

*Michał Bielenin*

*Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach*

## **Wzrost roślin drzewiastych w warunkach podwyższonego stężenia dwutlenku węgla**

### **Wstęp**

Badania składu atmosfery wykazują ciągły wzrost stężenia dwutlenku węgla. Od czasu rewolucji przemysłowej zwiększyło się ono o około 25% i rośnie w tempie  $1,5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  na rok [46]. Ocenia się, że jego poziom podwoi się w ciągu przyszłego stulecia na skutek spalania paliw kopalnych i wycinania lasów tropikalnych [15].

Ze względu na swoją długowieczność obecnie sadzone drzewa doświadczą znacznego wzrostu stężenia dwutlenku węgla w atmosferze, co może zmienić ich reakcje na warunki wilgotnościowe, zawartość składników pokarmowych, odporność na mróz oraz konkurencję z innymi gatunkami [31]. Realność tych zmian potwierdzają badania Kienast i Luxmoore [20], wskazujące na zwiększające się w ciągu ostatnich czterdziestu lat przyrosty na grubość pni drzew iglastych rosnących na stanowiskach naturalnych.

Informacje podawane w podręcznikach fizjologii wskazują na znaczny wzrost intensywności fotosyntezy wraz ze zwiększaniem się stężenia  $\text{CO}_2$ . Wyniki te pochodzą jednak z doświadczeń określających poziom fotosyntezy przy jedynie kilkuminutowym wzroście stężenia dwutlenku węgla. W obliczu zmian klimatycznych szczególnego znaczenia nabierają natomiast długoterminowe reakcje roślin.

Badania przeprowadzane na roślinach zielnych w większości wypadków potwierdzają stymulujący efekt  $\text{CO}_2$  na wzrost roślin [21]. Dotyczy to zwłaszcza gatunków o fotosyntezie typu  $\text{C}_3$ , u których wyższe stężenie dwutlenku węgla w istotny sposób ogranicza intensywność fotooddychania.

Obserwacje te pozwoliły wprowadzić dokarmianie dwutlenkiem węgla jako standardową technologię w uprawie wielu warzyw pod osłonami [29]. Możliwość stymulacji wzrostu drzew ma ogromne znaczenie dla produkcji szkółkarskiej. Tylko w prowincji Quebec (Kanada) produkuje się rocznie ponad 50 mln drzew pod osłonami [7]. Także w Europie coraz więcej roślin drzewiastych, szczególnie młodzieży szkółkarskiej, uprawia się w szklarniach i tunelach foliowych. Przyspieszenie wzrostu roślin może przyczynić się do skrócenia czasu produkcji i w konsekwencji obniżenia

kosztów. Niestety, reakcje roślin drzewiastych na większą zawartość dwutlenku węgla w powietrzu były badane w znacznie mniejszym zakresie niż u roślin zielnych, chociaż lasy stanowią istotną część ziemskiej szaty roślinnej i w wypadku wzrostu intensywności fotosyntezy mogą związać poważną ilość CO<sub>2</sub> atmosferycznego.

## Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na wymianę gazową u roślin drzewiastych

---

Dwutlenek węgla wiązany w procesie fotosyntezy przechodzi przez rubisco. Nic więc dziwnego, że enzym ten stanowi od 5 do 50 procent rozpuszczalnych białek zawartych w liściu [41]. U roślin z fotosyntezą typu C<sub>3</sub>, w warunkach atmosferycznego stężenia dwutlenku węgla, stosunek fotosyntezy do fotooddychania, w zależności od temperatury, wynosi 2,0–3,0, co oznacza, że ilość CO<sub>2</sub> traconego w procesie fotooddychania stanowi około 20–25% ilości wiązanej przez roślinę [3]. Wraz ze wzrostem stężenia dwutlenku węgla intensywność fotooddychania zmniejsza się zwiększając, przynajmniej na krótki okres, poziom asymilacji netto [19, 29]. Zakres tych zmian uwarunkowany jest zarówno przez cechy gatunkowe, jak i czynniki środowiska [13].

