

Landschaftsentwicklung und Umweltforschung

-Schriftenreihe der Fakultät VII

Architektur Umwelt Gesellschaft-

Nr. 119

**Auswirkungen globaler Klimaänderungen auf das
Wachstum und den Gaswechsel (CO₂/H₂O) von
Rotbuchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.)**

Manfred Forstreuter

Berlin 2002

Technische Universität Berlin

Anschrift des Autors:

Priv.-Doz. Dr. Manfred Forstreuter
Technische Universität Berlin
- Institut für Ökologie -
Fachgebiet Landschaftsökologie
Königin-Luise-Str. 22
14195 Berlin
m.forstreuter@tu-berlin.de

ISSN 0173-0495
ISBN 3 7983 1910 3
Vertrieb: Publkationen@ub.tu-berlin.de

Danksagung

Zum Gelingen der Arbeit haben zahlreiche Personen und Institutionen beigetragen. Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. D. Overdieck (Berlin) für die langjährige Unterstützung der vorliegenden Forschungsarbeit in seinem Fachgebiet.

Herrn Jörn Strassemeyer möchte ich für die vertrauensvolle Zusammenarbeit, die zahlreichen Diskussionen und die konstruktive Kritik danken, die zur Entstehung der vorliegenden Arbeit beigetragen haben. Auch Herrn Frank Voß gilt mein besonderer Dank für die Unterstützung bei der Auswertung des umfangreichen wissenschaftlichen Datenmaterials. Ohne die Teamarbeit mit Herrn Strassemeyer und Herrn Voß wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Herrn Prof. Dr. Paul Jarvis, Universität Edinburgh (UK), und Frau Dr. Belinda Medlyn, Universität NSW Sydney (AUS), danke ich für die überaus konstruktive Zusammenarbeit und die wertvollen wissenschaftlichen Diskussionen und Anregungen, die ich im Rahmen unserer wissenschaftlichen Kooperationen erfahren durfte.

Herrn Dr. G. Matteucci, Herrn Prof. Dr. G. Scarascia-Mugnozza und Herrn Prof. Dr. R. Valentini, Universität Tuscia (I), danke ich für die Unterstützung bei den Freilanduntersuchungen in Collelongo, Italien.

Herrn Prof. Dr. J.D. Tenhunen, Frau Dr. E. Falge und Herrn R. Geyer, Universität Bayreuth, danke ich für die Bereitstellung des GASFLUX-Modells und für die zahlreichen Diskussionen und die konstruktive Zusammenarbeit. Mein besonderer Dank gilt in diesem Zusammenhang nochmals Herrn Frank Voß und Herrn Jörn Strassemeyer, die an der Entwicklung des FORSTFLUX-Modells und der Parameterisierung für die Buche maßgeblich mitgewirkt haben. Herrn Prof. Dr. A. Sydow, GMD First Berlin, danke ich für die Unterstützung in einer entscheidenden Phase der Modellentwicklung.

Bei Herrn Dr. Pulz, BFA Hamburg, bedanke ich mich für die Einführungen in die Untersuchungen zur Holzanalyse, insbesondere des Ligningehaltes.

Frau Prof. Dr. A. Polle, Universität Göttingen, und Herr Prof. Dr. H. Rennenberg, Universität Freiburg, möchte ich für die Kooperation im Rahmen weiterführender Ligninuntersuchungen und der Aminosäureanalytik danken.

Besonderer Dank gilt den Mitarbeitern des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem, stellvertretend Herrn Dr. A.-D. Stevens, mit dessen freundlicher Unterstützung ich mittels einer hydraulischen Hebebühne Messungen im Kronenraum des adulten Buchenbestandes durchführen konnte.

Bei Herrn Dirk Rathmann, Elektronikwerkstatt Universität Osnabrück, bedanke ich mich für die Unterstützung bei der Entwicklung der elektronischen Regelungseinheiten während des Aufbaus der Mikrokosmos-Systeme. Herrn Klaus Täubert, FG Verfahrenstechnik, gilt mein Dank

für die Konstruktion der Tropfenzähler.

Mein besonderer Dank gilt aber auch den Studenten, die im Rahmen ihrer wissenschaftlichen Tätigkeiten zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben. Stellvertretend möchte ich Frau Silke Koslowsky, Frau Anneke Bechmann, Frau Rebecca Graaf, Herrn Thorsten Busse und Herrn Matthias Gottlieb nennen.

Bei den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des FG Landschaftsökologie möchte ich mich für engagierte Hilfsbereitschaft bedanken. Insbesondere möchte ich mich bei Frau Elfriede West, Eva Templer und Herrn Ingo Suchland für die technische Unterstützung bei der Durchführung der Forschungsarbeiten bedanken.

Besonders bedanken möchte ich mich bei meiner Frau, Vivian Forstreuter, für die vielen Stunden der Überarbeitung und Durchsicht des Manuskriptes. Ihre fachliche Unterstützung, ihre Rücksicht und Geduld während der Anfertigung dieser Arbeit waren für mich von unermesslichem Wert.

Herrn Prof. Dr. Rainer Matyssek, TU-München, und Herrn Prof. Dr. B.-M. Wilke, TU-Berlin, möchte ich ganz herzlich für die Begutachtung meiner Habilitationsschrift danken.

Diese Forschungsarbeit wurde ermöglicht durch die finanzielle Unterstützung der Europäischen Union im Rahmen der Vorhaben EPOCH (EPOC-0013), ECOCRAFT (ENV4-CT95-0077, IC20-CT96-0028), DYNABEECH (QLRT-1999-1210) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf das Wachstum und den Gaswechsel (CO₂/H₂O) der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in drei Versuchsreihen untersucht. Die Rotbuche wurde aufgrund ihrer Bedeutung und ihres Vorkommens in der gemäßigten Zone Europas ausgewählt. Mit Hilfe der Mikrokosmos-Technik wurden "Modell-Ökosysteme" geschaffen, die auf Dauer einer atmosphärischen CO₂-Konzentration von 350 bzw. 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ausgesetzt waren. In diesen "Modell-Ökosystemen" wurden neben Kurzzeituntersuchungen an Einzelpflanzen Langzeitversuche (bis hin zu 6 Jahren) unter nahezu natürlichen Umweltbedingungen auf der Bestandesebene unternommen. Diese experimentelle Herangehensweise ermöglichte es, Umweltfaktoren wie Temperatur, Strahlung (PPFD), Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit, ebenso wie inter- und intraspezifisches Konkurrenzverhalten der Buche im Kronen- und im Bodenraum in die Untersuchungen einzubeziehen. Ergebnisse von Einzelblattmessungen konnten direkt integriert und mit Messungen des gesamten Kronendaches verglichen werden. Messungen im Kronenraum von adulten Buchenbeständen dienten dem Vergleich zu den Mikrokosmen.

Zur Simulation des Gaswechsels in Buchenbeständen wurde ein mechanistischer Ansatz verfolgt, mit dem die ökophysiologischen Teilprozesse in einem Bestandesgaswechselmodell FORSTFLUX abgebildet werden konnten. Dieses mechanistische Modell FORSTFLUX wurde mit Hilfe der aus der Mikrokosmos-Technik gewonnenen Parametersätze an juvenilen und adulten Buchenbeständen auf der Bestandesebene parameterisiert und validiert. In verschiedenen Simulationsläufen wurden die CO₂-Effekte auf den Gaswechsel von Forst-(Wald)-Ökosystemen bei veränderten Umweltbedingungen quantifiziert.

Die kontinuierliche Messreihe der atmosphärischen CO₂-Konzentration am Standort Berlin-Dahlem ergab einen signifikanten jährlichen Anstieg von 4.7 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 1.3% pro Jahr seit 1992.

Bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration war das Wachstum der Rotbuche signifikant zwischen 31% und 81% gefördert, wobei nach dreijähriger Versuchsdauer die höchste und nach sechsjähriger Dauer die niedrigste Biomassenzunahme zu verzeichnen war. Im Trend konnte anfangs ein starker CO₂-Effekt auf das Wachstum beobachtet werden, der sich im Laufe des Experimentes abschwächte. Die ontogenetische Entwicklung der Buche verlief bei erhöhter CO₂-Konzentration schneller als bei Kontrollpflanzen normaler CO₂-Konzentration. Die Biomassenallokation der Buchenpflanzen war zu gleichen Zeitpunkten signifikant verschieden, jedoch waren die Allokationsmuster der Biomasse bei gleich großen Buchenpflanzen der verschiedenen CO₂-Wachstumskonzentrationen identisch. Die Gesamtstickstoffaufnahme war bei erhöh-

ter CO₂-Konzentration um bis zu 40% gesteigert. In den Beständen erhöhter CO₂-Konzentration war die Wurzeldichte generell höher, wobei die Feinwurzelmasse um 84% zunahm.

Durchschnittlich wurden zwischen 73% und 77% des Blattstickstoffs während der Laubverfärbung aus den Blättern transloziert, wobei die Stickstoffgehalte der Laubstreu bei erhöhter CO₂-Konzentration bezogen auf die Blattmasse bzw. die Blattfläche im Vergleich signifikant um 21% bzw. 17% geringer waren. Die Laubstreu des Modell-Ökosystems wies bei erhöhter CO₂-Konzentration im Trend geringere Abbauraten auf.

Aus den vorliegenden Untersuchungen wurde eine Nettoprimärproduktion der juvenilen Buchenbestände von 0.81 kg m⁻² a⁻¹ bei der derzeit aktuellen atmosphärischen CO₂-Konzentration ermittelt. Bei der annähernd doppelten CO₂-Konzentration stieg die NPP um 46% auf 1.18 kg m⁻² a⁻¹ an.

Bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration waren der Blattflächenindex und die Blattflächenverteilung innerhalb des Kronenraumes bei ausreichender Nährstoff- und guter Wasserverfügbarkeit verändert. Nach drei- bzw. vierjährigem Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration nahmen die Blattflächenindices der juvenilen Buchenbestände zwischen 48% und 62% zu. Bei verringerter Nährstoff- und guter Wasserverfügbarkeit war dieser CO₂-Effekt nicht nachweisbar.

Aus den phänologischen Untersuchungen an der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) war kein direkter Einfluss einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf den Austriebstermin und auf den Termin des Laubfalles nachweisbar. Mit steigender Temperatur jedoch war der Termin der Blattentfaltung linear verschoben. Bei einem mittleren Temperaturanstieg um 1°C war ein um 2 Tage früherer Beginn des Laubaustriebes und ein um bis zu 4 Tage verspäteter Termin des Laubfalles zu beobachten.

Die Langzeituntersuchungen an der Buche ergaben Steigerungen der Nettophotosyntheseraten (A_n) der Blätter bei erhöhter CO₂-Konzentration um durchschnittlich 50% - 80%. Die Variabilität der Nettophotosyntheseraten war auf Unterschiede in den Stickstoffgehalten der Blätter zurückzuführen. Auch wirkte sich die unterschiedliche Struktur des Kronenraumes der Bestände auf die Nettophotosyntheseraten der einzelnen Blätter aus.

Die Photosyntheseparameter J_{max} und V_{cmax} wiesen in allen Versuchsjahren und über alle Altersstufen eine artspezifische Abhängigkeit zum Blattstickstoffgehalt auf, die unbeeinflusst von der CO₂-Wachstumskonzentration war. Für die Buche wurden J_{max} -Werte von 52.2 (350) bzw. 51.2 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und V_{cmax} -Werte von 33.5 (350) bzw. 31.7 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C bestimmt, wobei V_{cmax} und J_{max} zueinander in einem festen Verhältnis von 0.62-0.64 standen, das durch veränderte Umweltbedingungen unbeeinflusst blieb.

Eine Abnahme der RuBisCO-Aktivität bzw. des RuBisCO-Gehaltes ("down-regulation") konnte in dieser Langzeitstudie bei ausreichender Nährstoffversorgung nicht bestätigt werden. Bei einem Blattstickstoffgehalt von 1 g N m⁻² waren die V_{cmax} -Werte mit 31.7 ± 6.1 bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und mit 32.4 ± 6.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nahezu identisch. Die Stickstoff-Nutzungs-Effizienz (NUE, nitrogen use efficiency) war somit bei beiden CO₂-Konzentrationen gleich groß. Die Kohlenhydratgehalte (TNC-Gehalte) der Buchenblätter bei erhöhter CO₂-Konzentration waren zwar signifikant um 30 bzw. 35% erhöht, jedoch blieben die Nettophotosyntheseraten davon unbeeinflusst.

Die Nettophotosyntheseraten fielen bei erhöhtem CO₂-Angebot und mit zunehmender Temperatur deutlich größer aus. Bei normaler CO₂-Konzentration lag das Temperaturoptimum von

A_n im Bereich um 27.7 bis 29.1 °C. Bei erhöhter CO_2 -Konzentration wurde das Temperaturoptimum von A_n erst bei einer höheren Temperatur (um 1-2°C) erreicht.

Die Temperaturoptima der Photosyntheseparameter lagen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ für J_{max} bei 31.1°C bzw. 31.0°C und für V_{cmax} bei 33.2 bzw. 34.4 °C. Sie wiesen zwischen beiden CO_2 -Konzentrationen keine signifikanten Unterschiede auf.

