

4.2 Wirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen

A. Fangmeier & H.-J. Jäger

Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen

in:

Guderian, R. (Hrsg.)

Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie

Band 2a: Terrestrische Ökosysteme.

Berlin: Springer, 2001.

4.2.1 Vorbemerkungen

Die Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die Biosphäre sind in den letzten Jahren im Zusammenhang mit der Diskussion um globale Klimaveränderungen in den Mittelpunkt des wissenschaftlichen und öffentlichen Interesses gerückt. Die "Klimakonferenz" bzw. der "Erdgipfel" von Rio im Jahr 1992 mit den Folgekonferenzen (die letzte in Kyoto im Dezember 1997) und die Resonanz darauf belegen dies anschaulich. Entsprechend explodiert die Anzahl diesbezüglicher Publikationen. Die Publikationsfülle hat dazu geführt, daß inzwischen kommentierte Bibliographien zum Thema erschienen sind (z.B. Handel & Risbey 1992, Strain & Cure 1994).

Sinn dieses Kapitels kann es daher nicht sein, eine möglichst umfassende Literaturübersicht der Problematik zu bieten, da dies den Rahmen bei weitem sprengen würde. Vielmehr soll zunächst kurz die Geschichte der CO₂-Forschung beleuchtet und ein zusammenfassender Überblick des verwendeten experimentellen Instrumentariums in der CO₂-Wirkungsforschung gegeben werden, da dies zum Verständnis der experimentellen Schwierigkeiten und der bisherigen Unzulänglichkeiten unseres Kenntnisstandes notwendig erschien (eine ausführliche Darstellung der verfügbaren Expositionsmethoden findet sich in Kap. 3.3). Es folgt ein Kapitel über die Veränderungen der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen in historischen und geologischen Zeiträumen, um das Ausmaß der anthropogenen Eingriffe in den globalen Kohlenstoffhaushalt zu verdeutlichen. Dann werden die Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen in terrestrischen Ökosystemen von der physiologischen bis zur ökosystemaren Ebene dargestellt. Eine kritische Betrachtung zu Kenntnisgewinn und Kenntnislücken aus der CO₂-Wirkungsforschung schließt das Kapitel ab, wobei die Frage im Mittelpunkt steht, ob mit den heutigen Forschungsansätzen eine Prognose der Reaktion von Vegetation und Ökosystemen auf die in den nächsten Jahrzehnten mit Sicherheit weiter ansteigenden CO₂-Konzentrationen möglich ist.

4.2.2 Zur Geschichte der CO₂-Wirkungsforschung

Daß erhöhte CO₂-Konzentrationen das Wachstum von Pflanzen beschleunigen, wurde bereits 1804 von De Sature (zit. in Kimball et al 1993) festgestellt, und Justus von Liebig bewies vor 120 Jahren, daß CO₂ die Quelle für den Kohlenstoffgewinn aus der pflanzlichen Photosynthese darstellt. Eine praktische Nutzung dieser Erkenntnis erfolgt seit mehreren Jahrzehnten im Unterglasbau: in die Gewächshäuser werden die Verbrennungsabgase von Öl- oder Gasbrennern eingeleitet – mit eindeutig ertragssteigernder Wirkung, solange die Belastung mit Stickstoffoxiden aus den Verbrennungsabgasen (vergl. Kap. 4.5) den fördernden Effekt nicht wieder zunichte macht. In den Niederlanden wurden bereits 1961 über 1.600 Hektar Gewächshausfläche mit CO₂ angereichert. Daß der Mensch auch in der

Biosphäre einen stetigen Anstieg des CO₂ mit möglichen Effekten auf Agroökosysteme und auf natürliche Ökosysteme verursacht, wurde den Agronomen und Ökologen erst mit den CO₂-Meßreihen auf Mauna Loa (Hawaii), die 1958 begannen, richtig bewußt.

In den sechziger Jahren begannen Klimakammerexperimente mit veränderten CO₂-Konzentrationen, die erste Erkenntnisse zum physiologischen Hintergrund der beobachteten Wachsförderungen erbrachten. 1980 fanden die ersten Versuche im Freiland bzw. unter zumindest freilandähnlichen Bedingungen in Open-top Kammern (vergl. Kap. 3.3. und Kap. 4.2.3) an landwirtschaftlichen Pflanzen statt. Im gleichen Jahr wurde auch die erste langfristige Studie in einem natürlichen Ökosystem – einer arktischen Tundra – initiiert. Die Zahl der Untersuchungen in Agroökosystemen hat sich seitdem vervielfacht; der Kenntnisstand über CO₂-Wirkungen auf halbnatürliche und natürliche Ökosysteme aus experimentellen Befunden ist jedoch nach wie vor sehr begrenzt (vergl. Kap. 4.2.6.6). Parallel zu den verstärkten Anstrengungen, Befunde aus Freilandexperimenten zu erhalten, hat die Modellierung von CO₂-Effekten in der Ökosphäre erhebliche Fortschritte gemacht. Dies betrifft alle hierarchischen Ebenen von der Ökophysiologie bis hin zu globalen Kohlenstoffkreisläufen. Modelle ökophysiologischer Prozesse (hier vor allem des Gaswechsels) haben seit der grundlegenden Arbeit von Caemmerer & Farquhar (1981) eine enorme Verbreitung und Weiterentwicklung erfahren, wobei die Validierung vor allem anhand von Klimakammerversuchen erfolgt, deren Anzahl parallel zum Anstieg von Gewächshaus- und Freilandversuchen seit den sechziger Jahren ebenfalls dramatisch angestiegen ist.

4.2.3 Das experimentelle Instrumentarium zur CO₂-Wirkungsforschung

Kausalanalysen beobachteter oder erwarteter Phänomene bedürfen einer experimentellen Bestätigung durch einen Versuch, bei dem die vermutete Ursache (in diesem Fall die CO₂-Konzentration) kontrolliert und variiert werden kann. Entsprechend sind seit etwa 80 Jahren die verschiedensten Expositionssysteme im Einsatz, mit denen einzelne Pflanzen bis hin zu Ökosystemausschnitten gezielt Spurengasen ausgesetzt werden können (Übersichten u.a. bei Krupa & Manning 1988, Allen et al. 1992, Kap. 3.3).

CO₂-Wirkungserhebungen finden in Klimakammern unterschiedlichster Dimension (vom Labormaßstab mit wenigen Litern Rauminhalt bis hin zu begehbaren Phytotronen), in Gewächshäusern, in Freiland-Expositionskammern und in kammerlosen Expositionssystemen statt. Ein äußerst interessantes Untersuchungsobjekt stellt - neben künstlich begasten Pflanzen oder Ökosystemausschnitten - die Vegetation in der Nähe natürlicher, geogener CO₂-Quellen dar, die besonders in Italien sehr intensiv untersucht worden sind (Miglietta et al. 1993, Körner & Miglietta 1994).

Trotz enormer Verbesserungen der Dosier-, Meß- und Regeltechnik besitzen alle Expositionssysteme spezifische Vor- und Nachteile. Sie können entweder den Anspruch erfüllen, durch perfekte Kontrolle der Umweltbedingungen eine hohe Reproduzierbarkeit von Versuchen zu ermöglichen, oder sie erlauben Expositionen unter umweltrelevanten, freilandnahen oder Freiland-Bedingungen, unter denen eine identische Wiederholung eines Experimentes aufgrund der Variabilität der Außenbedingungen aber ausgeschlossen ist. Die "Quadratur des Kreises", nämlich die Simulation von Außenbedingungen bei gleichzeitiger Reproduzierbarkeit in einem Expositionssystem, ist trotz zahlreicher Ansätze (vergl. Payer et al. 1990) noch nicht gelungen - die Außenwelt läßt sich im Labor nicht perfekt simulieren. Die Wahl des Expositionssystems muß sich daher nach der Fragestellung und dem Untersuchungsziel richten und dem räumlichen und zeitlichen Maßstab der Untersuchung gerecht werden. Da die heutigen CO₂-Außenluftkonzentrationen mit fast 370 µl l⁻¹ drei bis vier Größenordnungen höher liegen als die anderer relevanter Spurengase (Ozon, Stickstoffoxide, Ammoniak, Schwefeldioxid), stellt die Exposition großer Ökosystemausschnitte (Forste, Wälder) aufgrund des enormen CO₂-Verbrauchs ein monetäres

Problem dar, mit dem jede Expositionstechnik an ihre Grenzen gerät. Die in der CO₂-Wirkungsforschung gebräuchlichsten Expositionssysteme sind in Tabelle 4.2-1 mit ihren wesentlichen Vor- und Nachteilen aufgeführt.

Im Freiland sind die meisten Experimente zur CO₂-Wirkung in Open-top Kammern durchgeführt worden; allerdings existieren auch bereits 25 FACE-Experimente (M. Bindi, pers. Mitteilung). Vermutlich werden FACE-Systeme in Zukunft noch weitere Verbreitung erfahren, da mikroklimatische Artefakte in ihnen so gut wie ausgeschlossen sind. Nach frühen Versuchen mit rechteckigen oder linearen CO₂-Freisetzungssystemen (das erste entsprechende Experiment fand bereits 1922 statt, Allen 1992) werden heute nahezu ausschließlich ringförmige FACE-Systeme betrieben. Nach den ersten zirkulären Anlagen in den USA mit 23 m Durchmesser (Hendrey & Kimball 1990) sind inzwischen eine Reihe weiterer Systeme mit den unterschiedlichsten Dimensionen in Betrieb – vom Mikrosystem mit 20 cm Durchmesser (Spring et al. 1996) über "Mini-FACE" mit zwei bis acht Meter Durchmesser (Miglietta et al. 1997) und das "Schweizer" FACE mit 14 m Durchmesser (Blum 1993) bis hin zu 30 m Durchmesser in einem *Pinus taeda*-Forst in den USA (Ellsworth et al. 1995).

Fast alle größer dimensionierten Expositionssysteme sind für eine Erhöhung der CO₂-Konzentration ausgelegt; sie sollen damit einen Blick in die nähere Zukunft erlauben. Nur wenige Anlagen ermöglichen es, die CO₂-Konzentration unter die heutigen Außenkonzentrationen zu senken und damit vergangene Situationen zu simulieren, was mit den hohen Kosten für eine chemische CO₂-Ausfilterung (mit Natronlauge oder Ähnlichem) erklärt werden kann. Die in Tab. 4.2-1 beschriebenen SPAR-Systeme, die CO₂LT-Systeme und die Folientunnel erlauben eine CO₂-Abreicherung, wobei die letztgenannten Systeme keine chemische, sondern eine biologische CO₂-Filterung (durch die Assimilation der eingebrachten Pflanzen) verwenden.

Alle experimentellen CO₂-Veränderungen unterliegen unabhängig vom verwendeten Expositionssystem einem statistischen Design, bei dem sich die CO₂-Konzentrationen für die Pflanzen bzw. die untersuchten Ökosystemausschnitte schlagartig verändern – von der Außenluftkonzentration vor Beginn des Experiments auf die Werte während des Experiments. Diese schlagartige Erhöhung findet in der Umwelt nicht statt, und alle aus entsprechenden Experimenten gewonnenen Erkenntnisse könnten mit Artefakten behaftet sein. Eine Möglichkeit, die CO₂-Antwort der Vegetation nach langfristiger Exposition zu beobachten, bieten geogene CO₂-Quellen. Dort dürfte die Vegetation seit Jahrhunderten bis Jahrtausenden erhöhtem CO₂ ausgesetzt sein, so daß ein Vergleich der Vegetations-Charakteristika mit weiter von den Quellen entfernt liegenden Probenflächen wertvolle Informationen liefern kann (Miglietta et al. 1993). Andererseits besteht das Gas aus geogenen Quellen nicht nur aus CO₂, sondern enthält auch Spuren von H₂S, SO₂ und anderen potentiell phytotoxischen Gasen. Zudem sind die CO₂-Konzentrationen je nach Witterung (v.a. Wind) hochvariabel, so daß eine Simulation zukünftig erhöhter CO₂-Konzentrationen auch in der Nähe von CO₂-Quellen nicht gegeben ist.

Tabelle 4.2-1 (Forts.):	
Beschreibung und generelle Merkmale	Autoren
<p>Geschlossene Freiland-Kammern und Kleingewächshäuser: In der CO₂-Wirkungsforschung werden derzeit drei verschiedene geschlossene Systeme eingesetzt.</p> <p>I. 'Solardomes', sphärische Kleingewächshäuser zur Spurengasexposition: 1: 15; 2: sehr gute Temperaturkontrolle; 3: sehr gut; 4: Kombination von CO₂- und Temperatur-Experimenten möglich; 5: Strahlungsklima und Turbulenz gegenüber dem Freiland verändert</p> <p>II. 'CO₂LT', genutzt in Flächen einer arktischen Tundra zur CO₂-Exposition in Kombination mit Temperaturerhöhung um 4°C: 1: 1,5; 2: sehr gute Temperaturkontrolle; 3: sehr gut (zwischen 150 und 900 µl l⁻¹); 4: Kombination von CO₂- und Temperatur-Experimenten möglich, permanente Erfassung des Bestandes-Gaswechsels möglich; 5: Strahlungsklima und Turbulenz gegenüber dem Freiland verändert</p> <p>III. 'SPAR' (Soil-Plant-Atmosphere-Research units), 1: 1,5; 2: Kontrolle von Temperatur und Luftfeuchte; 3: sehr gut (zwischen 200 und 900 µl l⁻¹); 4: permanente Erfassung des Bestandes-Gaswechsels möglich; 5: Strahlungsklima und Turbulenz gegenüber dem Freiland verändert</p>	<p>Rafarel et al. 1995</p> <p>Oechel et al. 1992</p> <p>Baker & Allen 1993</p>
<p>Offene oder halboffene Freilandkammern</p> <p>I. Open-top Kammern 1: ca. 1 bis > 20; 2: keine; 3: gut bis sehr gut; 4: sehr weit verbreitet, weitgehend standardisiert, gute Kontrolle der CO₂-Konzentrationen (Außenluft oder höher); klimatischer Parameter freilandnah; kostengünstig; 5: Veränderung des Strahlungsklimas durch die Bespannung, gleichmäßige, nicht dem Freiland entsprechende Turbulenz</p> <p>II. SACC (Screen Aided CO₂ Control) 1: ca. 1,1; 2: keine; 3: gut bis sehr gut; 4: geringere mikroklimatische Effekte als Open-top Kammern; 5: Turbulenz und Strahlung gegenüber dem Freiland verändert</p>	<p>Rogers et al. 1980</p> <p>Leadley et al. 1997</p>
<p>Systeme zur Exposition von Ästen adulter Bäume ("Branch bags"): Aufgrund der monetären Probleme bei der CO₂-Exposition ausgewachsener Bäume, wurden 'branch bags' entwickelt, kleine, meist halboffene Folientunnel, mit denen einzelne Äste unter kontrollierten CO₂-Konzentrationen exponiert werden können.</p> <p>Allgemeine Merkmale: 1: um 1; 2: keine; 3: gut bis sehr gut; 4: in der Regel gute Kontrolle der CO₂-Konzentrationen; 5: der behandelte Ast kann physiologisch unabhängig vom Restbaum reagieren; es treten Kammereffekte (in erster Linie Veränderungen von Strahlungsspektrum und Turbulenz) auf</p>	<p>Barton et al. 1993 Dufréne et al. 1993, Teskey 1995</p>
<p>Kammerlose Freiland-Expositionssysteme: Die meisten Systeme sind ringförmig, wobei die CO₂-Abgabe Windrichtungs- und -Geschwindigkeits-gesteuert aus luvseitigen Segmenten des Rings erfolgt. In sog. FACE-Systemen (Free Air CO₂ Enrichment) wird das CO₂ von der natürlichen Turbulenz in den Untersuchungsbestand eingetragen; modifizierte Systeme recyceln einen Teil der angereicherten, über den Bestand getragenen Luft wieder (PLUMEX = Extended Plume System).</p> <p>Allgemeine Merkmale: 1: bis 400; 2: keine; 3: mäßig bis sehr gut; 4: keine Beeinflussung des Mikroklimas durch das Expositionssystem; 5: Kontrolle der CO₂-Konzentrationen schwierig, befriedigende Resultate nur bei Einsatz sehr hoch entwickelter Meß-, Dosier- und Regeltechnik; sehr hohe Betriebskosten (CO₂-Verbrauch)</p>	<p>Hendrey & Kimball 1990, H.-J. Jäger, S. Schmidt, pers. Mitteilung.</p>

4.2.4 Entwicklung der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen in historischen und geologischen Zeiträumen

CO₂ in der Atmosphäre ist keine unveränderliche Größe, ganz im Gegenteil: die CO₂-Konzentrationen und damit die in der Atmosphäre vorhandenen Kohlenstoffmengen unterliegen erheblichen Schwankungen, und dies nicht erst, seit der Mensch massiv in den globalen Kohlenstoffkreislauf eingreift.

Die vergangenen 220.000 Jahr Erdgeschichte sind hinsichtlich ihrer atmosphärischen Spurengaszusammensetzung und ihrer Temperatur meßtechnisch gut zugänglich. Globale Klimaveränderungen sind zwar nicht Gegenstand dieses Kapitels, die Konzentrationen atmosphärischer "Treibhausgase" und die globalen Temperaturen sind aber so eng miteinander verbunden, daß an dieser Stelle kurz auf die Problematik eingegangen werden muß. Die Rekonstruktion von Spurengaszusammensetzung und globaler Temperatur wurde durch die Beprobung der polaren Eisschilde möglich; die im Eis eingeschlossenen Gasbläschen liefern die gewünschten Informationen. Der Eisbohrkern in der Nähe der russischen antarktischen Forschungsstation Vostok reicht inzwischen 2.546 m in die Tiefe, was der o.g. Zeitspanne von 220.000 Jahren entspricht. Diese Periode umfaßt zwei Eiszeiten, die Saale-Kaltzeit und die Weichsel-Kaltzeit, und zwei Interglaziale, das Eem und das heutige Holozän. Die globalen Durchschnittstemperaturen lassen sich anhand der Sauerstoffisotopen-Verhältnisse aus den Eisbohrkernen rekonstruieren (Jouzel et al. 1993). Die Temperaturunterschiede zwischen Eiszeit und Interglazial betragen ca. 6°C. Die Konzentrationen der natürlichen Treibhausgase CO₂ und Methan (CH₄) und die globalen Temperaturen korrelieren über die Zeitspanne, die von den Eisbohrkernen abgedeckt wird, hochsignifikant miteinander. Die Temperaturschwankungen waren von Schwankungen der CO₂-Konzentrationen zwischen ca. 190 µl l⁻¹ (eiszeitliche Minima) und 280 - 290 µl l⁻¹ (Maxima in den Interglazialen, solange der globale Kohlenstoffkreislauf noch nicht vom Menschen beeinflusst wurde) begleitet. Die CH₄-Konzentrationen lagen in den Eiszeiten entsprechend um 400-500 nl l⁻¹ und in den Zwischeneiszeiten bei über 700 nl l⁻¹.

