

Welche Rolle spielen Kohlenwasserstoff-Emissionen aus Wäldern für die Forstwirtschaft der Zukunft?

(Mit 2 Abbildungen)

RÜDIGER GROTE*

(Angenommen November 2009)

SCHLAGWORTER – KEY WORDS

Emission von flüchtigen Kohlenwasserstoffen; BVOC-Klimaveränderung; Landnutzungsveränderung; Luftqualität; Insektenfraß; Feedback-Reaktionen; Modellierung.

Emission of volatile organic compounds; BVOC; climate change; land-use change; air quality; insect damages; feedback response; modeling.

1. EINLEITUNG UND DEFINITION

Flüchtige Kohlenwasserstoff-Verbindungen oder 'Volatile Organic Compounds' (VOC) sind organische Verbindungen mit hohem Dampfdruck. Methan wird allerdings trotz seiner Flüchtigkeit und seines zentralen Kohlenstoffatoms im Allgemeinen nicht dazu gezählt. Man schätzt, dass 80–90% der weltweiten VOC-Emissionen aus der der Biosphäre stammen (BVOC), insgesamt ca. 1,15 Gt Kohlenstoff pro Jahr. Etwa zwei Drittel dieser Menge sind Isoprenoide, im Wesentlichen Isopren (C_5H_8) und Monoterpene (C_{10} Körper) (ARNETH et al., 2008a) auf die sich dieser Artikel konzentriert. Das restliche Drittel ist sehr heterogen und enthält z.B. Alkohole, Aldehyde, Ketone und Säuren. Die Schätzungen für globale Isopren-Emissionen sind dabei in den letzten 15 Jahren weitgehend konstant geblieben (0,412–0,601 Gt-C pro Jahr), während sie für andere Stoffgruppen noch große Unsicherheiten aufweisen (für Monoterpen-Emissionen: 0,032–0,127 Gt-C pro Jahr).

2. DIE BEDEUTUNG VON BVOC-EMISSIONEN

2.1 Physiologische Funktionen

Sehr viele Pflanzen, Bakterien, Algen und Tiere emittieren VOC in die Atmosphäre, wobei Gefäßpflanzen die bei weitem größte Quelle darstellen. Emittenten finden sich in fast allen Pflanzengruppen, einschließlich Moosen, Farnen, Nackt- und Bedecktsamern (DUDAREVA et al., 2006; SHARKEY et al., 2008). Der durch die Emissionen verursachte Kohlenstoff-Verlust ist für die Pflanze im Allgemeinen relativ gering. Insgesamt wird vermutlich weniger als 1% der Netto-Ökosystem Produktion (= Kohlenstoffaufnahme – gesamte Atmung) als VOC emittiert (TINGEY et al., 1980). Allerdings steigt dieser Anteil bei Hitze und schwierigeren Assimilations-Bedingungen. Bei 30°C liegt der Kohlenstoffverlust emittierender Pflanzen durch die Abgabe von Isopren bei etwa 2% der Photosynthese (SHARKEY und YEH, 2001). Unter Stress kann der Verlust zumindest kurzfristig auch die Primärproduktion (= Assimilation-Pflanzenatmung) übersteigen.

Welche Vorteile bietet eine solche Kohlenstoffabgabe, die offenbar am größten ist, wenn die Pflanze eigentlich besonders sparen

müsste? Am bedeutsamsten scheint die Steigerung der Toleranz gegenüber Hitzestress zu sein (SHARKEY und SINGSAAS, 1995; SHARKEY et al., 2008). Bei Temperaturen über 40°C ist nicht nur das Photosyntheseoptimum überschritten, sondern Membranen und Proteine erleiden Schäden, an denen die Pflanze auch nach Abklingen des Stresses noch lange leidet. Unter solchen Bedingungen werden besonders viele VOC gebildet (siehe Abb. 1). Dadurch kann kurzzeitige Hitze auf der Blattoberfläche, wie sie z.B. durch Sonnenflecken häufig entsteht, deutlich besser überstanden werden (z.B. BEHNKE et al., 2007). Der Schutz wird vermutlich im Wesentlichen durch eine Einlagerung in Zellmembranen und eine dadurch erzielte Stabilisierung bewirkt (SIWKO et al., 2007). Für eine direkte oder indirekte Schutzfunktion gegen zu viel Licht und Hitze spricht auch die Tatsache, dass VOC vorwiegend in den oberen Kronenschichten freigesetzt werden (z.B. HARLEY et al., 1996).

