

JERZY FABISZEWSKI

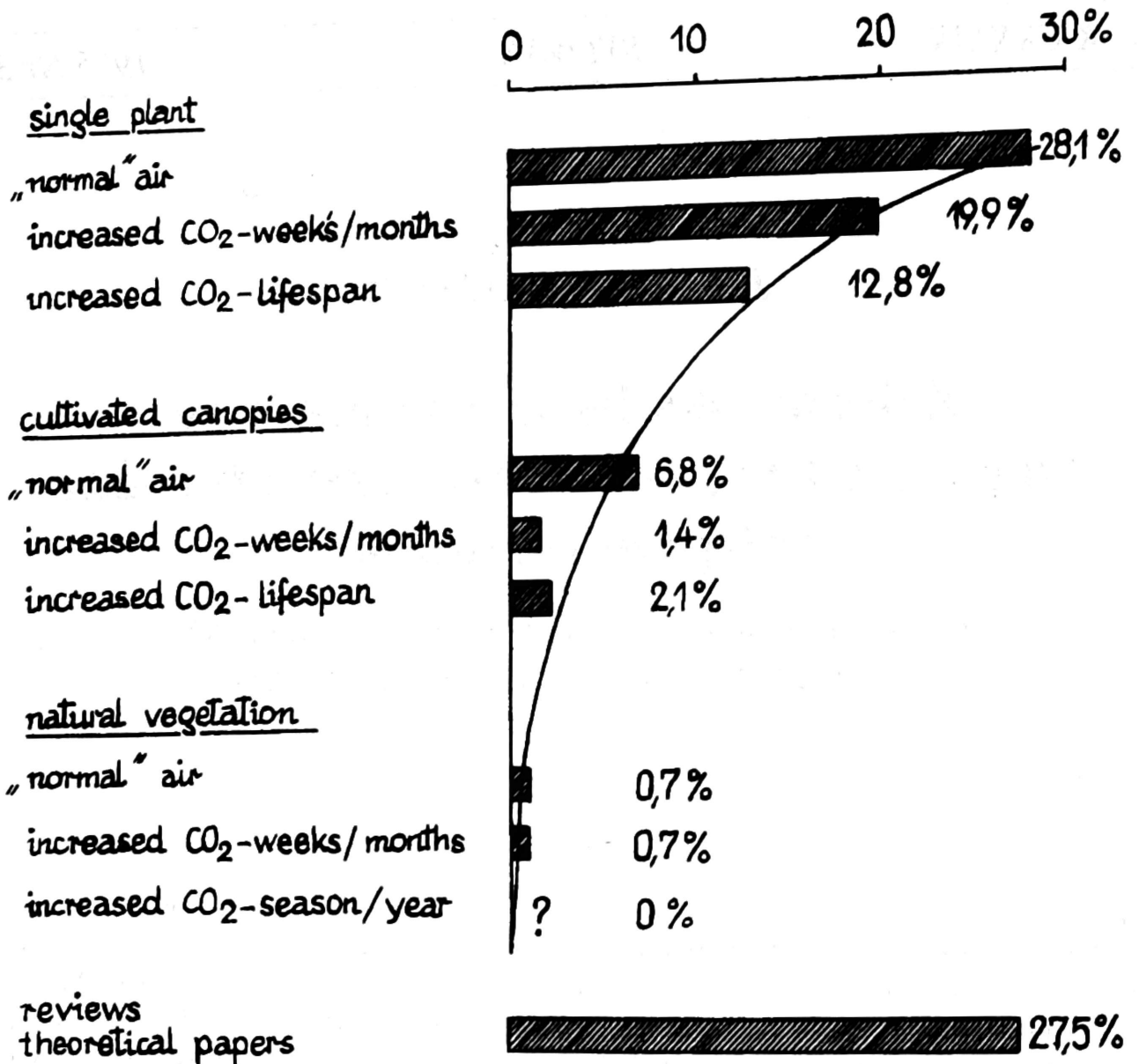
## Zbiorowiska leśne w atmosferze bogatej w CO<sub>2</sub> — zmiany przewidywalne i nieprzewidywalne\*

Forest Communities in the Atmosphere rich in CO<sub>2</sub>  
— Predictable and Unpredictable Changes

### Wstęp

Jedną z wielu zmian, które pojawiły się w biosferze w związku z działalnością człowieka jest wzrost zawartości dwutlenku węgla. Najczęściej podawaną informacją jest wiadomość, że w czasach rozwoju przemysłu zawartość tego gazu w atmosferze wzrosła z 280 do 350 ppm, tj. do najwyższej wartości osiągniętej w ostatnich 160 000 lat (13, 14). Pomiar prowadzone w obserwatorium Mauna Loa na Hawajach notują 20% wzrost poziomu CO<sub>2</sub> od roku 1957 do chwili obecnej. Pomimo niezgodności opinii, wielu ekspertów przewiduje od połowy do końca 21. stulecia podwojenie globalnej zawartości CO<sub>2</sub>. Dla świata roślin oznacza to dwukrotny wzrost podstawowego skądinąd "pokarmu", albo podwojenie "nawożenia" CO<sub>2</sub>. Nic dziwnego, że badanie reakcji roślin na wzrost dostawy CO<sub>2</sub> staje się jednym z większych wyzwań dla współczesnej ekologii. Zadaniem tego artykułu jest pokazanie osiągnięć i luk w stanie wiedzy na temat roli CO<sub>2</sub> na różnych poziomach biologicznej organizacji roślin, jak również odróżnienie zmian przewidywalnych od nieprzewidywalnych. Pomimo wielu prac szczegółowych i dużych monografii stan wiedzy na temat reakcji roślin na podwyższone zawartości CO<sub>2</sub> jest wciąż bardziej fizjologiczny niż ekologiczny, natomiast reakcje roślin i ekosystemów leśnych w wielu przypadkach muszą być tłumaczone jedynie pośrednio, najczęściej za pomocą nieleśnych układów modelowych. Graficznym obrazem tej sytuacji jest rycina 1, na której Körner (7) analizuje treść około 1000 artykułów i rozdziałów książek opublikowanych na temat interakcji roślin-  
CO<sub>2</sub>. Największy dorobek naukowy z omawianej dziedziny odnosi się do fizjologii krótkoterminowych reakcji pojedynczych roślin na CO<sub>2</sub> w "normalnej" atmosferze i