Seitdem der Mensch in den globalen Kohlenstoffhaushalt eingegriffen hat (mit Beginn der Industrialisierung Anfang des 19. Jahrhunderts), haben sich die atmosphärischen CO₂-Konzentrationen bis heute (1994) von 280 - 290 auf 358 µl l⁻¹ erhöht (Schimel et al. 1995). Sie liegen damit heute um 30 % höher als jemals zuvor in den 220.000 Jahren, die uns meßtechnisch zugänglich sind. Die Atmosphäre stellt eine von mehreren Senken dar, in der das durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe und die Abholzung tropischer Regenwälder freigesetzte Kohlendioxid akkumuliert. Insgesamt hat die Menschheit seit Beginn der Industrialisierung bis heute ca. 230 Giga-Tonnen Kohlenstoff in Form von CO₂ freigesetzt, von denen sich ca. 160 Giga-Tonnen in der Atmosphäre angesammelt haben. Die derzeitige jährliche anthropogene Emission und ihr Verbleib in der Ökosphäre sind in Tab. 4.2-2 aufgelistet.

Tab. 4.2-2: Jährliche anthropogene Kohlenstoff-Emissionen in Form von CO₂ und ihr Verbleib (jährliche C-Flüsse) in den verschiedenen Senken der Ökosphäre (in Giga-Tonnen Kohlenstoff). Daten aus: Schimel et al. (1995).

CO ₂ -Quellen:	Jährlicher Fluß (in Gt C)
Emission aus der Verbrennung fossiler Brennstoffe:	5,5 ± 0,5
Landnutzungsänderung in den Tropen:	1,6 ± 1,0
Summe anthropogene Emissionen:	7,1 ± 1,1
<hr/>	
CO ₂ -Senken:	
Atmosphäre:	3,3 ± 0,2
Ozeane:	2,0 ± 0,8
Wälder der nördlichen Hemisphäre:	0,5 ± 0,5
andere Senken (CO ₂ -Düngung, N-Düngung, klimatische Effekte):	1,3 ± 1,5

Die weitere Entwicklung der atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentration hängt von der Höhe der künftigen CO₂-Emissionen und damit von sozioökonomischen Faktoren ab. Der derzeitige jährliche Netto-Fluß in die Atmosphäre von 3,3 Gt C entspricht einer CO₂-Konzentrationszunahme von ca. 1,6 µl l⁻¹. Da der globale Kohlenstoff-Kreislauf sehr gut verstanden ist und gut modelliert werden kann, sind auf der Grundlage verschiedener CO₂-Emissionsszenarien sehr genaue und verlässliche Prognosen möglich. Verschiedene Szenarien kommen für das Jahr 2100 im günstigsten Fall (deutliche Reduktion der Emissionen ab dem Jahr 2020) auf eine atmosphärische CO₂-Konzentration von 470 µl l⁻¹, im ungünstigsten Fall ("Business as usual") auf deutlich über 800 µl l⁻¹ (Schimel et al. 1995), d.h. auf Werte, die das 1,6fache bis 3fache der natürlichen Interglazialkonzentrationen (ca. 280 - 290 µl l⁻¹) betragen. Dieser menschliche Eingriff in den globalen Kohlenstoff-Kreislauf ist in zweierlei Hinsicht dramatisch: zum einen hat er schon jetzt zu atmosphärischen CO₂-Konzentrationen geführt, die mehr als 30 % über den 'normalen' Interglazial-Werten liegen; zum anderen übersteigt die Veränderungsrate mit 80 µl l⁻¹ in nur 130 Jahren jede Konzentrationsänderung, wie sie sich aus den Eisbohrkernen (zumindest für die Interglaziale) rekonstruieren läßt.

Die absolute Höhe der heutigen CO₂-Konzentrationen erscheint zunächst weniger dramatisch, wenn die zeitliche Betrachtungsebene erweitert wird. Innerhalb der geologischen Zeitepoche, deren Vegetation von Angiospermen beherrscht wurde, d.h. innerhalb der vergangenen ca. 90 Millionen Jahre (Crane et al. 1995), schwankten die atmosphärischen CO₂-Konzentrationen um etwa eine Zehnerpotenz. In Abb. 4.2-1 sind die aus mehreren Quellen modellierten Werte des CO₂ in der Atmosphäre dargestellt; sie schwankten in den vergangenen 120 Millionen Jahren zwischen ca. 3000 und weniger als 200 µl l⁻¹. Damit erscheint die vom Menschen verursachte CO₂-Erhöhung vergleichsweise unbedeutend zu sein. Aber: die CO₂-Schwankungen hatten drastische Auswirkungen auf die Vegetationszusammensetzung, insbesondere auf das Verhältnis zwischen C₃- und C₄-Pflanzen (vergl. Kap. 4.2.6.1, 4.2.6.5 und 4.2.6.6). Die unter 200 µl l⁻¹ liegenden CO₂-Partialdrücke zu Beginn des Tertiärs dürften

der auslösende Faktor für der Evolution des C₄-Metabolismus gewesen sein (Ehleringer et al. 1991). Eine weitere Diversifizierung und starke Erhöhung des Anteils an C₄-Arten fand offensichtlich vor 8 bis 6 Millionen Jahren statt. Darauf deuten die Kohlenstoffisotopen-Verhältnisse ($\delta^{13}\text{C}$ -Werte) im Zahnschmelz verschiedenster als Fossilien gefundener Säugetierarten (Morgan et al. 1994, Cerling et al. 1997) hin. Auch der Anstieg des CO₂ nach Ende der jüngsten Eiszeit im Holozän war von deutlichen Veränderungen der Vegetationszusammensetzung, u.a. einem Rückgang des Anteils an C₄-Arten, begleitet (Cole & Monger 1994). Es wird auch spekuliert, daß erst die im Holozän steigenden CO₂-Konzentrationen den Ackerbau und damit die Selbsthaftigkeit der ersten Hochkulturen bedingt haben, indem sie die Produktivität von C₃-Nutzpflanzen erhöhten (vergl. Kap. 4.2.6.2) und ihre Konkurrenzkraft gegen C₄-'Un'kräuter verbesserten (Sage 1995).

All dies läßt erwarten, daß auch durch die vom Menschen ausgelöste CO₂-Erhöhung deutliche Effekte auf die Vegetationszusammensetzung zeigen werden. Die wichtigste Frage in diesem Zusammenhang dürfte sein, ob die Vegetation sich so schnell anpassen kann, wie es anhand der schnellen Rate der anthropogenen CO₂-Erhöhung notwendig wäre.

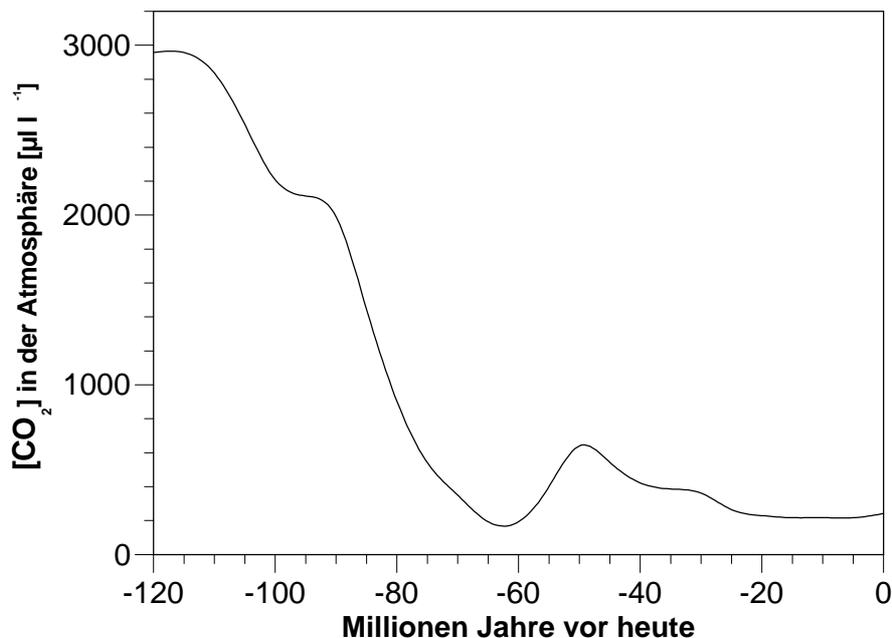


Abb. 4.2-1: Vermutlicher Verlauf der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen während der vergangenen 120 Millionen Jahre. Die Kurve wurde aus mehreren Quellen konstruiert (Ehleringer et al. 1991, Berner 1993, Beerling 1994, Ehleringer & Cerling 1995).

4.2.5 CO₂-Wirkungen sind von der zeitlichen, räumlichen und organisatorischen Betrachtungsebene abhängig

Eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen bedeutet für die Vegetation zunächst eine Verbesserung der Versorgung mit dem Nährelement Kohlenstoff, das derzeit für alle Pflanzen außer solchen mit C₄-Metabolismus einen Mangelfaktor darstellt (Sinclair 1992). Die erste meßbare Reaktion geschieht folgerichtig auf ökophysiologischer Ebene im CO₂-Gaswechsel und - über eine Beeinflussung der Stomata - im Wasserdampfgaswechsel. Die räumliche Betrachtungsebene solcher Effekte erstreckt sich somit primär über die Größe eines Blatts und die zeitliche Skala über Minuten bis Stunden, im Fall der Betrachtung von

möglichen Akklimatisierungen ökophysiologischer Prozesse (vergl Kap. 4.2.6.3) über Tage bis Wochen. Effekte auf der Ebene von Individuen benötigen als räumliche Ebene die Größe des betreffenden Individuums und als zeitliche Skala möglichst die gesamte Lebensdauer, weil CO₂-Effekte in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium unterschiedlich stark sein können und weil CO₂ die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussen kann (Fangmeier et al. 1995, Körner 1995a). Bäume scheiden als Untersuchungsobjekt somit eigentlich aus, da sie weder räumlich noch zeitlich in den von den existierenden Expositionsmethoden vorgegebenen Rahmen passen. Die vielen Versuche an Baum-Keimlingen und -Schößlingen müssen mit Vorsicht interpretiert werden, da diese sich hinsichtlich Physiologie, Allokationsverhalten und Strategie völlig anders verhalten als die adulten Bäume (Körner 1995a). Die Diskrepanz zwischen wissenschaftlich wünschenswertem zeitlichen und räumlichen Rahmen und dem experimentell Praktikablen tritt bei der Betrachtung von Ökosystemen noch stärker zutage. Langfristige ökosystemare Prozesse wie der Aufbau eines Kohlenstoffpools im Boden (Humusanreicherung) entziehen sich einer experimentellen Bearbeitung vollends; sie sind nur noch über Modell-Simulationen zugänglich.

Die folgenden Kap. 4.2.6 („Reaktionen der Vegetation“) und 4.2.7 („Eine kritische Schlußbetrachtung zur CO₂-Wirkungsforschung“) versuchen, diesen Tatsachen Rechnung zu tragen, indem CO₂-Wirkungen auf den verschiedenen zeitlichen und räumlichen Ebenen - von der Ökophysiologie bis zu ökosystemaren Prozessen - beschrieben werden und kritisch hinterfragt wird, ob der so erreichte Kenntnisstand adäquat und ausreichend ist.

4.2.6 Reaktionen der Vegetation

Reaktionen der Vegetation auf veränderte CO₂-Konzentrationen sind in einigen Tausend experimentellen Studien untersucht worden. Die folgende Übersicht versucht, CO₂-Effekte in der Reihenfolge steigender Hierarchie und Komplexität der betrachteten Objekte darzustellen. Die Unterteilung erfolgt zunächst nach der Zeitdauer der Experimente. In der Regel finden kurzfristige Studien überwiegend im Labor bzw. in der Klimakammer unter standardisierten Bedingungen statt, um ökophysiologische Grundmuster der CO₂-Antwort zu erkennen. Das bedeutet natürlich nicht, daß ökophysiologische Untersuchungen nicht auch unter Freilandbedingungen durchgeführt werden; dort ist eine Kausalanalyse aufgrund der Vielzahl der Einflußgrößen aber weniger einfach möglich. Freilandexperimente sind dagegen in der Regel längerfristig angelegt. Ein zweites Kriterium für die Unterteilung des Kapitels ist die Hierarchie (von der Ökophysiologie bis zum Ökosystem). Der Schwerpunkt liegt auf der Beschreibung experimenteller Befunde.

4.2.6.1 Physiologische und ökophysiologische Reaktionen in Kurzzeitexperimenten

4.2.6.1.1 CO₂-Wirkungen auf den Gaswechsel

Die Reaktion der Nettphotosyntheserate auf Veränderungen der CO₂-Konzentration hängt in erster Linie vom Photosynthesetyp der betreffenden Pflanzenart ab. Der C₃-Weg der CO₂-Fixierung über die Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (RubisCO) ist der ursprüngliche und in allen Photosynthesetypen nach wie vor verwirklichte Mechanismus. Den ersten und wichtigsten geschwindigkeitslimitierenden Reaktionsschritt bei der CO₂-Assimilation stellt die CO₂-Bindung an die RubisCO dar (K_m-Wert für CO₂: 8 - 25 µM, CO₂-Konzentration in den Chloroplasten von C₃-Pflanzen: um 5 µM). Hinzu kommt die Konkurrenz durch O₂ bei der Oxygenase-Reaktion der RubisCO, so daß C₃-Pflanzen bei den heutigen CO₂/O₂-Partialdruckverhältnissen nur 60 - 70 % ihrer potentiellen Photosynthesekapazität aufweisen (Bowes 1993). C₄-Pflanzen besitzen demgegenüber mit der Vorfixierung durch die Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (PEPCase) eine sehr effektive „CO₂-Pumpe“, die dafür sorgt, daß die RubisCO bei den heute herrschenden Konzentrationen im Sättigungsbereich

operiert. Entgegen der noch in vielen Quellen verbreiteten Ansicht liegt der K_m -Wert der PEPCase für CO_2 in der gleichen Größenordnung wie für die RubisCO; die höheren Nettophotosyntheseraten von C_4 -Arten bei niedrigen CO_2 -Partialdrücken beruhen vor allem auf der ATP-getriebenen CO_2 -Anreicherung in den Bündelscheidezellen und auf der Unterdrückung der Photorespiration (Henderson et al. 1995). Wie C_3 - und C_4 -Arten hinsichtlich ihrer Nettophotosyntheserate auf veränderte CO_2 -Konzentrationen reagieren, ist schematisch in Abb. 4.2-3 dargestellt. Der Kurvenverlauf belegt die deutliche höhere Affinität des C_4 -Photosyntheseapparates bei niedrigen CO_2 -Konzentrationen.

Die phylogenetische Entstehung von C_4 -Arten muß als eine Anpassung an die in der Erdgeschichte zeitweilig sehr geringen atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen angesehen werden (vergl. Kap. 4.2.4). Der CAM-Fixierungsmechanismus stellt demgegenüber eine Adaptation an trockene Standorte dar; die zeitliche Trennung zwischen CO_2 -Vorfixierung über die PEP-Carboxylase und der eigentlichen Fixierung über die RubisCO erlaubt, den Gaswechsel in Zeiten geringen Wasserdampfsättigungsdefizits der Luft (nachts) zu legen und dadurch Wasserverluste zu minimieren und den Transpirationskoeffizienten zu optimieren. Die Antwort der Nettophotosyntheserate auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen bei CAM-Pflanzen ist in Abb. 4.2-3 nicht dargestellt; sie dürfte in Abhängigkeit vom Verhältnis von direkt tagsüber durch die RubisCO zu indirekt nachts durch die PEP-Carboxylase fixiertem CO_2 (das wiederum von der Wasserversorgung gesteuert wird) zwischen der von C_3 - und C_4 -Arten liegen (Poorter 1993). In *Agave deserti* wurden allerdings Erhöhungen der täglichen CO_2 -Aufnahme um 49 % bei doppelter CO_2 -Konzentration gemessen (Graham & Nobel 1996), in *Opuntia ficus-indica* sogar 98 % (Cui et al. 1993).

Die Photorespiration oder Lichtatmung (die nur in C_3 -Pflanzen eine wesentliche Rolle für die CO_2 -Bilanz spielt) wird durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen aufgrund der oben beschriebenen Einflüsse des CO_2/O_2 -Partialdruckverhältnisses auf die RubisCO reduziert (Johnson et al. 1993). Dieser Effekt kann gemessen, aber auch sehr gut modelliert werden (Sharkey 1988); eine Verdoppelung der atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen würde die Photorespiration von C_3 -Pflanzen um ca. 50 % senken (Ehleringer et al. 1991, Fangmeier & Jäger 1998). Entsprechend werden die Genexpression von Enzymen des Glykolatwegs (Bertoni & Becker 1996) und ihre Umsetzungsraten in C_3 -Pflanzen unter erhöhtem CO_2 (Fangmeier & Jäger 1998) reduziert.

Weniger eindeutig sind die bislang bekannten Befunde über die Wirkung auf die Dunkelatmung (Stulen & Den Hertog 1993, Amthor 1995); in der Regel wird aber ein Absinken der Respirationsrate beobachtet (Mousseau & Saugier 1992). Die Dunkelatmung läßt sich in Erhaltungsrespiration (Protein-Turnover, Reparatur von Membranen etc.) und Syntheserespiration (Bereitstellung von Energie und Kohlenstoffgerüsten für Neusynthese, d.h. Biomassezuwachs) unterteilen. Die Erhaltungsrespiration hängt von der Temperatur und von der Proteinkonzentration des betreffenden Gewebes ab, die Syntheserespiration ist vor allem eine Funktion der verwendeten Stickstoffform für die Proteinsynthese (die Reduktion von Nitrat ist wesentlich aufwendiger als der Einbau von Ammonium) und des Energiegehaltes der synthetisierten organischen Komponenten (Amthor 1995). Die CO_2 -Konzentration wirkt auf beide Anteile der Dunkelatmung eher indirekt: auf die Erhaltungsrespiration vor allem über Änderungen des C/N-Verhältnisses, wobei eine Zunahme von C/N eine Abnahme der Erhaltungsrespiration bedingt, und auf die Syntheserespiration durch mögliche Veränderungen in der Zusammensetzung der synthetisierten Komponenten und durch Förderung des Biomassezuwachses, wobei größere Pflanzen eine erhöhte Erhaltungsrespiration aufweisen (Amthor 1995). Neben indirekten CO_2 -Wirkungen auf die Respiration wird auch eine direkte Inhibierung der Dunkelatmung durch erhöhtes CO_2 vermutet, wobei der Mechanismus weitgehend ungeklärt ist (Amthor 1995).