Die Atmungsraten der Blätter, des Stammes sowie der Feinwurzeln unterschieden sich hinsichtlich der CO_2 -Wachstumskonzentrationen nicht signifikant. Der im Temperaturbereich von 10 bis 20°C ermittelte Q_{10} -Wert betrug für die Buchenblätter 2.3 und für den Stamm 1.75.

Die Bodenatmungsraten in den Modell-Ökosystemen ($Q_{10}=2.1$) waren bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant um 34% gesteigert. Diese Unterschiede waren auf die vermehrte Bildung von Feinwurzelmasse zurückzuführen ($R_d \text{ Boden } [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = 0.0027 * \text{FWM [g]} + 2.02$).

Bei erhöhter CO_2 -Konzentration waren die nicht-strukturegebundenen Kohlenhydrate (TNC) der Quellen-Organen (Blätter) bezogen auf die Blattmasse signifikant gesteigert. In den Senkenorganen (Spross, Wurzel) trat dieser CO_2 -Effekt auf die TNC-Gehalte nicht auf. Die Konzentration der TNC war in den Senkenorganen (Spross, Wurzel) unabhängig von der CO_2 -Konzentration und nahm proportional mit der Biomasse zu. Die TNC-Gehalte machten insgesamt 7.4% der Trockenmasse aus.

Die Ligningehalte in Blättern und Wurzeln unterschieden sich in den CO_2 -Begasungsstufen nicht signifikant. In den Sprossachsen konnte dagegen eine signifikante Abnahme des Ligningehaltes nach Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration festgestellt werden.

Die stomatäre Leitfähigkeit sank bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration gegenüber 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ signifikant um durchschnittlich 27%. Kontrollmessungen in juvenilen und adulten Beständen zeigten keine Unterschiede in der Verringerung der stomatären Leitfähigkeit. Eine Akklimatisation der stomatären Leitfähigkeit an eine langfristig erhöhte CO_2 -Konzentration konnte nicht festgestellt werden.

Die Wassernutzungs-Effizienz (WUE) war bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant gesteigert. Bei ausreichender Wasserversorgung nahm der LAI in den Buchenbeständen unter erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant zu. Somit waren die Bilanzen des Wasserhaushaltes aufgrund des erhöhten LAI für die Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nahezu ausgeglichen.

Die Simulationsläufe des FORSTFLUX-Modells, die Veränderungen der Bestandesstruktur berücksichtigten, zeigten, dass die NEF (net ecosystem CO_2 flux) der Buchen-Modell-Ökosysteme nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration in der Jahresbilanz von 20.0 auf 23.4 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ um 17% gegenüber dem Kontrollbestand anstieg, während die Evapotranspiration (ET) nahezu ausgeglichen war. Die Nettophotosynthese der Buchen-Modell-Ökosysteme stieg hierbei um 35% von 87.1 auf 118.8 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ an. Dieser gesteigerte Gewinn wurde aufgrund der erhöhten Atmungsraten nahezu kompensiert. Die größte Rolle spielte dabei die Bodenatmung mit einem Anstieg von 58.4 auf 78.5 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ um 34%, wodurch sie sich als größte CO_2 -Quelle erwies.

Eine erhöhte Umgebungstemperatur (+2°C bzw. +4°C) führte im Modell in der Jahresbilanz zu einer verringerten NEF (-58% bzw. -139%) und gesteigerten ET (11% bzw. 23%) der Buchenbestände. Eine erhöhte Stickstoffverfügbarkeit (+25%, +50%) im Kronenraum bewirkte dagegen eine erhöhte jährliche NEF (45% bzw. 102%), auch die ET der Bestände nahm zu (15% bzw.

30%).

Die Simulationsläufe der NEF bei Veränderung aller drei Standortfaktoren (CO₂, Temperatur und Stickstoff) zeigten, dass sich die gegenläufigen Effekte der Temperatur und des Stickstoffs kompensieren und langfristig eine erhöhte NEF der Bestände begünstigen. Die ET der Buchenbestände wurde bei Veränderung aller drei Umweltfaktoren im Bereich von 5 - 49% gesteigert.

Summary

This work studies the direct effects of increased atmospheric carbon dioxide concentration on growth and gas exchange ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$) of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in three long term investigations. *Fagus* was selected as an indigenous species because of its importance and distribution in Europe. Using the microcosm technique, model ecosystems of juvenile beech stands were exposed to atmospheric CO_2 concentrations of 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Short term and long term investigations (up to six years) were conducted at ambient and elevated CO_2 under field-like conditions. Environmental factors such as temperature, PPFD, nutrients and water, as well as community factors such as intra- and inter-specific competition, both above and below ground, were included in this experimental approach. Parameter values for the key processes were derived from the experimental data on juvenile and adult beech trees at ambient and elevated CO_2 . Results from leaf measurements were directly integrated and compared with the results from whole-canopy measurements.

Ecophysiological processes in beech stands were simulated by a mechanistic modelling approach using the FORSTFLUX model. The parameterised FORSTFLUX model was validated by simulating a set of gas exchange ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$) measurements obtained in 1993 at ambient and elevated CO_2 with microcosms under field conditions. Model simulations of gas exchange were conducted to quantify the likely response of forests to the predicted global changes in climate.

The continuous measurements of the atmospheric CO_2 concentration from 1992 to 1999 showed a significant yearly increase of 4.7 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (1.3 % per year) in Berlin-Dahlem.

Growth of beech was highly enhanced between 31% and 81% by the elevated CO_2 -concentration. Biomass accumulation was highest during the third year and lowest during the sixth year of exposure to elevated CO_2 . Particularly at the beginning of the experiments biomass accumulation was highly enhanced and the CO_2 -effect decreased slightly in the course of the experiments. Ontogeny of beech plants was speeded up so that at any moment over the sixth years growth was larger in elevated CO_2 than in ambient CO_2 . There was no CO_2 effect on allocation of biomass within the beech trees. When trees were compared at the same size rather than at the same time, it was evident that there was no CO_2 effect on the pattern of biomass allocation.

Nitrogen uptake by plants was increased at elevated CO_2 in total by 40%. Fine root mass was significantly stimulated by elevated CO_2 : trees grown in elevated CO_2 had 84% more fine root mass than trees grown in ambient CO_2 .

By the process of nutrient resorption nitrogen (up to 73% and 77%) in green leaves was relocated into the living part of the trees during leaf senescence. Nitrogen content of leaf litter was depleted in elevated CO_2 by 21% (leaf mass basis) and 17% (leaf area basis). Decomposition

rate of leaf litter produced in elevated CO₂ was lower compared with litter produced in ambient air.

NPP (net primary production) of juvenile beech stands was 0.81 kg m⁻² a⁻¹ in ambient CO₂ and was significantly enhanced by 46% to 1.18 kg m⁻² a⁻¹ in elevated CO₂. LAI (leaf area index) and leaf distribution in the canopy profile were affected by growth with no nutrient and water stress at elevated CO₂. LAI was increased in the juvenile beech stands at elevated CO₂ in average by 48% (third year) and by 62% (fourth year). At low nutrient supply and sufficient water availability LAI was hardly affected at elevated CO₂.

Phenological observations showed no difference in dates of bud burst and leaf fall between ambient and elevated CO₂ treatment. A linear effect of temperature on the timing of bud burst and leaf fall was observed. A temperature increase of 1°C advanced the date of bud burst by two days and leaf fall was observed to occur four days later in the seasons.

Net photosynthesis (A_n) was increased by 50 to 80% by elevated CO₂ even after a long period of growth in elevated CO₂. Variability of A_n within a canopy was linearly related to leaf nitrogen and was affected by the different canopy structure of beech stands after growth in ambient and in elevated CO₂.

For all CO₂ treatments and all periods of the investigated beech stands generic relationships were obtained from the experiments between the photosynthetic parameters J_{max} (electron transport capacity) and leaf nitrogen concentration (N_a), and between V_{cmax} (carboxylation capacity) and N_a were obtained from the experiments. J_{max} values were 52.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 51.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and V_{cmax} showed values of 33.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and of 31.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in ambient and elevated CO₂ treatments. V_{cmax} / J_{max} ratio was in the range of 0.62 and 0.64. It was not affected by environmental changes. No down-regulation of the parameters J_{max} and V_{cmax} was observed in the investigations when nutrients were in sufficient supply. Nitrogen use efficiency was at the same level in both CO₂ treatments. Net photosynthesis (A_n) was not affected by increased TNC concentrations in beech leaves of 30% to 35% at elevated CO₂.

Increase of net photosynthesis at elevated CO₂ was higher at elevated temperature. At ambient CO₂ concentration the optimal temperature for A_n ranged between 27.7 and 29.1°C. At elevated CO₂ temperature optimum was changed by 1-2°C to higher temperature values.

Temperature optima of photosynthetic parameters ranged between 31.0°C and 31.1°C for J_{max} and between 33.2 and 34.4°C for V_{cmax} . No differences between the CO₂ treatment were observed.

Dark respiration of leaves, stems and fine roots was not affected by elevated CO₂. Q_{10} values in the temperature range between 10 and 20°C of 2.3 for leaf respiration and 1.75 for stem respiration were observed.

The study also showed that below-ground respiration rates of the model ecosystems were greater under elevated CO₂ treatments. The increase (34%) of below-ground respiration rates was related to the higher amount of fine root mass in model ecosystems, which were grown under high CO₂ treatment, in comparison to model ecosystems grown under ambient CO₂ treatment ($R_{dsoil} [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = 0.0027 * \text{FWM} [\text{g}] + 2.02$).

Total non structural carbohydrate (TNC) content was higher in source organs (leaves) at elevated CO₂ and no differences in the content were observed in sink organs (stem and roots) between the CO₂ treatments. Therefore TNC content in beech, in average 7.4 % of dry mass, was

proportional to the amount of total biomass.

Lignin contents in leaves and roots were not affected by growth under elevated atmospheric CO₂, but stems showed a significant reduction in lignin content at elevated CO₂.

Stomatal conductance showed a significant decrease (27%) in response to growth in elevated CO₂. The response in stomatal conductance to elevated CO₂ did not differ between juvenile and adult beech trees. No acclimation of stomatal conductance to growth in elevated CO₂ was observed in the investigation.

Water use efficiency (WUE) was significantly increased at higher CO₂ concentrations. Leaf area index (LAI) of the model ecosystems was also higher at elevated CO₂ concentration. Therefore the CO₂ effect on stomatal conductance was compensated by the higher LAI, the water budgets of the model ecosystems showed no difference between the CO₂ treatments.

The simulated net ecosystem CO₂ exchange (NEF) of the FORSTFLUX model, which took a change in canopy structure at elevated CO₂ into account, was increased between ambient and elevated CO₂ by 17% from 20.0 mol m⁻² a⁻¹ to 23.4 mol m⁻² a⁻¹. Simulated Evapotranspiration (ET) of the model ecosystems was hardly affected by elevated CO₂. Net photosynthesis simulated by FORSTFLUX for the beech stands showed an increase between ambient and elevated CO₂ by 35 % from 87.1 mol m⁻² a⁻¹ to 118.8 mol m⁻² s⁻¹. The increase in net CO₂ gain at elevated CO₂ was nearly compensated by enhanced system respiration rates. Below-ground respiration (*R_{dsoil}*) was the largest component of CO₂ efflux and increased between ambient and elevated CO₂ treatment by 34% from 58.4 mol m⁻² a⁻¹ to 78.5 mol m⁻² a⁻¹.

The effect of increased temperature (+2 and +4°C) on the simulated fluxes resulted in a strong reduction of NEF and an enhancement of ET (increase of 11% and 23%). Increased nitrogen supply (+25% and +50%) in the canopy was generally predicted to have a large positive effect on NEF (45% and 102%) and on ET (of 15% and 30%).