Zusätzlich reagieren Isoprenoide mit reaktiven Sauerstoffverbindungen (deren Bildungsrate mit der Temperatur steigt) und schützen so empfindliche Gewebeteile vor der Oxidation (VICKERS et al., 2009). Vermutlich aus demselben Grund zeigen viele Untersuchungen auch eine Schutzfunktion von VOC vor Ozonschäden (z.B. LORETO und VELIKOVA, 2001). Eine weitere mögliche Aufgabe der flüchtigen Kohlenstoffverbindungen könnte im Ausscheiden unerwünschter Stoffwechselprodukte (ROSENSTIEL et al., 2004) oder der Abfuhr überflüssiger Energie (SANADZE, 2004) bestehen (Funktion

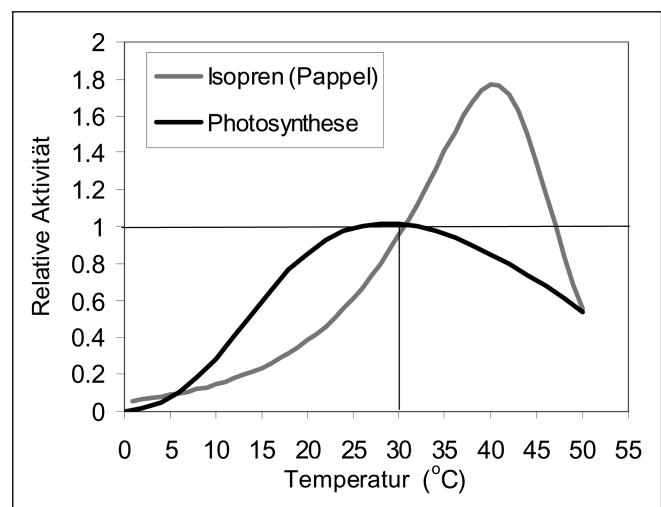


Abb. 1

Abhängigkeit der Photosynthese und der Aktivität des Enzyms Isopren-Synthase von der Temperatur. (Bezugstemperatur ist 30°C, Daten aus Untersuchungen an Pappel, SCHNITZLER et al., 2005).

Dependency of photosynthesis and isoprene synthase activity on temperature (reference temperature is 30°C, data from poplar investigations by SCHNITZLER et al., 2005).

*) Karlsruher Institut für Technologie (KIT), Institut für Meteorologie und Klimaforschung/Institute for Meteorology and Climate Research (IMK-IFU), Kreuzackbahnstraße 19, D-82467 Garmisch-Partenkirchen. E-Mail: ruediger.grote@kit.edu

eines Sicherheitsventils). Außerdem wird spekuliert, ob die Freisetzung von Isoprenoiden nicht lediglich ein Abfallprodukt auf dem Stoffwechselweg zu komplexeren Molekülen darstellen könnte (OWEN und PEÑUELAS, 2005). Diese Hypothese wird allerdings von physiologischer wie auch evolutionsbiologischer Seite zurückgewiesen (PICHESKY et al., 2006; SHARKEY et al., 2008).

2.2 Funktionen für das Ökosystem

Flüchtige Substanzen eignen sich sehr gut als Botenstoffe für die Kommunikation sowohl zwischen einzelnen Pflanzenindividuen wie auch zwischen Pflanzen und Insekten. Auch hier spielen Isoprenoide die bedeutendste Rolle. Pflanzen versuchen mittels VOC insbesondere bestäubende und Samen verbreitende Insekten anzulocken (DUDAREVA und PICHESKY, 2000). Viele Blütenpflanzen tun dies so intensiv, dass selbst der Mensch Blumen an ihrem Geruch erkennen kann. Wie die bestäubenden Insekten finden aber auch Parasiten und Schädlinge wie z.B. der Borkenkäfer über VOC-Emissionen zum Ziel (REDDEMANN und SCHOPF, 2005).

Nicht ganz so bekannt ist, dass flüchtige Substanzen von Pflanzen auch zur direkten und indirekten Verteidigung gegen Fraßfeinde und Parasiten eingesetzt werden. Dabei werden die VOC in der Regel erst freigesetzt, wenn ein Angriff erfolgt. Zum Beispiel reagieren sowohl die Rot- als auch die Sitkafichte auf Borkenkäferbefall mit verstärkter Produktion bestimmter Isoprenoide, die möglicherweise die Widerstandskraft dieser Bäume signalisiert und damit weitere Angreifer abschreckt (MILLER et al., 2005). Auch eine indirekte Verteidigung ist bei verschiedensten Pflanzenarten nachgewiesen worden (PARE und TUMLINSON, 1999). Bei der Waldkiefer zum Beispiel führt die Eiablage der Kiefernbuschhornblattwespe zur Emission von VOC, die Eiparasiten anlocken (HILKER et al., 2002).

Es kommt sogar vor, dass solche Verteidigungsmaßnahmen anlaufen, noch bevor der erste Angriff überhaupt erfolgt ist. Dies kann dann der Fall sein, wenn noch nicht betroffene Individuen die stressbedingt emittierten VOC von Nachbarindividuen wahrnehmen und auf sie in ähnlicher Weise reagieren, als ob sie selber bereits befallen worden wären (BALDWIN et al., 2006).