Jednak krótkotrwały wzrost intensywności fotosyntezy niewiele mówi o skutkach wyższego stężenia dwutlenku węgla na wzrost roślin w dłuższych przedziałach czasu. W wielu badaniach obserwowano zjawisko tzw. aklimatyzacji, objawiające się spadkiem poziomu fotosyntezy do wartości zbliżonych, a nawet niższych niż te, które notuje się w warunkach standardowych [49]. Efekt ten wiązany jest z akumulacją węglowodanów, szczególnie skrobi, w liściach lub/i spadkiem ilości bądź aktywności karboksylazy RuBP [3]. Koncepcje te nie wyjaśniają jednak wszystkich danych doświadczalnych. Ponadto u wielu roślin, zwłaszcza przy odpowiednim poziomie składników pokarmowych, zjawisko aklimatyzacji nie było notowane. U *Betula pendula* [36], *Liriodendron tulipifera* [34], *Liquidambar styraciflua* [48], *Pinus radiata* i *Pinus caribea* var. *hondurensis* [12] oraz wielu innych gatunków obserwowano wyższy poziom fotosyntezy po kilku tygodniach lub miesiącach uprawy przy podwyższonym stężeniu dwutlenku węgla. U *Citrus aurantium* dokarmianej przez 4 lata CO<sub>2</sub> fotosynteza była wyższa o 200% od kontroli [17].

W przeciwieństwie do potwierdzonego ograniczenia fotooddychania, wpływ podwyższonego stężenia dwutlenku węgla na intensywność oddychania w ciemności nie został dokładnie wyjaśniony. Wydawałoby się, że wraz z akumulacją węglowodanów w liściach intensywność oddychania powinna rosnać [50], jednak coraz więcej badań wykazuje ograniczenie intensywności oddychania wraz ze wzrostem stężenia CO<sub>2</sub>. Taką reakcję stwierdzono między innymi u *Acer rubrum* i *A. saccharinum* [6], *Castanea sativa* [31], *Citrus aurantium* [17], *Liriodendron tulipifera* [33], *Malus domestica* [5], *Quercus alba* [51].

## Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na wzrost i pokrój roślin

Wyższa intensywność asymilacji w połączeniu z ograniczeniem oddychania prowadzi do wzrostu masy rośliny. Skala tego wzrostu zależy jednak w ogromnym stopniu od gatunku. I tak *Pinus radiata* uprawiana przy stężeniu CO<sub>2</sub> równym 660 ppm posiadała masę o 30% większą od kontroli [11], podczas gdy u *Pinus taeda* i *Liquidambar styraciflua* sucha masa była wyższa o odpowiednio 53% i 43% [44]. Badając *Cedrus atlantica* stwierdzono przyrost masy o 70% w stosunku do kontroli [19]. Większą masę pod wpływem dokarmiania dwutlenkiem węgla notowano również u większości innych badanych gatunków drzewiastych; m.in. rodzaje: *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Eleagnus*, *Fagus*, *Picea*, *Pinus*, *Prunus*, *Robinia*, *Tsuga* [1, 6, 12, 27, 32, 39 i inni]. Rośliny dokarmiane CO<sub>2</sub> są zazwyczaj wyższe niż uprawiane w warunkach naturalnych [38, 42, 44 i inni]. Podwyższone stężenie dwutlenku węgla zwiększa również liczbę pędów bocznych [38, 42] oraz w niektórych wypadkach stosunek masy do wysokości [7, 8].

Wyższe stężenie CO<sub>2</sub> wpływa też często na dystrybucję asymilatów wewnątrz rośliny [40]. U wielu roślin drzewiastych dokarmianych dwutlenkiem węgla stwierdzono stosunkowo silniejszy rozwój systemu korzeniowego niż części nadziemnej [7, 18, 34], a w szczególności korzeni drobnych odpowiedzialnych za pobieranie składników pokarmowych i wody [33, 36]. Może to pozytywnie wpłynąć na zdolności adaptacyjne roślin do warunków stresowych.

Mała objętość podłoża w doniczkach może hamować wzrost roślin, co – jak sugerowano – może prowadzić do ograniczenia pozytywnej reakcji na dokarmianie dwutlenkiem węgla. Jednak doświadczenia McConnaughay i in. [26] oraz Berntson i in. [2] wskazują, że chociaż wzrost roślin w małych doniczkach był istotnie słabszy, to pozytywny efekt CO<sub>2</sub> nie tylko nie zanikał, lecz był nawet bardziej spektakularny.