Mit steigender atmosphärischer CO₂-Konzentration steigt - in Abhängigkeit von der Förderung der CO₂-Assimilationsrate - auch der CO₂-Partialdruck im Blattinneren. Da der CO₂-Regelkreis der Stomata über die CO₂-Konzentration im Interzellularraum gesteuert wird (Mott 1988), beeinflusst dies das Stomata-Verhalten. Fast immer wird eine Reduktion der stomatären Leitwerte (g_s) unter erhöhtem CO₂ beobachtet (Sage 1994), allerdings fand Curtis (1996) in einer Re-Evaluierung von Daten aus 31 Experimenten an verschiedenen Baumarten keine signifikante Reduktion von g_s . Im Gegensatz zur Förderung der Nettophotosyntheserate tritt die in der Regel beobachtete Reduktion von g_s unabhängig vom CO₂-Fixierungstyp auf; die Stomata von C₃-, C₄- und CAM-Pflanzen zeigen prinzipiell das gleiche Reaktionsmuster auf erhöhtes CO₂ (Tyree & Alexander 1993). Inkonsistenzen zwischen den Befunden verschiedener Autoren können dadurch entstehen, daß die Stomata auf eine Reihe exogener und endogener Faktoren reagieren und ihre Reaktion auf CO₂ von diesen Faktoren modifiziert wird. Eigene Experimente und Messungen an Ackerwildkräutern mit C₃ und C₄-Metabolismus belegen, daß der CO₂-Effekt auf g_s wesentlich von den klimatischen Randbedingungen und der N-Versorgung der Pflanzen mitbestimmt wird (Kattge et al. 1997). Der Wassernutzungskoeffizient oder Transpirationskoeffizient (= das Verhältnis der Menge fixierten Kohlenstoffs pro Menge transpirierten Wasserdampfs) wurde aber in dieser Studie in jedem Fall durch erhöhtes CO₂ deutlich (zwischen 32 und 64 %) verbessert. Dies deckt sich mit Literaturbefunden (Morison 1993); erhöhtes CO₂ bewirkt in C₃-Pflanzen durch die kombinierten Effekte auf Nettophotosynthese (fast immer Förderung) und g_s (in der Regel Reduktion) eine deutliche Verbesserung des Wasserhaushalts. Allgemein nimmt das Wasserpotential mit steigenden CO₂-Konzentrationen zu (Tyree & Alexander 1993). Die Wassernutzungseffizienz (water use efficiency WUE), gemessen als Kohlenstoffisotop-Diskriminierung ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert), die im Gegensatz zum Transpirationskoeffizient keine Kurzzeitmessung auf der Ebene des Blattgaswechsels, sondern einen integrierenden Parameter über die gesamte Lebensdauer zumindest der analysierten Organe darstellt, reagiert ebenfalls deutlich auf Veränderungen der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen. Die Korrelation zwischen CO₂ und WUE läßt sich sowohl anhand kurzzeitiger Expositionsexperimente als auch durch Analysen älterer, konservierter Proben nachweisen. Herbarbelege aus den letzten drei Jahrhunderten (Penuelas & Azconbieto 1992), aber auch Blätter der Krautweide (*Salix herbacea*), die in Mooren über 16.000 Jahre konserviert wurden, belegen die Verbesserung der WUE mit steigendem CO₂ (Beerling & Woodward 1993). Auch in aktuellen CO₂-Abreicherungsexperimenten (Polley et al. 1993) sind sinkende WUE-Werte mit sinkenden CO₂-Konzentrationen nachgewiesen worden; gleiches gilt sinngemäß für CO₂-Anreicherungsexperimente (z.B. Picon et al. 1996).

Die Blattmorphologie, insbesondere die Stomatadichte (Stomataanzahl pro Blattfläche) reagiert ebenfalls auf Veränderung der CO₂-Konzentrationen. Neben Untersuchungen an Herbarmaterial aus den letzten drei Jahrhunderten (Woodward 1987) existieren 3300 Jahre zurückgehende Befunde an Oliven aus ägyptischen Grabmalen (Beerling & Chaloner 1993) und aus dem kompletten letzten Eiszeitzyklus an *Salix herbacea* (Beerling & Chaloner 1994), die durchweg eine Abnahme der Stomatadichte mit steigenden atmosphärischen CO₂-Konzentrationen belegen. Aktuelle Versuche mit erhöhten CO₂-Konzentrationen, in denen die Pflanzen plötzlich anderen atmosphärischen Bedingungen ausgesetzt werden, konnten diesen Reaktion nicht immer bestätigen, wenngleich der Trend in diese Richtung deutet (vgl. Malone et al. 1993).

Die Verfeinerung der Meßtechnik in den sechziger und siebziger Jahren und das ständig wachsende Verständnis der dem Gaswechsel zugrunde liegenden Prozesse hat zur Formulierung von prozessorientierten Gaswechselmodellen geführt, wobei viele der heute verwendeten Modelle auf die grundlegende Arbeit von von Caemmerer & Farquhar (1981) zurückgehen. CO₂-Wirkungen auf den Gaswechsel lassen sich anhand dieser Modelle sehr gut

analysieren. Da die Modelle auch bei der Erklärung von Akklimatisierungen an erhöhtes CO₂ sehr hilfreich sind, wird in diesem Zusammenhang (Kap. 4.2.6.3) etwas näher auf die Modelle eingegangen.

4.2.6.1.2 CO₂-Wirkungen auf den Kohlenstoffmetabolismus

Das vermehrte Angebot an Kohlendioxid führt in C₃-Pflanzen, aber auch in CAM-Pflanzen (Cui & Nobel 1994) in aller Regel dazu, daß die Mengen an nicht-strukturellen Kohlenhydraten (NSC, aus dem Englischen: non-structural carbohyrates) zunehmen. Entsprechende Befunde liegen bereits aus den ersten CO₂-Anreicherungsversuchen unter freilandnahen Bedingungen mit Open-top Kammern an Sojabohnen vor (Rogers et al. 1984); inzwischen sind unzählige Arbeiten an den verschiedensten Arten hinzugekommen, die vermehrte NSC-Gehalte unter erhöhtem CO₂ bestätigen. Dabei ist dieser Effekt an Vertretern aller funktioneller Typen wie Leguminosen, Grasartigen, anderen Kräutern, Sträuchern und Bäumen beobachtet worden.

Welche Kohlenhydratform als (Zwischen-) Speicher dient, hängt vom Typ des Kohlenhydratmetabolismus ab. Die überwiegende Anzahl der Pflanzenarten gehört zum „Stärketyp“, d.h. in diesen Arten dient Stärke als Speicherstoff in vegetativen und generativen Organen. Den intrazellulären Ort der Stärkespeicherung bilden in dieser Gruppe die Plastiden. In einer Reihe von Pflanzenfamilien hat sich im Verlauf der Evolution eine andere Form der Kohlenhydratspeicherung in vegetativen Organen etabliert (Pollock et al. 1996). Diese Arten speichern Fructane, der Speicherort in der Zelle ist die Vakuole. Damit haben sich die Vertreter des „Fructantyps“ das größte Zellkompartiment zur Speicherung von Kohlenstoff erschlossen. Fructane dürften insgesamt in ca. 45.000 Pflanzenarten (d.h. in ca. 15 % aller Angiospermen) vorkommen, wobei die Ordnung Asterales mit ca. 25.000 Arten und die Poales mit ca. 8.000 Arten die wichtigsten taxonomischen Gruppen darstellen (Pollock et al. 1996).

Erhöhtes CO₂ kann in Pflanzen des Stärketyps so hohe Stärkeanreicherungen in den Chloroplasten der Blätter bewirken, daß die mechanische Stabilität der Blätter leidet und Chlorosen auftreten (Körner 1995b). Die Stärkeakkumulation ist umso stärker, je weniger Senken für zusätzlich fixierten Kohlenstoff die Pflanzen besitzen (vergl. Kap. 4.2.6.1.3 und 4.2.6.3).

Die Reaktion des Kohlenhydratmetabolismus auf erhöhtes CO₂ in Pflanzen des Fructantyps ist besonders gut an Getreiden (die zu den *Poaceae* gehören) untersucht worden (z.B. Smart et al. 1994, Balaguer et al. 1995). Getreidearten speichern verschiedene Kohlenhydrate in vegetativen Organen, wobei Saccharose die Hauptspeicherform für den Auf- und Abbau der diurnalen Pools darstellt und Fructane als Langzeit-Speicherform fungieren (Schnyder 1993, Pollock et al. 1996). Wichtigste Organe für die Fructanspeicherung sind die Halme und die Blattscheiden. Unter erhöhtem CO₂ werden die Langzeit-Fructanspeicher wesentlich stärker gefüllt und während der Kornfüllung wieder entleert, so daß CO₂-bedingte Ertragssteigerungen (vergl. Kap. 4.2.6.2) an Getreiden auch auf die vermehrte Remobilisierung von Kohlenstoff aus vegetativen Speichern zurückgeführt werden können. Abb.4.2-2 veranschaulicht dies anhand von eigenen Ergebnissen an Weizen (Hofstaetter et al. 1996).

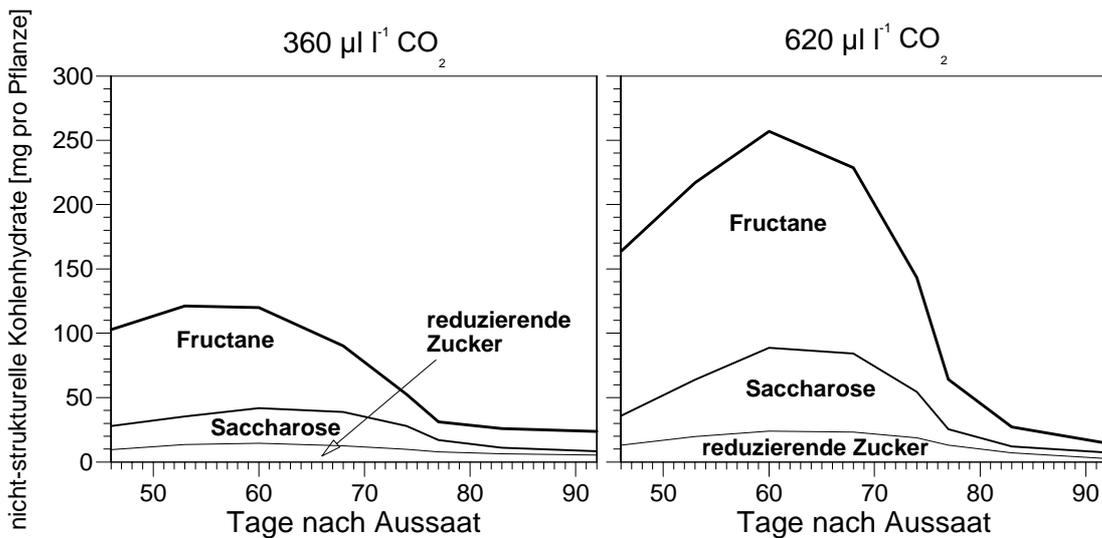


Abb. 4.2-2: CO₂-Wirkung auf Akkumulation und Auslagerung von Kohlenhydraten im Hauptstamm von Sommerweizen. Fructane als Langzeitspeicherform wurden unter erhöhtem CO₂ in fast doppelter Menge eingelagert; nach Ende der Blüte (etwa 63 Tage nach Aussaat) wurden diese Pools für die Kornfüllung mobilisiert. Die Kornfüllung war 98 Tage nach Aussaat beendet (Daten verändert nach Hofstaetter et al. 1996).

4.2.6.1.3 CO₂-Wirkungen auf den Nährelementmetabolismus

Ein erhöhtes Angebot eines Nährelements (Kohlenstoff in Form von CO₂) wird zwangsläufig Auswirkungen auf den Bedarf anderer Nährelemente haben, da die Regulation der Nährstoffaufnahme und -Allokation am besten mit einer Optimierungsstrategie beschrieben werden kann (Sinclair 1992, Rastetter & Shaver 1992). Allerdings liegen die Verhältnisse nicht so einfach, daß eine erhöhte Kohlenstoffakquisition der Pflanze unter erhöhtem CO₂ gleichzeitig zu einem proportional ansteigenden Bedarf aller anderen Nährelemente führen würde. Vielmehr greift CO₂ direkt in den Stickstoffmetabolismus und - unabhängig davon - in den Phosphorhaushalt ein. Damit verändert sich auch der Bedarf anderer Nährelemente, wenn sie mit den genannten Makronährstoffen N und P eng gekoppelt sind. Dies gilt vor allem für C₃- und - weniger ausgeprägt - für CAM-Pflanzen und ist durch die Akklimation des Photosyntheseapparates an erhöhtes CO₂ bedingt (vergl. Kap. 4.2.6.3).

Über den Einfluß veränderter CO₂-Konzentrationen auf den Stickstoffhaushalt in grünen Geweben bestehen recht genaue Vorstellungen; einigermaßen gut untersucht ist auch der Einfluß auf den Phosphorhaushalt. Untersuchungen im Hinblick auf andere Nährelemente bilden aber noch die Ausnahme.

Hinsichtlich des Stickstoffhaushalts sind in bislang allen diesbezüglichen Studien unter erhöhtem CO₂ eine Erhöhung des C/N-Verhältnisses in den Geweben von C₃-Pflanzen und eine verbesserte Stickstoffnutzungseffizienz (= produzierte Biomasse pro Menge aufgenommenen Stickstoffs) festgestellt worden (Conroy 1992, Cotrufo et al. 1998). Entsprechend sinken die kritischen Stickstoff-Konzentrationen (= die N-Konzentrationen in den Blättern, bei denen 90 % des maximalen Ertrags von Nutzpflanzen erreicht werden) ab (Conroy 1992, Fangmeier et al. 1997). Dieser offensichtlich geringere Bedarf an Stickstoff in grünen Geweben unter erhöhtem CO₂ betrifft Arten aller funktionellen Gruppen, Wildpflanzen genauso wie Kulturpflanzen, Bäume genauso wie Kräuter. Manche Autoren argumentieren, daß die Berechnung der Stickstoffgehalte auf der Basis der Blatttrockengewichte zu irigen Aussagen hinsichtlich der N-Gehalte führen kann, da die

meisten Arten eine Akkumulation von NSC aufweisen (vergl. Kap. 4.2.6.1.2). Aber auch dann, wenn als Bezugsgröße für die N-Gehalte in grünen Geweben das Trockengewicht minus der Anteil der NSC gewählt wird, zeigt sich noch eine Reduktion der Stickstoffkonzentrationen unter erhöhtem CO₂, so daß eine echte Reduktion des N-Bedarfs der Gewebe vorliegt.

Der Blattbedarf an Phosphor steigt - im Gegensatz zu Stickstoff - unter erhöhtem CO₂ an. Auch hierfür sind in erster Linie physiologische Veränderungen im Photosyntheseapparat verantwortlich (vergl. Kap. 4.2.6.3). Dementsprechend steigen die kritischen Phosphorkonzentrationen (= die P-Konzentrationen, bei denen 90 % des maximalen Ertrags von Nutzpflanzen erreicht werden) in Blattgeweben unter erhöhtem CO₂ an (Conroy 1992, Rogers et al. 1993), und die Blatt-P-Gehalte weisen keinen oder zumindest einen im Vergleich mit Stickstoff geringeren Rückgang auf (Overdieck 1993, Fangmeier et al. 1997).

Nur sehr wenige Informationen liegen über den Einfluß von erhöhtem CO₂ auf andere Makronährelemente und auf Mikronährelemente vor. Overdieck (1993) untersuchte Makro- und einige Mikronährelemente (Mn, Fe, Zn) in *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Lolium perenne* und *Festuca pratensis* nach Exposition unter erhöhtem CO₂ und stellte generell eine Abnahme der Konzentrationen fest, wobei die Effekte für Ca und Mg nicht signifikant waren. Ähnliche Befunde liegen für zwei Weißklee-Klone (Heagle et al. 1993), Baumwolle (Huluka et al. 1994) und Getreide (Manderscheid et al. 1995, Fangmeier et al. 1997) vor. Die Verhältnisse zwischen Stickstoff und anderen Nährelementen (Ca, Mg, S, Zn, Fe, Mn, K) bleiben in grünen Blättern von erhöhtem CO₂ relativ unbeeinflusst, die N/P-Relation verschiebt sich aber deutlich zugunsten von P (Fangmeier 1998).

Der CO₂-Effekt in Form veränderter Nährelementgehalte zieht weitere Folgen nach sich. Für landwirtschaftliche Produkte kann die Mineralstoffzusammensetzung ein wichtiges Qualitätskriterium darstellen. In Getreiden ist der Proteingehalt der Körner - je nach Verwendungszweck - von großer Bedeutung. Da ein Großteil des Stickstoffs in den Körnern aus vegetativen Pools in den Blättern stammt und eine Aufnahme aus dem Boden oder nach Blattdüngung nach dem Zeitpunkt der Blüte nur noch eine untergeordnete Rolle spielt, hat der unter erhöhtem CO₂ verringerte Blattstickstoffgehalt entsprechende Konsequenzen für die N-Konzentrationen der Körner (Conroy et al. 1994, Fangmeier et al. 1997). Da die gleichen Effekte (erhöhte C/N-Verhältnisse etc.) auch in natürlichen Ökosystemen auftreten, können ökosystemare Prozesse wie Streuabbau beeinflußt werden, zumindest wenn die Erhöhung des C/N-Verhältnisses auch im Bestandesabfall auftritt, was meistens, aber nicht immer, der Fall ist (vergl. Kap. 4.2.6.6).