\* Referat wygłoszony na sympozjum pt. "Ekosystemy leśne w obliczu globalnych zmian klimatu", grudzień 1993 r., Białowieża.

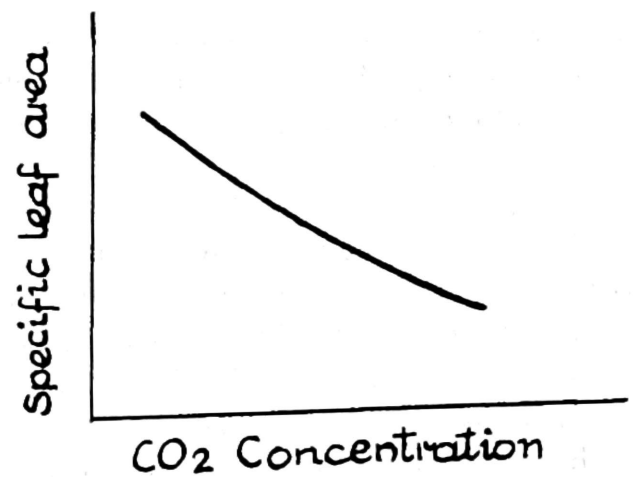
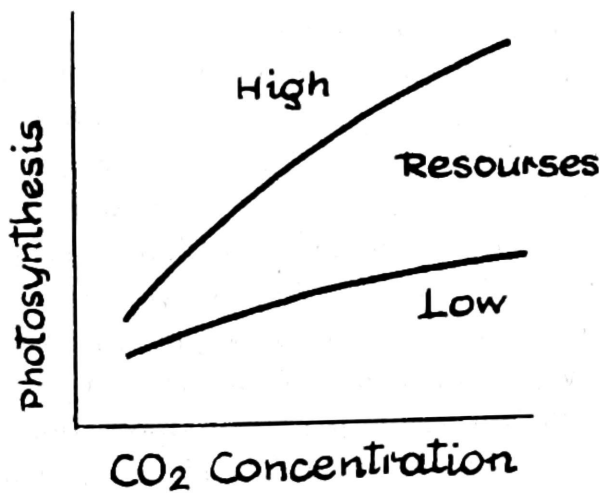
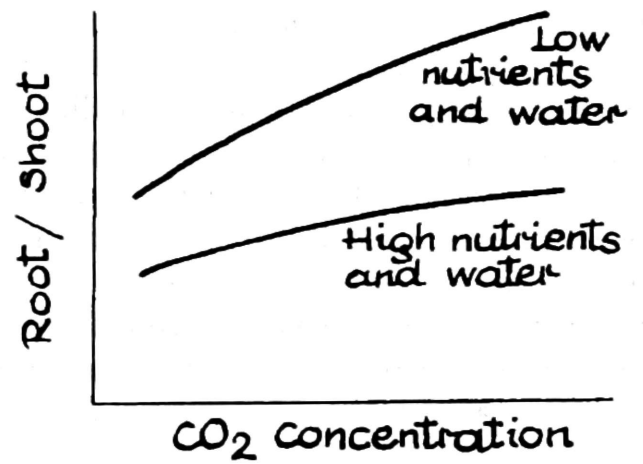
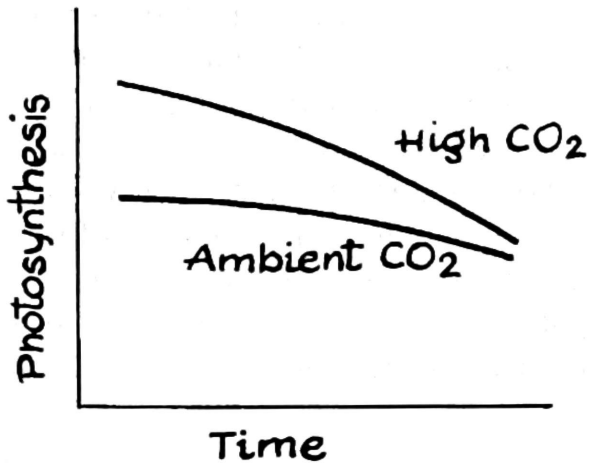
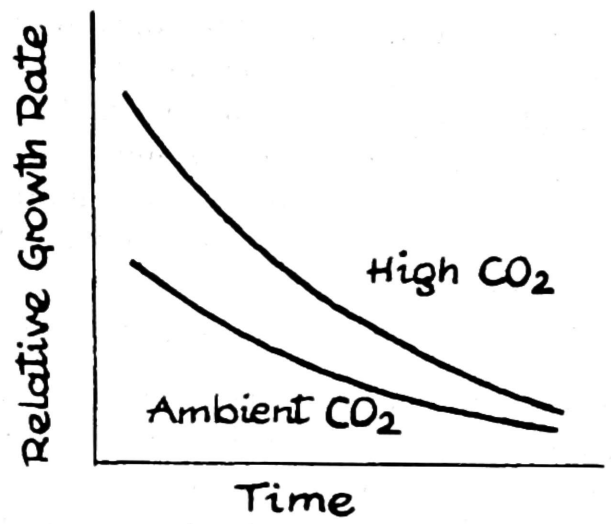
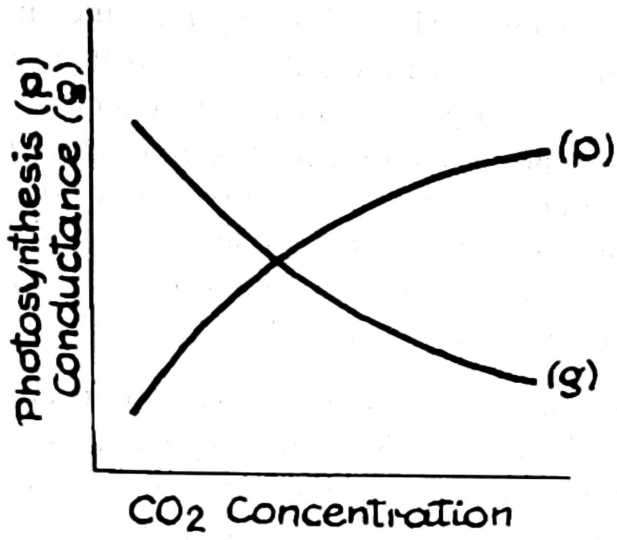