U roślin uprawianych w warunkach podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> obserwuje się wzrost grubości liści wynikający z powiększania się komórek [38] lub/i powstania dodatkowej warstwy komórek mezofilu [47]. Liczba, całkowita powierzchnia oraz masa liści często wzrastają w wyniku dokarmiania dwutlenkiem węgla [38, 39 i inni], natomiast stosunki powierzchni liści do ich suchej masy oraz powierzchni liści do suchej masy rośliny są z reguły mniejsze [34, 36, 48 i inni].

## **Wpływ wysokiego stężenia CO<sub>2</sub> na rozwój roślin drzewiastych**

Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na proces rozwoju i starzenia się roślin drzewiastych był badany w niewielu doświadczeniach. Dostępne dane wskazują na istotne przyspieszenie przebiegu tych procesów u roślin dokarmianych dwutlenkiem węgla. Conroy i in. [9] obserwowali szybsze wykształcanie dojrzałych igieł u siewek

*Pinus radiata*, zaś Kaushal i in. [19] stwierdzili skrócenie okresu wzrostu pędów u *Cedrus atlantica* przy wyższym poziomie CO<sub>2</sub>. Również Mousseau i Enoch [30] opisywali przyspieszone starzenie się liści u *Castanea sativa*, podczas gdy Mattson i Widmer [25] obserwowali taką samą reakcję u *Rosa*. Objawy wcześniejszego żółknięcia liści stwierdzono również w innych doświadczeniach [31], chociaż Norby i in. [33] nie zanotowali wpływu CO<sub>2</sub> na trwałość ulistnienia u *Liriodendron tulipifera*.

Podwyższone stężenie CO<sub>2</sub> przyspiesza kwitnienie i zwiększa jego intensywność u wielu roślin zielnych [29]. Można przypuszczać, że podobne efekty wystąpią u drzew. Niestety, ze względu na późną inicjację kwitnienia u wielu gatunków drzewiastych, dane, którymi dysponujemy, są bardzo skąpe. U *Castanea sativa* wszystkie rośliny dokarmiane dwutlenkiem węgla kwitły w trzecim roku eksperymentu, podczas gdy rośliny nie nawożone tym gazem nie wykształciły kwiatów [31]. Dokarmianie dwutlenkiem węgla stymulowało też kwitnienie róż w doświadczeniach przeprowadzonych przez Mattson i Widmer [25].

Jak wskazują badania Moe [28], dokarmianie dwutlenkiem węgla roślin mącznych *Campanula isophylla* może w istotny sposób poprawić korzenie się pobieranych z nich sadzonek. Wynika to najprawdopodobniej z wyższej zawartości węglowodanów w takich sadzonkach. Niestety, podobne badania nie były prowadzone na drzewach i krzewach. Stwierdzono natomiast, że wyższe stężenie CO<sub>2</sub> poprawia procent ukorzenia i/lub liczbę korzeni u sadzonek wielu roślin drzewiastych [29]. Również Hardh [14] obserwował wyższy procent ukorzenia sadzonek *Betula pendula*, Kunneman [22] zaś potwierdził pozytywny wpływ dokarmiania CO<sub>2</sub> na ukorzenie się sadzonek kilku gatunków roślin iglastych i liściastych. Sorensen [45] wykazał możliwość sadzonkowania młodszych, mniej zdrewniałych pędów *Pinus mugo*, podczas gdy Loach i Whalley [23] stwierdzili u nowo ukorzenionych sadzonek *Betula pendula* lepsze przezimowanie i rozwój pąków wiosną w wyniku wzrostu stężenia CO<sub>2</sub> w powietrzu.

## **Wpływ podwyższonego stężenia dwutlenku węgla na wzrost roślin drzewiastych w warunkach stresu wodnego**

---

Stres wodny silnie ogranicza wzrost roślin. W ostatnich latach stwierdzono jednak, że zahamowanie fotosyntezy, a w konsekwencji wzrostu, wynika zazwyczaj nie tyle z bezpośredniego uszkodzenia aparatu asymilacyjnego co przede wszystkim z zamknięcia aparatów szparkowych na skutek spadku potencjału wodnego w komórkach [37]. Wyższe stężenie CO<sub>2</sub> prowadzi u większości gatunków do redukcji wymiany gazowej przez szparki [18]. Jedynie u niektórych roślin (np. *Citrus aurantium* i części roślin iglastych klimatu umiarkowanego) reakcja taka nie występuje [13]. Ograniczenie transpiracji w połączeniu z wyższą fotosyntezą prowadzi do wzrostu efektywności