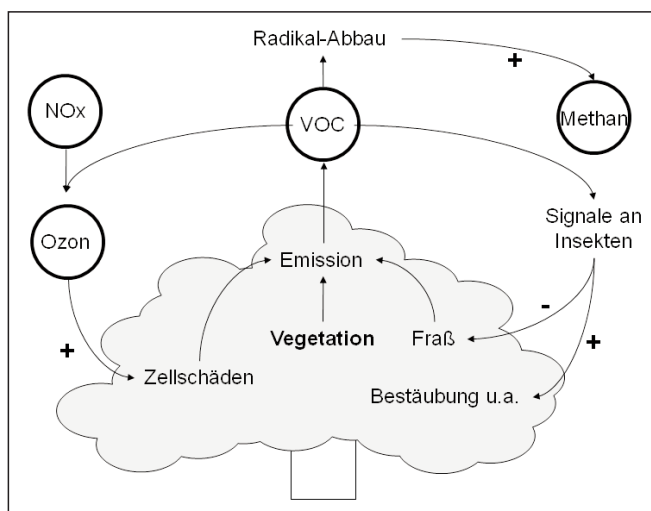


Abb. 2

Interaktionen von VOC in der Umwelt.
Interactions of VOC with the environment.

2.3 Regionale und Globale Bedeutung

Wie bereits oben erwähnt, übersteigen auf der globalen Skala VOC-Emissionen aus der Biosphäre die vom Menschen erzeugten quantitativ bei Weitem. Zudem ist die Reaktivität von BVOC in der Regel höher als die anderer VOC, so dass sie eine bedeutende Rolle bei luftchemischen Prozessen in der unteren Troposphäre und der atmosphärischen Grenzschicht spielen (z.B. STEINBRECHER und KOPPMANN, 2007). Einer dieser Prozesse führt bei Anwesenheit von Stickoxiden zur Bildung von Ozon. Beispielsweise wird der Anteil an der Ozonbildung, der auf BVOC zurückgeht in einer griechischen Studie auf 60% geschätzt (TSIGARIDIS und KANAKIDOU, 2002). Das Zusammenspiel von BVOC und Stickoxiden bedingt übrigens, dass die höchsten Ozon-Konzentrationen im Sommer weder in der Stadt (in der die VOC limitierend sind) noch im Wald (wo nur wenige Stickoxide vorkommen), sondern im stadtnahen Umland zu finden sind (KLEMM et al., 2000). Die Eigenschaften der Vegetation hinsichtlich ihrer Fähigkeit, VOC zu emittieren, spielt also eine wichtige Rolle für die Luftqualität.

Obwohl die meisten BVOC in der Atmosphäre zu CO₂ oxidiert werden, ist diese Menge gegenüber dem ansonsten frei gesetzten CO₂ gering. Daher wird der direkte Beitrag zum Treibhauseffekt als vernachlässigbar angesehen. Bei Oxidation von VOC werden allerdings Hydroxyl- und Peroxy-Radikale verbraucht, die ansonsten den Abbau von anderen Spurenstoffen, insbesondere Methan, bewirkt hätten. Die Wirkung von Methan als Treibhausgas ist um das 20-fache stärker als die von CO₂ und seine Lebensdauer in der Atmosphäre beträgt zwischen 9 und 15 Jahren. Man schätzt, dass sich diese Lebensdauer durch den indirekten Einfluss des BVOC-Abbaus um etwa 15% erhöht und den Treibhauseffekt dadurch signifikant verstärkt (POISSON et al., 2000).

Neben der Luftqualität und dem indirekten Einfluss auf den Treibhauseffekt spielen BVOC eine wichtige Rolle bei der Bildung von Aerosolen. Dies sind schwebende Tröpfchen mit organischen Einschlüssen, die sich auf die Strahlungsdurchlässigkeit der Atmosphäre auswirken und Kondensationskeime für die Wolkenbildung darstellen. Sie haben damit eine wichtige Funktion im Strahlungshaushalt und für die Niederschlagsverteilung der Erde. Über der USA wurde die Emission von BVOC als entscheidend für die Veränderungen der atmosphärischen Durchlässigkeit identifiziert (GOLDSTEIN et al., 2009). Allerdings ist die Wirkung von der Zusammensetzung der BVOC abhängig. So fanden KIENDLER-SCHARR et al. (2009) eine Verminderung von Aerosolen durch die Emission von Isopren.

3. UMWELTABHÄNGIGKEIT DER BVOC-EMISSION

Die verschiedenen Arten der Bildung von VOC in Pflanzen ist mehrfach zusammenfassend beschrieben worden (z.B. in ZIMMER, 1997; KREUZWIESER et al., 1999; KESSELMEIER und STAUDT, 1999). Die meisten BVOC werden in den Chloroplasten der Pflanzenzellen gebildet (insbesondere die Isoprenoide). Sie können anschließend sowohl sofort (direkt) emittiert als auch in Speicherstrukturen eingelagert werden.

Die großen Unsicherheiten bei der Vorhersage von BVOC-Emissionen resultieren aus der Vielzahl an Faktoren, die ihre Bildung und Freisetzung beeinflussen. Die bedeutendsten dieser Faktoren sind Licht und Temperatur, worauf als erstes SANADZE und KALANDAZE (1966) hingewiesen haben. TINGEY et al. (1980) haben diese Abhängigkeit erstmals mathematisch beschrieben und MONSON und FALL (1989) haben auf die enge Beziehung zur Photosynthese hingewiesen. Diese Beziehung geht auf die Bereitstellung von Ausgangsmolekülen durch die Photosynthese zurück. Bei Lichtstärken, bei denen die Photosynthese gesättigt ist, steigt auch die BVOC-Emission daher nicht weiter an. Die Temperaturabhängigkeit ist etwas komplizierter. Bei direkt emittierten VOC resultiert sie aus

der Temperatur-Sensitivität der Enzymaktivität; letztere weist in der Regel ein Maximum im Bereich von etwa 40°C auf (Abb. 1). Bei BVOC, die aus Speicherorganen stammen, folgt die Emission den physikalischen Regeln der Verdampfung und steigt daher exponentiell mit der Temperatur an.