Model simulations of the synergistic effects of all three environmental factors (CO₂, temperature and nitrogen) showed that a negative response on NEF by increased temperature was overcompensated by a positive response on NEF by increased nitrogen supply. The model results indicated a potentially higher NEF. In addition the values of ET were increased by 5% to 49%.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	I
Zusammenfassung	III
Summary	VII
Inhaltsverzeichnis	XI
Abbildungsverzeichnis	XVII
Tabellenverzeichnis	XXI
1 Einleitung	1
1.1 Die Buche (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	8
2 Material und Methoden	11
2.1 Mikrokosmos-Untersuchungen an juvenilen Buchenbeständen	11
2.2 Vergleichende Untersuchungen in adulten Buchenbeständen	12
2.3 Versuchsanlagen zur CO ₂ -Forschung	14
2.4 Mikrokosmos-Systeme in Berlin-Dahlem	17
2.4.1 Standort	17
2.4.2 Pflanzenmaterial	17
2.4.3 Versuchsreihe 1991 bis 1993	18
2.4.4 Versuchsreihe 1994 bis 1999	19
2.4.5 Versuchsreihe 1997 bis 2000	19
2.4.6 Klima	20
2.4.7 Boden	24
2.4.7.1 Bodenchemische und bodenphysikalische Kennwerte	24
2.4.7.2 Bodenkennwerte des Wasserhaushaltes	25
2.4.8 Mikrokosmos-Systeme	29
2.4.8.1 Klimatisierung	30
2.4.8.2 Mikroklimaparameter und deren Erfassung	31
2.5 Messungen an den juvenilen Buchenbeständen	32
2.5.1 Biomasse- Ernte der Probebäume	32

2.5.2	Bestimmung der Fein- und Grobwurzelmasse	34
2.5.3	Kontinuierliche Messungen von Wachstumsparametern	34
2.5.4	Bestimmung der Bestandesgrundfläche	35
2.5.5	Bestimmung der Blattfläche und des Blattflächenindex	35
2.5.6	Bestimmung des Blattmassenwertes pro Blattflächeneinheit (LMA)	36
2.5.7	Bestimmung der Blattmasse und -fläche auf der Bestandesebene	37
2.6	Bestimmung der Nettoprimärproduktion	38
2.7	Streuabbau von Buchenlaub	39
2.8	Messungen der Strahlungsverteilung in den Beständen	39
2.9	Phänologische Untersuchungen	41
2.9.1	Phänologische Entwicklung des Austriebes der Buche	41
2.9.2	Phänologische Beobachtungen des Blatt- bzw. Laubfalles der Buche	43
2.10	Chemische und biochemische Analysen	44
2.10.1	Bestimmung des Aschegehaltes	44
2.10.2	Bestimmung der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte	45
2.10.3	Bestimmung der TNC-Gehalte	45
2.10.4	Bestimmung des Chlorophyllgehaltes	46
2.10.5	Bestimmung der freien löslichen N-Verbindungen	46
2.10.6	Bestimmung des Ligningehaltes	48
2.11	Gaswechsellmessungen	48
2.12	Gaswechsellmessungen der Teilprozesse	49
2.12.1	Durchführung der Gaswechsellmessungen	52
2.12.2	A_n/C_i -Kurven	52
2.12.3	A_n /PPFD-Kurven	52
2.12.4	A_n /ALVPD- Kurven	54
2.12.5	A_n/θ_b - bzw. Ψ -Kurven	54
2.12.6	Stomatäre Leitfähigkeit	55
2.12.7	Blattatmung ($R_{d\text{ Blatt}}$) in Beziehung zur Temperatur	55
2.12.8	Stammatmung ($R_{d\text{ Stamm}}$) in Beziehung zur Temperatur	55
2.12.9	Bodenatmung ($R_{d\text{ Boden}}$) in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse	57
2.13	Berechnung des CO_2 -Gaswechsels	58
2.13.1	CO_2 und H_2O -Empfindlichkeitsänderung der Differenzmessungen	58
2.13.2	Molare Flussrate	59
2.13.3	Berechnung der Photosyntheserate	59
2.13.4	Berechnung der Transpirationsrate	60
2.13.5	Blattleitfähigkeit (g_s) für H_2O und CO_2	60
2.13.6	Interzelluläre CO_2 -Konzentration	61
2.13.7	Sättigungsdampfdruck (e_{sat}) und Wasserdampfdruckdefizit (VPD)	61
2.13.8	Relative Luftfeuchtigkeit und Taupunkttemperatur	62
2.14	Parameterisierung des Gaswechselmodells	63
2.14.1	CO_2 -Abhängigkeit der Photosynthese	63
2.14.2	Lichtabhängigkeit der Photosynthese	64
2.14.3	Temperaturabhängigkeit der Photosynthese	65

2.14.4	Stomatäre Leitfähigkeit	66
2.14.4.1	Jarvis Ansatz	67
2.14.4.2	Ball-Berry-Leuning Modell	68
2.15	Gaswechsel auf der Bestandesebene	68
2.15.1	Messungen des CO ₂ -Gaswechsels der Modell-Ökosysteme	68
2.15.2	Messungen des Wasserhaushaltes der Modell-Ökosysteme	70
2.16	WUE auf der Basis der Trockensubstanz	72
2.17	Bestandesmodell "FORSTFLUX"	72
3	Ergebnisse	77
3.1	Atmosphärische CO ₂ -Konzentration	77
3.2	Wachstum unter erhöhter CO ₂ -Konzentration	79
3.2.1	Allometrische Beziehungen der Wachstumsparameter	91
3.2.2	Wurzel/Spross-Verhältnis	94
3.2.3	Beziehung zwischen Anzahl der Knospen und ausgebildeten Blättern	97
3.2.4	Beziehung zwischen Stammgrundfläche und Blattfläche	98
3.3	Phytomassenakkumulation	100
3.3.1	Verteilung der Feinwurzelmassen	101
3.3.2	Blattmassen der Bestände	105
3.4	Nettoprimärproduktion	106
3.5	Kronenraumstruktur der Buche	107
3.5.1	Blattflächenindex (LAI) in juvenilen Buchenbeständen	107
3.5.2	Vertikalprofile der Blatttypen in Buchenkronen	113
3.5.2.1	LMA-Profile in juvenilen Buchenbeständen	113
3.5.2.2	LMA-Profile in adulten Buchenbeständen	118
3.5.2.3	Vergleich der LMA-Profile	119
3.5.3	Beziehung zwischen LMA und Blattflächenindex (LAI)	121
3.5.4	Strahlungsprofil in juvenilen und adulten Buchenbeständen	124
3.5.5	Beziehung zwischen PPFD und LAI in juvenilen Buchenbeständen	126
3.5.6	Blattstickstoff und LMA in juvenilen Buchenbeständen	127
3.5.7	Blattstickstoff und LMA in adulten Buchenbeständen	131
3.6	Phänologische Entwicklung der Buche	135
3.6.1	Austrieb und Blattentfaltung juveniler Buchenbestände	135
3.6.2	Blattfall der Buche	139
3.6.3	Länge der Vegetationsperiode juveniler Buchenbestände	142
3.7	Ergebnisse der Chemischen Analysen	143
3.7.1	Kohlenstoffgehalte in den Blättern juveniler und adulter Buchen	143
3.7.2	Kohlenstoffgehalte im Stamm, Ast und Wurzeln juveniler Buchen	145
3.7.3	Stickstoffgehalte in den Blättern juveniler und adulter Buchen	146
3.7.4	Stickstoffgehalte im Stamm, Ast und Wurzeln juveniler Buchen	148
3.7.5	C/N-Verhältnis in den Blättern juveniler und adulter Buchen	150
3.7.6	Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte der Laubstreu	152
3.7.7	TNC-Gehalte	156

3.7.7.1	TNC-Gehalte in den Blättern (Quellen-Organen)	156
3.7.7.2	TNC im Stamm, Ast und Wurzeln (Senken-Organen)	159
3.7.8	Ligningehalte	161
3.7.9	Freie lösliche N-Verbindungen	163
3.8	Streuabbau	163
3.9	Gaswechsellmessungen	165
3.9.1	Nettophotosyntheseraten	165
3.9.1.1	Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)	166
3.9.1.2	CO ₂ -Abhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)	172
3.9.1.3	Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)	179
3.9.2	Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} , J_{max})	181
3.9.3	Stickstoffabhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} , J_{max})	181
3.10	Stomatäre Leitfähigkeit (g_s)	183
3.10.1	Das Jarvis-Prinzip	184
3.10.1.1	Lichtabhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit	184
3.10.1.2	CO ₂ -Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit	185
3.10.1.3	ALVPD-Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit	190
3.10.1.4	Stomatäre Leitfähigkeit und Bodenwassergehalt	190
3.10.1.5	Stomatäre Leitfähigkeit und Blattstickstoffgehalt	192
3.10.2	Das Ball-Berry-Leuning-Prinzip	193
3.11	Temperaturabhängigkeit der Blattatmung (R_d)	197
3.12	Temperaturabhängigkeit der Stammatmung	199
3.13	Bodenatmung in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse	201
3.14	Bestandesgaswechsel	203
3.14.1	CO ₂ -Gaswechselraten (NEF) der Modell-Ökosysteme	203
3.14.2	Atmungsraten der Modell-Ökosysteme	209
3.15	Wasserhaushalt der Modell-Ökosysteme	215
3.15.1	Evapotranspiration der juvenilen Buchenbestände	215
3.15.2	WUE der juvenilen Buchenbestände	232
3.16	Simulationsläufe mit dem FORSTFLUX-Modell	234
3.16.1	Simulationsläufe zur Temperatur- und Stickstoffsensitivität	242
4	Diskussion	247
4.1	Wachstum	247
4.2	Bestandesabfall und Streuabbau	251
4.3	Nettoprimärproduktion (NPP)	253
4.4	Bestandesstruktur	254
4.5	Phänologie	257
4.6	Nettophotosynthese	259
4.7	A_n/C_i -Kurven, V_{cmax} , J_{max} , N	264
4.8	Atmungsraten	266
4.9	TNC	269
4.10	Ligningehalte	271

4.11 Stomatäre Leitfähigkeit und Wasserhaushalt	271
4.12 Modellierung	274
Literaturverzeichnis	279
A	309
Anhang	309
A.1 Verwendete Symbole und Bedeutungen	309
A.2 Messreihe CO ₂ -Konzentration in Berlin Dahlem	314
A.3 Eingabeparameter des FORSTFLUX-Modells	315

Abbildungsverzeichnis

1.1	Atmosphärische CO ₂ -Konzentration in Mauna Loa (1958-1999)	1
1.2	Verbreitungsgebiet der Buche (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	9
2.1	Untersuchungen im Kronenraum juveniler und adulter Buchenbestände	13
2.2	Versuchseinrichtungen in den verschiedenen Arbeitsgruppen	15
2.3	Versuchseinrichtungen in den verschiedenen Arbeitsgruppen	16
2.4	Versuchsanlage auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem	17
2.5	Geografische Lage der Herkunftsgebiete des Saatgutes	18
2.6	Klimadiagramm 1991-2000	20
2.7	Klimatogramme 1991-1994	21
2.8	Klimatogramme 1995-1998	22
2.9	Klimatogramme 1999-2000	23
2.10	Bodenprobe zur Messung der Bodensaugspannungskurve	26
2.11	Desorptionskurve	27
2.12	Expositionsammern Ober- und Unterteil	29
2.13	Kühleinheit an der Rückwand (Nordseite) der Expositionsammern.	30
2.14	Ergebnisse der direkten und indirekten Methode zur LAI-Bestimmung	37
2.15	Streuabbauversuch mit Streuabbaucontainern (Berlin-Dahlem)	40
2.16	Streuabbauversuch mit Streuabbaucontainern (Flecken-Zechlin)	40
2.17	Die Austriebsstadien der Buche	42
2.18	Gewinnung des Xylemsaftes mit Hilfe der Druckbombentechnik	47
2.19	Gaswechsellmessanlage (CMS-400)	49
2.20	Gaswechsellmessanlage (HCM-1000)	50
2.21	Blockschaltbild CMS-400	51
2.22	Blockschaltbild HCM-1000	51
2.23	Gaswechsellmessanlage (HCM-1000) für Stammrespirationmessungen	56
2.24	Gaswechsellmesssystem (LICOR 6400) mit Bodenatmungskammer	57
2.25	Pneumatische Verbindungen in der CO ₂ -Gaswechsellmessanlage	69
2.26	Übersichtsdiagramm des FORSTFLUX-Modells	73
2.27	Vereinfachtes Ablaufdiagramm des FORSTFLUX-Modells	75
3.1	Messreihe der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration in Berlin-Dahlem	77
3.2	Saisonaler Verlauf der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration	78

3.3	Wachstum von <i>Fagus sylvatica</i> L. in der Versuchsreihe 1991-1993	84
3.4	Wachstum von <i>Fagus sylvatica</i> L. in der Versuchsreihe 1997-2000	85
3.5	Wachstum von <i>Fagus sylvatica</i> L. in der Versuchsreihe 1994-1999	86
3.6	Wachstum verschiedener deutscher Provenienzen von <i>Fagus sylvatica</i> L.	89
3.7	Wachstum verschiedener Provenienzen von <i>Fagus sylvatica</i> L.	90
3.8	Beziehungen zwischen BSD und oberirdischer und unterirdischer Biomasse . . .	91
3.9	Beziehungen zwischen BSD und oberirdischer und unterirdischer Biomasse . . .	92
3.10	Beziehung zwischen BSD und DBH und oberirdischer Phytomasse	93
3.11	Beziehungen zwischen DBH und oberirdischer und unterirdischer Biomasse . . .	94
3.12	Wurzel/Spross-Verhältnis in Abhängigkeit vom BSD	96
3.13	Wurzel/Spross-Verhältnis von Jungbuchen und adulten Buchen	97
3.14	Anzahl von Knospen und ausgetriebenen Blättern	98
3.15	Stammgrundfläche und Blattfläche von juvenilen Buchenbeständen	99
3.16	Phytomassenakkumulation der oberirdischen und unterirdischen Organe	100
3.17	Feinwurzelmasse in juvenilen Buchenbeständen	102
3.18	Vertikale Profile der Feinwurzelmassen (Versuchsreihe 1997-2000)	103
3.19	Vertikale Profile der Feinwurzelmassen (Versuchsreihe 1994-1999)	104
3.20	Gesamte Blattmasse von juvenilen Buchenbeständen	105
3.21	Jährliche Stoffproduktion der ober- und unterirdischen Anteile	107
3.22	Blattflächenindex in der Versuchsreihe 1991-1993	108
3.23	Blattflächenindex in der sechsjährigen Versuchsreihe 1994-1999.	109
3.24	Vertikalprofile der Blattflächen nach drei- und vierjährigem Wachstum	110
3.25	Blattflächenverteilung in Beziehung zur relativen Bestandeshöhe	111
3.26	Modellhafte Blattflächenverteilung in Buchenbeständen	112
3.27	LMA in Abhängigkeit von der relativen Bestandeshöhe	114
3.28	Blattmasse und Blattfläche von Buchenblättern im Kronenraum	115
3.29	Histogramme von Blattfläche, Blattmassen und LMA	116
3.30	Histogramme der Blattmassenwerte pro Blattflächeneinheit	117
3.31	LMA-Profile in adulten Buchenbeständen (1997-2000)	119
3.32	LMA-Profile in juvenilen und adulten Buchenbeständen	121
3.33	Beziehung zwischen LMA und cum LAI in juvenilen Buchenbeständen	122
3.34	Abhängigkeit des mittleren LMA vom LAI	123
3.35	Strahlungsprofil innerhalb eines juvenilen und adulten Bestandes	124
3.36	LMA in Abhängigkeit von der einfallende Strahlung (PPFD)	125
3.37	Strahlungsprofil (PPFD) in Abhängigkeit vom kumulativen LAI	126
3.38	Blattstickstoff und LMA in der Versuchsreihe 1991-1993	128
3.39	Blattstickstoff und LMA in der sechsjährigen Versuchsreihe 1994-1999	129
3.40	Blattstickstoff und LMA in der Versuchsreihe 1997-2000	130
3.41	Blattstickstoff und LMA in allen drei Versuchsreihen 1992-2000	130
3.42	Blattstickstoff und LMA im Botanischen Garten Berlin	132
3.43	Blattstickstoff und LMA in Collelongo (Italien)	133
3.44	Blattstickstoff und LMA adulter Buchenbestände	134
3.45	Phänologischer Entwicklungsindex (PEI) in der Versuchsreihe 1991-1993	136