4.2.6.2 Wirkungen auf Wachstum und Ertrag in kurz- bis mittelfristigen Experimenten

Erhöhtes CO₂ resultiert in einer verbesserten Ressourcenausnutzung (Drake et al. 1997), was sich u.a. in einer verbesserten Stickstoffnutzungseffizienz und einem verbesserten Wasserhaushalt niederschlägt. Die Konsequenz daraus sind in aller Regel höhere Wachstumsleistungen und - bei Nutzpflanzen - erhöhte Erträge (vergl. Literaturübersichten von Kimball 1983, Strain & Bazzaz 1983, Strain & Cure 1985, Kimball 1986, Krupa & Kickert 1989, Woodward et al. 1991, Dahlman 1993, Kimball et al. 1993, Poorter 1993, Rogers & Dahlman 1993, Conroy et al. 1994, Poorter et al. 1996, Wilsey 1996, Curtis & Wang 1998).

Wie stark sich dieser CO₂-Düngeeffekt auswirkt, hängt von vielen Faktoren ab. Neben den Umweltfaktoren (vergl. Kap. 4.2.6.4) sind dies natürlich der CO₂-Fixierungstyp (Poorter 1993), aber auch die Zugehörigkeit zu einem bestimmten funktionellen Typ (Hunt et al. 1993, Poorter 1993, Poorter et al. 1996) oder das Vorkommen in einem bestimmten Biom (Wilsey 1996). Poorter (1993) hat 89 Arbeiten mit Daten zu 156 Pflanzenarten ausgewertet und die durchschnittlichen Gewichtszunahmen bei einer Verdoppelung der CO₂-Konzentrationen für verschiedene Artengruppen berechnet. Für landwirtschaftliche Kulturpflanzenarten mit C₃-

Fixierung ergab sich eine mittlere Gewichtszunahme um 58 %, für C₃-Wildpflanzen um 35 %, für verholzte C₃-Pflanzen um 41 %, für C₄-Arten um 22 % und für CAM-Pflanzen um 15 %, wobei allerdings große Streuungen der Reaktion auch bei gleichen Arten (aber unterschiedlichen Autoren) auftraten. 1996 haben Poorter et al. die Literaturlauswertung von 1993 aktualisiert, so daß Daten von 250 Arten aus 180 Veröffentlichungen einbezogen werden konnten. Die neuerliche Auswertung ergab für C₃-Arten (Wild- und Kulturpflanzenarten sowie krautige und verholzte Arten kombiniert) eine durchschnittliche Wuchsförderung (gemessen als Biomasseproduktion) um 47 %, für C₄-Pflanzen um 10 % und für CAM-Pflanzen um 19 % bei einer Verdoppelung der CO₂-Konzentrationen. Eine weitere Unterteilung der C₃-Arten nach ihrer relativen Wachstumsrate ergab für schnellwüchsige Arten die höchsten CO₂-Förderungen.

Hunt et al. (1991, 1993) haben 34 Wild- und zwei Kulturpflanzenarten unter gleichen Randbedingungen erhöhten CO₂-Konzentrationen ausgesetzt und die artspezifische Reaktion mit deren unterschiedlicher Strategie korreliert, wobei zur Einteilung das "Triangle"-Modell (Grime et al. 1988) diente, das den Arten eine Strategie zwischen den drei Extremen "Competitor" (C-Strategie), "Stress tolerator" (S-Strategie) und "Ruderal" (R-Strategie) zuordnet. C-Strategen zeigen demnach die größte Antwort auf erhöhte CO₂-Konzentrationen, während S- und R-Strategen deutlich schwächer gefördert werden.

Wilsey (1996) unterzog Daten aus 99 Experimenten einer Re-Evaluierung im Hinblick auf den Zusammenhang zwischen CO₂-Antwort von Pflanzenarten und ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten Biomen. Dabei zeigte sich ein stärkerer statistischer Zusammenhang zwischen CO₂-Antwort und Biom (hochsignifikant) als zwischen CO₂-Effekt und Photosynthesetyp (nicht signifikant) oder Wuchsform, d.h. krautig oder verholzt (schwach signifikant).

Aus diesen Meta-Analysen darf allerdings nicht der Trugschluß gezogen werden, daß sich die CO₂-Antwort einer Art aus deren Zugehörigkeit zu einem Photosynthesetyp, einer funktionellen Gruppe oder einem Biom vorhersagen ließe. Die Variationsbreite zwischen Pflanzenarten, aber auch zwischen Genotypen einer Art ist sehr groß; die prozentuale Förderung durch CO₂ kann leicht um eine Größenordnung schwanken. Dies belegen Daten aus dem Halbtrockenrasenexperiment in der Schweiz an *Prunella grandiflora* und *Bromus erectus* (Körner 1995b), aber auch eigene Experimente an verschiedenen Genotypen von Ackerwildkräutern (Fangmeier, in Vorbereitung).

Generell muß zu den aus solchen Metaanalysen berechneten durchschnittlichen Werten für den CO₂-Düngeeffekt bemerkt werden, daß die Datenbasis noch immer überwiegend auf Experimenten beruht, die unter mehr oder weniger künstlichen Bedingungen durchgeführt wurden. Die in der Regel in den Experimenten gut mit Wasser und Nährstoffen versorgten Pflanzen oder die Begrenzung der Datenauswahl auf Ergebnisse von gut versorgten Pflanzen (z.B. Wilsey 1996) führen zu falschen Rückschlüssen; in der Regel wird der CO₂-Effekt überschätzt (vergl. Körner 1995a, Curtis & Wang 1998, Kap. 4.2.6.4). Diese unnatürlich 'gute' Versorgung betrifft in der Regel auch den Strahlungsgenuß: in den meisten Experimenten ist die Bestandesdichte geringer als im Freiland, wo eine CO₂-Förderung der Blattfläche zu einer Selbstbeschattung und zu einer Strahlungslimitation der Wuchsförderung führen kann (Körner 1995a). Am Beispiel von Experimenten an Weizen soll diese Überschätzung des CO₂-Düngeeffekts verdeutlicht werden. Poorter et al. (1996) fanden in ihrer Literaturlauswertung einen durchschnittlichen Biomassezuwachs um 47 % bei CO₂-Verdoppelung. Inzwischen sind Ergebnisse aus einer Reihe von Experimenten unter freilandnahen Bedingungen veröffentlicht worden, die niedrigere CO₂-Düngeeffekte erwarten lassen. In Tabelle 4.2-3 sind die Ergebnisse dieser Studien zusammengestellt. Aus diesen Daten läßt sich eine Förderung der Biomasse durch CO₂ (plus 300 µl l⁻¹) um ca. 31 % und des Ertrags um ca. 25 % berechnen, was deutlich unter den von Poorter et al. (1996) ermittelten Werten liegt.

Tab. 4.2-3: CO₂-Düngeeffekt auf Biomasseproduktion und Ertrag von Weizen (*Triticum aestivum*) in Experimenten unter freilandnahen Bedingungen.

¹⁾: OTC = Open-top Kammern, FACE = Free Air CO₂ Enrichment, FT = Folientunnel im Freiland zur simultanen Veränderung von CO₂ und Temperatur,

²⁾: Biomasse- bzw. Ertragszuwachs in % der Kontrolle bei der Ernte,

³⁾: Erhöhung der CO₂-Konzentration gegenüber der Kontrolle (in µl l⁻¹).

n.a. = Daten nicht verfügbar

Weizensorte	Expositionssystem ¹⁾	Biomasse [%] ²⁾	Ertrag [%] ²⁾	CO ₂ ³⁾	Bemerkungen	Autoren
Star	OTC	+ 40	+ 26	+ 334	Topfexperimente mit guter Wasser- und Nährstoffversorgung	Weigel et al. 1994
Turbo	OTC	+ 38	+ 35	+ 334		
Nandu	OTC	+ 50	+ 47	+ 287	Topfexperimente mit guter Wasser- und Nährstoffversorgung	Fangmeier et al. 1996
Minaret	OTC	+ 41	+ 32	+ 287		
MV 16	OTC	+ 17	- 2	+ 350	hohe Bestandesdichte (500 m ⁻²)	Tuba et al. 1994
Hartog	FT	n.a.	+ 36	+ 350	Sommersaat	Rawson 1995
		n.a.	+ 11	+ 350	Wintersaat	
Late Hartog	FT	n.a.	+ 34	+ 350	Sommersaat	
		n.a.	+ 1	+ 350	Wintersaat	
Yecora	FACE	+ 8	+ 8	+ 180	gut bewässert	Kimball et al. 1995
Rojo		+ 17	+ 21	+ 180	Wassermangel	
Hereward	FT	+ 6 bis + 31	+ 7 bis + 44	+ 323/ + 304	Daten aus 2 Jahren, CO ₂ -Effekt nahm mit steigender Temperatur ab	Wheeler et al. 1996
Hereward		FT	+ 6 bis + 34	+ 7 bis + 168	+ 330	
Minaret	OTC		+ 42	+ 43	+ 350	Daten aus 2 Jahren von 7 Standorten in Europa, gute Nährstoff- und Wasserversorgung
Minaret	OTC	n.a.	+ 36	+ 350	Daten aus 3 Jahren von 8 Standorten in Europa, gute Nährstoff- und Wasserversorgung	Bender et al. 1998

4.2.6.3 Akklimatisierung an erhöhte CO₂-Konzentrationen

In CO₂-Anreicherungsexperimenten beobachtete Förderungen der Photosynthese oder des Wachstums gehen nach einer anfänglichen Phase oft wieder zurück (Arp 1991, Mousseau & Saugier 1992, Curtis 1996). Dieser Effekt wird als Akklimatisierung bezeichnet. Für die Akklimatisierung sind eine Reihe von Prozessen auf unterschiedlichen hierarchischen und zeitlichen Maßstäben verantwortlich, angefangen von kurzfristigen Änderungen in der Regulation des Gaswechsels und der CO₂-Fixierung über Einflüsse auf die Genexpression der für die CO₂-Assimilation verantwortlichen Enzyme, über eine Optimierung der N-Allokation innerhalb des Photosyntheseapparates bis zu den kurz- bis längerfristig wirkenden Veränderungen in den Source-Sink- (Quellen-Senken-) Relationen der Gesamtpflanze. Selbstverständlich werden diese Prozesse von anderen Umweltfaktoren mit beeinflusst und sorgen auf diese Art für Interaktionen zwischen CO₂ und weiteren Faktoren (vergl. Kap. 4.2.6.4). Akklimatisierungsprozesse sind in den vergangenen Jahren sehr intensiv untersucht worden; dieses Kapitel kann nur eine kurze Übersicht des derzeitigen Kenntnisstandes vermitteln.

Anhand von Gaswechselmodellen, die zum großen Teil auf der Arbeit von von Caemmerer & Farquhar (1981) beruhen, aber Weiterentwicklungen erfahren haben, lassen sich Akklimatisierungsprozesse auf der Ebene der primären Vorgänge der CO₂-Fixierung und auf der Ebene der Optimierung der Stickstoff-Allokation innerhalb des Photosyntheseapparates gut erklären. Die Modelle haben in der Regel den „Nachteil“, daß sie einen der vielen involvierten Reaktionsschritte als jeweils geschwindigkeitslimitierend ansehen, was der tatsächlichen Situation, nämlich einem komplexen, vernetzten Regelwerk, nicht entspricht (Stitt & Schulze 1994). Dennoch verdienen diese Modelle Vertrauen, denn modellierte und empirisch *in vivo* gemessene Gaswechseldaten stimmen hervorragend überein (z.B. Grüters et al. 1998). Mit den Modellen lassen sich anhand von A/c_i-Kurven (Auftragung der apparenten Photosyntheserate A gegen die CO₂-Konzentration im Interzellularraum c_i) die Kinetik der Ribulose-1,5-Bis-phosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) und weitere, bei höheren CO₂-Konzentrationen limitierende Prozesse ableiten und erkennen.

In C₃-Pflanzen stellt die Rubisco die erste Bindungsstelle für CO₂ dar. Die Kinetik dieses Enzyms bedingt die Substratlimitation der Photosynthese bei niedrigen CO₂-Konzentrationen. Unter erhöhtem CO₂ kann eine Optimierung des Photosyntheseapparates erfolgen. Die Photosynthese wird dann weniger stark durch die Carboxylierungsrate der Rubisco, sondern durch Ribulose-Bisphosphat (RuBP) - Regeneration und - bei weiter steigenden CO₂-Konzentrationen - durch die Phosphat (P_i) - Regeneration limitiert (Harley & Sharkey 1991). Eine Optimierung in Form einer Reallokation von Stickstoff weg von der Rubisco und hin zu Enzymen der photosynthetischen Elektronentransportkette sowie der Saccharose-Synthese (Sage et al. 1989, Webber et al. 1994) schlägt sich dann in einer besseren Stickstoff-Nutzungseffizienz der Blätter nieder, was dadurch zustande kommt, das die Rubisco bis zu 25 % des Blatt-N-Gehalts repräsentiert. Erniedrigte Rubisco-Mengen, bezogen auf das Blatttrockengewicht oder auf die Blattfläche, sind dementsprechend in zahlreichen Studien nach Exposition unter erhöhtem CO₂ festgestellt worden. Wie sich die A/c_i-Kurven durch eine entsprechende Akklimatisierung des Photosyntheseapparats verändern, ist in Abb. 4.2-3 dargestellt.

Da O₂ und CO₂ um dieselbe Bindungsstelle an der Rubisco konkurrieren, wird die Oxygenase-Reaktion der Rubisco unter erhöhtem CO₂ aufgrund des veränderten CO₂/O₂-Partialdruck-verhältnisses unterdrückt (Sharkey 1985, Webber et al. 1994). Unter der Annahme einer Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen wird die Photorespirationsrate etwa auf die Hälfte reduziert (Sharkey 1988). Der Stickstoff-Fluß durch den photorespiratorischen Zyklus liegt unter normalen CO₂-Konzentrationen im Vergleich mit der aktuellen N-Fixierungsrate um etwa den Faktor 10 höher (Leegood 1996). Diese hohe

Umsetzungsraten und die Tatsache, daß der Glykolatweg außer von der Rubisco von mindestens 10 weiteren Enzymen bzw. Multienzymkomplexen getrieben wird und diese Enzyme nahezu ausschließlich für diesen Syntheseweg verantwortlich sind (Raman & Oliver 1997), lassen erwarten, daß die N-Allokation zu diesen Enzymsystemen bei signifikant reduzierten Flüssen durch das System im gleichen Maß herunter reguliert wird, wie die Photorespirationsrate sinkt. Entsprechende Verminderungen der Enzymmengen (Fangmeier & Jäger 1998) und der Genexpression von Photorespirationsenzymen (Bertoni & Becker 1996) sind nachgewiesen worden. Zieht man in Betracht, daß einige der Enzyme des Glykolatwegs mengenmäßig durchaus bedeutend sind (so kann die Glycin-Decarboxylase bis zu 40 % der löslichen Mitochondrien-Proteine ausmachen, Raman & Oliver 1997), so trägt die Unterdrückung der Photorespiration unter erhöhtem CO₂ mit Sicherheit zur beobachteten Verringerung des Stickstoff-Bedarfs in grünen Geweben bei (vergl. Kap. 4.2.6.1.3).

Photorespiration wird oft als ein für die Kohlenstoffbilanz negativer und aufgrund der katalytischen Eigenschaften der Rubisco unvermeidlicher Stoffwechselweg angesehen, der fixiertes CO₂ „verschwendet“, da nur 75 % des eingesetzten Kohlenstoffs wieder zurückgewonnen werden (Sharkey 1985). Photorespiration hat für die Pflanze aber auch wesentliche Vorteile. Da CO₂ zyklisiert wird und gleichzeitig O₂, ATP und NADPH verbraucht werden, ist der Glykolatweg eine effektive Möglichkeit, Photoinhibition zu verhindern (Wu et al. 1991, Osmond & Grace 1995, Kozaki & Takeba 1996). Dies ist immer dann notwendig, wenn die internen CO₂-Konzentrationen niedrig sind (z.B. aufgrund von Stomataschluß bei Trockenstreß etc.), und genau dann wird der Glykolatweg aufgrund der CO₂/O₂-Partialdruckverhältnisse stark forciert. Bei hohen CO₂-Konzentrationen wird er entsprechend unterdrückt. Photorespiration muß daher als eine ‘intelligente’ Erfindung der Evolution angesehen werden, die (neben anderen Schutzmechanismen) dafür sorgt, daß der Photosyntheseapparat auch dann ungeschädigt bleibt, wenn die CO₂-Versorgung zu gering ist, um die in der Lichtreaktion produzierten Energie- und Reduktionsäquivalente zu verbrauchen. Aus A/c_i-Kurven und den entsprechenden Modellen läßt sich nicht nur der sinkende Stickstoffbedarf, sondern auch der steigende Phosphorbedarf unter erhöhtem CO₂ erklären. Aufgrund der veränderten Relation zwischen photosynthetischer Kohlenstoffreduktion und photorespiratorischer Kohlenstoffoxidation wird mehr anorganisches Phosphat (P_i) für die Speisung des Triosephosphat / P_i - Transports benötigt (Sharkey 1985, Conroy 1992).

Die in Abb. 4.2-3 anhand von A/c_i-Kurven schematische gezeigte Veränderung im Photosyntheseapparat nach Exposition gegenüber erhöhtem CO₂ führt in akklimatisierten Pflanzen dazu, daß die Photosyntheserate bei normalen CO₂-Konzentrationen niedriger liegt als in nicht-akklimatisierten Pflanzen. Neben der Optimierung des Photosyntheseapparates mit einer Reallokation von Stickstoff weg von der Rubisco und hin zu den Enzymen der Thylakoid-Elektronentransportkette und der P_i-Regeneration, der in einem A/c_i-Verlauf entsprechend Abb. 4.2-3 führen würde, werden auch andere Gründe für die unter normalen CO₂ schlechtere Photosyntheseleistung akklimatisierter Pflanzen diskutiert. Dies betrifft vor allem eine negative Feedback-Regulation der Rubisco durch erhöhte Blattkohlenhydratgehalte, die wiederum von der Kapazität des Exports aus dem Blatt (d.h. der Phloem-Beladung und der Transportrate) und der Senkenstärke innerhalb der Pflanze abhängig sind (Stitt & Schulze 1994). Wie erhöhtes CO₂ in die Regulation des Photosyntheseapparates auf genetischer Ebene eingreift, wird seit einigen Jahren sehr intensiv an transgenen Pflanzen untersucht (Stitt & Sonnewald 1995), wobei häufig Pflanzen mit antisense *rbcS* eingesetzt werden (d.h. Pflanzen, in denen die kleine Untereinheit der Rubisco nur in einem geringeren Maß als im Wildtyp exprimiert wird, indem ein zum codierenden Gen komplementärer DNA-Strang eingefügt und mit einem Promoter verknüpft wird). Dies erlaubt die Herstellung und Untersuchung von Pflanzen mit verschieden starker Expression einzelner Enzyme (in diesem Fall der Rubisco).