Unter gleichen Umweltverhältnissen sind die Emissionen nicht an allen Blättern oder Nadeln einer Art gleich, sondern hängen von deren „Erfahrung“ ab. Die Emissionspotentiale (d.h. die Emission, die bei 30°C und 1000 µmol m⁻² photosynthetisch aktiver Strahlung stattfindet) sind daher je nach Jahreszeit und der Position der Organe an der Pflanze verschieden.

Ein anderer Einfluss auf die BVOC-Emission, der insbesondere im Zuge der zu erwartenden Klimaveränderung stark diskutiert wird, ist Trockenstress (MONSON et al., 2007). Während geringfügige oder nur kurzzeitig auftretende Trockenheit die Emission von Isoprenoiden nicht wesentlich beeinträchtigt, reduziert dauerhafter Wassermangel die VOC-Produktion deutlich. Dies hängt offenbar mit der über längere Zeit hinweg stark eingeschränkten Photosynthese unter diesen Bedingungen zusammen (GROTE et al., 2009). Des Weiteren werden Abhängigkeiten der BVOC-Emission vom Kohlendioxidgehalt der Luft und der Stickstoffkonzentration in den Blättern diskutiert (siehe GROTE und NIINEMETS, 2008).

Entsprechend ihrer direkten und indirekten Verteidigungsfunktion werden BVOC-Emissionen auch durch Insektenangriffe oder Pilzbefall (z.B. MILLER et al., 2005) induziert. Einige dieser Faktoren wirken einfach auf Grund einer Verletzung der Speicher und der daraus resultierenden Verminderung des Verdampfungswiderstandes. Allerdings konnte auch die Aktivierung spezifischer Enzyme, die zur Bildung von BVOC notwendig sind (Induktion), durch den Einfluss von Ozon oder Insekten nachgewiesen werden (BLANDE et al., 2007).

Weniger bedeutende abiotische Stressoren die ebenfalls die Bildung von VOC anregen können sind UV-Strahlung (z.B. HARLEY et al., 1996), und die Ozonkonzentration in der Luft (z.B. BLANDE et al., 2007). Vermutlich besteht auch eine negative Korrelation zwischen VOC-Produktion und dem Versorgungsgrad einer Pflanze mit Stickstoff und CO₂. Insbesondere der CO₂-Effekt hat besondere Aufmerksamkeit erzielt (ROSENSTIEL et al., 2003). Die Ergebnisse sind aber bis heute widersprüchlich und der Mechanismus unklar.

4. DIE BEDEUTUNG FORSTLICHER ENTSCHEIDUNGEN

Wie oben dargestellt, hängt die BVOC-Emission stark von Temperatur und Lichtintensität ab. Zu einem geringeren Maß sind auch CO₂- und Ozon-Konzentrationen der Luft, UV-Strahlung und die Stickstoffversorgung beteiligt. Alle diese Faktoren werden im Zuge der erwarteten Klimaveränderung beeinflusst (IPCC, 2007), wobei die Ausprägungen der Veränderungen regional stark unterschiedlich sein können. Die BVOC-Emissionen werden durch die steigenden Temperaturen im Allgemeinen wohl höher ausfallen als bisher (KEENAN et al., 2009), wobei erhöhte CO₂-Konzentrationen und gegebenenfalls verminderte Wasser- und Nährstoffversorgung diesem Trend entgegenwirken könnten (ARNETH et al., 2007). Eine positive Rückkopplung könnte dagegen zwischen BVOC-Emission und Ozonkonzentration entstehen (LERDAU, 2007).

KELLOMÄKI et al. (2001) haben gezeigt, dass eine Artenverschiebung als indirekte Folge einer Klimaveränderung stärkere Auswirkungen auf die BVOC-Emission haben kann als die direkten Wirkungen. Möglicherweise noch wichtiger für die Konzentration von biogenen VOC in der Luft könnten aber zwei weitere Einflüsse sein: Zunehmende Insektengradationen und Landnutzungsänderungen:

Steigende Temperaturen erhöhen die Gefahr von Massenvermehrungen und Insektenkalamitäten (VOLNEY und FLEMING, 2000).

Dies resultiert zu einem aus der längeren und verstärkten Aktivität der Insekten, die dadurch die Anzahl ihrer Reproduktionszyklen pro Jahr steigern können (siehe z.B. AYRES und LOMBARDO, 2000). Insektenangriffe können sich über größere Regionen erstrecken und führen zu BVOC-Emissionen, die kurzfristig um Größenordnungen erhöht sein können (PRIEME et al., 2000). Finden diese Entwicklungen in stadtnahen Gebieten (d.h. bei Vorhandensein von starken Stickoxid-Quellen wie z.B. dem Straßenverkehr) statt und gehen mit starker Sonneneinstrahlung einher, sind erhöhte Ozonkonzentrationen zu erwarten – mit negativen Folgen für Mensch, Natur und Landwirtschaft. Dieser Entwicklung kann nur mit konsequenten waldbaulichen und forstwirtschaftlichen Maßnahmen entgegen getreten werden, die geeignet sind, die Wahrscheinlichkeit für Insektengradationen gering zu halten.