RYC. 1. Analiza ważniejszych (około 1000) nowszych publikacji poświęconych reakcji roślin na CO<sub>2</sub>, przedstawiona w kolejności komplikacji strukturalnej i wzrastającego poziomu CO<sub>2</sub> (wg Körner 1993)

podobny dla rosnących w atmosferze z podwyższoną zawartością CO<sub>2</sub>. W analizie Körnera nie było w ogóle prac nad gatunkami leśnymi na poziomie cultivated canopies. Z ryciny widać również, jak znikoma ilość oryginalnych prac odnosiła się (rok 1987) do naturalnych układów roślinnych. Jest więc sprawą oczywistą, że większość modeli globalnych zmian roślinności pod wpływem CO<sub>2</sub> opiera się na niezbilansowanych informacjach naukowych. Powstaje też pytanie, czy modele te, wyjątkowo tylko oparte na danych terenowych nie są ujęciami zbyt teoretycznymi i przedwczesnymi.

### Reakcje fizjologiczne na wzrost CO<sub>2</sub>

Biolodzy roślin od dawna znają niektóre efekty wysokich zawartości CO<sub>2</sub> na rośliny, a w szklarniach dla wyżki plonu zalecają nawożenie CO<sub>2</sub>. Fizjologiczne reakcje roślin, w tym i drzew, na poziomie osobnika obrazuje rycina 2 (1). Z bogatej literatury na temat reakcji fotosyntezy na zwiększoną zawartość CO<sub>2</sub> wyłaniają się następujące dane: a) wzrost CO<sub>2</sub>



RYC. 2. Główne tendencje w reakcjach roślin na zwiększoną zawartość CO<sub>2</sub> (wg Bazzaz 1990)

redukuje lub całkowicie eliminuje fotorespirację, b) rośliny szlaku  $C_3$  są bardziej czułe niż rośliny  $C_4$  na podwyższoną dawkę  $CO_2$ , w szczególności na dawki wysokie, c) fotosynteza ma większą wydajność, ale zwyżka ta może obniżyć się z upływem czasu, d) reakcja na  $CO_2$  jest wyraźniejsza i utrzymuje się dłużej w obecności wysokiego poziomu innych zasobów, przede wszystkim wody, nutrientów i światła, e) poprawienie fotosyntezy podczas wzrostu występuje tylko u niektórych gatunków, u innych jej brak, i poprawa ta może być regulowana dostępnością innych zasobów, i f) poszczególne gatunki roślin, nawet w obrębie tego samego zbiorowiska, różnią się wymaganiami w stosunku do  $CO_2$ .