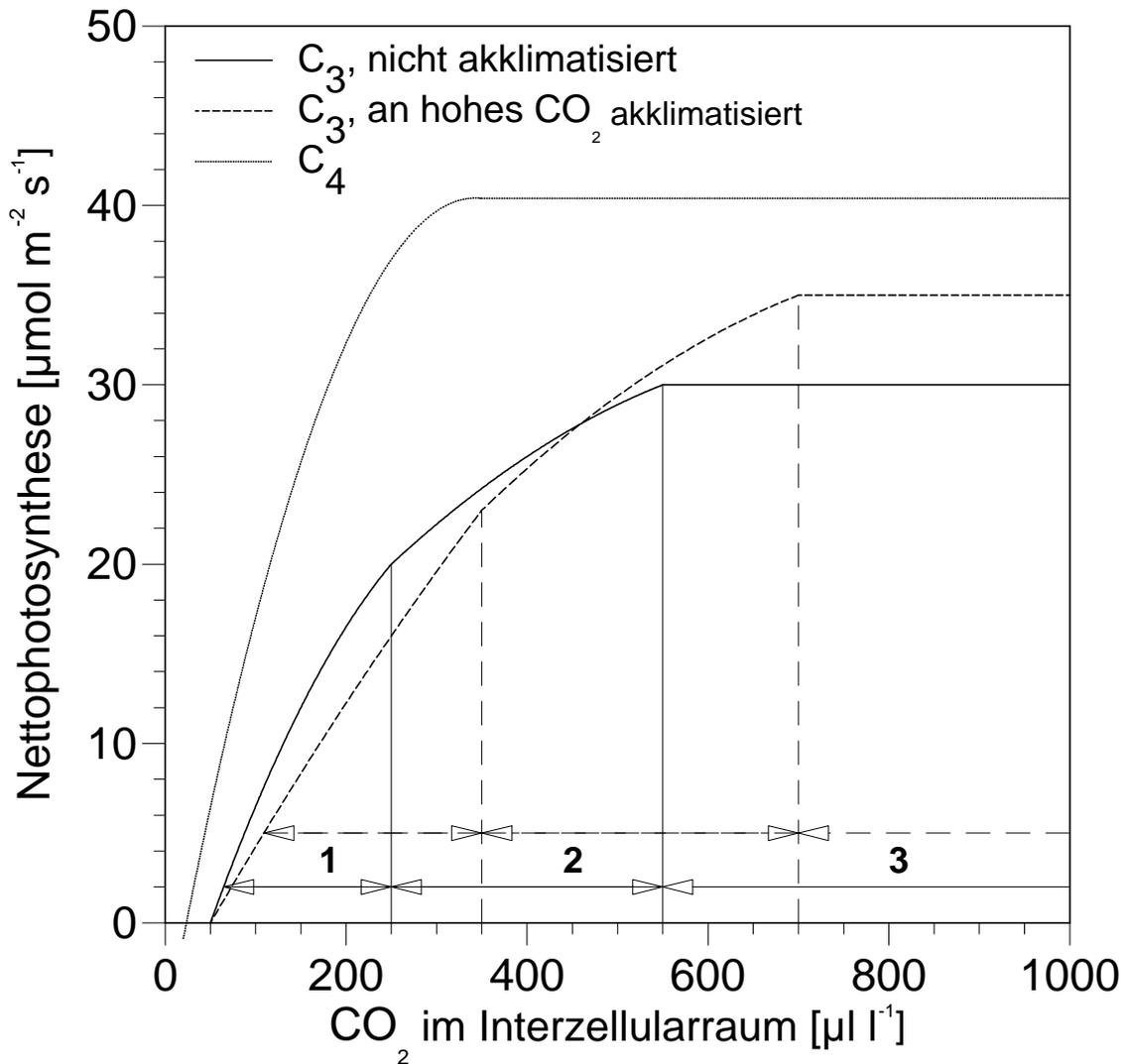


Abb. 4.2-3: Abhängigkeit der Nettophotosyntheserate (A) von der CO_2 -Konzentration im Interzellularraum (c_i) bei C_4 -Pflanzen und bei C_3 -Pflanzen vor und nach Akklimatisierung an erhöhtes CO_2 . Die Kurven zeigen den A/c_i -Zusammenhang schematisch und basieren auf einem Photosynthesemodell (Sage 1994) und eigenen Daten und Modellanalysen (Grüters et al. 1998). Phase 1 gibt den Bereich der Photosynthese-Limitation durch die kinetischen Eigenschaften der Rubisco jeweils ohne (durchgezogene Pfeile) bzw. nach Akklimatisierung (gestrichelte Pfeile) an erhöhtes CO_2 an; Phase 2 bezeichnet entsprechend den Bereich der Limitation durch mangelnde Ribulose-bis-Phosphat- (RubP-) Regeneration und Phase 3 den Bereich der Limitation durch Mangel an anorganischem Phosphor (P_i). Die Stomata von C_3 -Pflanzen werden - wenn der Wasserhaushalt nicht angespannt und der Strahlungsgenüß des Blatts hoch ist - meist so reguliert, daß c_i im Bereich des Wechsels zwischen Phase 1 und Phase 2 liegt (Long et al. 1993).

Über die Messung des Gaswechsels und der Metabolitenpools sind entsprechende Rückschlüsse auf die Rolle einzelner Teilprozesse und ihre Beteiligung an der Regulation im gesamten Netzwerk möglich, aber auch auf die Fähigkeit der Gesamtpflanze, reduzierte Quellenstärke (z.B. verringerte Photosyntheseleistung aufgrund reduzierter Rubisco-Expression) durch eine entsprechende Veränderung der Architektur, z.B. in Form vergrößerter Blattflächen-verhältnisse, zu kompensieren (Stitt & Schulze 1994). Die Verwendung transgener Pflanzen hat zu einem erheblichen Erkenntnisgewinn in der Pflanzenphysiologie geführt; dies schlägt sich inzwischen auch in jüngst erschienenen Lehrbüchern nieder.

Daß die Senkenstärke der Gesamtpflanze für die Akklimatisierung der Photosynthese eine große Rolle spielt, ist vielfach gezeigt worden. Arp (1991) hat einen Zusammenhang zwischen der Größe der verwendeten Töpfe (d.h. dem verfügbaren Wurzelraum) und der Höhe der photosynthetischen Akklimatisierung an erhöhtes CO₂ nachgewiesen und vermutet Restriktionen im verfügbaren Wurzelraum als Grund dafür. Die Arbeit von McConnaughay et al. (1993) legt allerdings den Schluß nah, daß es nicht die Größe des Wurzelraums, sondern die mangelnde Verfügbarkeit an Nährstoffen in kleinen Gefäßen ist, die letztlich zur Senkenlimitation und über den Assimilatstau zur negativen Feedback-Regulation der Photosynthese führt.

Bei aller Faszination solcher Akklimatisierungsprozesse darf eines nicht außer acht gelassen werden: alle diese Effekte treten in CO₂-Experimenten auf, die mit den Bedingungen in der Außenwelt hinsichtlich der Dynamik der CO₂-Erhöhung nichts zu tun haben. Die in der überwiegenden Zahl der Studien applizierte CO₂-Verdoppelung (von ca. 350 auf ca. 700 µl l⁻¹) geschieht in der Ökosphäre - wenn überhaupt - im Zeitraum von ein bis zwei Jahrhunderten und nicht - wie im Experiment - schlagartig. Ob die in den Experimenten beobachteten Effekte in 100 oder 200 Jahren nach einer allmählichen Akklimatisierung und - zumindest bei Arten mit kurzem Entwicklungszyklus - möglicher genetischer Adaptation genauso auftreten, muß offen bleiben. Befunde von Pflanzen aus der Nähe geogener CO₂-Quellen deuten auf langanhaltende Stoffwechseleränderungen, die in erhöhten NSC-Gehalten und erniedrigten N-Konzentrationen zu Ausdruck kommen (Körner & Miglietta 1994).

4.2.6.4 Interaktion mit anderen Faktoren

CO₂ stellt eine von vielen Ressourcen dar, die Pflanzen für ihr Wachstum und ihre Entwicklung benötigen. Wie stark eine Pflanze von erhöhtem CO₂ profitieren kann, hängt daher auch von der Verfügbarkeit anderer Ressourcen und vom Ausmaß des Stresses ab, der sie ausgesetzt ist. Wesentliche exogene Faktoren, mit denen CO₂ interagiert, sind die Nährstoffversorgung, klimatische Faktoren und andere atmosphärische Spurengase. Einige der Wechselwirkungen sind in den vorigen Abschnitten bereits erwähnt worden (vergl. Kap. 4.2.6.1.3, 4.2.6.2, 4.2.6.3).

4.2.6.4.1 Wechselwirkungen zwischen CO₂ und der Nährstoffversorgung

Eine durch erhöhtes CO₂ verbesserte Biomasseproduktion führt zwangsläufig zu einer höheren Nährstoffaufnahme aus dem Boden (Field et al. 1992). In Topfversuchen kann die Nährelementverfügbarkeit schnell an ihre Grenzen gelangen und so zu einer Limitation der Versorgung führen. Die oft beobachtete Akklimatisierung an erhöhtes CO₂ (vergl. Kap. 4.2.6.3) könnte auf Nährstofflimitationen zurückzuführen sein. Allerdings muß bedacht werden, daß der Biomassezuwachs unter erhöhtem CO₂ nicht in einen genau proportional vergrößerten Bedarf einzelner Nährelemente mündet, sondern daß z.B. die Stickstoff-Akquisition geringer ist als der Kohlenstoffgewinn, während der Phosphorbedarf stärker ansteigt als es dem Biomassezuwachs entspricht (vergl. Kap. 4.2.6.3).

In der überwiegenden Zahl der Studien sind bei guter Nährelementversorgung deutlich stärkere CO₂-Effekte als bei schlechter Versorgung ermittelt worden. Curtis & Wang (1998)

fanden in ihrer Metaanalyse von Studien an verholzten Pflanzen eine durchschnittliche CO₂-Förderung von 31 % in gut versorgten, aber nur von 16 % in schlecht versorgten Pflanzen. Aber auch unter Mangelversorgung besteht noch eine positive CO₂-Wirkung.

Wie stark sich eine unterschiedliche Nährelementverfügbarkeit letztlich auf ökosystemare Stoffgewinne durch CO₂ auswirkt, läßt sich aus den Antworten an Einzelpflanzen im Modellversuch nur schwer ableiten. Adulte Bäume besitzen einen wesentlich höheren Anteil an Kohlenstoffgerüsten (im Stamm) als Kräuter oder auch als die in den meisten Versuchen eingesetzten Baum-Keimlinge oder -Schößlinge (Körner 1995a). Eine Nährstofflimitation dürfte bei adulten Bäumen daher die CO₂-Antwort weniger stark beeinflussen als in krautigen Pflanzen. Entsprechend gilt dies für Wald-Biome, in denen möglicherweise nur die Nährstoffkreisläufe „enger“ werden, ohne die Ökosystem-Produktivität wesentlich zu begrenzen (Lloyd & Farquhar 1996).

Erhöhtes CO₂ hat in vielen Studien die Allokation zwischen Sproß und Wurzel verändert. Dies muß in Zusammenhang mit der Nährstoffversorgung betrachtet werden. Bei guter Nährstoffversorgung (und Wasserversorgung) scheint das Allokationsverhalten durch erhöhtes CO₂ nicht beeinflußt zu werden, während mangelversorgte Pflanzen eindeutig mehr Kohlenstoffskelette für das Wurzelwachstum zur Verfügung stellen. Dies ist sowohl für Baumarten (Mousseau & Saugier 1992) als auch für krautige Arten (Stulen & den Hertog 1993) nachgewiesen. Die Spannbreite der Reaktion in den bislang ca. 160 untersuchten Arten ist allerdings sehr groß (Rogers et al. 1994). Eine erhöhte Investition in die Wurzelbiomasse deutet darauf hin, daß die Pflanzen aufgrund der höheren Biomasseproduktion in eine Nährstoffmangelsituation geraten.

4.2.6.4.2 Wechselwirkungen zwischen CO₂ und klimatischen Faktoren

CO₂ und Temperatur: Temperatur und CO₂ interagieren offensichtlich miteinander, was in einer Reihe von Untersuchungen belegt werden konnte (Baker & Allen 1993, Kimball et al. 1993, Vu et al. 1997). In C₃-Pflanzen bewirken erhöhte CO₂-Konzentrationen aufgrund der zunehmenden Unterdrückung der Photorespiration und der unterschiedlichen Temperaturabhängigkeit von Carboxylase- und Oxygenase-Funktion der Rubisco eine Verschiebung des Photosyntheseoptimums zu höheren Temperaturen (Acock & Allen 1985, Bowes 1993). Als Folge zeigt sich tendenziell eine positive Interaktion zwischen Temperatur und CO₂-Erhöhung (Kimball et al. 1993, Conroy et al. 1994), allerdings liegen auch einige gegenläufige Befunde vor. Die Reaktion auf CO₂/Temperaturkombinationen ist eine art- und sortenspezifische Größe (Coleman & Bazzaz 1992, Baker & Allen 1993); generell dürften C₃-Pflanzen aber stärker von möglichen positiven Wechselwirkungen profitieren als C₄-Pflanzen.

CO₂ und Einstrahlung: Nach Einschätzung von Kimball (1986) ließen die damals verfügbaren Ergebnisse nicht auf eine deutliche Veränderung der CO₂-Antwort in Abhängigkeit von der Einstrahlung schließen. Er führte aber bereits an, daß verstärkte CO₂-Förderungen bei niedrigen Lichtintensitäten auftreten könnten, wenn der Lichtkompensationspunkt durch erhöhte CO₂-Konzentrationen verringert würde. Dafür gibt es inzwischen, zumindest bei C₃-Pflanzen, eine Reihe von Indizien (Bowes 1993, Curtis & Wang 1998), so daß gerade in Pflanzenbeständen, in denen die Grundblätter nur geringe Einstrahlungen genießen, stärkere CO₂-Förderungen auftreten können, als anhand von Lichtsättigungskurven auf der Ebene von einzelnen Assimilationsorganen zu erwarten wäre.

CO₂ und Wasserversorgung (Niederschläge): Aufgrund der verbesserten Wassernutzungseffizienz (vergl. Kap. 4.2.6.1.1) wird Trockenstreß unter erhöhtem CO₂ gemildert (Kimball 1986, Chaves & Pereira 1992, Drake et al. 1997); der Stomataschluß bedeutet hier eine Vermeidungsstrategie (Tyree & Alexander 1993). Umgekehrt ist die relative Förderung durch

CO₂ unter Wassermangelbedingungen höher als in optimal versorgten Pflanzen (Morison 1993). Diese Aussagen werden durch zahlreiche experimentelle Befunde an unterschiedlichen Pflanzenarten, die veränderten CO₂-Konzentrationen und Bodenwasserversorgungen ausgesetzt waren, gestützt. Ähnlich wie mangelnde Bodenwasserversorgung melioriert CO₂ auch die Wirkung hoher Wassersättigungsdefizite der Luft (Bunce 1993). Da auch Salzstreß eine Verringerung des verfügbaren Bodenwassers bedeutet, sind Pflanzen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen eher in der Lage, Standorte hoher Salinität zu besiedeln (Ball & Munns 1992, Rozema 1993). Dies hat nicht nur auf natürlichen Salzstandorten, sondern auch in der Bewässerungslandwirtschaft arider Gebiete mit der Gefahr potentieller Bodenversalzung große Bedeutung.

4.2.6.4.3 Wechselwirkungen zwischen CO₂ und anderen atmosphärischen Spurengasen

Aufgrund der verringerten stomatären Leitwerte unter erhöhtem CO₂ (vergl. Kap. 4.2.6.1.1) reduzieren sich auch die Flüsse anderer atmosphärischer Spurengase in die Pflanze. Für alle potentiell toxischen Spurengase bedeutet dies eine Schutzfunktion durch CO₂ (Allen 1990). Zusätzlich können Reparaturprozesse durch die verbesserte Produktivität und die damit vermehrt zur Verfügung stehenden Kohlenstoffgerüst- und Energiereserven erleichtert werden.

Kombinationswirkungen zwischen CO₂ und anderen Spurengasen sind relativ häufig experimentell beschrieben worden; welche Spurengas-Kombinationen dabei jeweils gewählt wurden, hängt aber durchaus mit der Geschichte der CO₂-Forschung zusammen. Zu Zeiten, als die Schwefeldioxid-Problematik aufgrund der hohen atmosphärischen Belastung in weiten Teilen Westeuropas hochaktuell war (vergl. Kap. 4.3), wurde dem globalen CO₂-Anstieg noch wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Dementsprechend liegen vergleichsweise wenig Befunde über die Interaktion zwischen CO₂ und SO₂ vor. Ähnliches gilt für die Kombination zwischen CO₂ und NO oder CO₂ und NO₂, wobei diesbezügliche Untersuchungen vor allem die Frage klären sollen, welche Auswirkungen Verbrennungsabgase im Unterglasbau mit erhöhtem CO₂ haben. Die Belastung mit Ammoniak stellt zumindest kleinräumig nach wie vor ein Problem dar; allerdings gibt es nur ganz wenige Arbeitsgruppen, die experimentelle Untersuchungen zur Kombinationswirkung von CO₂ und NH₃ durchgeführt haben. Die entsprechenden Arbeiten (vergl. Pérez-Soba 1995) sind in Kap. 4.6. genannt. Zur Wechselwirkung zwischen CO₂ und troposphärischem Ozon existieren sehr viele Arbeiten; diese beiden Spurengase steigen global (CO₂) bzw. regional (O₃) an und müssen als die wichtigsten, direkt als Nährstoff oder phytotoxisch wirkenden Gase betrachtet werden.

In Experimenten hat sich in aller Regel gezeigt, daß erhöhtes CO₂ tatsächlich Schutz gegen die Wirkung phytotoxischer Gase bietet. Negative SO₂-Effekte auf Photosynthese und Wachstum wurden durch CO₂ kompensiert (Carlson & Bazzaz 1982), wobei neben stomatären Effekten ein höherer Redox-Status des antioxidativen Systems unter erhöhtem CO₂ für die protektive Wirkung verantwortlich gemacht wird (Rao & De Kok 1994). Über diese Mechanismen dürften auch die Interaktionen zwischen CO₂ und Ozon zu erklären sein (vergl. Übersichten bei Krupa & Kickert 1989, Allen 1990, Barnes & Wellburn 1998).