Ein ähnliches Problem kann entstehen, sollte sich die Landnutzung im Zuge der Klimaveränderung oder politischer Zielstellungen so verändern, dass vermehrt VOC emittierende Pflanzenarten angebaut werden (LATHIERE et al., 2006). Dies betrifft vor allem die Anlage großflächiger Plantagen mit schnell wachsenden Pflanzenarten, denn fast alle dieser Arten wie z.B. Pappeln und Weiden gehören zu den besonders starken Emittenten (KESSELMEIER und STAUDT, 1999). Die Arten, die diesen Anpflanzungen zum Opfer fallen würden, insbesondere Buchen und Fichten, weisen dagegen ein eher mäßiges Emissionspotential auf. Simulationen zeigen, dass dies signifikante Auswirkungen auf die BVOC-Emissionen in Teilen Europas haben kann (ARNETH et al., 2008b).

Dabei muss nicht unbedingt auf Baumartenwechsel verzichtet werden. Durch genetische Manipulation ist es zum Beispiel bereits heute gelungen, Pappelvarianten zu erzeugen, denen die physiologischen Anlagen zur VOC-Emission fehlen (BEHNKE et al., 2007). Allerdings ist es möglich, dass durch eine fehlende Emissionsfähigkeit wichtige Funktionen bezüglich der Hitzestresstoleranz oder Parasitenabwehr nicht mehr in vollem Umfang aufrechterhalten werden können. Dies würde die Gefahr von Zuwachsverlusten erhöhen. Es ist aber bisher nicht klar, ob und unter welchen Bedingungen zum Beispiel die genannten Pappelvarianten gleiche (oder sogar bessere) Wuchsergebnisse erzielen als ihre Ausgangsformen. Auch die Folgen natürlicher Reduktion von BVOC-Emissionsfähigkeit, wie zum Beispiel durch zunehmende Trockenheit, Ernährung oder CO₂-Konzentration, für die Anfälligkeit von Bäumen gegenüber Fraßfeinden und Parasiten sind bisher noch nicht quantifiziert.

5. FORSCHUNGSAUFGABEN

Aus den erwarteten Umweltveränderungen ergeben sich Forschungsaufgaben im Bereich Züchtung, Genetik und Versuchspflanzenanbau. Als Entscheidungshilfe über die Anbaueignung von Baumarten könnten Modelle wichtige Hilfsmittel sein. Sie müssten allerdings sowohl Ertrag als auch Luftqualität unter Berücksichtigung des BVOC-Einflusses abschätzen können. Welche Modelle stehen zur Unterstützung dieser Aufgabe bereit? Und welche Anforderungen müssen an zukünftige Modellentwicklungen gestellt werden?

1) Um beurteilen zu können, ob VOC-Emissionen eine positive Wirkung auf die Entwicklung von Pflanzen und Ökosystemen haben ist es notwendig, ihre Bildung in Abhängigkeit von den relevanten Umweltbedingungen verlässlich zu beschreiben (MONSON et al., 2007). Die Abhängigkeit von Temperatur und Strahlung ist dabei gut verstanden (z.B. GUENTHER et al., 1993). Seit einiger Zeit gibt es auch Modelle, die die Emission in enger Verbindung mit anderen physiologischen Prozessen beschreiben (z.B. NIINEMETS et al., 1999). Damit können die Kohlenstoff- und Energiekosten der BVOC-Produktion in Abhängigkeit von CO₂-Konzentration (ARNETH et al., 2007), Trockenheit (GROTE et al., 2009) und vielleicht bald auch anderer Faktoren quantifiziert werden. Allerdings,

gibt es gerade bei den heimischen Baumarten noch erhebliche Unsicherheiten bezüglich der Emissionspotentiale, deren Angaben häufig um mehr als eine Größenordnung schwanken (siehe z.B. KESSELMEIER und STAUDT, 1999). Schwieriger ist es, mit der Bestimmung des Nutzens der VOC-Emission. Bisher kann noch kein Modell vorhersagen ob, wie und unter welchen Bedingungen sich die Produktionsleistung einer Pflanze durch VOC-Emission verändert. Neuere Untersuchungen versuchen allerdings solche Quantifizierungen (z. B. an Pappel, BEHNKE et al., 2007).

2) Klare Defizite gibt es bei der Bestimmung des Nutzens von BVOC-Emissionen auf der Ökosystem-Ebene. Während statistische Ansätze zur Beschreibung von Insekteneinflüssen überwiegen, gibt es z.B. bisher nur wenige Modelle, die Fraßschäden in Abhängigkeit von sich dynamisch verändernden physiologischen Bedingungen quantifizieren. Auch Modelle, die Isoprenoide bei der Modellierung der Populationsdynamik von Insekten berücksichtigen sind eher selten (z.B. NAULT et al., 1999). Allerdings haben WOLF et al. (2008) bereits versucht, direkte und indirekte Folgen von Insektenbefall mit Hilfe eines dynamischen Ökosystemmodells abzuschätzen.