3.46	Phänologischer Entwicklungsindex (PEI) in der Versuchsreihe 1994-1999	137
3.47	Variation des Austriebstermins und mittlere Bodentemperatur	138
3.48	Variabilität des Laubfalles in juvenilen Buchenbeständen	140
3.49	Zeitpunkt des Laubfalles und der mittleren Bodentemperatur	141
3.50	Länge der Vegetationsperiode und der mittleren Bodentemperatur	142
3.51	Kohlenstoffgehalte in verschiedenen Organen	145
3.52	Stickstoffgehalt und C/N-Verhältnis in verschiedenen Organen	149
3.53	Stickstoffgehalt und LMA der Buchenblätter (Versuchsreihe 1994-1999)	152
3.54	Stickstoffgehalt und LMA der Buchenblätter (Versuchsreihe 1997-2000)	153
3.55	C/N-Verhältnisse von Buchenblättern vor und nach der Laubfärbung	155
3.56	TNC-Gehalte in Abhängigkeit vom LMA in juvenilen Buchenbeständen	157
3.57	TNC-Gehalte in Abhängigkeit vom LMA in adulten Buchenbeständen	159
3.58	Nicht-strukturegebundene lösliche Kohlenhydrate in verschiedenen Organen	160
3.59	Nicht-strukturegebundene lösliche Kohlenhydrate in verschiedenen Organen	161
3.60	Streuabbau von Buchenblättern	164
3.61	Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (Smith-Modell)	168
3.62	Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (Farquhar-Modell)	169
3.63	Linearer Anstieg der Lichtkurven	170
3.64	Quantenausbeute der Nettophotosynthese	171
3.65	Vergleichende Darstellung der J_{max} -Werte aus den beiden Lichtmodellen	171
3.66	A_n/C_i -Kurve mit den beiden Teilfunktionen	173
3.67	CO_2 -Abhängigkeit der Nettophotosyntheseraten	174
3.68	Photosyntheseparameter J_{max} und $V_{c\ max}$ von Buchenblättern	178
3.69	Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese	179
3.70	Temperaturoptimum der Nettophotosynthese	180
3.71	Temperaturabhängigkeit von $V_{c\ max}$ und J_{max}	181
3.72	Stickstoffabhängigkeit der Photosyntheseparameter $V_{c\ max}$ und J_{max}	182
3.73	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit von PPFD	185
3.74	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration	186
3.75	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration	187
3.76	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit von ALVPD	191
3.77	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt	191
3.78	Stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt	192
3.79	Beziehung des Ball-Berry-Koeffizienten zur stomatären Leitfähigkeit	195
3.80	Beziehung des Ball-Berry-Leuning-Koeffizienten zur stomatären Leitfähigkeit	196
3.81	Temperaturabhängigkeit der Blattatmung	198
3.82	Temperaturabhängigkeit der Stamatmung	199
3.83	Temperaturabhängigkeit der Stamatmung (Versuchsreihe 1997-2000)	200
3.84	Bodenatmungsraten in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse	202
3.85	Tagesgänge des CO_2 -Gaswechsels der Modell-Ökosysteme	204
3.86	Lichtkurven des CO_2 -Gaswechsels (NEF) juveniler Buchenbestände	205
3.87	Lichtkurven des CO_2 -Gaswechsels juveniler Buchenbestände	206
3.88	Lichtkompensationspunkte der NEF in Abhängigkeit vom Blattflächenindex	207

3.89 Maximale CO ₂ -Gaswechselraten bei PPFD von 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	208
3.90 Quantennutzungseffizienz und LAI juveniler Buchenbestände	209
3.91 CO ₂ -Atmungsraten in Abhängigkeit von der Bodentemperatur	210
3.92 CO ₂ -Atmungsraten in Abhängigkeit von der Bodentemperatur	212
3.93 CO ₂ -Atmungsraten der einzelnen Kompartimente	213
3.94 Atmungsraten in Abhängigkeit von der Bodentemperatur	214
3.95 Bestandesevapotranspiration in der Versuchsreihe 1991-1993	216
3.96 Bestandesevapotranspiration in der Versuchsreihe 1991-1993 (Parallelversuch)	217
3.97 Bestandesevapotranspiration in der Versuchsreihe 1994-1999	218
3.98 Bestandesevapotranspiration in der Versuchsreihe 1994-1999	219
3.99 Bestandesevapotranspiration in der Versuchsreihe 1997-2000	220
3.100 Vergleich der Bestandesevapotranspiration (Versuchsreihe 1991-1993)	222
3.101 Vergleich der Bestandesevapotranspiration (Versuchsreihe 1994-1999)	223
3.102 Vergleich der Bestandesevapotranspiration (Versuchsreihe 1997-2000)	224
3.103 Jährlich akkumulierte Evapotranspiration (Versuchsreihe 1991-1993)	225
3.104 Jährlich akkumulierte Evapotranspiration (Versuchsreihe 1994-1999)	226
3.105 Jährlich akkumulierte Evapotranspiration (Versuchsreihe 1997-2000)	227
3.106 Evapotranspiration in Abhängigkeit von der Belaubungsdichte	231
3.107 Mittlere Evapotranspirationsraten und Belaubungsdichte	232
3.108 Wassernutzungs-Effizienz der juvenilen Buchenbestände	233
3.109 Tagesgänge der simulierten und der gemessenen CO ₂ -Gaswechselraten	235
3.110 Tagesgänge der simulierten und der gemessenen H ₂ O-Gaswechselraten	236
3.111 Modellierete und gemessene NEF/ET-Werte	237
3.112 Tagesbilanzen des NEF in Abhängigkeit von der PPFD	238
3.113 Jahresverlauf der CO ₂ -Flussraten (A_n , $R_d \text{ Blatt}$, $R_d \text{ Stamm}$ und $R_d \text{ Boden}$)	240
3.114 Jahresverlauf des NEF	241

Tabellenverzeichnis

2.1	Versuchsablauf	12
2.2	Termine der Probenentnahme in den adulten Buchenbeständen	14
2.3	Bodenchemische und -physikalische Kennwerte	24
2.4	Pflanzenverfügbare Nährstoffmengen des Bodens	25
2.5	Absolute Bodenwassergehalte	27
2.6	Bodenwassergehalte	28
2.7	Gemessene abiotische Umweltparameter	31
2.8	Versuchsablauf und Erntetermine	33
2.9	Messzeitpunkte zur Ermittlung der Wachstumsparameter	35
2.10	Aufstellung und Zeitrahmen der durchgeführten Gaswechsellmessungen	53
2.11	Parameterwerte zur Beschreibung der kinetischen Eigenschaften der RuBisCO	64
3.1	Jahresmittelwerte der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration von 1992 bis 1999	78
3.2	Phytomassenakkumulation in der Versuchsreihe 1991-1993	81
3.3	Phytomassenakkumulation in der Versuchsreihe 1994-1999	82
3.4	Phytomassenakkumulation in der Versuchsreihe 1997-2000	83
3.5	Stammdurchmesser und Stammlänge in der Versuchsreihe 1991-1993	87
3.6	Stammdurchmesser und Stammlänge in der Versuchsreihe 1991-1993	87
3.7	Stammdurchmesser und Stammhöhe in der Versuchsreihe 1997-2000	88
3.8	Wurzel/Spross-Verhältnis juveniler Buchenpflanzen	95
3.9	Stammgrundfläche und Blattfläche juveniler Buchenbestände	99
3.10	Nettoprimärproduktion in juvenilen Buchenbeständen	106
3.11	LMA am Kronenansatz und Kronenspitze	120
3.12	LMA des gesamten Blätterdaches juveniler Buchenbestände	124
3.13	Phänologische Maßzahlen	135
3.14	Zeitpunkte des Laubfalles und Länge der Vegetationsperiode	139
3.15	Kohlenstoffgehalte von Buchenblättern	144
3.16	Stickstoffgehalte von Buchenblättern	147
3.17	Trockenmasse und Stickstoffgehalte verschiedener Pflanzenorgane	149
3.18	C/N-Verhältnisse von Buchenblättern in juvenilen und adulten Beständen	151
3.19	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte und C/N- Verhältnisse der Laubstreu	154
3.20	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte der Laubstreu	155
3.21	TNC-Gehalte von Buchenblätter	156

3.22	TNC-Gehalte von Buchenblättern in adulten Beständen	158
3.23	Kohlenstoff-, Stickstoff- und TNC-Gehalt in verschiedenen Organen	162
3.24	Zusammensetzung von Buchenholz nach dreijährigem Wachstum	162
3.25	Chemische Zusammensetzung der Laubstreu von Buchenblättern	164
3.26	Nettophotosyntheseraten von Buchenblättern	166
3.27	Parameter der Lichtmodelle nach Smith und Farquhar	167
3.28	Photosynthesekapazität von Buchenblättern bei Licht- und CO ₂ -Sättigung	175
3.29	Photosyntheseparameter und Blattstickstoffgehalte	176
3.30	Statistische Analyse der Stickstoffabhängigkeiten von V_{cmax} und J_{max}	183
3.31	Stomatäre Leitfähigkeit von Buchenblättern in juvenilen Beständen	188
3.32	Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO ₂ -Konzentration	189
3.33	Parameter des Ball-Berry- und des Leuning-Modells	194
3.34	Blattatmung von Buchenblättern	197
3.35	Stammatmungsraten bezogen auf die Trockenmasse	200
3.36	Modellfunktionen für NEF in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte	207
3.37	Evapotranspiration und Blattflächenindex in den drei Versuchsreihen	229
3.38	Summe der Evapotranspiration pro Vegetationsperiode	230
3.39	Monatliche PPFD und monatliche modellierte CO ₂ -Flussraten	239
3.40	Simulation der Jahresbilanzen bei veränderten Umweltbedingungen	244
A.1	Liste der verwendeten Symbole und Bedeutungen	309
A.2	Umrechnungen	313
A.3	Vorzeichen für Zehnerpotenzen	313
A.4	Meßreihe der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration in Berlin-Dahlem	314
A.5	Eingabeparameter des FORSTFLUX-Modells	315

Kapitel 1

Einleitung

Seit der industriellen Revolution hat der Ausstoß von Kohlendioxid in die Atmosphäre kontinuierlich zugenommen. Untersuchungen an eingeschlossenen Luftblasen in antarktischen Eisbohrkernen ergaben eine vorindustrielle atmosphärische CO_2 -Konzentration von $280 \pm 5 \mu\text{mol mol}^{-1}$ um das Jahr 1750 (Neftel et al. 1985). Kontinuierliche Messungen der atmosphärischen CO_2 -Konzentration werden seit 1958 am Mauna Loa Observatorium auf Hawaii durchgeführt (Abb. 1.1).