wykorzystania wody. Reakcja ta jest obserwowana u większości badanych roślin i to zarówno u tych charakteryzujących się fotosyntezą typu  $C_3$ , jak i  $C_4$  [50]. Można zatem przypuszczać, że wyższe stężenie dwutlenku węgla będzie zwiększać tolerancyjność roślin na stres wodny. Ponadto intensywniejszy wzrost korzeni – zwiększając zdolność rośliny do pobierania wody – powinien ograniczać negatywne efekty suszy. Rzeczywiście, wyższe stężenie  $CO_2$  przeciwdziało, przynajmniej częściowo, skutkom stresu wodnego między innymi u *Betula populifolia* [27], *Liquidambar styraciflua* [48], *Picea mariana* [18], *Picea rubens* [42], *Pinus radiata* [11] oraz *Pinus taeda* [48], przy czym pozytywny efekt dokarmiania  $CO_2$  był w wielu wypadkach wyraźniejszy u roślin przesuszonych niż podlewanych regularnie [9, 18]. Nie rozwiązany pozostaje nadal problem tolerancyjności na zalewanie roślin rosnących w warunkach wysokiego poziomu  $CO_2$ . Wiadomo jednak, że *Acer rubrum* (gatunek względnie tolerancyjny na zalanie) uprawiany w warunkach nadmiernej wilgotności wytworzył pod wpływem dokarmiania  $CO_2$  masę o 20% większą w stosunku do roślin nie dokarmianych, natomiast *Betula populifolia* (gatunek typowy dla gleb suchych) nie wykazała w tych warunkach przyrostu masy [27].

## Wymagania pokarmowe roślin rosnących w warunkach podwyższonego stężenia $CO_2$

---

Nie ulega wątpliwości, że istnieje ścisły związek pomiędzy zaopatrzeniem roślin w składniki pokarmowe a wiązaniem  $CO_2$ . Z jednej strony pobieranie i wiązanie związków mineralnych wymaga energii dostarczanej przez produkty fotosyntezy, z drugiej – intensywniejsze wiązanie dwutlenku węgla w procesie asymilacji zwiększa zapotrzebowanie na substancje mineralne [43]. Jednak szczegółowe ilościowe zależności pomiędzy tymi procesami wydają się trudne do określenia. W większości badań stwierdzano obniżenie stężenia azotu w liściach roślin dokarmianych  $CO_2$  [10, 18, 32, 39, 49]. Podejrzewa się, że szybki wzrost może powodować efekt rozcieńczenia azotu przy równoczesnym ograniczeniu pobierania tego składnika z podłoża ze względu na mniejszą intensywność transpiracji [10]. Johnsen [18] stwierdził jednak, że sam efekt rozcieńczenia nie wyjaśnia w wystarczającym stopniu spadku stężenia azotu w igłach *Picea mariana*. Jego zdaniem wskazuje to na zmiany w dystrybucji azotu w obrębie rośliny zgodnie z modelami postulującymi spadek ilości azotu przemieszczanego do białek w liściach wraz ze wzrostem zawartości  $CO_2$  w powietrzu [16]. Przy niedoborze azotu niektóre gatunki reagowały pozytywnie na wyższy poziom  $CO_2$  [8, 10, 34, 42], podczas gdy u innych stymulacja wzrostu nie następowała lub była ograniczona [4, 49]. W przeciwieństwie do azotu koncentracja fosforu w roślinach dokarmianych  $CO_2$  z reguły nie zmienia się [49], pomimo że niektóre badania nie wykazują stymulacji pobierania tego pierwiastka [12]. Conroy i in. [9, 12] zaobserwowali, że

niedobór fosforu ogranicza pozytywny efekt dokarmiania dwutlenkiem węgla, zaś u *Eucalyptus grandis* [10], *Pinus caribea* i *Pinus radiata* [12] wykazano wzrost zapotrzebowania roślin na fosfor wraz ze wzrostem stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze.