4.2.6.5 CO₂-Wirkungen auf Pflanzengemeinschaften

Die wichtigste treibende Kraft für mögliche Veränderungen in Pflanzengemeinschaften unter erhöhten CO₂-Konzentrationen ist die artspezifisch unterschiedliche Förderung, die zu Veränderungen im Konkurrenzgefüge führen kann (Bazzaz 1990, Patterson & Flint 1990, Diaz 1995, Reynolds 1996). Ein einfaches „Scaling-up“ von der Reaktion der Einzelpflanze auf die Reaktion innerhalb einer Pflanzengemeinschaft ist aufgrund der gegenseitigen Konkurrenz- oder auch Fördereffekte zwischen den einzelnen Populationen nicht möglich (Diaz 1995, Fangmeier et al. 1995, Körner 1995b).

Tab. 4.2-4: Experimentelle Studien zur Wirkung erhöhter CO₂- Konzentrationen auf das Konkurrenzverhalten in natürlichen oder halbnatürlichen Ökosystemen

Untersuchtes System	Charakteristika und CO ₂ -Effekte	Methodik	Publikationen
Arktische Tundra (wird seit 1980 untersucht)	Zwergsträucher vorherrschend, nährstofflimitiert, Mineralisation und verfügbare Bodentiefe temperaturbedingt gering Unter erhöhtem CO ₂ Veränderung der Vegetationszusammensetzung zugunsten von grasartigen Spezies (<i>Eriophorum</i> , <i>Carex</i>) auf Kosten der Zwergsträucher.	Klimakontrollierte Gewächshäuser vor Ort, Modellsysteme im Phytotron	Tissue & Oechel (1987), Oechel & Vourlitis (1996)
Salzmarsch Chesapeake Bay, USA (wird seit 1987 untersucht)	Aufgrund des Salzstresses einfach strukturierte Gesellschaft aus wenigen C ₃ - und C ₄ -Arten, z.T. in natürlichen Monokulturen vorkommend, nährstoffreich. Unter erhöhtem CO ₂ Konkurrenzvorteile für die C ₃ -Arten	Open-top Kammern	Drake (1992), Arp et al. (1993), Drake et al. (1996)
Prairie, USA (wird seit 1989 untersucht)	Gesellschaft aus C ₄ -Obergräsern und C ₃ -Untergräsern und -Kräutern, Niederschlagsmenge von großer Bedeutung, Stickstoff tendenziell im Mangel. Unter erhöhtem CO ₂ keine Benachteiligung der C ₄ -Arten, Vegetationsstruktur im Prinzip unverändert	Open-top Kammern	Owensby et al. (1993, 1994, 1996a, 1996b)
Alpine Matte, Zentralalpen (wurde von 1992 bis 1994 untersucht)	Niedrigwüchsiger Bestand (6 cm) mit <i>Carex curvula</i> als dominierender Art, kurze Vegetationsdauer (ca. 15 Wochen). Unter erhöhtem CO ₂ keine signifikanten Effekte auf die oberirdische Biomasse der dominierenden Arten	Open-top Kammern	Schäppi & Körner (1996), Körner et al. (1996, 1997)
Annuelles Grasland auf Serpentin und Sandstein (wird seit 1992 untersucht)	Dominanz annueller Gräser, Nährstoffversorgung der beiden Systeme bei gleichem Klima sehr unterschiedlich. Unter erhöhtem CO ₂ Förderung von Annuellen mit maximaler Entwicklung spät in der Vegetationsperiode	Open-top Kammern, Mikrokosmen	Chiariello & Field (1996), Field et al. (1996)
Intensiv genutztes Grünland (Klee-Grasgemische) (wird seit 1993 untersucht)	Mehrschüriges Grünland, mehrere Versuche mit unterschiedlichen Artenmischungen. Unter erhöhtem CO ₂ deutlich stärkere Förderung von Leguminosen als von Nicht-Leguminosen	FACE	Lüscher et al. (1996), Hebeisen et al. (1997)
Kalkmager- rasen im Jura (wird seit 1994 untersucht)	äußerst artenreich, halbnatürliches System, Management wichtig zum Erhalt der relativen Nährstoffarmut. Unter erhöhtem CO ₂ Zuwächse nicht-dominanter Arten wie <i>Carex flacca</i> oder <i>Cirsium acaule</i>	SACC (vergl. Tab. 4.2-1)	Körner (1995b), Rötzel et al. (1997)

Die bislang durchgeführten experimentellen Studien zu CO₂-Wirkungen auf Pflanzengemeinschaften lassen sich in solche an Modellpflanzengemeinschaften unter mehr oder weniger künstlichen Bedingungen und in Studien in Ökosystemen vor Ort unterteilen. Experimente mit Modellpflanzengemeinschaften hatten in vielen Fällen Vergleiche zwischen C₃- und C₄-Pflanzen zum Inhalt (Wray & Strain 1987, Bazzaz & Garbutt 1988, Johnson et al. 1993, Fangmeier et al. 1995), wobei in der Regel C₃-Pflanzen unter erhöhtem CO₂ deutliche Konkurrenzvorteile erlangten (Reynolds 1996). Allerdings ist auch eine Untersuchung bekannt, in denen sich eine C₄-Art (entgegen den Erwartungen aufgrund ihrer primären physiologischen Reaktion auf CO₂) bei erhöhten CO₂-Konzentrationen gegenüber C₃-Konkurrenten durchsetzen konnte, wofür die Autoren die beschleunigte Wachstumsförderung der C₄-Art verantwortlich machen (Bazzaz et al. 1989).

Sehr häufig untersucht wurden auch Klee/Grasgemische in verschiedenen Artenkombinationen, da sie im Futterbau große Bedeutung haben und als Untersuchungsobjekt aufgrund der Konkurrenz zwischen zwei funktionellen Typen (Leguminosen und Grasartige) von grundlegendem Interesse sind. In aller Regel hat sich in diesen Arbeiten eine Konkurrenzverschiebung zugunsten der Leguminosen ergeben (z.B. Schenk et al. 1997), aber mit einer großen Variationsbreite in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung, Temperatur und anderen Umweltbedingungen (Campbell & Hart 1996). Studien zum Konkurrenzverhalten unter erhöhtem CO₂ an gewachsenen Pflanzengemeinschaften im Ökosystem vor Ort bilden nach wie vor die Ausnahme; die wenigen diesbezüglichen Experimente und ihre wesentlichen Ergebnisse sind in Tab. 4.2-4 aufgeführt. Allgemeingültige Schlußfolgerungen für andere Vegetationsformationen der Erde lassen sich hieraus kaum ableiten; die Ergebnisse sind so unterschiedlich wie die Systeme, in denen sie gewonnen wurden.

4.2.6.6 Ökosystemare CO₂-Wirkungen

An dieser Stelle sollen CO₂-Wirkungen auf ökosystemare Stoffkreisläufe dargestellt werden, wobei zu Kohlenstoff- und Stickstoffkreislauf die meisten Erkenntnisse vorliegen. Erhöhtes CO₂ kann ökosystemare Stoffkreisläufe durch Effekte auf verschiedene Teilprozesse beeinflussen:

- das Allokationsverhalten der Phytocoenose oder einzelner Vertreter der Phytocoenose kann sich ändern, so daß mehr (seltener weniger) Kohlenstoff im Wurzelraum zur Verfügung steht, was wiederum mikrobielle Umsetzungsraten beeinflusst und so entsprechende Folgen für die Stoffkreisläufe hat;
- die veränderte Nährelement-Zusammensetzung der Phytomasse kann die Dekompositionsrate des Bestandesabfalls herabsetzen, zumindest dann, wenn auch in der Streu erhöhte C/N-Verhältnisse (oder besser: Lignin/N-Verhältnisse) gefunden werden,
- der Stoffkreislauf über die Zoocoenose kann durch die veränderte Nährelement-Zusammensetzung der Phytomasse ebenfalls beeinflusst werden, da für die Herbivoren die aufgenommene N-Menge entscheidend ist und nicht die Menge der aufgenommenen Phytomasse,
- es kann zu Desynchronisationen in der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen Phytocoenose und Zoocoenose kommen, da erhöhtes CO₂ die Entwicklungsgeschwindigkeit von Pflanzen beeinflussen kann, was z.B. mutualistische Interaktionen wie die zwischen zoochoren Blütenpflanzen und ihren Bestäubern verändern kann;
- schließlich kann der Kohlenstoffstatus der Ökosysteme selbst verändert werden, z.B. wenn die CO₂-Erhöhung in erhöhte Nettoprimärproduktion (NPP) mündet und der zusätzliche Kohlenstoffgewinn nicht durch erhöhte Kohlenstoffverluste (Respiration) kompensiert wird.

CO₂-Wirkungen auf diese Teilprozesse werden im Folgenden näher beschrieben.

Das Allokationsverhalten der Phytocoenose wird durch erhöhtes CO_2 in der Regel dann zugunsten des Wurzelwachstums verschoben, wenn Nährstofflimitationen vorliegen oder durch die erhöhte Produktivität induziert werden (vergl. Kap. 4.2.6.4.1), so daß die Rhizosphäre den Hauptort der Kohlenstoffanreicherung innerhalb der Ökosysteme bilden kann (Körner et al. 1996). Dies wiederum zieht eine verstärkte Wurzelexsudation nach sich und erhöht so die mikrobielle Aktivität im Boden. Die Bodenrespiration kann dadurch deutlich ansteigen und einen Großteil des vom Ökosystem vermehrt gebundenen Kohlenstoffs wieder freisetzen (Hungate et al. 1997a); andererseits dürfte die Mineralstoffverfügbarkeit erhöht (Zak et al. 1993) und die Mykorrhizierung gefördert werden (Rogers et al. 1994). Eine bessere Nährstoff- (insbesondere Stickstoff-) Verfügbarkeit kann (in ariden Systemen) auch indirekt zustande kommen, indem erhöhtes CO_2 die Bestandestranspiration verringert, woraus eine höhere Bodenfeuchte resultiert (Hungate et al. 1997b). In jedem Fall könnte erhöhtes CO_2 eine positive Rückkopplung des Nährstoffkreislaufs induzieren (Zak et al. 1993). Es gibt allerdings auch Belege dafür, daß die aufgrund vermehrter Wurzelexsudation erhöhte mikrobielle Biomasse mit den höheren Pflanzen um die Mineralstoffe konkurriert und auf diese Art negativ mit dem CO_2 -Düngeeffekt interagiert (Diaz et al. 1993).

Veränderte mikrobielle Umsetzungsraten im Boden unter erhöhtem CO_2 können auch in anderer Hinsicht eine große Rolle spielen. Das Experiment in der Salzmarsch in der Chesapeake-Bay (vergl. Tab. 4.2-4) hat gezeigt, daß die CO_2 -Anreicherung in diesem nährstoffreichen und reduzierenden Ökosystem zu einer erhöhten CH_4 -Emission aus dem System führt (Dacey et al. 1994); ähnliche Befunde liegen auch für andere Ökosysteme bzw. Ökosystemausschnitte vor, die durch reduzierende Bedingungen im Boden gekennzeichnet sind (Oechel & Vourlitis 1994, Hutchin et al. 1995). Trifft diese Beobachtung für Feuchtgebiete generell zu, dann stellt dies aufgrund des großen Anteils von Feuchtgebieten an der weltweiten Methan-Emission für das globale Treibhauspotential eine bedeutende positive Rückkopplung dar.

Veränderungen in ökosystemaren Stoffkreisläufen können nicht nur über Effekte auf Allokation und Wurzelexsudation und davon abhängige Umsetzungsraten im Boden, sondern auch durch CO_2 -Effekte auf den Chemismus des pflanzlichen Bestandesabfalls bedingt werden. In C_3 -Pflanzen steigen die C/N- und/oder die Lignin/N-Verhältnisse im Gewebe unter erhöhtem CO_2 an, was eine schlechtere "Qualität" im Sinn der Zersetzbarkeit bedeutet und damit die Dekompositionsrate herabsetzen kann (Lambers 1993, Couteaux et al. 1995). In der Streu von C_4 -Pflanzen treten diese Effekte nicht auf (Ball 1997). Ein interessanter Nebeneffekt der schlechteren Streuabbaubarkeit unter erhöhtem CO_2 scheint eine verringerte Nitratauswaschung in das Grundwasser unter landwirtschaftlich genutzten Flächen zu sein; entsprechende experimentelle Befunde liegen für eine C_3 -Kultur (Sojabohne) und – interessanterweise – für eine C_4 -Kultur (Sorghum) vor (Torbert et al. 1996). Nicht alle Studien belegen allerdings eine schlechtere "Qualität" der Streu unter erhöhtem CO_2 (vergl. O'Neill & Norby 1996, Hirschel et al. 1997).

Für Herbivore bedeutet das – zumindest in C_3 -Pflanzen – erhöhte C/N-Verhältnis der grünen Gewebe ebenfalls eine Qualitätsminderung ihrer Nahrungsquelle (Lincoln et al. 1993). Konzentrationsänderungen sekundärer Pflanzenstoffe (in erster Linie die mögliche Zunahme phenolischer Verbindungen) können ebenfalls eine Rolle spielen, wobei CO_2 nicht direkt zu Veränderungen von Phenolgehalten zu führen scheint, sondern indirekt über Limitationen der Mineralstoffverfügbarkeit, wenn das Wachstum durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen angeregt wird (Lambers 1993). Herbivore Insekten reagieren auf die verminderte Qualität des Nahrungsangebots mit einem um 20 - 80 % erhöhten Konsum, wobei der wichtigste Faktor das C/N-Verhältnis zu sein scheint (Lincoln et al. 1993). Andererseits können Insekten die schlechte Qualität des Wirtsgewebes in der Regel durch erhöhten Konsum nicht kompensieren (vergl. Kap. 4.1.3). In fast allen bislang untersuchten Wirtspflanzen/Insekten – Beziehungen

(vergl. Übersicht bei Lindroth 1996) stieg der Konsum durch die Insekten unter erhöhtem CO₂ an, die Wachstumsrate sank jedoch fast immer ab. Wie sich Produzenten/Herbivoren-Interaktionen künftig entwickeln werden, ist schlecht vorhersagbar. Im System Bäume/Insekten muß davon ausgegangen werden, daß Insekten aufgrund ihrer wesentlich schnelleren Generationenfolge eher in der Lage sind, adaptiv auf veränderte Bedingungen zu reagieren und damit Nachteile wettzumachen. Dies dürfte in der Interaktion zwischen Wiederkäuern und ihren Futterpflanzen nicht der Fall sein. Auch sie sind von der schlechteren Qualität des Futters unter erhöhtem CO₂ betroffen und reagieren mit höherem Konsum (Owensby et al. 1996a).

Erhöhtes CO₂ hat in vielen Studien Auswirkungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von Pflanzenarten gezeigt. In Koniferen (*Picea sitchensis*) wurde der Zeitpunkt des Knospenaustriebs im Frühjahr verzögert, die Knospenausbildung im Herbst erfolgte verfrüht (Murray et al. 1994); je nach Genotyp war der CO₂-Effekt allerdings unterschiedlich stark. In vielen Annuellen wurde eine beschleunigte Entwicklung festgestellt (Tremmel & Patterson 1994, Fangmeier et al. 1995). CO₂-induziertes beschleunigtes Wachstum und die frühere Anlage von Seitenmeristemen beeinflussen die Sproßarchitektur und sorgen so für Veränderungen der interspezifischen Konkurrenzkraft (Fangmeier et al. 1995, Reekie 1996). Über verfrühte Blühtermine und Effekte auf die Nektarqualität (Erhardt & Rusterholz 1997) kann erhöhtes CO₂ in die Interaktion zwischen Blütenpflanzen und ihren Bestäubern eingreifen.

Der Kohlenstoffstatus der Ökosysteme wird unter erhöhtem CO₂ verändert; sie fungieren in ihrer Gesamtheit als Kohlenstoffsene (vergl. Kap. 4.2.4). Die einzelnen Ökosysteme reagieren aber - in Wechselwirkung mit klimatischen Veränderungen - sehr unterschiedlich. Es existieren zahlreiche Modelle für die Reaktion der verschiedenen Biomtypen der Erde auf erhöhtes CO₂ und globale Erwärmung, die aber in diesem Kapitel nicht näher behandelt werden sollen. Dieser Beitrag beschränkt sich auf experimentelle Befunde an Ökosystemen oder Ökosystem-ausschnitten, wobei es sich im Prinzip um die gleichen Studien handelt, die in Tab. 4.2.4 genannt wurden.

Arktische Tundren stellen die am längsten experimentell unter CO₂-Einfluß untersuchten Ökosysteme dar. Wenn sich die in Barrow, Alaska, erhaltenen Daten verallgemeinern lassen, haben sie sich im Zeitraum von 20 Jahren (1971 bis 1991) von Kohlenstoffsinken zu Kohlenstoffquellen entwickelt (Oechel & Vourlitis 1994). Da Tundren 12 % des weltweiten Kohlenstoffvorrats im Boden enthalten (bei nur 6 % Anteil an der globalen Landfläche), muß diese Entwicklung als eine bedeutende positive Rückkoppelung für die globale Erwärmung angesehen werden.

Von 1987 bis 1994 wurde eine Salzmarsch in der Chesapeake Bay erhöhtem CO₂ ausgesetzt. Die Vegetationsstruktur ist aufgrund des Salzstress sehr einfach und artenarm, es existieren Reinbestände des C₄-Grases *Spartina patens* und der C₃-Segge *Scirpus olneyi* sowie Mischbestände beider Arten (mit Beimischungen weniger anderer Arten). Die Salzmarsch reagierte während der gesamten Versuchsdauer als Kohlenstoffsene, ohne daß eine Akklimatisierung an die erhöhten CO₂-Konzentrationen auftrat, was auf die nicht limitierte Nährstoffverfügbarkeit des Systems zurückgeführt wird (Drake 1992, Arp et al. 1993, Drake et al. 1996).

Eine dritte Untersuchung in einem naturbelassenen System wurde seit 1989 in einer Prärie in Kansas durchgeführt. Die Vegetation wird von den C₄-Gräsern *Andropogon gerardii* und *Sorghastrum nutans* dominiert, daneben findet sich eine Reihe von C₃-Gräsern und -Kräutern. Die Produktivität der Systeme wurde durch CO₂ erhöht, sie fungierten also als Kohlenstoffsene, wobei interessanterweise die C₄-Arten für den Zuwachs verantwortlich waren (Owensby et al. 1993, Owensby et al. 1996b).