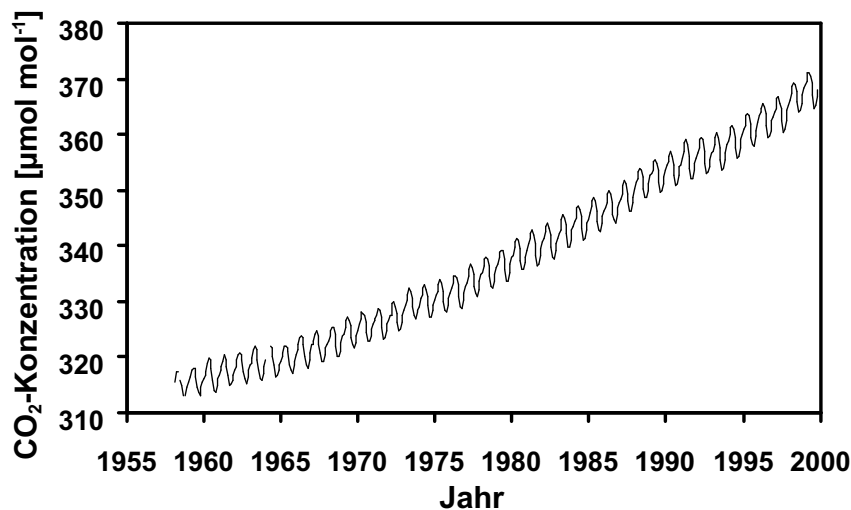


Abb. 1.1: Monatliche mittlere atmosphärische CO_2 -Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$] am Mauna Loa Observatorium (Hawaii) von März 1958 bis Dezember 1999 (Daten von Keeling & Whorf 2000).

Sie belegen für die Zeitspanne von 1958 bis 1999 eine Zunahme der atmosphärischen CO_2 -Konzentration von $315 \mu\text{mol mol}^{-1}$ auf $368 \mu\text{mol mol}^{-1}$ um 17%, wobei die höchste jährliche Anstiegsrate mit $2.9 \mu\text{mol mol}^{-1}$ von 1997 bis 1998 zu verzeichnen war (Keeling & Whorf 2000). Sowohl das inzwischen erreichte Niveau, als auch die aktuellen Anstiegsraten sind für die letzten 20.000 Jahre einzigartig (Barnola et al. 1995, Etheridge et al. 1996, Indermühle et al. 1999).

Die Konzentrationserhöhungen der Treibhausgase (Kohlendioxid (CO₂), Methan (CH₄) und Distickstoffoxid (N₂O)) lassen sich nahezu ausschließlich auf menschliche Aktivitäten zurückführen.

Die anthropogenen CO₂-Emissionen betrugen für den Zeitraum 1989 bis 1998 7.9 Gt C a⁻¹ (Watson et al. 2000). Annähernd 6.3±0.6 Gt C a⁻¹ stammen aus der Verbrennung fossiler Rohstoffe (Kohle, Gas, Öl) und der Zementproduktion (Marland et al. 1999), während 1.6±0.8 Gt C a⁻¹ auf Landnutzung bzw. Landnutzungsänderungen (Houghton 1999, Houghton 2000), insbesondere auf das Abholzen der tropischen Wälder zurückzuführen ist. Von den anthropogenen CO₂-Emissionen verbleiben langfristig etwa 43% (3.3±0.3 Gt C a⁻¹) in der Atmosphäre (Keeling & Whorf 1999), während gleichgroße Anteile von den Weltmeeren (2.3±0.8 Gt C a⁻¹) (Harvey et al. 1997) und der terrestrischen Biosphäre (2.3±1.3 Gt C a⁻¹) aufgenommen werden. Die terrestrischen Ökosysteme der nördlichen Breiten fungieren hierbei als bedeutende Kohlenstoffsенке (Tans et al. 1990, Cias et al. 1995).

Die meisten Berechnungen zeigen, dass sich die Treibhausgaskonzentrationen ohne entsprechende Klimaschutzmaßnahmen im 21. Jahrhundert sogar noch drastisch erhöhen werden. Ohne aktives Gegensteuern könnte eine Verdoppelung der Kohlendioxidkonzentration (im Vergleich zum vorindustriellen Wert von 280 μmol mol⁻¹) bereits Mitte dieses Jahrhunderts erreicht werden. Bis Ende des Jahrhunderts könnte die Kohlendioxidkonzentration sogar bis auf 1000 μmol mol⁻¹ ansteigen (IPCC 1995, IPCC 2000). 1992 unterzeichneten 159 Staaten auf der UN-Klimakonferenz über Umwelt und Entwicklung in Rio de Janeiro eine Konvention zum Schutz des Erdklimas. Beim Klimagipfel von Kyoto 1997 hatten sich die Industriestaaten zur Senkung des CO₂-Ausstoßes verpflichtet. Würden die technischen Maßnahmen zur Verringerung der Treibhausgase weltweit umgesetzt, käme es zu einer Verringerung der globalen Treibhaus-Emissionen, die in den nächsten hundert Jahren Kohlendioxid-Konzentrationen in der Atmosphäre zwischen 550 und 750 μmol mol⁻¹ erwarten lassen (UBA 2001).

Infolge der Zunahme des CO₂-Gehaltes in der Atmosphäre kommt es zu einer Verstärkung des "Treibhauseffektes", jenem Prozess in der Erdatmosphäre, bei dem Kohlendioxid, Wasserdampf und verschiedene andere Spurengase die kurzwellige Sonnenstrahlung ungehindert zur Erdoberfläche passieren lassen, die emittierte langwellige Wärmestrahlung der Erde aber absorbieren und so zu einer Erwärmung der oberflächennahen Schichten der Troposphäre führen (Hupfer 2001).

Die Emission von Treibhausgasen in die Atmosphäre führt zu einer schnellen Klimaänderung. Untersuchungen des Klimas der vergangenen 100 Jahre lassen einen globalen Anstieg der Temperatur um etwa 0.5°C erkennen (Folland et al. 1990, Houghton 1997, Wigley et al. 1997). Dabei handelt es sich um die stärkste Temperaturerhöhung während der letzten 1000 Jahre auf der nördlichen Erdhalbkugel. Bis zum Jahre 2100 ist ein Temperaturanstieg zwischen 1°C bis 3.5°C wahrscheinlich (IPCC 1995). Wigley et al. (1997) berechneten eine Temperaturerhöhung von 1.5°C bis 4.5°C bei einer Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentration. Eine solche Temperaturänderung wäre größer als alle während der letzten Jahrhunderte beobachteten natürlichen Temperaturschwankungen und würde mit einer Schnelligkeit erfolgen, wie sie in den letzten 10.000 Jahren nicht vorkam.

In den kontinentalen Breiten der Nordhemisphäre wird für die Sommermonate eine Abnahme der Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit, sowie eine zunehmende Häufigkeit von Trockenperi-

oden erwartet (Enquete-Kommission 1994, Houghton 1997). Für die letzten 30 Jahre ermittelten Schönwiese et al. 1993 für Europa eine Zunahme der Temperaturen in den Wintermonaten um 1.5°C (bei kaum veränderten Temperaturen im Sommer) und eine Abnahme der Niederschläge in den Sommermonaten um 30 mm.

Selbst geringfügige Klimaänderungen können nach Ansicht von Houghton (1997) zu großen Veränderungen in Ökosystemen führen. Die natürlichen Stoffkreisläufe, insbesondere der Kohlenstoff-, der Nährstoff- und der Wasserkreislauf zwischen der Atmosphäre, der Biosphäre und den Ozeanen war lange Zeit geprägt durch natürliche Ereignisse und werden derzeit durch zunehmende menschliche Aktivitäten auf lokaler, regionaler und globaler Ebene sehr stark beeinflusst (Bazzaz 1996).

Hier stellt sich die Frage, welche Auswirkungen die atmosphärische CO₂-Konzentration auf terrestrische Ökosysteme bzw. Pflanzen besitzt.

Die globalen Kohlenstoffvorräte der terrestrischen Ökosysteme, die in der Vegetation und im Boden akkumuliert sind, werden mit 2 477 Gt C angegeben (IPPC 2000, Etheridge et al. 1996), wovon sich annähernd die Hälfte (46%) der Vorräte in den Waldökosystemen (1146 Gt C) befindet. Die Bäume der Erde binden mehr als $\frac{3}{4}$ der von Landpflanzen festgelegten Kohlenstoffmengen, die sich auf 359 Gt C belaufen (Larcher 1994). Der größte Anteil mit 787 Gt C befindet sich in den Böden der Waldökosysteme und bildet eine bedeutende CO₂-Senke (IPCC 2000).

Das atmosphärische Kohlendioxid ist ein entscheidendes Substrat im grundlegenden Prozess der Photosynthese, bei dem Kohlendioxid aus der Atmosphäre gebunden wird und während des Pflanzenwachstums mit Wasser und darin gelösten Nährstoffen aus dem Boden die pflanzliche Biomasse aufbaut.

Pflanzen bestehen zu rund 47% ihrer Trockensubstanz aus Kohlenstoff. Der aus dem CO₂ stammende Kohlenstoff wird entweder kurzzeitig in den Blättern, oder längerfristig im Holz und in den Wurzeln der Bäume gespeichert. Aber auch der Kohlenstoffpool im Boden bildet eine bedeutende CO₂-Senke: Wurzeln, abgestorbene Pflanzenreste und Lebewesen im Boden bilden dort riesige Kohlenstoffvorräte. Der natürliche CO₂-Austausch zwischen den Kohlenstoffpools erfolgt über die Prozesse der Photosynthese, der Respiration, der Dekomposition und der Verbrennung.

Durch eine erhöhte CO₂-Konzentration in der Troposphäre kommt den Pflanzen und insbesondere den langlebigen Bäumen aufgrund der möglichen Steigerung der Photosynthese in der Frage des Kohlenstoffhaushaltes eine besondere Rolle zu.

Seit langem ist bekannt, dass C₃-Pflanzen auf eine kurzfristige Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration mit einer Steigerung der Photosyntheseraten reagieren (Godlewsky 1873, Farquhar et al 1980, Strain & Cure 1985, Eamus & Jarvis 1989, Overdieck 1993, Sage 1994, Körner et al. 1997). Insbesondere Holzpflanzen können die zusätzliche Kohlenstoffquelle in der Atmosphäre über eine erhöhte CO₂-Aufnahme durch die Photosynthese nutzen (Forstreuter 1996). Untersuchungen an jungen Holzpflanzen, die bei erhöhter CO₂-Konzentration entweder in "open-top"-Kammern, Mikrokosmen oder "FACE"-Ringern (Free Air Carbon Dioxide Enrichment) aufwuchsen, wiesen vergleichbare positive Steigerungen der ober- und unterirdischen Wachstumsraten und der Kohlenstoffakkumulation bis zu 60% auf (Saxe et al. 1998, Norby et al. 1999).

Bei erhöhter CO₂-Konzentration translozierten Holzpflanzen mehr Kohlenstoff in die unter-

irdische Biomasse (Wang et al. 1998). Dieses zieht voraussichtlich aufgrund einer gesteigerten Bildung von Wurzelmasse, insbesondere der Feinwurzelmasse eine Zunahme der Aktivität der Mikroorganismen und der Mykorrhiza im Boden nach sich. Über eine vermehrte Bildung von Detritus wäre eine Akkumulation der organischen Substanz im Boden denkbar (Rey 1996, Rey & Jarvis 1997)

Die Ergebnisse einer Meta-Analyse aus bestehenden Experimenten bei CO₂-Konzentrationserhöhung an europäischen laubwerfenden und immergrünen Bäumen wiesen eine mittlere Zunahme der Kohlenstoffakkumulation von 54% auf (Medlyn et al. 1999a). Hierbei waren keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der CO₂-Effekte zwischen den Laub- und Nadelbäumen, sowie in den Experimenten mit geringen bzw. erhöhten Stressfaktoren nachweisbar. Vergleichbare Ergebnisse wiesen die Meta-Analysen an nordamerikanischen Baumarten auf (Curtis & Wang 1998, Peterson et al. 1999a). Auch bei erniedrigter Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit war der CO₂-Effekt in etwa so groß wie bei ausreichender Versorgung.

In Experimenten mit erhöhter CO₂-Konzentration an juvenilen Bäumen zeigte sich eine schnellere Wachstumsentwicklung. Bei erhöhter CO₂-Konzentration waren die Nettophotosyntheseraten im Vergleich zu den Kontrollpflanzen immer größer. Daten der Meta-Analyse, die überwiegend an Bäumen aus der temperierten Zone nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration gewonnen wurden, zeigten für die enzymatischen Schlüsselparameter der Photosynthesekapazität ein Absinken um durchschnittlich 12%, wobei der Stickstoffgehalt der Blattorgane zu gleichen Anteilen abnahm. Die stomatäre Leitfähigkeit war annähernd um 15% herabgesetzt, verbunden mit einer Zunahme der Nutzungseffizienz von Stickstoff und Wasser (Curtis 1996, Curtis & Wang 1998, Peterson et al. 1999a, Medlyn et al. 1999).

Es existieren nur wenige CO₂-Langzeitexperimente an Bäumen über eine Laufzeit von mehr als drei Jahren hinaus. Langzeituntersuchungen an Beständen dieser langlebigen Holzpflanzen, bei denen ein Kronenschluss erreicht wurde, fehlen gänzlich (Norby et al. 1999). Es ist fraglich, inwieweit die bisher an Einzelbäumen ermittelten Parameter für erhöhte CO₂-Konzentration auch für ältere geschlossene Pflanzenbestände gelten. Somit bleibt der Aspekt unbeantwortet, ob eine gesteigerte Wachstumsrate bei juvenilen Bäumen dazu führt, dass Bestände, die bei erhöhter CO₂-Konzentration heranwachsen, früher das adulte Stadium erreichen. Wäre dieses z.B. der Fall, könnte aufgrund kürzerer forstlicher Umtriebszeiten in Wald-(Forst)beständen mehr Kohlenstoff gespeichert werden, und Holzpflanzen wären somit durch den vermehrten Aufbau von Biomasse eine bedeutende Senke für zusätzliches CO₂ (Jarvis 1998).