3) Bei der Modellierung der Luftqualität werden heute bereits BVOC-Emissionen berücksichtigt. Die Umweltabhängigkeit der Emissionsintensität stützt sich auf die Modelle der Blattebene und weist dementsprechend die oben beschriebenen Entwicklungen auf (siehe z.B. HEALD et al., 2008). Eine Berücksichtigung von Rückkopplungen (z.B. Auswirkungen einer höheren Ozonkonzentration auf die Emission) gibt es bisher aber noch nicht.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Emissionen von Kohlenwasserstoffen aus der Vegetation (BVOC), insbesondere von Wäldern, haben physiologische, ökosystemare und globale Bedeutungen: Sie schützen empfindliche Gewebestrukturen, dienen der Kommunikation zwischen Pflanzen und Insekten und spielen eine wichtige Rolle für die Luftqualität. Dabei tragen sie indirekt auch zur Erhöhung der Menge globaler Treibhausgase (insbesondere Methan) in der Atmosphäre bei. Die Stärke zukünftiger Emissionen hängt von verschiedenen Faktoren ab, von denen erwartet wird, dass sie sich in der Zukunft verändern. Der Mensch beeinflusst die BVOC-Emission und damit ihre Wirkungen vor allem durch Landnutzungsänderungen, die Auswahl von Baumarten in Aufforstungsprogrammen sowie durch verschiedene Maßnahmen zur Schädlingsbekämpfung. Vor großen Herausforderungen steht in diesem Zusammenhang die integrierte Modellierung zur Wirkung von BVOC im Ökosystem und in der Atmosphäre.

7. Summary

Title of the paper: *The relation between volatile carbon emissions from forests, and forestry under future climate conditions.*

Biogenic emissions of organic compounds (BVOC) are of physiological, ecological, and global importance: They protect sensitive plant tissues from being damaged, serve for communication between plants and insects, and take part in numerous tropospheric chemistry processes. Doing so, they indirectly increase the amount of greenhouse gases (particularly methane) in the atmosphere. The intensity of emissions depends thus on many factors that all are assumed to change in the near future. Humans are impacting BVOC emissions and with it the environment mainly through land use change and reforestation programs and various measures for pest control. Great challenges pose integrated modeling approaches needed for projections of the impact of BVOC emissions on ecological process within ecosystems and on regional air quality.

8. Résumé

Titre de l'article: *Quel rôle jouent les émissions de gaz carbonique provenant des forêts pour la foresterie du futur?*

Les émissions de gaz carbonique provenant de la végétation (BVOC), en particulier des forêts, ont des conséquences dans le domaine de la physiologie, des écosystèmes et de la planète: elles protègent les tissus sensibles des plantes, servent à la communication entre plantes et insectes et jouent un rôle important en ce qui concerne la qualité de l'air. Ce faisant elles contribuent indirectement aussi à l'augmentation de la quantité, à l'échelle planétaire, de gaz à effet de serre (en particulier du méthane) dans l'atmosphère. L'importance des émissions à venir dépend de divers facteurs dont on s'attend à ce qu'ils varient dans le futur. L'homme influence les émissions de BVOC et par conséquent leurs effets surtout par des modifications de l'utilisation du territoire, par le choix des essences dans les programmes de reboisement ainsi que par diverses mesures prises dans la lutte contre les déprédateurs. Face à ces grands défis se posent dans ce contexte les possibilités de la modélisation intégrée pour étudier l'action des BVOC dans l'écosystème et dans l'atmosphère.