Silniejszy rozwój korzeni w warunkach podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> może przyczynić się do lepszego wykorzystania związków mineralnych znajdujących się w glebie. Ponadto u *Pinus echinata* i *Quercus alba* [35] stwierdzono stymulację mykoryzy, a u części gatunków wiążących azot atmosferyczny silniejszy rozwój brodawek [32], wynikające przypuszczalnie z większej ilości asymilatów dostarczanych do korzeni.

## Podsumowanie

---

W warunkach podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> zdecydowana większość roślin drzewiastych wykazuje silniejszy wzrost. Wynika to z wyższego poziomu fotosyntezy, ograniczenia oddychania oraz większej efektywności wykorzystania wody. Stymulacja wzrostu występuje nawet w wypadku ograniczonego stresu wodnego lub niedoboru składników mineralnych w podłożu, choć jej zakres może być w znacznym stopniu modyfikowany przez warunki środowiska. Poszczególne gatunki wykazują tu duże zróżnicowanie reakcji, przy czym najsilniej na dokarmianie dwutlenkiem węgla reagują zazwyczaj gatunki pionierskie, charakteryzujące się szybkim wzrostem i wysokimi wymaganiami świetlnymi [39]. Wiele badań sugeruje, że w wyniku zwiększenia stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze należy liczyć się ze znacznymi zmianami w szybkości wzrostu i wymaganiach siedliskowych roślin drzewiastych, prowadzącymi w konsekwencji do modyfikacji w składzie gatunkowym ekosystemów leśnych wszystkich stref klimatycznych. Wyższy poziom CO<sub>2</sub> może zwiększyć przeżywalność młodych roślin [39] oraz ich tolerancję na niesprzyjające warunki wilgotnościowe i niedobór składników pokarmowych. Jednocześnie może jednak spowodować wzrost wrażliwości na mróz ze względu na opóźnione zawiązywanie pąków. Reakcję taką stwierdzono u *Picea mariana* rosnącego w atmosferze zawierającej 1000 ppm CO<sub>2</sub> [24].

Aby pełniej poznać wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na wzrost roślin drzewiastych, konieczne są dalsze badania obejmujące większy zakres gatunków i odmian uprawianych w zróżnicowanych warunkach świetlnych, wilgotnościowych i nawożeniowych. Szczególnie dotkliwy wydaje się brak informacji dotyczących możliwości wykorzystania dokarmiania dwutlenkiem węgla w produkcji drzew i krzewów ozdobnych, gdzie skrócenie okresu produkcji pozwoliłoby w znacznym stopniu obniżyć jej koszty.