Einige Untersuchungsergebnisse weisen darauf hin, dass die anfänglich positiven CO₂-Effekte langfristig abklingen und bei adulten Bäumen nicht mehr nachweisbar sind, die Bäume insgesamt jedoch deutlich mehr Kohlenstoff umgesetzt haben (Hättenschwiler et al. 1997). Diese Fragen können teilweise durch Langzeituntersuchungen beantwortet werden (Ellsworth 1999), jedoch sind Untersuchungen zu CO₂-Umsatzraten bei erhöhter CO₂-Konzentration auf Bestandesebene notwendig, um gültige Aussagen zu treffen.

Auch dürfen weitere Faktoren, die sowohl positiv als auch negativ auf die CO₂-Aufnahme eines Bestandes bzw. Ökosystems wirken, bei diesen Untersuchungen nicht vernachlässigt werden. Insbesondere ist der Kohlenstoffhaushalt eng mit dem Stickstoffhaushalt verknüpft (Schulze 2000), da Stickstoff in vielen Ökosystemen als wachstumslimitierender Faktor angesehen werden kann. Aber auch wachstumshemmende Wirkungen von Stickstoff- und Schwefelverbindun-

gen, die den Säureeintrag in Ökosysteme steigern und zur Bodenversauerung beitragen, müssen berücksichtigt werden. Ebenso sollte in Langzeituntersuchungen die wachstumshemmende Wirkung der oberflächennahen Ozonkonzentrationen im Bestand Berücksichtigung finden (Matyssek et al. 1999).

Aus dem oben Dargestellten leiten sich nun zwei grundlegende Fragen ab:

- Haben unsere Wälder bereits auf bestehende Umweltveränderungen reagiert?
- Wie reagieren die langlebigen Waldbäume auf die prognostizierten Umweltveränderungen?

Untersuchungen an forstlich genutzten Baumarten weisen positive Zuwachstrends an verschiedenen Standorten in Europa auf (Spiecker et al. 1996), die von bestehenden Ertragstafelwerten abweichen. Insbesondere bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.) werden vielfach Zuwachsstörungen in Europa beobachtet, die im Zusammenhang mit Klimaänderungen als möglicher Ursache diskutiert werden (Köhl 1996, Pretzch 1996, Skovsgaard & Henriksen 1996, Schieler & Sterba 1994, Unthelm 1996, Zingg 1996). Aus diesen Untersuchungen lassen sich die direkten Wirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration nicht ableiten, da sich an den verschiedenen Standorten eine Vielzahl von Faktorenkomplexen verändert hatte.

Die Wirksamkeit von Wäldern als Kohlenstoffspeicher bei den prognostizierten Umweltveränderungen ist bislang umstritten. So ist die Verweildauer des Kohlenstoffs in den Senken noch nicht vorhersagbar und die Größe einer Senke kann bisher nicht berechnet werden. Waldökosysteme können kaum unendlich als Kohlenstoffspeicher fungieren, sie können jedoch als "biologische Pumpe" wirken und über Dekompositionsprozesse die langfristige Speicherung des Kohlenstoffes in verschiedene Humusfraktionen des Bodens eröffnen (Kögel-Knabner 2001). Eine Änderung der Remineralisierungsrate muss bei steigender CO₂-Konzentration in Betracht gezogen werden, da in Untersuchungen eine Veränderung der Elementkonzentration in der Pflanzensubstanz auftrat (Overdieck 1993b). Der Abbau von organischem Material und insbesondere die Bodenatmung spielen hierbei eine wichtige Rolle und entscheiden darüber, ob Waldökosysteme langfristig als Senken- oder Quellen wirken können. Ein drastischer Anstieg der Bodenatmung ist in Folge einer globalen Erwärmung zu erwarten. In diesem Fall würden große Mengen CO₂ aus dem Bodenspeicher freigesetzt und die Wälder würden zu Kohlenstoffquellen und nicht zu Senken werden.

Einen weiteren wichtigen Aspekt in der Erforschung der direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration zeigen Untersuchungsergebnisse aus Kurzzeit- und Langzeitexperimenten hinsichtlich des Wasserhaushaltes an einzelnen Blättern und Pflanzen. Mit steigender atmosphärischer CO₂-Konzentration nahm die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf pro Blattfläche signifikant ab, wodurch die Transpirationsrate sank (Morrison 1987, Saxe et al. 1998, Mooney et al. 1999, Curtis & Wang 1998, Medlyn et al. 2001a). Die Abnahme der Transpiration bei gleichzeitiger Steigerung der Photosyntheseraten bedeutet eine Erhöhung der Wassernutzungs-Effizienz (Forstreuter 1996).

Fast unerforscht ist noch, inwieweit der Wasserhaushalt ganzer Pflanzenbestände bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration beeinflusst wird. Änderungen im hydrologischen Kreislauf,

z.B. eine Verringerung der Evapotranspirationsraten von Beständen (Overdieck & Forstreuter 1994), könnten zu einer Änderung der Bodenwasserverhältnisse führen (Field et al. 1995), welche wiederum eine Veränderung in der Vegetationsdecke wahrscheinlich macht. Abgesehen von den klimatischen Auswirkungen einer reduzierten Abgabe von Wasserdampf an die Atmosphäre sind Verschiebungen im Artenspektrum der Flora und damit einhergehend der Fauna zu erwarten (Bazzaz 1996).

Ökologische Systeme zeichnen sich durch ihren extremen Komplexitätsgrad mit einer großen Zahl von wechselwirkenden Einzelteilen aus. Das Verhalten des ganzen Systems kann nicht aufgrund der räumlichen und zeitlichen Variabilität geradlinig aus Einzeluntersuchungen an individuellen Teilen verstanden werden (Bazzaz 1996).

Systembezogen sollten deshalb folgende Aspekte der zu erwartenden Umweltveränderungen untersucht werden:

- Welche Rolle spielt der Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration?
- Gibt es Interaktionen zwischen erhöhten Stickstoff-Emissionen und einem Temperaturanstieg?
- Können sich die Wälder der temperierten Breiten an die schnellen Klimaveränderungen anpassen?

Natürliche Systeme sind aufgrund ihrer begrenzten Anpassungsfähigkeit für Klimaänderungen besonders anfällig. Einige von ihnen werden dauerhaft (irreversibel) geschädigt, andere ökologische Systeme werden in ihrer Struktur und Funktion verändert.

Diese Sichtweise erfordert einen Experimentieransatz, der diesen ökologischen Komplexitätsgrad berücksichtigt, gleichzeitig eine Simplifizierung dieses Systems vornimmt und die Beschreibung wichtiger Verhaltensweisen mit Hilfe weniger aber entscheidender Parameter ermöglicht (Bazzaz 1996, Brunold et al. 2001, Schulze et al. 1994, Wofsy et al. 1993).

In der vorliegenden Untersuchung wurde daher ein integrierender mechanistischer Ansatz gewählt, der die grundlegenden physiologischen Prozesse, die funktionalen Zusammenhänge und die ökologischen Wechselwirkungen in einem terrestrischen "Buchen-Modell-Ökosystem" beschreibt, um die Umsatzraten bei zukünftig herrschenden Umweltbedingungen zu prognostizieren. Über einen hierarchischen Ansatz ("bottom up") wurden mit Hilfe von Modellrechnungen die komplexen Vorgänge möglichst realitätstreu nachgebildet (Harley & Baldocchi 1995, Tenhunen et al. 1993, Falge 1997) und mit Messungen auf der Bestandesebene verifiziert ("top-down").

In der vorliegenden Studie wurden "Modell-Ökosysteme", die nach Tansley (1935) die wesentlichen abiotischen und biotischen Faktorenkomplexe eines Ökosystems beinhalten, langfristig auf die Auswirkungen der erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration hin untersucht. In die Langzeituntersuchungen wurden Reaktionen auf die abiotischen Faktoren wie Temperatur, Licht, Wasserdampfgehalt, Bodenwassergehalt und Stickstoffversorgung einbezogen. Dabei wurde von der Vorstellung ausgegangen, dass die physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse eines Ökosystems als Massen- oder Energieflüsse beschrieben werden können. Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) als Baumart für ein Waldökosystem wurde aufgrund ihrer Bedeutung,

bzw. ihres Vorkommens in der gemäßigten Zone der nördlichen Halbkugel ausgewählt (s. Kap. 1.1).

Messungen im Kronenraum von adulten Buchenbeständen dienten als Vergleichsmessungen zu den Mikrokosmosversuchen (Buchen-Modell-Ökosysteme). Die gewonnenen Parametersätze an juvenilen und adulten Buchenbeständen wurden eingesetzt, um mit Hilfe eines mechanistischen Ansatzes zur Modellierung ökophysiologischer Teilprozesse, die CO₂-Effekte auf Forst-(Wald)-Ökosysteme bei veränderten Umweltbedingungen zu quantifizieren. Diese Vorgehensweise ermöglichte es, die Reaktionen von adulten Buchenbeständen bei veränderten Umweltbedingungen abzubilden, ohne mit enormen experimentellen und hohem finanziellen Aufwand ganze Forst-Wald-Ökosysteme einer erhöhten CO₂-Konzentration auszusetzen.

In den vorliegenden Untersuchungen wurden biochemische, physiologische und ökologische Prozesse auf der Ebene von Minuten über Stunden und Tage, über Wochen und Monate bis hin zu ganzen Jahresverläufen berücksichtigt. In die Messungen wurden sowohl relevante Pflanzenskompartimente (Blatt, Spross, Wurzeln), einzelne Pflanzen und ganze Bestände, als auch relevante Bodenfaktoren (Bodenwasser, Atmungsaktivitäten) einbezogen, um Antworten auf folgende Fragenkomplexe zu gewinnen:

- Nimmt bei erhöhter CO₂-Konzentration der Kohlenstoffpool eines "Buchen-Modell-Ökosystems" langfristig zu, und stellen somit Forst-(Wald)-Ökosysteme langfristig eine Senke für anthropogen emittierte Kohlenstoffmengen dar?
- Welche Rolle spielen neben der Photosynthese (Senkenwirkung) die Prozesse der Pflanzens-, sowie Bodenatmung (Quellenwirkung)?
- Welche Wachstumsparameter innerhalb eines "Buchen-Modell-Ökosystems" ändern sich bei erhöhter CO₂-Konzentration und beeinflussen das Allokationsmuster der Buche? Gelten bei erhöhter CO₂-Konzentration veränderte allometrische Beziehungen zur Beschreibung der Biomassenallokation der Buche?
- Zeigen Buchenprovenienzen ein verändertes Konkurrenzverhalten bei erhöhter CO₂-Konzentration?
- Ist die chemische Zusammensetzung (z.B. C/N) der Pflanzensubstanz (Blatt- bzw. Holzmasse) nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration verändert? Sind Abbauprozesse davon betroffen?
- Beeinflusst die erhöhte CO₂-Konzentration die phänologische Entwicklung der Buche?
- Treten bei der Buche physiologische oder morphologische Anpassungsstrategien (modulative, modifikative Adaptation) auf der Organebene, sowie strukturelle Anpassungen auf der Bestandesebene nach Langzeitbegasung bei erhöhter CO₂-Konzentration auf, und wie beeinflussen diese den Stoffhaushalt (CO₂/H₂O-Gaswechsel) der Modell-Ökosysteme?
- Können mit Hilfe biochemischer und ökophysiologischer Parameter die Teilprozesse auf der Organebene (Photosynthese, Respiration, Transpiration, etc.) mit Strukturparametern

auf der Bestandesebene in einem mechanistischen Modellansatz verknüpft werden und zur Beschreibung des CO₂- und H₂O-Gaswechsels von "Buchen-Modell-Ökosystemen" bei veränderten Umweltbedingungen herangezogen werden? Welchen Einfluss üben dabei Temperaturerhöhung und Nährstoffversorgung (insbesondere Stickstoff) auf den CO₂/H₂O-Gaswechsel aus?

- Werden aufgrund der erhöhten CO₂-Konzentration Änderungen im Wasserhaushalt der "Buchen-Modell-Ökosysteme" beobachtet und wird die Evapotranspiration der Buchenbestände bei erhöhter CO₂-Konzentration gesteigert? Verbrauchen Modell-Ökosysteme bei erhöhter CO₂-Konzentration mehr Wasser?