R. K.

9. Literatur

- ARNETH, A., Ü. NIINEMETS, S. PRESSLEY, J. BÄCK, P. HARI, T. KARL, S. NOE, I. C. PRENTICE, D. SERCA, T. HICKLER, A. WOLF und B. SMITH (2007): Process-based estimates of terrestrial ecosystem isoprene emissions: incorporating the effects of a direct CO₂-isoprene interaction. *Atmos. Chem. Phys.* **7**, 31–53.
- ARNETH, A., R. K. MONSON, G. SCHURGERS, Ü. NIINEMETS und P. I. PALMER (2008a): Why are estimates of global isoprene emissions so similar (and why is this not so for monoterpenes)? *Atmos. Chem. Phys.* **8**, 4605–4620.
- ARNETH, A., G. SCHURGERS, T. HICKLER und P. A. MILLER (2008b): Effects of species composition, land surface cover, CO₂ concentration and climate on isoprene emissions from European forests. *Plant Biol.* **10**, 150–162.
- AYRES, M. P. und M. J. LOMBARDO (2000): Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment* **262**, 263–286.
- BALDWIN, I. T., R. HALITSCHKE, A. PASCHOLD, C. C. VON DAHL und C. A. PRESTON (2006): Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking Trees" in the genomics era. *Science* **311**, 812–815.
- BEHNKE, K., B. EHLING, M. TEUBER, M. BAUERFEIND, S. LOUIS, R. HÄNSCH, A. POLLE, J. BOHLMANN und J.-P. SCHNITZLER (2007): Transgenic, non-isoprene emitting poplars don't like it hot. *The Plant Journal* **51**, 485–499.
- BLANDE, J. D., P. TIIVA, E. OKSANEN und J. K. HOLOPAINEN (2007): Emission of herbivore-induced volatile terpenoids from two hybrid aspen (*Populus tremula* x *tremuloides*) clones under ambient and elevated ozone concentrations in the field. *Global Change Biol.* **13**, 2538–2550.
- DUDAREVA, N. und E. PICHERSKY (2000): Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiol.* **122**, 627–633.
- DUDAREVA, N., F. NEGRE, D. A. NAGEGOWDA und I. ORLOVA (2006): Plant volatiles: Recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Science* **25**, 417–440.
- GROTE, R. und Ü. NIINEMETS (2008): Modeling volatile isoprenoid emissions – A story with split ends. *Plant Biol.* **10**, 8–28.
- GROTE, R., A. V. LAVOIR, S. RAMBAL, M. STAUDT, I. ZIMMER und J.-P. SCHNITZLER (2009): Modelling the drought impact on monoterpene fluxes from an evergreen Mediterranean forest canopy. *Oecologia* **160**, 213–223.
- GOLDSTEIN, A. H., C. D. KOVEN, C. L. HEALD und I. Y. FUNG (2009): Biogenic carbon and anthropogenic pollutants combine to form a cooling haze over the southeastern United States. *PNAS*, doi:10.1073/pnas.0904128106.
- GUENTHER, A., P. ZIMMERMAN, P. HARLEY, R. MONSON und R. FALL (1993): Isoprene and monoterpene emission rate variability: Model evaluations and sensitivity analysis. *J. Geophys. Res.* **98**, 12609–12617.
- HARLEY, P., A. GUENTHER und P. ZIMMERMAN (1996): Effects of light, temperature and canopy position on net photosynthesis and isoprene emission from sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) leaves. *Tree Physiol.* **16**, 25–32.
- HEALD, C. L., D. K. HENZE, L. W. HOROWITZ, J. FEDDEMA, J. F. LAMARQUE, A. GUENTHER, P. G. HESS, F. VITT, J. H. SEINFELD, A. H. GOLDSTEIN und I. FUNG (2008): Predicted change in global secondary organic aerosol concentrations in response to future climate, emissions, and land use change. *J. Geophys. Res.-Atmosph.* **113**, doi:10.1029/2007JD009092.
- HILKER, M., C. KOBBS, M. VARMA und K. SCHRANK (2002): Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. *J. Exp. Biol.* **205**, 455–461.
- IPCC, Working Group II. Climate Change (2007): Climate change impacts, adaptation and vulnerability. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 2007.