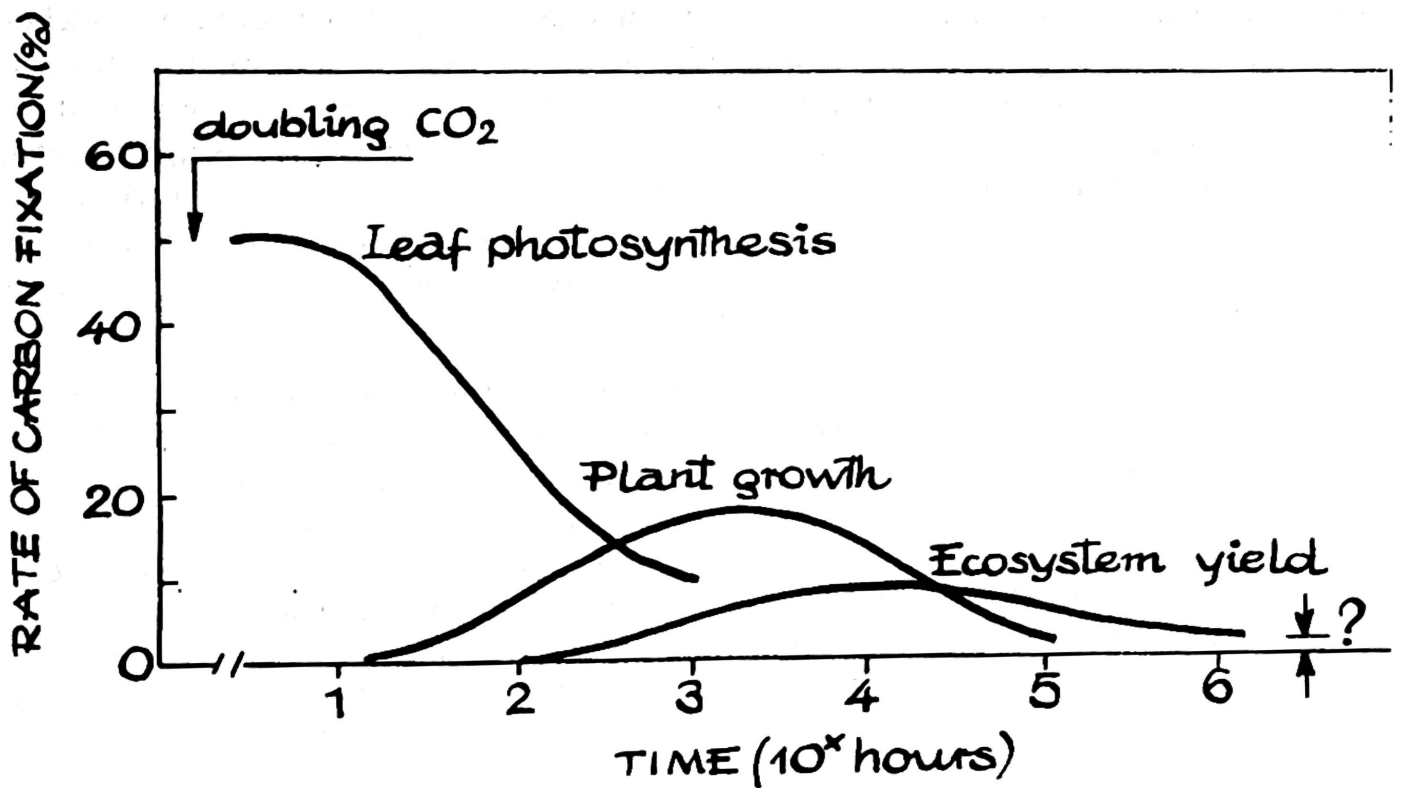
Wiele badań wskazuje na spadek przewodnictwa szparkowego wraz ze wzrostem koncentracji  $CO_2$  (ryc. 2). Reakcja szparkowa wobec  $CO_2$  różni się wielce pomiędzy gatunkami i może być powodowana przez inne czynniki środowiska, np. wilgotność gleby i poziom światła. Jednakże ściśle obserwacje sugerują, że szparki reagują bardziej na wewnętrzną koncentrację  $CO_2$  niż na koncentrację zewnętrzną, lecz mechanizm przy pomocy którego  $CO_2$  kontroluje aktywność szparek dotychczas nie jest znany. W wyniku spadku przewodnictwa szparkowego spada też tempo transpiracji, prowadzące do efektywnego wykorzystania wody, poprawy kondycji rośliny i akumulacji biomasy. Niestety, mniejsza transpiracja musi prowadzić do podwyższenia temperatury liści w warunkach wysokiego napromieniowania i małego przewiewu. To ostatnie zjawisko, w połączeniu z przewidywanym wzrostem temperatury, może mieć znaczący efekt dla fotosyntezy i wzrostu roślin. W doświadczeniach z siewkami drzew wykazano (3), że pod wpływem krótkoterminowego wzrostu zawartości  $CO_2$  następował wzrost liczby gałązek. Pewne dane z analizy słoików przyrostu (2, 15) sugerują, że również wzrost w naturalnych warunkach może być wzmożony w podwyższonej globalnej koncentracji  $CO_2$ .

Ogólnie rzecz ujmując, rośliny z aktywnym wzrostem albo z aktywnymi "pojemnikami" (sinks) dla fotosyntezy wykazują silne reakcje wobec zwiększonej zawartości  $CO_2$ .

Większość dostępnych danych odnośnie wpływu podwyższonego  $CO_2$  na roślinność (ekosystemy) pochodzi z krótkoterminowych doświadczeń (dnie, tygodnie) w kontrolowanym środowisku. Dane te wskazują, że reakcje na  $CO_2$  zmieniają się szeroko pomiędzy gatunkami, przy czym większość roślin  $C_4$  reaguje słabiej od  $C_3$  i reakcje mają związek z wieloma czynnikami siedliskowymi. W przeciwieństwie do tego prawie nic nie wiadomo o polowych efektach długoterminowego, podwyższonego działania  $CO_2$  na dziko rosnącą roślinność, na procesy ekosystemowe, takie jak odkładanie węgla, dekompozycja, równowaga nutrientów, skład gatunkowy. Badanie reakcji wyższych poziomów, jak biocenoza, czy ekosystem wykazują zadziwiające białe plamy (5). Tymczasem, jak widzimy to z rozważań Körner (7) wyższe poziomy biologicznej złożoności mają reakcje opóźnione i o wiele słabsze, a być może reakcje te dotkną tylko osobników (ryc. 3) i nawet nie zarejestrują się w ekosystemie. Homeostatyczne trendy wiązania węgla, które ujawnia Körner (ryc. 3) są znakomitym przykładem różnych reakcji liścia, rośliny i ekosystemu.

## **Reakcje lasu na wzrost zawartości $CO_2$**

Udział lasów w globalnej fotosyntezie wynosi aż 75% (8) i dlatego odgrywają one dominującą rolę w konwersji atmosferycznego  $CO_2$  wiążąc węgiel w formy posiadające słabe tempo dekompozycji. Potencjalne efekty zmiany  $CO_2$  i klimatu mają dla ekosyste-



RYC. 3. Schemat reakcji zysku węgla przy wzrastającej zawartości CO<sub>2</sub> na różnych poziomach systemu wiązania węgla (wg Körner 1993)

mów leśnych znaczenie globalne. Jednakże złożoność leśnych ekosystemów i techniczne wyzwania stojące wobec metod, narzędzi i zasięgu badań powodowały, że liczne studia poświęcono zaledwie małym drzewom i siewkom umieszczonym w uprawach o wzbogaconej obecności CO<sub>2</sub> (3). Dorosłe drzewa, rosnące w naturalnych warunkach były jedynie dość wdzięcznymi obiektami historycznej oceny reakcji lasu na wzrastające koncentracje atmosferycznego CO<sub>2</sub>.