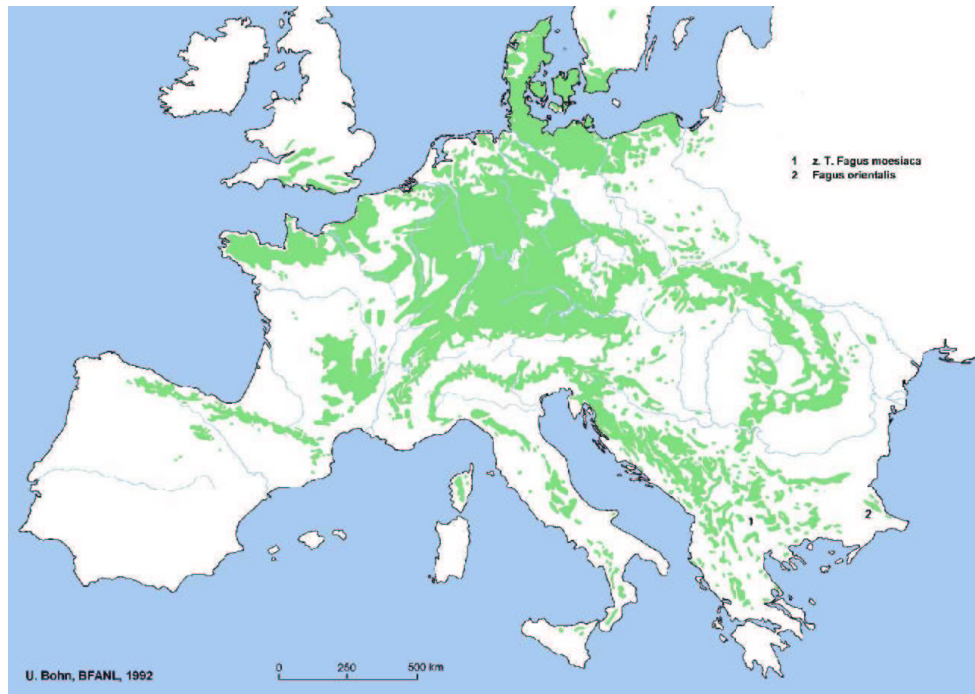
Die Notwendigkeit solcher Langzeituntersuchungen an Bäumen und der dringende Forschungsbedarf hinsichtlich der Auswirkungen von Klimaänderungen auf Waldökosysteme wurde immer wieder betont, da nur aus diesen realistische Aussagen über Veränderungen ganzer Bestände und damit einhergehende Veränderungen auf dem Ökosystemniveau getroffen werden können (Enquete-Kommission "Schutz der Erdatmosphäre" des Deutschen Bundestages 1994). Wichtig sind diese Untersuchungen zudem, um mögliche Rückkopplungseffekte auf globale ökologische Stoffkreisläufe, auf den Kohlenstoff- und Wasserkreislauf, zu quantifizieren und um die Auswirkungen globaler Umweltveränderungen auf die menschliche Gesundheit, nachhaltige Entwicklung und Erhaltung der biologischen Diversität zu bewerten.

1.1 Die Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Das natürliche Verbreitungsgebiet der Rotbuche umfasst ganz Mittel- und Westeuropa. Im Osten fällt die Grenze mit der der Traubeneiche zusammen. Unter den in Europa vorkommenden Baumarten begünstigt das mitteleuropäische Klima sommergrüne Laubhölzer mit mesomorphen Blättern und mäßig geschützten Winterknospen, wie z. B. die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und die Stieleiche (*Quercus robur*) (Ellenberg 1986). Abgesehen von wenigen Extremstandorten (nass, trocken, kalt, übermäßig nährstoffreich), wäre die Rotbuche unter natürlichen Bedingungen als dominierende Holzart in Mitteleuropa nahezu allgegenwärtig (Schütt et al. 1992).

In mitteleuropäischen Laubwäldern treten neben Rotbuchen, Stiel- und Traubeneichen als dominierende Baumarten auf (Röhrig 1992, Ellenberg 1986). Die Rotbuche verlangt ein mildes ausgeglichenes Klima und meidet daher Gebiete mit langen, sehr kalten Wintern und mit deutlichen Trockenperioden während des Sommers (Ellenberg 1986). In der Literatur wird die Buche als feuchtigkeitsbedürftige Baumart bezeichnet, die etwa 600 mm Jahresniederschlag benötigt (Kramer 1988, Hoffmann et al. 1991, Mayer 1992). Aus dem Verbreitungsgebiet der Buche (Abb. 1.2) geht hervor, dass sie die atlantik-nahen Gebiete Westeuropas meidet und schon an der Weichsel und am Ostrand der Karpaten ihre Ostgrenze erreicht. Auch nach Norden ist das Areal nur bis ins südliche Skandinavien begrenzt. In Südeuropa erstreckt sich das Gebiet bis in die Pyrenäen, Italien und auf den Balkan.

Unter gemäßigt-subozeanischem Klima verdrängt die Buche in der submontanen Stufe bei mittleren Feuchtigkeits- und Säureverhältnissen alle anderen Baumarten. Unter diesen Standortbedingungen bewirkt der Konkurrenzdruck der Buche bei den übrigen Baumarten eine Verschie-

Abb. 1.2: Verbreitungsgebiet der Buche (*Fagus sylvatica* L.)

bung des ökologischen Optimums gegenüber dem physiologischen (Ellenberg 1986). Die Konkurrenzfähigkeit der Buche wird primär durch die Feuchtigkeitsverhältnisse geprägt (Thomasius 1990). Zeitweilige Bodennässe hemmt die Buche. Sie ist sehr empfindlich gegenüber Spätfrösten (Ellenberg 1986). In der oberen montanen und in der subalpinen Stufe gibt die Buche ihre herrschende Rolle ab und verliert ihre Konkurrenzfähigkeit ebenfalls in der collinen Stufe im südlichen Mitteleuropa. Im kontinentalen Osten wird die Rotbuche sowohl in Tief- als auch in Hochlagen aufgrund häufiger Trockenperioden und starker Winterfröste unterdrückt. Nur in der submontanen und besonders in der montanen Stufe setzt sich die Rotbuche wiederum durch. Aufgrund ihrer hohen Schattentoleranz verbunden mit hohem Wuchs, guter Verjüngung und weiter Standortamplitude wird die Buche als "Durchsetzungs-Strategie" bezeichnet (Otto 1994).

Die Fähigkeit der Buche bei unterschiedlichen Umweltbedingungen zu wachsen, hat zu einer genetischen Differenzierung in verschiedene Provenienzen geführt. Diese Unterschiede führen zu einer größeren ökologischen, phänotypischen und genetischen Variabilität und äußern sich z.B. in Wuchsleistungen und Austriebszeiten. Diese Tatsache wird seit langem in der Forstwirtschaft benutzt, um bei forstlichen Kulturen negative ökonomische Auswirkungen zu vermeiden.

Kapitel 2

Material und Methoden

2.1 Mikrokosmos-Untersuchungen an juvenilen Buchenbeständen

Im Jahr 1991 wurden an der Technischen Universität Berlin im Institut für Ökologie die Untersuchungen der direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf die Buche (*Fagus sylvatica* L.) aufgenommen. Juvenile Bestände wurden mit Hilfe der Mikrokosmos-Technik (Forstreuter 1993, Forstreuter 1996, Overdieck & Forstreuter 1994) unter freilandnahen Bedingungen im Rahmen eines EU-geförderten Projektes EPOCH "An Investigation into the Impact of Elevated CO₂ upon the Response of European Forests" untersucht. Von 1994-1999 wurden diese Langzeitexperimente an der Buche im Umweltforschungsprogramm der EU im Rahmen des Projektes ECOCRAFT "Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale" fortgeführt.

Mit Hilfe der Mikrokosmos-Technik (Forstreuter 1998; Pontailier, Barton, Durrant & Forstreuter 1998) wurden einjährige Buchen in UV-durchlässigen Expositionskammern unter nachgestellten Freilandbedingungen bei einer atmosphärischen CO₂-Konzentration von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ herangezogen. Dabei konnten nicht nur Kurzzeituntersuchungen an Einzelpflanzen durchgeführt werden, sondern es wurden unter nahezu natürlichen Umweltbedingungen Langzeitversuche auf der Bestandesebene bei atmosphärischer CO₂-Erhöhung unternommen. Diese experimentelle Herangehensweise ermöglichte es, Umweltfaktoren wie Temperatur, Strahlung (PPFD), Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit ebenso wie inter- und intraspezifisches Konkurrenzverhalten der Buche sowohl im Kronen- als auch im Bodenraum in die Untersuchungen einzubeziehen. Ergebnisse von Einzelblattmessungen konnten direkt integriert und mit Messungen des gesamten Kronendaches verglichen werden. Mit Hilfe dieser Mikrokosmos-Technik konnte ein mechanistisches Modell auf der Bestandesebene parameterisiert und gleichzeitig validiert werden.

Die daraus gewonnenen Ergebnisse bildeten die Grundlage für zwei weitere Forschungsprojekte: MEYFIQUE "Forecasting the dynamic response of timber to management and environmental changes: an integrated approach" und DYNABEECH "Effects of silvicultural regimes on dynamics of genetic and ecological diversity of European beech forests", die beide von der EU

bis 2003 gefördert werden.

In drei Versuchsreihen (Tab. 2.1) wurden von 1991 bis 1999 das Wachstum, der CO₂-Gaswechsel und der Wasserhaushalt juveniler Buchenbestände bei einer atmosphärischen CO₂-Konzentration von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über einen Zeitraum bis zu sechs Jahren studiert.

Tab. 2.1: Versuchsablauf zur Untersuchung der direkten Auswirkungen der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf die Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter freilandnahen Bedingungen

Versuchsreihe	Zeitraum	Dauer	
1991-1993 Teilversuch I	03.05.91-23.09.93	3 Jahre	einjährige Buchenpflanzen (n=49 1991; n=36 1992; n=25 1993) der Herkunft Norddeutsches Tiefland wurden bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO ₂ begast
Teilversuch II	07.09.91-23.09.93	3 Jahre	einjährige Buchenpflanzen (n=36 1991; n=36 1992; n=25 1993) der Herkunft Norddeutsches Tiefland wurden bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO ₂ begast
1994-1999	30.03.94-09.12.99	6 Jahre	einjährige Buchenpflanzen (n=49 1994; n=36 1995) der Herkunft Norddeutsches Tiefland wurden bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO ₂ begast
1997-2000	05.05.97-21.09.00	4 Jahre	dreijährige Buchenpflanzen (n=36 1997) der Herkunft Norddeutsches Tiefland, Harz und Hessen, der Herkunft Italien (I) und der Herkunft Norwegen/Larvik (N) wurden bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO ₂ begast

Während in den ersten beiden Versuchsreihen von 1991 bis 1999 die Langzeitwirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf einheimische Buchenprovenienzen studiert wurde, zielte die dritte Versuchsreihe von 1997 bis 2000 auf Konkurrenzbeziehungen verschiedener Buchenprovenienzen, z.B. aus Süd-Norwegen (Larvik) als nördlichste Herkunft und aus Italien (Abruzzen) als südlichste Herkunft, die in gemeinsamen Beständen bei normaler und erhöhter CO₂-Konzentration heranwuchsen, ab.

Neben diesen empirischen Untersuchungen auf der Bestandesebene wurden für die Modell-Ökosysteme die wichtigen Teilprozesse der Photosynthese, der Transpiration und der Respiration für den CO₂/H₂O-Gaswechsel parameterisiert (Forstreuter 1999 in Medlyn & Jarvis 1999). Mit Hilfe eines mechanistischen Modellansatzes wurden der CO₂ und H₂O-Gaswechsel für die Buchen bzw. für Buchenbestände bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen beschrieben.

2.2 Vergleichende Untersuchungen in adulten Buchenbeständen

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden vergleichende Untersuchungen im Kronenraum von adulten Buchenbeständen durchgeführt, um die Übertragbarkeit der Ergebnisse aus den Experimenten an juvenilen Beständen auf adulte Buchenbestände zu überprüfen (Abb. 2.1).



Abb. 2.1: Untersuchungsstandorte an denen vergleichende Messungen an juvenilen Buchenbeständen in Mikrokosmen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in Berlin-Dahlem (**links**) und im Kronenraum von adulten Buchenbeständen im Botanischen Garten Berlin- Dahlem (**mitte**) mit Hilfe einer Hebebühne (bis zu 25 m ausfahrbar) und (**rechts**) in Collelongo (Abruzzes, Italien) unter Benutzung eines Messturmes (24 m Höhe) durchgeführt wurden.

Einerseits wurde ein 100-jähriger Buchenbestand im Botanischen Garten Berlin-Dahlem ausgewählt. Dieser Bestand lag nur wenige hundert Meter von den Flächen der Versuchsreihen entfernt und war den gleichen klimatischen Bedingungen ausgesetzt wie die juvenilen Buchenbestände in den Mikrokosmen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. In diesem Bestand erfolgte die Probenentnahme mit Hilfe einer hydraulischen Hebebühne bis zur Kronenspitze von 25 m. Andererseits wurden Messungen in einem etwa 120-jährigen Buchenbestand in Italien (Abruzzen, Collelongo) durchgeführt, der der Universität Viterbo als langfristige Untersuchungsfläche zur CO_2 -Forschung dient (Matteucci 1998, Persson et al. 2000). In diesem Bestand wurde die Probenentnahme mit Hilfe eines Messturmes bis zur Kronenspitze von 27 m durchgeführt. In beiden adulten Buchenbeständen wurden vergleichende Untersuchungen an Blättern aus verschiedenen Kronenschichten von 1997 bis 2000 durchgeführt (Tab. 2.2). Zusätzlich wurden Untersuchungsergebnisse aus dem Kronenraum weiterer Buchenbestände aufgeführt, die u.a. im Rahmen von weiterführenden Forschungsprojekten (Forstreuter 2001) in Flecken-Zechlin (Brandenburg) und in Nancy (Frankreich) im Jahr 2000 durchgeführt wurden. Die geografische Lage der Untersuchungsflächen ist aus der Karte (Abb. 2.5) ersichtlich.