## Literatura

- [1] Bazzaz F.A., Coleman J.K., Morse S.R. 1990. Growth responses of seven co-occurring tree species of the northeastern United States to elevated CO<sub>2</sub>. *Can. J. For. Res.* **20**: 1479–1484.
- [2] Berntson G.M., McConnaughay K.D.M., Bazzaz F.A. 1993. Elevated CO<sub>2</sub> alters deployment of roots in "small" growth containers. *Oecologia* **94**: 558–564.
- [3] Bowes G. 1991. Growth at elevated CO<sub>2</sub>: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant Cell Environ.* **14**: 795–806.
- [4] Brown K., Higginbotham K.O. 1986. Effects of carbon dioxide enrichment and nitrogen supply on growth of boreal tree seedlings. *Tree Physiol.* **2**: 223–232.
- [5] Bunce J.A. 1990. Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Ann. Bot.* **65**: 637–642.
- [6] Bunce J.A. 1992. Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* **15**: 541–549.
- [7] Campagna M.A., Margolis H.A. 1989. Influence of short-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on growth, allocation patterns, and biochemistry of black spruce seedlings at different stages of development. *Can. J. For. Res.* **19**: 773–782.
- [8] Canham A.E., McCavish W.J. 1981. Some effects of CO<sub>2</sub>, daylength and nutrition on the growth of young forest tree plants. I. In the seedling stage. *Forestry* **54**: 169–182.
- [9] Conroy J.P., Barlow E.W.R., Bevege D.I. 1986. Response of *Pinus radiata* seedlings to carbon dioxide enrichment at different levels of water and phosphorus: growth, morphology and anatomy. *Ann. Bot.* **57**: 165–177.
- [10] Conroy J.P., Milham P.J., Barlow E.W.R. 1992. Effect of nitrogen and phosphorus availability on the growth response of *Eucalyptus grandis* to high CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environ.* **15**: 843–847.
- [11] Conroy J.P., Milham P.J., Mazur M., Barlow E.W.R. 1990a. Growth, dry weight partitioning and wood properties of *Pinus radiata* D. Don after 2 years of CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Cell Environ.* **13**: 329–337.
- [12] Conroy J.P., Milham P.J., Reed M.L., Barlow E.W. 1990b. Increases in phosphorus requirements for CO<sub>2</sub>-enriched pine species. *Plant Physiol.* **92**: 977–982.
- [13] Eamus D., Jarvis P.G. 1989. The direct effect of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial trees and forests. *Adv. Ecol. Res.* **19**: 1–55.
- [14] Hardh J.E. 1966. Trials with carbon dioxide, light and growth substances on forest tree plants. *Acta For. Fenn.* **81**: 1–10.
- [15] Harrington J.B. 1987. Climatic change: a review of causes. *Can. J. For. Res.* **17**: 1313–1339.
- [16] Hilbert D.W., Reynolds J.F. 1991. A model allocating growth among leaf proteins, shoot structure, and root biomass to produce balanced activity. *Ann. Bot.* **68**: 417–425.
- [17] Idso S.B., Kimball B.A. 1992. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on photosynthesis, respiration, and growth of sour orange trees. *Plant Physiol.* **99**: 341–343.
- [18] Johnsen K.H. 1993. Growth and ecophysiological responses of black spruce seedlings to elevated CO<sub>2</sub> under varied water and nutrient additions. *Can. J. For. Res.* **23**: 1033–1042.
- [19] Kaushal P., Guehl J.M., Aussenac G. 1989. Differential growth response to atmospheric carbon dioxide enrichment in seedlings of *Cedrus atlantica* and *Pinus nigra* ssp. *Laricio* var. *Corsicana*. *Can. J. For. Res.* **19**: 1351–1358.
- [20] Kienast F., Luxmoore R.J. 1988. Tree-ring analysis and conifer growth responses to increased atmospheric CO<sub>2</sub> levels. *Oecologia* **76**: 487–495.
- [21] Kimball B.A. 1983. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* **75**: 779–788.
- [22] Kunneman B.P.A.M. 1993. Effect of propagation system, light, temperature and CO<sub>2</sub> on rooting of cuttings. *Research Station for Nursery Stock, Boskoop. Annual Report 1992*: 13.