- KEENAN, T., Ü. NIINEMETS, S. SABATÉ, C. GRACIA und J. PEÑUELAS (2009): Process based inventory of isoprenoid emissions from European forests: model comparisons, current knowledge and uncertainties. *Atmos. Chem. Phys.* **9**: 4053–4076.
- KELLOMÄKI, S., I. ROUVINEN, H. PELTOLA, H. STRANDMAN und R. STEINBRECHER (2001): Impact of global warming on the tree species composition of boreal forests in Finland and effects on emissions of isoprenoids. *Global Change Biol.* **7**, 531–544.
- KESSELMIEER, J. und M. STAUDT (1999): Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *J. Atmos. Chem.* **33**, 23–88.
- KIENDLER-SCHARR, A., J. WILDT, M. DEL MASO, T. HOHAUS, E. KLEIST, T. F. MENTEL, R. TILLMANN, R. UERLINGS, U. SCHURR und A. WAHNER (2009): New particle formation in forests inhibited by isoprene emissions. *Nature* **461**: 381–384.
- KLEMM, O., W. R. STOCKWELL, H. SCHLAGER und M. KRAUTSTRUNK (2000): NO_x or VOC limitation in East German ozone plumes? *J. Atmos. Chem.* **35**, 1–18.
- KREUZWIESER, J., J.-P. SCHNITZLER und R. STEINBRECHER (1999): Biosynthesis of organic compounds emitted by plants. *Plant Biol.* **1**, 149–159.
- LATHIERE, J., D. A. HAUGLUSTAINE, A. D. FRIEND, N. NOBLET-DUCOUDRE, N. VIOVY und G. A. FOLBERTH (2006): Impact of climate variability and land use changes on global biogenic volatile organic compound emissions. *Atmos. Chem. Phys.* **6**, 2129–2146.
- LERDAU, M. (2007): A positive feedback with negative consequences. *Science* **316**, 212–213.
- LORETO, F. und V. VELIKOVA (2001): Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. *Plant Physiol.* **127**, 1781–1787.
- MILLER, B., L. L. MADILAO, S. RALPH und J. BOHLMANN (2005): Insect-induced conifer defense. *Plant Physiol.* **137**, 369–382.
- MONSON, R. K. und R. FALL (1989): Isoprene emission from aspen leaves. *Plant Physiol.* **90**, 267–274.
- MONSON, R. K., N. TRAHAN, T. N. ROSENSTIEL, P. VERES, D. MOORE, M. WILKINSON, R. J. NORBY, A. VOLDER, M. G. TJOELKER, D. D. BRISKE, D. F. KARNOSKY und R. FALL (2007): Isoprene emission from terrestrial ecosystems in response to global change: minding the gap between models and observations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*, **365**, 1677–1695.
- NAULT, J. R., J. F. MANVILLE und T. S. SAHOTA (1999): Spruce terpenes: expression and weevil resistance. *Can. J. For. Res.* **29**, 761–767.
- NIINEMETS, Ü., J. D. TENHUNEN, P. C. HARLEY und R. STEINBRECHER (1999): A model of isoprene emission based on energetic requirements for isoprene synthesis and leaf photosynthetic properties for *Liquidambar* and *Quercus*. *Plant Cell Environ.* **22**, 1319–1335.
- OWEN, S. M. und PEÑUELAS, J. (2005): Opportunistic emissions of volatile isoprenoids. *Trends Plant Sci.* **10**, 420–426.
- PARE, P. W. und J. H. TUMLINSON (1999): Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol.* **121**, 325–332.
- PICHERSKY, E., J. P. NOEL und N. DUDAREVA (2006): Biosynthesis of plant volatiles: Nature's diversity and ingenuity. *Science* **311**, 808–811.
- POISSON, N., M. KANAKIDOU und P. J. CRUTZEN (2000): Impact of non-methane hydrocarbons on tropospheric chemistry and the oxidizing power of the global troposphere: 3-dimensional modelling results. *J. Atmos. Chem.* **36**, 157–230.
- PRIEME, A., T. B. KNUDSEN, M. GLASIUŠ und S. CHRISTENSEN (2000): Herbivory by the weevil, *Strophosoma melanogrammum*, causes severalfold increase in emission of monoterpenes from young Norway spruce (*Picea abies*). *Atmos. Environ.* **34**, 711–718.
- REDDERMANN, J. und R. SCHOPF (1996): The importance of monoterpenes in the aggregation of spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae: *Ipinae*). *Entomol. Gener.* **21**, 69–80.
- ROSENSTIEL, T. N., M. J. POTOSNAK, K. L. GRIFFIN, R. FALL und R. K. MONSON (2003): Increased CO₂ uncouples growth from isoprene emission in an agricultural ecosystem. *Nature* **421**, 256–259.
- ROSENSTIEL, T. N., A. L. EBBETS, W. C. KHATRI, R. FALL und R. K. MONSON (2004): Induction of poplar leaf nitrate reductase: A test of extrachloroplast control of isoprene emission rate. *Plant Biol.* **6**, 12–21.
- SANADZE, G. A. und A. N. KALANDAZE (1966): Light and temperature curves of the evolution of C₃H₈. *Fizio. Rast.* **13**, 458–461.
- SANADZE, G. A. (2004): Biogenic Isoprene (A Review). *Russ. J. Plant. Physiol.* **51**, 729–741.
- SCHNITZLER, J.-P., I. ZIMMER, A. BACHL, M. AREND, J. FROMM und R. J. FISCHBACH (2005): Biochemical properties of isoprene synthase in poplar (*Populus canescens*). *Planta* **222**, 777–786.
- SHARKEY, T. D. und E. L. SINGSAAS (1995): Why plants emit isoprene. *Nature* **374**, 769.
- SHARKEY, T. D. und S. YEH (2001): Isoprene emission from plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **52**: 407–436.
- SHARKEY, T. D., A. E. WIBERLEY und A. R. DONOHUE (2008): Isoprene emission from plants: Why and how. *Ann. Bot.* **101**, 5–18.
- SIWKO, M. E., S. J. MARRINK, A. H. DE VRIES, A. KOZUBEK, A. J. M. SCHOOT UITERKAMP und A. E. MARK (2007): Does isoprene protect plant membranes from thermal shock? A molecular dynamics study. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes* **1768**, 198–206.
- STEINBRECHER, R. und R. KOPPMANN (2007): Bedeutung biogener Kohlenwasserstoffe – Biosphäre und Atmosphäre. *Chemie in unserer Zeit* **41**, 286–292.
- TINGEY, D., M. MANNING, L. GROTHAUS und W. BURNS (1980): Influence of light and temperature on monoterpene emission rates from slash pine. *Plant Physiol.* **65**, 797–801.
- TSIGARIDIS, K. und M. KANAKIDOU (2002): Importance of volatile organic compounds photochemistry over a forested area in central Greece. *Atmospheric Environment* **36**, 3137–3146.
- VICKERS, C. E., J. GERSHENZON, M. T. LERDAU und F. LORETO (2009): A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. *Nature Chemical Biology* **5**, 283–291.
- VOLNEY, W. J. A. und R. A. FLEMING (2000): Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agr. Ecosyst. Environ.* **82**, 283–294.
- WOLF, A., M. KOZLOV und T. CALLAGHAN (2008): Impact of non-outbreak insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing climate. *Climatic Change* **87**, 91–106.
- ZIMMER, W. (1997): Funktion und Bedeutung der Isoprenabgabe durch Pflanzen. *Biologie unserer Zeit* **27**, 34–39.