Stwierdzona wielokrotnie pozytywna reakcja fotosyntetyczna drzew i siewek na wzbogaconą w CO<sub>2</sub> atmosferę niekoniecznie dawała wyniki w równoczesnym wzroście produkcji suchej masy. Ponadto, co było do przewidzenia, w stresowych warunkach niedoboru nutrientów i wody nastąpiło hamowanie wzrostu siewek i drzew, pomimo "luksusowych" warunków ze strony wzbogaconej w CO<sub>2</sub> atmosfery. W długoterminowym, trwającym 2,5 roku doświadczeniu (12) wykazano uprawiając drzewka *Pinus ponderosa*, że zwyżka wzrostu następowała jedynie do zawartości CO<sub>2</sub> w granicach 500–650 ppm. Powyżej 650 ppm nastąpiło zahamowanie wzrostu spowodowane stresem cieplnym w obszarze liści.

Pewien wgląd dotyczący długoterminowych reakcji można otrzymać analizując dobrze zaplanowane doświadczenia krótkoterminowe. I tak Norby i inni (10) sugeruje, że większy wzrost siewek *Quercus alba* można uzyskać przy wyższych stężeniach CO<sub>2</sub> i przy równoczesnym większym nawożeniu azotem. Otóż również zdaniem Bazzaz i Fajer (2) w atmosferze bogatszej w CO<sub>2</sub> zwiększy się podaż azotu, przy równoczesnym niedoborze tego pierwiastka w samej roślinie. Tym samym ściółka produkowana w wysokim stężeniu CO<sub>2</sub> posiada, zdaniem wspomnianych badaczy, dużą zawartość węgla a relatywnie niską azotu, a więc miała większą zawartość rozpuszczalnych cukrów a mniejszą niż ściółka

kontrolna zawartość ligniny. Tak więc wyższe temperatury mogą zwiększyć tempo glebowej dekompozycji przy równoczesnym spadku jakości ściółki. Wielokrotnie notowano również ostatnio (2), że zwiększenie ilości CO<sub>2</sub> spowoduje wzrost żerowania larw owadów, jako wynik niekorzystnej (mniejszej) zawartości azotu i pożywnego białka. Na skutek zmian, często nie dających się jeszcze przewidzieć, w środowisku glebowym i właściwościach samych roślin ekolodzy z różną dozą optymizmu lub pesymizmu (trudno tu mówić — jak na razie — o zasobach wiedzy) ostrzegają przed wyginięciem co bardziej wrażliwych, czyli stenotypowych roślin i zwierząt.

W badaniach autekologicznych na poziomie biocenozy Pastor i Post (11) dość przekonująco tłumaczą, że różnice w dostępności wody na glinie iglastej i piasku mają wpływ na sukcesję w lasach borealnych i umiarkowanie północnych i że jest to wynikiem indukowanego przez CO<sub>2</sub> ocieplenia klimatu. Autorzy nie wymieniają wprawdzie żadnych bezpośrednich fizjologicznych efektów działania CO<sub>2</sub> na lasy, ale zmiany w rozmieszczeniu biomów zostały przewidziane, głównie na podstawie efektów stresu suszy w warunkach suchszego i cieplejszego klimatu. Jednakże efekty działania podwyższonego CO<sub>2</sub> na transpirację i skuteczność wykorzystania wody — jak można podejrzewać — zmienia te powiązania (6).

### **Przewidywane zmiany na poziomie osobników i ekosystemów**

Na podstawie obecnego stanu wiedzy można rozwinąć hierarchiczny scenariusz zmian, przedstawiający zarówno obszary badań, jak i rozwijające się modele strategii w obliczu nadchodzących zmian. Najpełniejszy i najnowszy wybór reakcji w tym zakresie prezentuje praca Körnera (7), z której pochodzą przytoczone poniżej dane, nieznacznie zmienione i uproszczone. Zgodnie z intencją autora skalę oddziaływań na podwyższoną zawartość CO<sub>2</sub> należy traktować jako półilościowe przybliżenie, czasami jako dane orientacyjne, zawierające sporo elementów spekulatywnych. Jest to "ranking" pozytywnych reakcji, od najmniejszych (strona lewa) do największych (strona prawa), jakie wystąpią pod wpływem podwyższonego CO<sub>2</sub> i na kilku poziomach integracji roślin.