In der alpinen Matte, die von 1992 bis 1994 während der Vegetationsperiode erhöhtem CO₂ ausgesetzt war, stieg die CO₂-Aufnahme der Bestände an, ohne daß merklich erhöhte Respirationsraten feststellbar waren. Genauso wenig wurden Biomassezuwächse beobachtet (Schäppi & Körner 1996), so daß Kohlenstoff-Pools im Boden als Senke für den zusätzlich akquirierten Kohlenstoff angesehen werden (Körner et al. 1996).

Natürliche annuelle Grasgesellschaften in mediterranem Klima in Kalifornien wurden durch erhöhtes CO₂ in ihrer Nettoprimärproduktion gefördert. Der zusätzlich aufgenommene Kohlenstoff führte aber nicht zu größeren Pools im System, sondern fand sich vor allem als „labiler“ Kohlenstoff in ökosystemaren Kreisläufen und beschleunigte diese (Hungate et al. 1997a). Die Autoren gehen anhand ihrer Daten davon aus, daß die Fähigkeit von Grünlandökosystemen, zusätzliches CO₂ aus der Atmosphäre zu binden, in kurzfristigen Experimenten in der Regel überschätzt wird. Dies hängt auch mit der Schwierigkeit zusammen, kleine Änderungen im großen Kohlenstoff-Pool des Bodens mit genügender statistischer Genauigkeit nachzuweisen.

Aus dem Kalkmagerrasen im Jura liegen keine Daten zum Verbleib des Kohlenstoffs vor; fest steht aber, daß auch in diesem Ökosystem eine erhöhte CO₂-Fixierung auftrat, ohne daß die nächtliche Respiration verändert wurde (Stocker et al. 1997).

Es sind Versuche unternommen worden, die Erkenntnisse aus den genannten experimentellen Studien zur Rolle von Ökosystemen als Kohlenstoff-Senke oder -Quelle zu integrieren und gemeinsame Reaktionsmechanismen zu erkennen (Koch & Mooney 1996). Bei allen Unterschieden, was die Eigenschaften der untersuchten Systeme und die angewandten Methoden betrifft, läßt sich zumindest postulieren, daß Produktivitätsänderungen auf der Ebene der Ökosysteme wesentlich geringer ausfallen als Effekte auf die Blatt-Photosynthese. Als Hauptgrund wird die Nährstofflimitation der meisten natürlichen Systeme angesehen, die dazu führt, daß der Kohlenstoff überwiegend in den Boden gelangt, dort über Wurzelexsudation die mikrobielle Aktivität ankurbelt und letztlich entweder zur Beschleunigung des ökosystemaren Kohlenstoffkreislaufs beiträgt und/oder im Langzeit-Pool Boden akkumuliert. Diese Langzeit-akkumulation ist derzeit meßtechnisch nicht oder nur unzureichend erfaßbar. Als weitere Kernaussage stellen Koch & Mooney (1996) fest, daß jedes Ökosystem anders reagiert, und ferner, daß Waldökosysteme allgemein so gut wie gar nicht und tropische Wälder - als produktivste Ökosysteme der Erde - überhaupt nicht untersucht worden sind.

4.2.7 Eine kritische Schlußbetrachtung zur CO₂-Wirkungsforschung

In diesem Kapitel wurden CO₂-Effekte auf verschiedenen organisatorischen, räumlichen und zeitlichen Ebenen dargestellt. Fragt man danach, auf welcher Organisationsstufe sich am ehesten Prognosen für ökosystemare und globale Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen treffen lassen, so sind es ökosystemare Experimente (von denen es zu wenige gibt) und Modelle auf globaler Ebene.

Daten aus Kurzeitexperimenten haben wesentliche und faszinierende Erkenntnisse hinsichtlich der Regulation zentraler Prozesse im pflanzlichen Stoffwechsel gebracht. Ein Upscaling auf Pflanzenbestände oder gar Ökosysteme ist aber aus mehreren Gründen nicht oder nur bedingt möglich. Zum einen haben zahlreiche Studien gezeigt, daß sich CO₂-Förderungen auf die Blatt-Photosynthese und auf die Produktivität eines Gesamtsystems in ihrer Höhe dramatisch unterscheiden; zum andern werden die Pflanzen in diesen Experimenten einer Situation ausgesetzt, die es in vivo nicht geben wird: eine schlagartige CO₂-Erhöhung auf das Doppelte (innerhalb der Lebenspanne eines Assimilationsorgans) kam und kommt in der Natur nicht vor. Schon deshalb ist fraglich, ob die „Übersteuerung“ des Metabolismus bei diesem schlagartig erhöhten C-Angebot in 100 oder 200 Jahren an allmählich akklimatisierter (und genetisch adaptierter) Vegetation sich ebenfalls so zeigen wird.

Je höher das untersuchte System in der organisatorischen Hierarchie steht, desto eher liefern die Experimente für ökosystemare und Biosphären-Prozesse relevante Ergebnisse. Die Zahl der experimentellen Untersuchungen auf ökosystemarer Ebene hat erfreulicherweise in der vergangenen Dekade zugenommen, ist letztlich aber noch immer verschwindend gering. Die Meßmethodik hat ebenfalls enorme Fortschritte gemacht; durch den gleichzeitigen Einsatz und die Analyse von Isotopen sowie die Anwendung von Kreislaufmodellen sind ökosystemare Stoffkreisläufe zugänglich geworden und liefern erste Anhaltspunkte über den Verbleib des Kohlenstoffs und die Rolle einzelner Ökosysteme im globalen Kohlenstoffkreislauf. Allerdings weisen auch diese Ansätze das Manko auf, daß die experimentelle CO₂-Erhöhung schlagartig erfolgt. Dadurch werden die Antworten der Systeme in einem transienten Zustand gemessen, denn das Erreichen eines neuen Steady-state in ökosystemaren Prozessen (z.B. Änderungen von Poolgrößen) benötigt viel länger als die übliche Dauer von Experimenten.

Vergleicht man die anthropogene Veränderung der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen mit der Schwankung in geologischen Zeiträumen, dann mutet der menschliche Einfluß eher gering an. Eine von Angiospermen beherrschte Vegetation hat die Erde bei 200 µl l⁻¹ CO₂ ebenso bedeckt wie 2000 µl l⁻¹, wenn auch in anderer Verbreitung, Artenzusammensetzung und Anteil von C₃- und C₄-Arten, und funktionelle Ökosysteme haben in diesen Zeiträumen immer existiert. Diese absoluten CO₂-Werte können aber nicht zur Entwarnung dienen. Die zeitliche Rate, mit der sich die CO₂-Konzentrationen derzeit - anthropogen bedingt - erhöhen, ist in der Erdgeschichte vermutlich ein unbekanntes Phänomen. Es gibt keinerlei Erkenntnis darüber, ob die Adaptationsfähigkeit der Vegetation ausreicht, um auf diese schnelle Veränderung adäquat zu antworten, und die Antwort auf diese Frage ist experimentell nicht zugänglich. Allein die Tatsache, daß das experimentelle Instrumentarium fehlt, um CO₂-Effekte überhaupt realistisch prognostizieren zu können, sollte - neben allen bereits vorliegenden Erkenntnissen - ausreichen, den menschlichen Eingriff in den globalen Kohlenstoffkreislauf zu minimieren und CO₂-Emissionsminderungsmaßnahmen schellstens in die Tat umzusetzen.

4.2.8 Literatur

- Acock B, Allen LH (1985) Crop responses to elevated carbon dioxide concentrations. In: Strain BR, Cure JD (Eds.) Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. United States Department of Energy, Washington D.C., pp 53-97
- Allen LH (1990) Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. *J. Environ. Qual.* 19: 15-34
- Allen LH (1992) Free-air CO₂ enrichment field experiments: An historical overview. In: Hendrey GR (Ed.) FACE: Free-air CO₂ enrichment for plant research in the field. CRC Press, Boca Raton, pp 121-134
- Allen LH, Drake BG, Rogers HH, Shinn JH (1992) Field techniques for exposure of plants and ecosystems to elevated CO₂ and other trace gases. In: Hendrey GR (Ed.) FACE: free-air CO₂ enrichment for plant research in the field. CRC Press, Boca Raton, pp 85-119
- Amthor JS (1995) Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Glob. Change Biol.* 1: 243-274
- Arp WJ (1991) Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 14: 869-875
- Arp WJ, Drake BG, Pockman WT, Curtis PS, Whigham DF (1993) Interactions between C₃ and C₄ salt marsh species during four years of exposure to elevated atmospheric CO₂. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) CO₂ and biosphere. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 133-143
- Baker JT, Allen LH (1993) Contrasting crop species responses to CO₂ and temperature: rice, soybean and citrus. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) CO₂ and biosphere. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 239-260
- Balaguer L, Barnes JD, Panicucci A, Borland AM (1995) Production and utilization of assimilates in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves exposed to elevated O₃ and/or CO₂. *New Phytol.* 129: 557-568

- Ball AS (1997) Microbial decomposition at elevated CO₂ levels: effect of litter quality. *Glob. Change Biol.* 3: 379-386
- Ball MC, Munns R (1992) Plant responses to salinity under elevated atmospheric concentrations of CO₂. *Aust. J. Bot.* 40: 515-525
- Barnes JD, Wellburn AR (1998) Air pollutant combinations. In: De Kok LJ, Stulen I (Eds.) *Responses of Plant Metabolism to Air Pollution and Global Change*. Backhuys Publ., Leiden, pp 147-164
- Barton CVM, Lee HSJ, Jarvis PG (1993) A branch bag and CO₂ control system for long-term CO₂ enrichment of mature sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. *Plant Cell Environ.* 16: 1139-1148
- Batts GR, Morison JIL, Ellis RH, Hadley P, Wheeler TR (1997) Effects of CO₂ and temperature on growth and yield of crops of winter wheat over four seasons. *Eur. J. Agron.* 7: 43-52
- Bazzaz FA (1990) The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 167-196
- Bazzaz FA, Garbutt K, Reekie EG, Williams WE (1989) Using growth analysis to interpret competition between a C₃ and a C₄ annual under ambient and elevated CO₂ environments. *Oecologia* 79: 223-235
- Beerling DJ (1994) Modelling palaeophotosynthesis: late Cretaceous to present. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. [B]*. 346: 421-432
- Beerling DJ, Chaloner WG (1993) Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. *Ann. Bot.* 71: 431-435
- Beerling DJ, Chaloner WG (1994) Atmospheric CO₂ changes since the last glacial maximum: evidence from the stomatal density record of fossil leaves. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 81: 11-17
- Beerling DJ, Woodward FI (1993) Ecophysiological responses of plants to global environmental change since the last glacial maximum. *New Phytol.* 125: 641-648
- Bender J, Hertstein U, Fangmeier A, Van Oijen M, Weigel HJ, Jäger H-J (1998) Auswirkungen anthropogener Klimaveränderungen auf die Ertragsleistung von Weizen in Europa: Ergebnisse des europäischen Verbundprojekts "ESPACE - wheat". *J. Appl. Bot. -Angew. Bot.* 72: 37-42
- Berner RA (1993) Paleozoic atmospheric CO₂: importance of solar radiation and plant evolution. *Science* 261: 68-70
- Bertoni GP, Becker WM (1996) Expression of the cucumber hydroxypyruvate reductase gene is down-regulated by elevated CO₂. *Plant Physiol.* 112: 599-605
- Blum H (1993) The response of CO₂-related processes in grassland ecosystems in a three-year field CO₂-enrichment study. In: Schulze ED, Mooney HA (Eds.) *Design and execution of experiments on CO₂ enrichment*. Commission of the European Communities, Brussels, pp 367-370
- Bowes G (1993) Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 309-332
- Bunce JA (1993) Effects of doubled atmospheric carbon dioxide concentration on the responses of assimilation and conductance to humidity. *Plant Cell Environ.* 16: 189-197
- Campbell BD, Hart AL (1996) Competition between grasses and *Trifolium repens* with elevated atmospheric CO₂. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 301-317
- Carlson RW, Bazzaz FA (1982) Photosynthetic and growth responses to fumigation with SO₂ at elevated CO₂ for C₃ and C₄ plants. *Oecologia* 54: 50-54
- Cerling TE, Harris JM, MacFadden BJ, Leakey MG, Quade J, Eisenmann V, Ehleringer JR (1997) Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158
- Chaves MM, Pereira JS (1992) Water stress, CO₂ and climate change. *J. Exp. Bot.* 43: 1131-1139
- Chiariello NR, Field CB (1996) Annual grassland responses to elevated CO₂ in multiyear community microcosms. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 139-157
- Cole DR, Monger HC (1994) Influence of atmospheric CO₂ on the decline of C₄ plants during the last deglaciation. *Nature* 368: 533-536
- Coleman JS, Bazzaz FA (1992) Effects of CO₂ and temperature on growth and resource use of co-occurring C₃ and C₄ annuals. *Ecology* 73: 1244-1259
- Conroy JP (1992) Influence of elevated atmospheric CO₂ concentrations on plant nutrition. *Aust. J. Bot.* 40: 445-456
- Conroy JP, Seneweera S, Basra AS, Rogers G, Nissenwooller B (1994) Influence of rising atmospheric CO₂ concentrations and temperature on growth, yield and grain quality of cereal crops. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 741-758
- Cotrufo MF, Ineson P, Scott A (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Glob. Change Biol.* 4: 43-54
- Couteaux MM, Bottner P, Berg B (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trend. Ecol. Evolut.* 10: 63-66

- Crane PR, Friis EM, Pedersen KR (1995) The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33
- Cui M, Miller PM, Nobel PS (1993) CO₂ exchange and growth of the crassulacean acid metabolism plant *Opuntia ficus-indica* under elevated CO₂ in open-top chambers. *Plant Physiol.* 103: 519-524
- Cui M, Nobel PS (1994) Gas exchange and growth responses to elevated CO₂ and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica*. *Plant Cell Environ.* 17: 935-944
- Curtis PS (1996) A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* 19: 127-137
- Curtis PS, Wang XZ (1998) A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113: 299-313
- Dacey JWH, Drake BG, Klug MJ (1994) Stimulation of methane emission by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. *Nature* 370: 47-49
- Dahlman RC (1993) CO₂ and plants: revisited. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 339-355
- Diaz S (1995) Elevated CO₂ responsiveness, interactions at the community level and plant functional types. *J. Biogeogr.* 22: 289-295
- Diaz S, Grime JP, Harris J, McPherson E (1993) Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature* 364: 616-617
- Drake BG (1992) A field study of the effects of elevated CO₂ on ecosystem processes in a Chesapeake Bay wetland. *Aust. J. Bot.* 40: 579-595
- Drake BG, Peresta G, Beugeling E, Matamala R (1996) Long-term elevated CO₂ exposure in a Chesapeake Bay wetland: Ecosystem gas exchange, primary production and tissue nitrogen. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 197-214
- Drake BG, Gonzalez-Meler MA, Long SP (1997) More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annu. Rev. Plant Physiol.* 48: 609-639
- Dufréne E, Pontailler JY, Saugier B (1993) A branch bag technique for simultaneous CO₂ enrichment and assimilation measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant Cell Environ.* 16: 1131-1138
- Ehleringer JR, Cerling TE (1995) Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiol.* 15: 105-111
- Ehleringer JR, Sage RF, Flanagan LB, Pearcy RW (1991) Climate change and the evolution of C4 photosynthesis. *Trend. Ecol. Evolut.* 6: 95-99
- Ellsworth DS, Oren R, Huang C, Phillips N, Hendrey GR (1995) Leaf and canopy responses to elevated CO₂ in a Pine forest under free-air CO₂ enrichment. *Oecologia* 104: 139-146
- Erhardt A, Rusterholz HP (1997) Effects of elevated CO₂ on flowering phenology and nectar production. *Acta Oecol. -Oecol. Plant.* 18: 249-253
- Fangmeier A (1998) Nährstoffdynamik in Weizenbeständen unter veränderter CO₂-Versorgung. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* 107: 129-146
- Fangmeier A, Petry R, Wulff K, Jäger H-J (1995) Reaktion von Wildpflanzen auf CO₂-Erhöhung: Fallstudien an Vertretern der Hackunkrautfluren mit unterschiedlichen CO₂-Fixierungsmechanismen. *Verh. Ges. Oekologie* 24: 275-282
- Fangmeier A, Grütters U, Vermehren B, Jäger H-J (1996) Responses of some cereals to CO₂ enrichment and tropospheric ozone at different levels of nitrogen supply. *J. Appl. Bot. -Angew. Bot.* 70: 12-18
- Fangmeier A, Grütters U, Högy P, Vermehren B, Jäger H-J (1997) Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat - II. Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). *Environ. Pollut.* 96: 43-59
- Fangmeier A, Jäger H-J (1998) CO₂ enrichment, ozone, nitrogen fertilizer and wheat: physiological background of growth and yield responses. In: De Kok LJ, Stulen I (Eds.) *Responses of Plant Metabolism to Air Pollution and Global Change*. Backhuys Publ., Leiden, pp 299-304
- Field CB, Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (1992) Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: A resource-based approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 201-235
- Field CB, Chapin FS, Chiariello NR, Holland EA, Mooney HA (1996) The Jasper Ridge CO₂ experiment: Design and motivation. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 121-145
- Graham EA, Nobel PS (1996) Long-term effects of a doubled atmospheric CO₂ concentration on the CAM species *Agave deserti*. *J. Exp. Bot.* 47: 61-69
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1988) *Comparative plant ecology - a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London
- Grütters U, Hoffstadt J, Fangmeier A, Jäger H-J (1998) Ein Photosynthese-Modell zeigt: keine Akklimation von Weizen an erhöhtes CO₂. *Verh. Ges. Oekologie* 28: 363-372
- Handel MD, Risbey JS (1992) An annotated bibliography on the greenhouse effect and climate change. *Clim. Change* 21: 97-253