- [23] Loach K., Whalley D.N. 1975. Use of light, CO<sub>2</sub> enrichment and growth regulators in the overwintering of hardy ornamental nursery stock cuttings. *Acta Hort.* **54**: 105–116.
- [24] Margolis H.A., Vezina L.-P. 1990. Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and the development of frost hardiness in containerized black spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* **20**: 1392–1398.
- [25] Mattson R.H., Widmer R.E. 1971. Year round effects of carbon dioxide supplemented atmospheres on greenhouse rose (*Rosa hybrida*) production. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **96**: 487–488.
- [26] McConnaughay K.D.M., Berntson G.M., Bazzaz F.A. 1993. Limitations to CO<sub>2</sub>-induced growth enhancement in pot studies. *Oecologia* **94**: 550–557.
- [27] Miao S.L., Wayne P.M., Bazzaz F.A. 1992. Elevated CO<sub>2</sub> differentially alters the responses of cooccurring birch and maple seedlings to a moisture gradient. *Oecologia* **90**: 300–304.
- [28] Moe R. 1977. Effects of light, temperature and CO<sub>2</sub> on the growth of *Campanula isophylla* stock plants and on the subsequent growth and development of their cuttings. *Scientia Hort.* **6**: 129–141.
- [29] Mortensen L.M. 1987. Review: CO<sub>2</sub> enrichment in greenhouses. Crop responses. *Scientia Hort.* **33**: 1–25.
- [30] Mousseau M., Enoch Z.H. 1989. Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in chesnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant Cell Environ.* **12**: 927–934.
- [31] Mousseau M., Saugier B. 1992. The direct effect of increased CO<sub>2</sub> on gas exchange and growth of forest tree species. *J. Exp. Bot.* **43**: 1121–1130.
- [32] Norby R.J. 1987. Nodulation and nitrogenase activity in nitrogen-fixing woody plants stimulated by CO<sub>2</sub> enrichment of the atmosphere. *Physiol. Plant.* **71**: 77–82.
- [33] Norby R.J., Gunderson C.A., Wullschlegel S.D., O'Neill E.G., McCracken M.K. 1992. Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO<sub>2</sub>. *Nature* **357**: 322–324.
- [34] Norby R.J., O'Neill E.G. 1991. Leaf area compensation and nutrient interactions in CO<sub>2</sub>-enriched seedlings of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *New Phytol.* **117**: 515–528.
- [35] O'Neill E.G., Luxmoore R.J., Norby R.J. 1987. Increases in mycorrhizal colonization and seedling growth in *Pinus echinata* and *Quercus alba* in enriched atmosphere. *Can. J. For. Res.* **17**: 878–883.
- [36] Pettersson R., McDonald A.J.S. 1992. Effects of elevated carbon dioxide concentration on photosynthesis and growth of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) at optimal nutrition. *Plant Cell Environ.* **15**: 911–919.
- [37] Quick W.P., Chaves M.M., Wendler R., David M., Rodrigues M.L., Passarinho J.A., Pereira J.S., Adcock M.D., Leegood R.L., Stitt M. 1992. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant Cell Environ.* **15**: 25–35.
- [38] Radoglou K.M., Jarvis P.G. 1990. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on four poplar clones. I. Growth and leaf anatomy. *Ann. Bot.* **65**: 617–626.
- [39] Rochefort L., Bazzaz F.A. 1992. Growth response to elevated CO<sub>2</sub> in seedlings of four co-occurring birch species. *Can. J. For. Res.* **22**: 1583–1587.
- [40] Rogers H.H., Peterson C.M., McCrimmon J.N., Cure J.D. 1992. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* **15**: 749–752.
- [41] Sage R.F., Percy R.W., Seemann J.R. 1987. The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. III. Leaf nitrogen effects on the activity of carboxylating enzymes in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiol.* **89**: 590–596.
- [42] Samuelson L.J., Seiler J.R. 1993. Interactive role of elevated CO<sub>2</sub>, nutrient limitations, and water stress in the growth responses of red spruce seedlings. *For. Sci.* **39**: 348–358.
- [43] Sinclair T.R. 1992. Mineral nutrition and plant growth response to climate change. *J. Exp. Bot.* **43**: 1141–1146.
- [44] Sionit N., Strain B.R., Hellmers H., Riechers G.H., Jaeger C.H. 1985. Long-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment affects the growth and development of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. *Can. J. For. Res.* **15**: 468–471.
- [45] Sorensen S.E. 1978. CO<sub>2</sub> as an aid to rooting. *Combined Proceeding International Plant Propagators Society* **28**: 175–176.
- [46] Stuiver M. 1982. Atmospheric carbon dioxide in the 19th century. *Science* **202**: 1109.



- [47] Thomas J.F., Harvey C.N. 1983. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO<sub>2</sub> enrichment. *Bot. Gaz.* **144**: 303–309.
- [48] Tolley L.C., Strain B.R. 1984. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and water stress on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. *Can. J. Bot.* **62**: 2135–2139.
- [49] Williams W.E., Garbutt K., Bazzaz F.A., Vitousek P.M. 1986. The response of plants to elevated CO<sub>2</sub>. IV. Two deciduous-forest tree communities. *Oecologia* **69**: 454–459.
- [50] Woodward F.I., Thompson G.B., McKee I.F. 1991. The effects of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Ann. Bot.* **67** (Supp.1): 23–38.
- [51] Wullschleger S.D., Norby R.J. 1992. Respiratory cost of leaf growth and maintenance in white oak samplings exposed to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Can. J. For. Res.* **22**: 1717–1721.

## Growth of tree species in conditions of elevated carbon dioxide concentration

---

### Summary

The rapid increase in the concentration of atmospheric carbon dioxide may exert a substantial impact on the biosphere. The paper presents the effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on the growth of tree species on the base of literature data. Both physiological responses as well as changes in growth and development of plants are discussed. Furthermore, water and nutrient requirements of trees grown under high CO<sub>2</sub> are considered. Practical aspects of the problem are also included.