□ Właściwości osobnicze roślin:

Nie zrzucające liści < zrzucające drzewiaste < trwałe < jednoroczne zielne  
Stare drzewa < młode drzewa < siewki  
Późne w sukcesji < wczesne gatunki sukcesyjne  
Nasiona dużej pojemności < nasiona małej pojemności  
Bez organów spichrzowych < gatunki z podziemnymi organami spichrzowymi  
Położenie liści horyzontalne < położenie liści pionowe  
Szerokolistne < wąskolistne  
Rośliny C<sub>4</sub> < rośliny o szlaku fotosyntezy C<sub>3</sub>  
Nie wiążące azotu < wiążące azot  
Bez mikoryzy < rośliny z mikoryzą

□ Właściwości roślinności ekosystemu:

Las < łąka  
Uprawy leśne < uprawy roślin zielnych C<sub>3</sub>

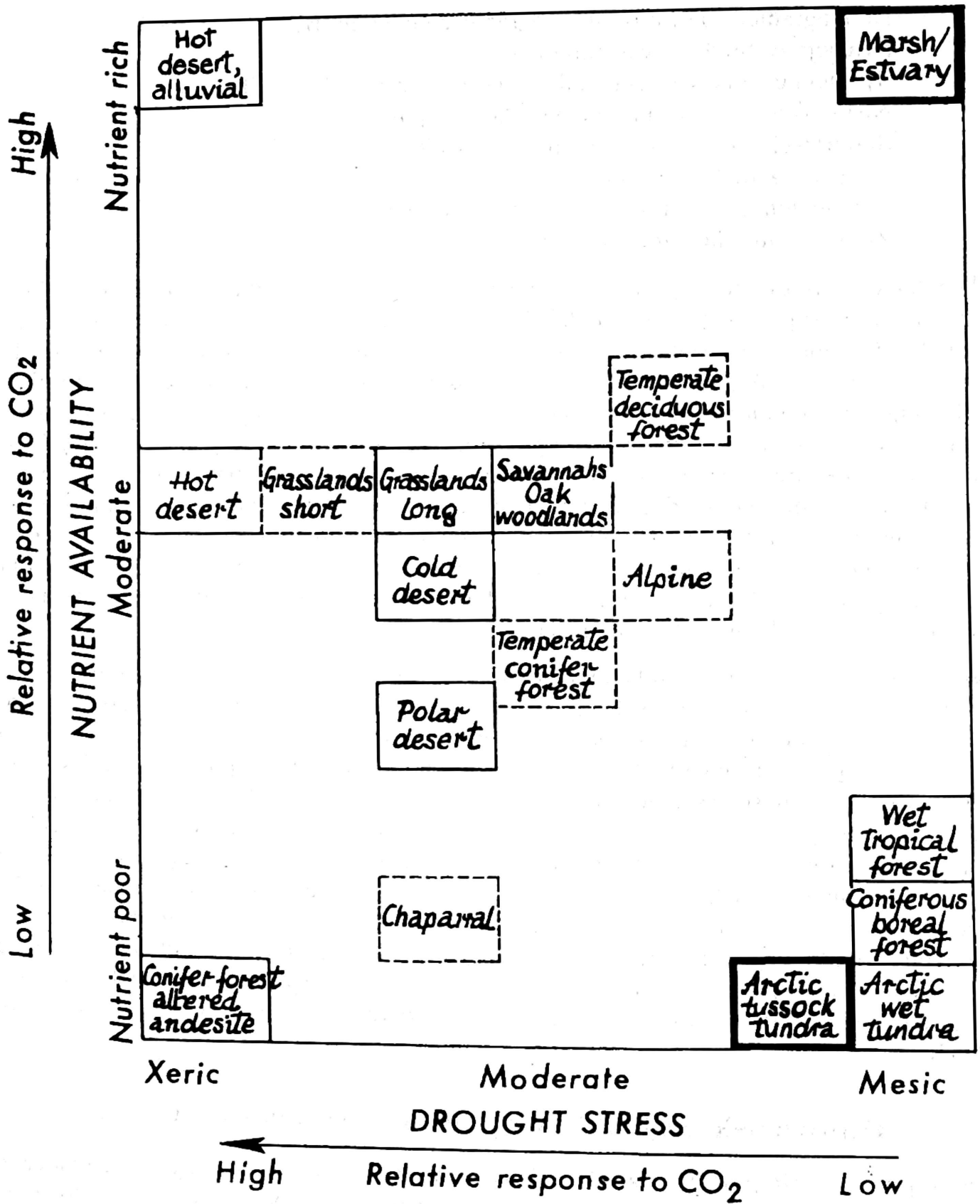
Brak ograniczenia wody (A) < ograniczenie wody (B)  
Sytuacja A: tundra < weget. borealna < inne  
Sytuacja B: inne < weget. śródziemnomorska < sucha < półsucha  
Niskie wysokości < znaczne wysokości n.p.m.  
Submersyjne wodne < emergencyjne wodne < lądowe  
Nie solniskowe < solniskowe  
Z deficytem nutrientów < bez deficytu nutrientów  
Zimne < umiarkowane < ciepłe

Na pytanie, które z roślin najłatwiej i korzystnie zareagują na zmienioną koncentrację CO<sub>2</sub> można, teoretyzując nadal, odpowiedzieć, że będą nimi lądowe rośliny zielne, być może monokultury uprawne, używające szlaku C<sub>3</sub>, motylkowate lub nawożone w inny sposób, o niskim indeksie LAI, które rosną w ciepłych temperaturach i na znacznej wysokości. Z kolei najbardziej odpornymi w zaistniałej sytuacji, mało plastycznymi i być może skazanymi na warunki stresowe mogą być np. szpilkowe drzewa i uprawy leśne, szczególnie tworzące stare drzewostany, występujące na glebach mało zasobnych i w obszarach chłodnych. W tym ostatnim domniemanym przypadku łatwo przewidzieć, że w atmosferze bogatej w CO<sub>2</sub> mogą znaleźć się w niekorzystnych warunkach w pierwszej kolejności nasze borealne i górskie bory sosnowe i świerkowe. Stan zagrożenia wytworzy się również dla egzystencji wielu torfowisk, reagujących podobnie jak ekosystemy tundry, czyli znamienne dla układów chłodnego klimatu i słabego zaopatrzenia w nutrieny.