- Harley PC, Sharkey TD (1991) An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂ - reversed O₂ sensitivity explained by a lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynth. Res.* 27: 169-178
- Heagle AS, Miller JE, Sherrill DE, Rawlings JO (1993) Effects of ozone and carbon dioxide mixtures on two clones of white clover. *New Phytol.* 123: 751-762
- Hebeisen T, Lüscher A, Zanetti S, Fischer BU, Hartwig UA, Frehner M, Hendrey GR, Blum H, Nösberger J (1997) Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air CO₂ enrichment and management. *Glob. Change Biol.* 3: 149-160
- Heck WW, Philbeck RB, Dunning JA (1978) A continuous stirred tank reactor (CSTR) system for exposing plants to gaseous air contaminants: principles, specifications, construction, and operation. US Dept. of Agriculture, ARS-S-181, New Orleans
- Henderson S, Hattersly P, von Caemmerer S, Osmond CB (1995) Are C₄ pathway plants threatened by global climatic change? In: Schulze ED, Caldwell MM (Eds.) *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer, Berlin, pp 529-549
- Hendrey GR, Kimball B (1990) FACE. Free-air carbon dioxide enrichment. Application to field-grown cotton. DOE FACE project brochure, National Technical Information Service, U.S. Department of Commerce, Springfield.
- Hertstein U, Fangmeier A, Jäger H-J (1996) ESPACE-wheat (European Stress Physiology and Climate Experiment - project 1: wheat): Objectives, general approach and first results. *J. Appl. Bot. -Angew. Bot.* 70: 172-180
- Hirschel G, Körner C, Arnone JA (1997) Will rising atmospheric CO₂ affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? *Oecologia* 110: 387-392
- Hofstaetter B, Grütters U, Fangmeier A, Jäger H-J (1996) Der Halm als Kohlenstoffsенke prägt die Reaktion von Weizen auf erhöhte CO₂-Konzentration. *Verh. Ges. Oekologie* 26: 613-617
- Huluka G, Hileman DR, Biswas PK, Lewin KF, Nagy J, Hendrey GR (1994) Effects of elevated CO₂ and water stress on mineral concentration of cotton. *Agr. For. Meteorol.* 70: 141-152
- Hungate BA, Holland EA, Jackson RB, Chapin FS, Mooney HA, Field CB (1997a) The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature* 388: 576-579
- Hungate BA, Chapin FS, Zhong H, Holland EA, Field CB (1997b) Stimulation of grassland nitrogen cycling under carbon dioxide enrichment. *Oecologia* 109: 149-153
- Hunt R, Hand DW, Hannah MA, Neal AM (1991) Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species. *Funct. Ecol.* 5: 410-421
- Hunt R, Hand DW, Hannah MA, Neal AM (1993) Further responses to CO₂ enrichment in British herbaceous species. *Funct. Ecol.* 7: 661-668
- Hutchin PR, Press MC, Lee JA, Ashenden TW (1995) Elevated concentrations of CO₂ may double methane emissions from mires. *Glob. Change Biol.* 1: 125-128
- Johnson HB, Polley HW, Mayeux HS (1993) Increasing CO₂ and plant-plant interactions: effects on natural vegetation. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 157-170
- Jouzel J, Barkov NI, Barnola JM, Bender M, Chappellaz J, Genthon C, Kotlyakov VM, Lipenkov V, Lorius C, Petit JR, Raynaud D, Raisbeck G, Ritz C, Sowers T, Stievenard M, Yiou F, Yiou P (1993) Extending the Vostok ice-core record of palaeoclimate to the penultimate glacial period. *Nature* 364: 407-412
- Kattge J, Grütters U, Hoffstadt J, Fangmeier A, Jäger H-J (1997) Reaktion des Wasserhaushaltes von Wildkräutern auf erhöhte CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre. *Verh. Ges. Oekologie* 27: 273-282
- Kimball BA (1983) Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75: 779-788
- Kimball BA (1986) CO₂ stimulation of growth and yield under environmental restraints. In: Enoch HZ, Kimball BA (Eds.) *Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. Volume II. Physiology, yield, and economics*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 53-67
- Kimball BA, Mauney JR, Nakayama FS, Idso SB (1993) Effects of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 65-75
- Kimball BA, Pinter PJ, Garcia RL, Lamorte RL, Wall GW, Hunsaker DJ, Wechsung G, Wechsung F, Kartschall T (1995) Productivity and water use of wheat under free-air CO₂ enrichment. *Glob. Change Biol.* 1: 429-442
- Koch GW, Mooney HA (1996) Response of terrestrial ecosystems to elevated CO₂: A synthesis and summary. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 415-429
- Kozaki A, Takeba G (1996) Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. *Nature* 384: 557-560
- Körner C (1995a) Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant Cell Environ.* 18: 1101-1110

- Körner C (1995b) Biodiversity and CO₂: Global change is under way. *GAIA* 4: 234-243
- Körner C, Miglietta F (1994) Long term effects of naturally elevated CO₂ on mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia* 99: 343-351
- Körner C, Diemer M, Schächli B, Zimmermann L (1996) Response of Alpine vegetation to elevated CO₂. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 177-196
- Körner C, Diemer M, Schächli B, Niklaus P, Arnone JA (1997) The responses of alpine grassland to four seasons of CO₂ enrichment: a synthesis. *Acta Oecol. -Oecol. Plant.* 18: 165-175
- Krupa SV, Kickert RN (1989) The greenhouse effect: impact of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide (CO₂), and ozone (O₃) on vegetation. *Environ. Pollut.* 61: 263-393
- Krupa SV, Manning WJ (1988) Atmospheric ozone: formation and effects on vegetation. *Environ. Pollut.* 50: 101-137
- Lambers H (1993) Rising CO₂, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and litter decomposition. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 263-271
- Lawton JH (1996) The Ecotron facility at Silwood Park: The value of "big bottle" experiments. *Ecology* 77: 665-669
- Leadley PW, Niklaus P, Stocker R, Körner C (1997) Screen-aided CO₂ control (SACC): a middle ground between FACE and open-top chambers. *Acta Oecol. -Oecol. Plant.* 18: 207-219
- Leegood RC (1996) Primary photosynthate production: Physiology and metabolism. In: Zamski E, Schaffer AA (Eds.) *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*. Marcel Dekker, New York, pp 21-41
- Lincoln DE, Fajer ED, Johnson RH (1993) Plant insect herbivore interactions in elevated CO₂ environments. *Trend. Ecol. Evolut.* 8: 64-68
- Lindroth RL (1996) Consequences of elevated atmospheric CO₂ for forest insects. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 347-361
- Lloyd J, Farquhar GD (1996) The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status. I. General principles and forest ecosystems. *Funct. Ecol.* 10: 4-32
- Long SP, Baker NR, Raines CA (1993) Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 33-45
- Lüscher A, Hebeisen T, Zanetti S, Hartwig UA, Blum H, Hendrey GR, Nösberger J (1996) Differences between legumes and nonlegumes of permanent grassland in their responses to free-air carbon dioxide enrichment: Its effect on competition in a multispecies mixture. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 287-300
- Malone SR, Mayeux HS, Johnson HB, Polley HW (1993) Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO₂ gradient. *Amer. J. Bot.* 80: 1413-1418
- Manderscheid R, Bender J, Jäger H-J, Weigel HJ (1995) Effects of season long CO₂ enrichment on cereals. II. Nutrient concentrations and grain quality. *Agr. Ecosyst. Environ.* 54: 175-185
- McConnaughay KDM, Berntson GM, Bazzaz FA (1993) Limitations to CO₂-induced growth enhancement in pot studies. *Oecologia* 94: 550-557
- Miglietta F, Raschi A, Bettarini I, Resti R, Selvi F (1993) Natural CO₂ springs in Italy: a resource for examining long-term response of vegetation to rising atmospheric CO₂ concentrations. *Plant Cell Environ.* 16: 873-878
- Miglietta F, Lanini M, Bindi M, Magliulo V (1997) Free air CO₂ enrichment of potato (*Solanum tuberosum*, L.): design and performance of the CO₂-fumigation system. *Glob. Change Biol.* 3: 417-427
- Morgan ME, Kingston JD, Marino BD (1994) Carbon isotopic evidence for the emergence of C₄ plants in the neogene from Pakistan and Kenya. *Nature* 367: 162-165
- Morison JIL (1993) Response of plants to CO₂ under water limited conditions. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 193-209
- Mott KA (1988) Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular? *Plant Physiol.* 86: 200-203
- Mousseau M, Saugier B (1992) The direct effect of increased CO₂ on gas exchange and growth of forest tree species. *J. Exp. Bot.* 43: 1121-1130
- Murray MB, Smith RI, Leith ID, Fowler D, Lee HSJ, Friend AD, Jarvis PG (1994) Effects of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiol.* 14: 691-706
- O'Neill EG, Norby RJ (1996) Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO₂ enrichment. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 87-103

- Oechel WC, Riechers G, Lawrence WT, Prudhomme TJ, Grulke N, Hastings SJ (1992) "CO₂LT" an automated, null-balance system for studying the effects of elevated CO₂ and global climate change on unmanaged ecosystems. *Funct. Ecol.* 6: 86-100
- Oechel WC, Vourlitis GL (1994) The effects of climate change on land atmosphere feedbacks in arctic tundra regions. *Trend. Ecol. Evolut.* 9: 324-329
- Oechel WC, Vourlitis GL (1996) Direct effects of elevated CO₂ on Arctic plant and ecosystem function. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 163-176
- Osmond CB, Grace SC (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 46: 1351-1362
- Overdieck D (1993) Elevated CO₂ and the mineral content of herbaceous and woody plants. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 403-411
- Owensby CE, Coyne PI, Ham JM, Auen LM, Knapp AK (1993) Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO₂. *Ecol. Appl.* 3: 644-653
- Owensby CE, Auen LM, Coyne PI (1994) Biomass production in a nitrogen-fertilized, tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated levels of CO₂. *Plant Soil* 165: 105-113
- Owensby CE, Cochran RC, Auen LM (1996a) Effects of elevated carbon dioxide on forage quality for ruminants. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press Inc, San Diego, pp 363-371
- Owensby CE, Ham JM, Knapp AK, Rice CW, Coyne PI, Auen LM (1996b) Ecosystem-level responses of tallgrass prairie to elevated CO₂. In: Koch GW, Mooney HA (Eds.) *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 147-162
- Patterson DT, Flint EP (1990) Implications of increasing carbon dioxide and climate change for plant communities and competition in natural and managed ecosystems. In: Kimball BA (Ed.) *Impact of carbon dioxide, trace gases, and climate change on global agriculture*. American Society of Agronomy (ASA), Madison, pp 83-110
- Payer HD, Pfirrmann T, Mathy P (1990) Air Pollution Research Report 26: Environmental Research with Plants in Closed Chambers. Proceedings of an International Symposium jointly organised by the Commission of the European Communities and the Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München-Neuherberg, FRG, 9-11 October 1989. Commission of the European Communities, Brussels
- Penuelas J, Azconbieto J (1992) Changes in leaf delta ¹³C of herbarium plant species during the last 3 centuries of CO₂ increase. *Plant Cell Environ.* 15: 485-489
- Pérez-Soba M (1995) Physiological modulation of the vitality of Scots pine trees by atmospheric ammonia deposition. PhD thesis, Department of Biology, University of Groningen, The Netherlands. Groningen
- Picon C, Guehl JM, Aussenac G (1996) Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Ann. Sci. For.* 53: 431-446
- Polley HW, Johnson HB, Marino BD, Mayeux HS (1993) Increase in C₃ plant water-use efficiency and biomass over glacial to present CO₂ concentrations. *Nature* 361: 61-64
- Pollock CJ, Cairns AJ, Sims IM, Housley TL (1996) Fructans as reserve carbohydrates in crop plants. In: Zamski E, Schaffer AA (Eds.) *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*. Marcel Dekker, New York, pp 97-113
- Poorter H (1993) Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 77-97
- Poorter H, Roumet C, Campbell BD (1996) Interspecific variation in the growth response of plants to elevated CO₂: A search for functional types. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 375-412
- Rafarel CR, Ashenden TW, Roberts TM (1995) An improved Solardome system for exposing plants to elevated CO₂ and temperature. *New Phytol.* 131: 481-490
- Raman R, Oliver DJ (1997) Light-dependent control of photorespiratory gene expression. In: Pessaraki M (Ed.) *Handbook of Photosynthesis*. Marcel Dekker, New York, pp 381-389
- Rao MV, De Kok LJ (1994) Interactive effects of high CO₂ and SO₂ on growth and antioxidant levels in wheat. *Phyton* 34: 279-290
- Rastetter EB, Shaver GR (1992) A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. *Ecology* 73: 1157-1174
- Rawson HM (1995) Yield responses of two wheat genotypes to carbon dioxide and temperature in field studies using temperature gradient tunnels. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 23-32

- Reekie EG (1996) The effect of elevated CO₂ on developmental processes and its implications for plant-plant interactions. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 333-346
- Reynolds HL (1996) Effects of elevated CO₂ on plants grown in competition. In: Körner C, Bazzaz FA (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, pp 273-286
- Rogers GS, Payne L, Milham P, Conroy J (1993) Nitrogen and phosphorus requirements of cotton and wheat under changing atmospheric CO₂ concentrations. *Plant Soil* 155/156: 231-234
- Rogers HH, Dahlman RC (1993) Crop responses to CO₂ enrichment. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 117-131
- Rogers HH, Jeffries HE, Stahel EP, Heck WW, Ripperton LA, Whitherspoon AM (1977) Measuring air pollutant uptake by plants: a direct kinetic approach. *JAPCA* 27: 1192-1197
- Rogers HH, Bingham GE, Cure JD, Heck WW, Heagle AS, Israel DW, Smith JM, Surano KA, Thomas JF (1980) Field studies of plant responses to elevated carbon dioxide levels. U.S. Department of Energy, Washington
- Rogers HH, Sionit N, Cure JD, Smith JM, Bingham GE (1984) Influence of elevated carbon dioxide on water relations of soybeans. *Plant Physiol.* 74: 233-238
- Rogers HH, Runion GB, Krupa SV (1994) Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ. Pollut.* 83: 155-189
- Rozema J (1993) Plant responses to atmospheric carbon dioxide enrichment: interactions with some soil and atmospheric conditions. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 173-190
- Rötzel C, Leadley PW, Körner C (1997) Non-destructive assessment of the effects of elevated CO₂ on plant community structure in a calcareous grassland. *Acta Oecol. -Oecol. Plant.* 18: 231-239
- Sage RF (1994) Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. *Photosynth. Res.* 39: 351-368
- Sage RF (1995) Was low atmospheric CO₂ during the Pleistocene a limiting factor for the origin of agriculture? *Glob. Change Biol.* 1: 93-106
- Sage RF, Sharkey TD, Seemann JR (1989) Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* 89: 590-596
- Schäppi B, Körner C (1996) Growth responses of an alpine grassland to elevated CO₂. *Oecologia* 105: 43-52
- Schenk U, Jäger H-J, Weigel HJ (1997) The response of perennial ryegrass/white clover swards to elevated atmospheric CO₂ concentrations. I. Effects on competition and species composition and interaction with N supply. *New Phytol.* 135: 67-79
- Schimel D, Alves D, Enting I, et al (1995) Radiative forcing of climate change. In: Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA, Harris N, Kattenberg A, Maskell K (Eds.) *Climate change 1995. The science of climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 65-131
- Schnyder H (1993) The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. *New Phytol.* 123: 233-245
- Sharkey TD (1985) Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 51: 53-105
- Sharkey TD (1988) Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant.* 73: 147-152
- Sinclair TR (1992) Mineral nutrition and plant growth response to climate change. *J. Exp. Bot.* 43: 1141-1146
- Smart DR, Chatterton NJ, Bugbee B (1994) The influence of elevated CO₂ on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. *Plant Cell Environ.* 17: 435-442
- Spring GM, Priestman GH, Grime JP (1996) A new field technique for elevating carbon dioxide levels in climate change experiments. *Funct. Ecol.* 10: 541-545
- Stitt M, Schulze D (1994) Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell Environ.* 17: 465-487
- Stitt M, Sonnewald U (1995) Regulation of metabolism in transgenic plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 341-368
- Stocker R, Leadley PW, Körner C (1997) Carbon and water fluxes in a calcareous grassland under elevated CO₂. *Funct. Ecol.* 11: 222-230
- Strain BR, Bazzaz FA (1983) Terrestrial plant communities. In: Lemon ER (Ed.) *CO₂ and plants. The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. Westview Press, Boulder, Colorado, pp 177-222
- Strain BR, Cure JD (1985) Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. U.S. Department of Energy, Washington
- Strain BR, Cure JD (1994) Direct effects of atmospheric CO₂ enrichment on plants and ecosystems: an updated bibliographic database. Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee

- Stulen I, den Hertog J (1993) Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) CO₂ and biosphere. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 99-115
- Teskey RO (1995) A field study of the effects of elevated CO₂ on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* trees. *Plant Cell Environ.* 18: 565-573
- Tissue DT, Oechel WC (1987) Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated CO₂ and temperature in the Alaskan tussock tundra. *Ecology* 68: 401-410
- Torbert HA, Prior SA, Rogers HH, Schlesinger WH, Mullins GL, Runion GB (1996) Elevated atmospheric carbon dioxide in agroecosystems affects groundwater quality. *J. Environ. Qual.* 25: 720-726
- Tremmel DC, Patterson DT (1994) Effects of elevated CO₂ and temperature on development in soybean and five weeds. *Can. J. Plant Sci.* 74: 43-50
- Tuba Z, Szente K, Koch J (1994) Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat. *J. Plant Physiol.* 144: 661-668
- Tyree MT, Alexander JD (1993) Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (Eds.) CO₂ and biosphere. Kluwer Academic, Dordrecht, pp 47-62
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387
- Vu JCV, Allen LH, Boote KJ, Bowes G (1997) Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. *Plant Cell Environ.* 20: 68-76
- Webber AN, Nie GY, Long SP (1994) Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. *Photosynth. Res.* 39: 413-425
- Weigel HJ, Manderscheid R, Jäger H-J, Mejer GJ (1994) Effects of season-long CO₂ enrichment on cereals. I. Growth performance and yield. *Agr. Ecosyst. Environ.* 48: 231-240
- Wheeler TR, Batts GR, Ellis RH, Hadley P, Morison JIL (1996) Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO₂ and temperature. *J. Agr. Sci.* 127: 37-48
- Wilsey BJ (1996) Plant responses to elevated atmospheric CO₂ among terrestrial biomes. *OIKOS* 76: 201-206
- Woodward FI (1987) Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature* 327: 617-618
- Woodward FI, Thompson GB, McKee IF (1991) The effects of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Ann. Bot.* 67 (Suppl.1): 23-38
- Wray SM, Strain BR (1987) Competition in old-field perennials under CO₂-enrichment. *Ecology* 68: 1116-1120
- Wu J, Neimanis S, Heber U (1991) Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. *Bot. Acta* 104: 283-291
- Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL (1993) Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil* 151: 105-117