209–234.
- SAS INSTITUTE, 1988: SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition. Cray NC: 675-712.

- STITT, M., 1991: Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. Plant Cell Environ. 14: 741-762.
- THOMAS, D. T. & HARVEY, C., 1983: Leaf anatomy of four species grown under continuous  $CO_2$  enrichment. Bot. Gaz. 144(3): 303-309.
- TISSUE, D. T. & OECHEL, W., 1987: Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated  $CO_2$  and temperature in the Alascan tundra. Ecology 68: 401-410.

# Adresse

Dipl. Biol. Jörn Strassemeyer

- Dr. Manfred Forstreuter
- Prof. Dr. Dieter Overdieck
- Technische Universität Berlin, Institut für Ökologie

Fachgebiet: Ökologie der Gehölze

Königin-Luise-Str. 22

D-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, Strassemeyer Jörn

Artikel/Article: <u>Temperatur- und C02-Abhängigkeit des Gaswechsels</u> von Fagus sylvatica L nach Wachstum unter erhöhter atmosphärischer <u>C02-Konzentration 303-309</u>