Najbardziej wszechstronną próbę przedstawienia reakcji ekosystemalnych w nowych warunkach, z uwzględnieniem zasobności w nutrieny i wodę zawdzięczamy Mooney i inni (9) (ryc. 4). Prezentowana rycina obrazuje bardzo zróżnicowane reakcje ekosystemów na podwyższoną zawartość CO<sub>2</sub>. Reakcje te mogą być skrępowane z powodu ograniczenia nutrienów, kiedy to stają się niedostępne potencjalne "zbiorniki" dla wzrastającej fotosyntezy. Przewiduje się również, że reakcja na CO<sub>2</sub> będzie większa w ekosystemach z występującym stresem na suszę. Wiadomo, że wzrost przeciwdziałania szparkowego i wzrost wydajności użytkowania wody osiąga najwyższe wartości w stresie wodnym. W warunkach wilgotnych podwyższony CO<sub>2</sub> powoduje znacznie mniejszy wzrost przeciwdziałania szparkowego. Tak więc w obszarach, gdzie woda ogranicza produktywność może dojść do podwójnej korzyści: produktywność będzie wspomagana wprost dzięki wzrastającej wymianie CO<sub>2</sub>, jak również pośrednio przez wzrost wydajności użytkowania wody (WUE).

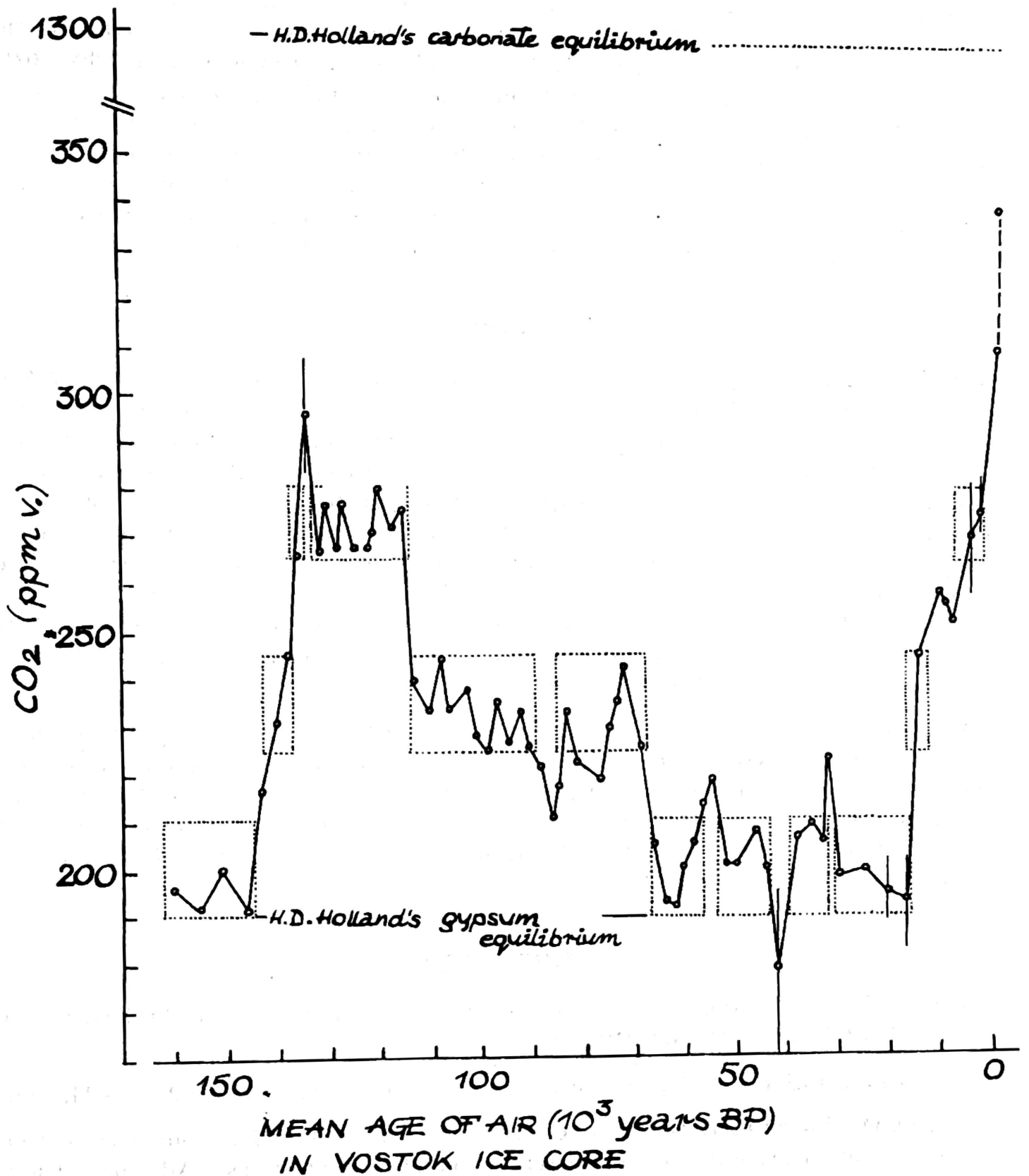
## **Dwutelenek węgla jako czynnik stresu środowiskowego**

Biorąc pod uwagę fragmentaryczność badań polowych i brak kontrolowanych doświadczeń na poziomie biocenozy i ekosystemu niektórzy badacze (4) powątpiewają w stresowe znaczenie współcześnie podwyższającej się koncentracji CO<sub>2</sub>. Przede wszystkim podkreśla się znaczną zmienność koncentracji atmosferycznego CO<sub>2</sub> podczas ostatnich 160 000 lat (ryc. 5). Wiele razy i na bardzo długo oddziaływał na organizmy CO<sub>2</sub> na poziomie wartości 200 ppm, która jest tzw. globalnym oceanicznym minimum, a której maksimum osiąga aż 1300 ppm. W tym długim okresie występowania zaledwie 200 ppm CO<sub>2</sub>, jak wyliczył Ernst (l.c.), przeżyło z sukcesem więcej niż 50 000 generacji roślin jednorocznych, jak również



RYC. 4. Hipotetyczne reakcje ekosystemów na zwiększoną koncentrację CO<sub>2</sub> w odniesieniu do dostępności składników odżywczych i wody. Ekosystemy badane w terenie oznaczono liniami grubymi, systemy badane w warunkach kontrolowanych mają linie przerywane, linie ciągłe oznaczają ekosystemy dotąd wnikliwiej nie badane (wg Mooney i in. 1991)





RYC. 5. Koncentracja atmosferycznego dwutlenku węgla zrekonstruowana z odwiertów lodu na Vostok. Wskazano niskie i wyższe ekwilibria dwutlenku węgla z pracy Holland (1965) (wg Ernst 1993)

około 1000 pokoleń długowiecznych drzew. Ten sam autor podkreśla fakt, że dotąd nie znamy rzeczywistej polowej koncentracji CO<sub>2</sub> w otoczeniu poszczególnych gatunków, tym bardziej, że 30–70% pochłanianego dwutlenku węgla pochodzi z oddychania gleby, gdzie stężenie tego gazu może przekraczać 1000 ppm. Sam dwutlenek węgla zawiera dwa izotopy <sup>13</sup>C i <sup>12</sup>C, które występują w różnych proporcjach na różnych wysokościach rośliny, jak również mogą być odróżniane przez poszczególne gatunki a nawet organy roślin. Wzrost zawartości otaczającego dwutlenku węgla może mieć zdaniem niektórych badaczy jedynie wpływ na rośliny w ekosystemach pionierskich, ubogich w substancję organiczną (np. na wydmie, pustyni) albo na rośliny pokaźnych rozmiarów (np. drzewa).

## Podsumowanie

Reakcje roślinności na podwyższone CO<sub>2</sub> są mniejsze niż wynika to z roślinnych reakcji w laboratorium i w szklarniach. W niektórych naturalnych zbiorowiskach mogą one być bez znaczenia, ponieważ dostawa węgla nie wprowadza widocznej granicy wzrostu biomasy na poziomie ekosystemu. Zbiorowiska i ekosystemy leśne, z uwagi na długowieczność, mogą być wyjątkiem i wymagają szczegółowych badań zwłaszcza w obszarach chłodnych i na ubogich glebach. W uprawach drzew, i być może w niektórych naturalnych ekosystemach, podwyższanie produktywności w atmosferze bogatej w CO<sub>2</sub> idzie w parze z większym wykorzystywaniem glebowych zasobów pokarmowych i wodnych. Przekładając indywidualne reakcje roślin na poziom ekosystemalny można przewidywać, że w atmosferze bogatej w CO<sub>2</sub> ucierpią w Polsce jako jedne z pierwszych bory świerkowe i sosnowe w obszarze borealnym i w górach.

Dokładnych reakcji, a zwłaszcza zmian w zasięgach i ustępowaniu stenotopowych roślin i zwierząt nie da się jeszcze przewidzieć. Wskutek wzrostu tempa dekompozycji próchnicy i innych osadów organicznych mogą być narażone na zmiany ekosystemy torfowisk, szczególnie wykazujące mały stopień stabilności torfowiska wysokie i przejściowe. Z powodu zmian stosunków wodnych i troficznych wzmożą się prawdopodobnie procesy borowienia lasów grądowych i grądowienia lasów łągowych.

## Literatura

1. **Bazzaz F.A.** The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Ann. Rev. Ecol. System.* 21: 167–196, 1990.
2. **Bazzaz F.A., Fajer E.D.** Plant life in a CO<sub>2</sub> — rich world. *Sci. Amer.* 1992: 18–24, 1992.
3. **Eamus D., Jarvis P.G.** The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Adv. in Ecol. Res.* 19: 1–55, 1989.
4. **Ernst W.H.O.** Population dynamics, evolution and environments adaptation to environmental stress. In: *Plant Adaptation to Environmental Stress*. Ed. Fowden L. et al., p. 19–44. Chapman and Hall, London, 1993.
5. **Gates D.M.** Climate change and its biological consequences. 280 pp. Sinauer Ass., Inc., Sunderland. 1993.



Late successional stage — early successional stage  
Broadleaved — narrowleaved  
Without mycorrhiza — with mycorrhiza  
C<sub>4</sub> plants — C<sub>3</sub> plants  
Non-binding nitrogen — binding nitrogen.

Theoretising further on one can predict that in the atmosphere rich in CO<sub>2</sub> spruce and pine forests in montane and boreal regions of Poland would suffer as the first. This behaviour will rapidly grow on organic soils under quick decomposition. The processes of drying in riverine and pine-hornbeam forests will intensify in the result of water and trophic relations alterations. Cultures of upland herbs, of the C<sub>3</sub> photosynthesis type, perhaps representatives of the *Papilionaceae* family, with a great surface of leaves, occurring in warm conditions, at considerable heights, and growing outside our climatic zone will be stimulated, due to new, only partially predictable, conditions. Many plant responses cannot be predicted, especially at higher levels of integration, such as biocenoses and ecosystems.

It should be stressed at the end that many ecologists oppose to geochemical views and models showing an increase of the CO<sub>2</sub> content in the atmosphere thanks exclusively to the use of fossil fuels. According to their opinion, the longterm deforestation and land use changes play an important role for increasing of carbon contents.