Tab. 2.2: Termine der Probenentnahme in den adulten Buchenbeständen von Berlin-Dahlem, Collelongo (Italien), Flecken-Zechlin (Brandenburg) und Nancy (Frankreich).

adulter Buchenbestand	Jahr	Termin der Probenentnahme
Bot. Garten Berlin	1997	21.8.97
	1998	2.9.98
	1999	11.9.99
	2000	20.9.00
Collelongo (Italien)	1997	16.7.97
	1998	21.7.98
	1999	23.7.99
	2000	27.7.00
Pawigl (Italien)	1997	12.7.97
Monte Amiata (Italien)	1997	24.7.97
F.-Zechlin (Brandenburg)	2000	2.06.-3.06.00
Nancy (Frankreich)	2000	28.6.00

2.3 Versuchsanlagen zur CO_2 -Forschung

Innerhalb der Forschungsansätze zur Untersuchung der Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentration auf Bäume wurden einzelne Individuen bzw. Einzelkompartimente bis hin zu ganzen Beständen langfristig über Monate bis hin zu mehreren Jahren erhöhten CO_2 -Konzentrationen ausgesetzt, um das Wachstum und die phänologischen bzw. physiologischen Reaktionen auf die veränderten Umweltbedingungen zu erforschen (Jarvis 1998). Insbesondere aufgrund des technischen und finanziellen Aufwandes, die diese Untersuchungen an Bäumen

bedingen, wurden besondere Anforderungen an die experimentellen Einrichtungen im Hinblick auf die CO₂-Begasungstechnik und die Kontrolle der Umweltfaktoren (z.B. Temperatur, Strahlung, VPD etc.) gestellt (Pontailier, Barton, Durrant & Forstreuter 1998). Innerhalb der Forschungsprogramme wurden sowohl traditionelle experimentelle Einrichtungen (Abb. 2.2), wie z.B. Phytotrone oder aber sogenannte "open-top"-Kammern benutzt, als auch neue experimentelle Ansätze (Abb. 2.3) wie "branch-bag-Technik" für adulte Bäume, "Mikrokosmos-Technik" für juvenile Baumbestände, die "whole-tree-chamber"-Technik und die "Ecosphere"-Technik für Bäume und Baumbestände in natürlicher Umgebung entwickelt (Ceulemans 1998). Ein weiterer neuer Versuchsansatz, der einen sehr hohen technischen wie auch finanziellen Aufwand mit sich bringt, bildet die "FACE"-Technik (Free-air CO₂ enrichment). Jeder dieser methodischen Versuchsansätze zielt auf spezielle Fragestellungen in der Erforschung der CO₂-Reaktion von Einzelbäumen bis hin zu ganzen Beständen. Alle Versuchsansätze zusammen bieten eine gute Basis zur Erforschung der CO₂-Problematik.

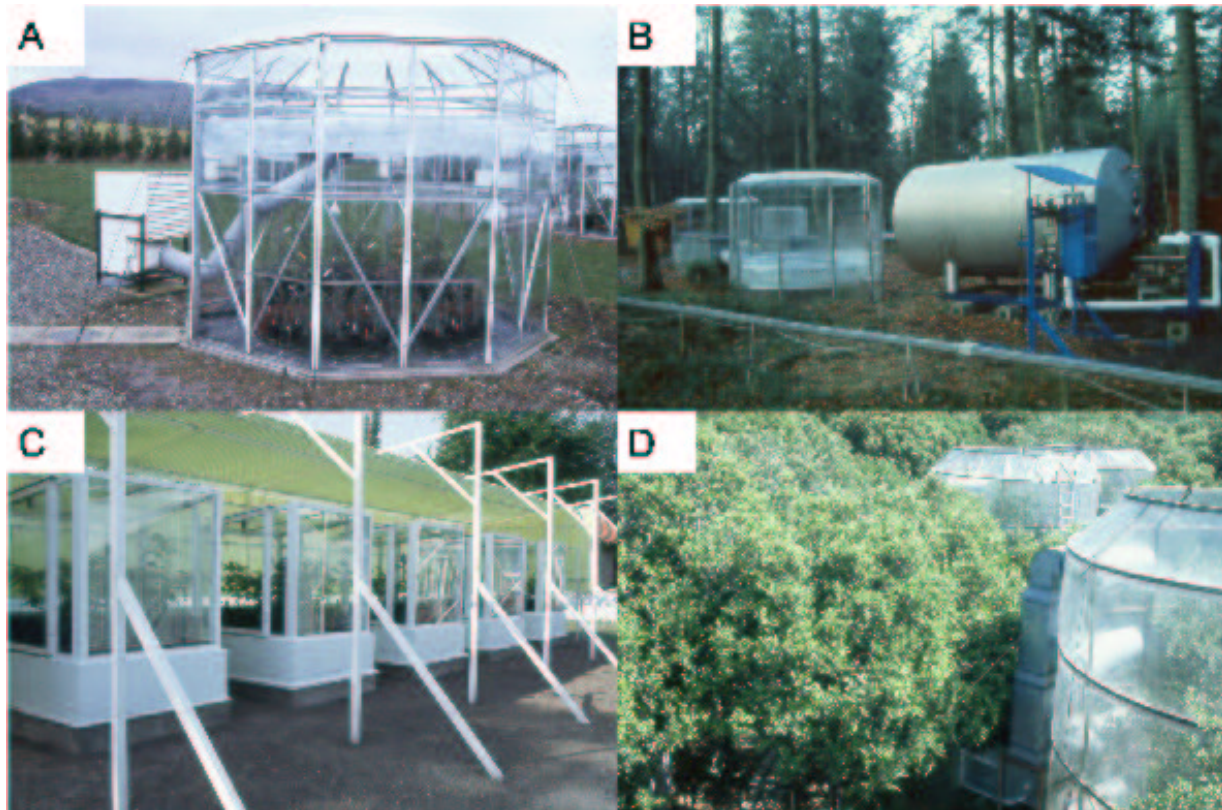


Abb. 2.2: Versuchseinrichtungen zur CO₂-Begasung von Holzpflanzen in Topfversuchen (A: 'open-top' Kammern in Schottland, Universität Edinburgh, C: Phytotrone in Deutschland ,TU-Berlin) und von Gehölzen am Freilandstandort (B: 'open-top' Kammern in Belgien, Universität Gembloux, D: 'open-top' Kammern in Italien, Universität Viterbo).

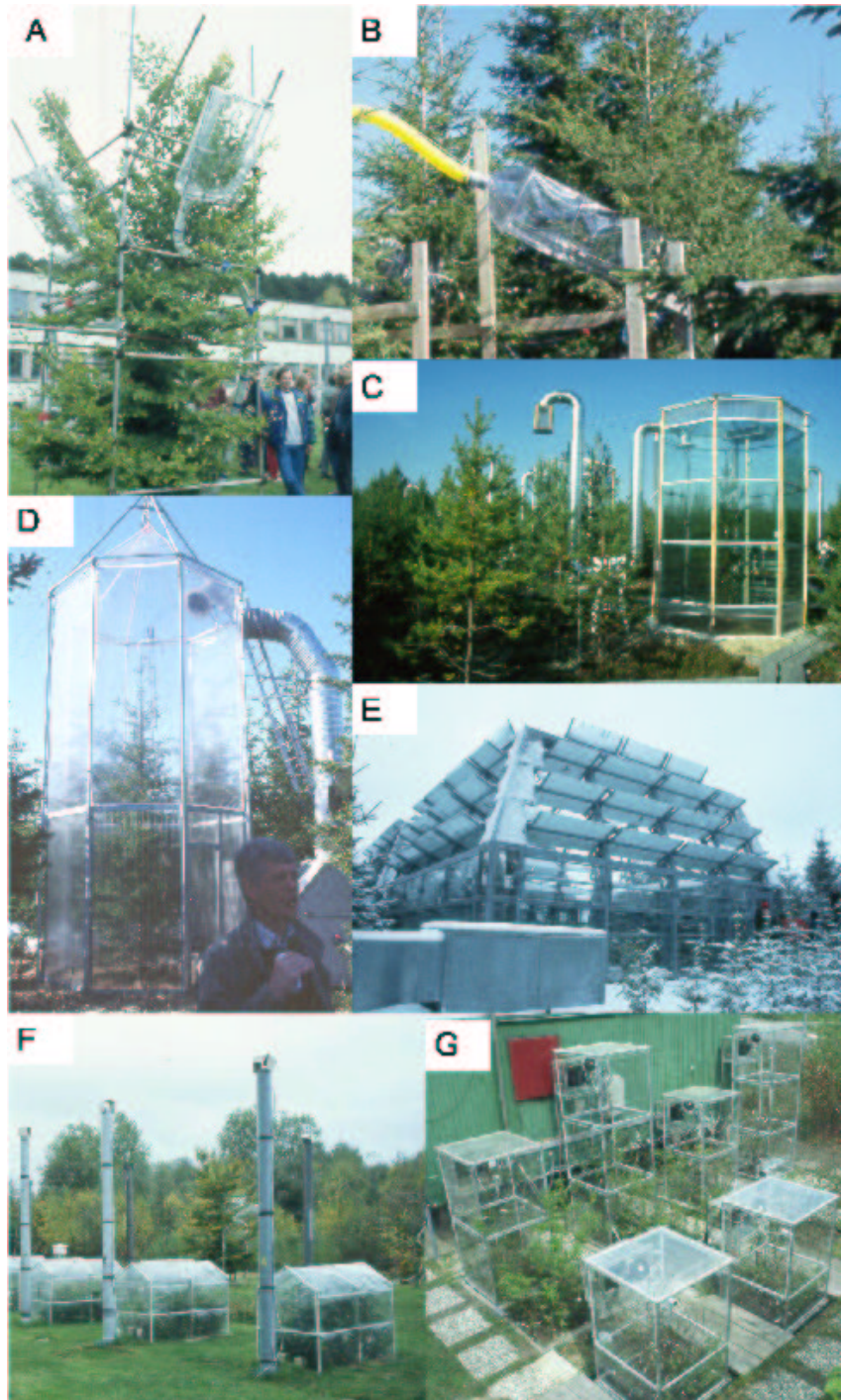


Abb. 2.3: Versuchseinrichtungen zur CO₂-Begasung von Holzpflanzen, A: 'branch-bag' Technik an der Buche in Frankreich (Universität Paris-Sud), B: 'branch-bag' Technik an der Fichte in Schweden (Universität Uppsala), C: 'whole-tree' Kammern für Nadelbäume in Finnland (Universität Joensuu) und D: in Schweden (Universität Uppsala), E: 'lamellar-sphere' für Nadelbäume in der Tschechischen Republik (Akademie der Wissenschaften), F : Mikrokosmos-Systeme für juvenile Buchenbestände in Frankreich (Universität Paris-Sud) und G: in Deutschland (TU-Berlin).

2.4 Mikrokosmos-Systeme in Berlin-Dahlem

2.4.1 Standort

Am Standort Berlin-Dahlem (52°27'N, 13°18'O, 51 m über NN) wurden Mikrokosmos-Systeme auf einer Freifläche des Institutsgeländes in der Königin-Luise-Straße errichtet (Abb. 2.4). Die Versuchsanlage bestand aus bis zu sechs Expositionskammern und vier Freilandkontrollflächen. Ein Bauwagen war in nördlicher Richtung zu den Versuchskammern exponiert, um die Mess- und Regelgeräte aufzunehmen. Die Expositionskammern waren mit ihrer Vorderseite nach Süden ausgerichtet, so dass die Rückseite, die mit einer Klimatisierungseinheit versehen war, nach Norden in Richtung Messwagen zeigte. Bis in Pflanzenhöhe waren die Expositionskammern mit grobmaschigem Schattierungsmaterial versehen, um die von der Seite einfallende direkte Sonnenstrahlung abzuschwächen.



Abb. 2.4: Versuchsanlage mit vier Expositionskammern und einem Bauwagen zur Aufnahme der Mess- und Regelgeräte auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem.

2.4.2 Pflanzenmaterial

Die Herkunftsgebiete der in den verschiedenen Versuchsreihen verwendeten Buchenpflanzen sind in der Karte (Abb. 2.5) verzeichnet. Die Herkunftsgebiete erstrecken sich von 59°10' nörd-

licher Breite bis 43°12' südlicher Breite. Die Pflanzen aus den deutschen und italienischen Herkünften wurden aus zertifiziertem forstlichem Saatgut gewonnen. Das Saatgut der Herkunft Larvik (N) stammte aus einer Ernte von vierzehn Buchen, das von einem Mitarbeiter des "Norwegian Forest Research Institute" gesammelt worden war. Die Pflanzen der ersten Versuchsreihe (1991-1993) wurden aus einer Baumschule bezogen, während für die zweite und dritte Versuchsreihe (1994-1997 und 1997-2000) alle Pflanzen aus Saatgut auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem herangezogen wurden.

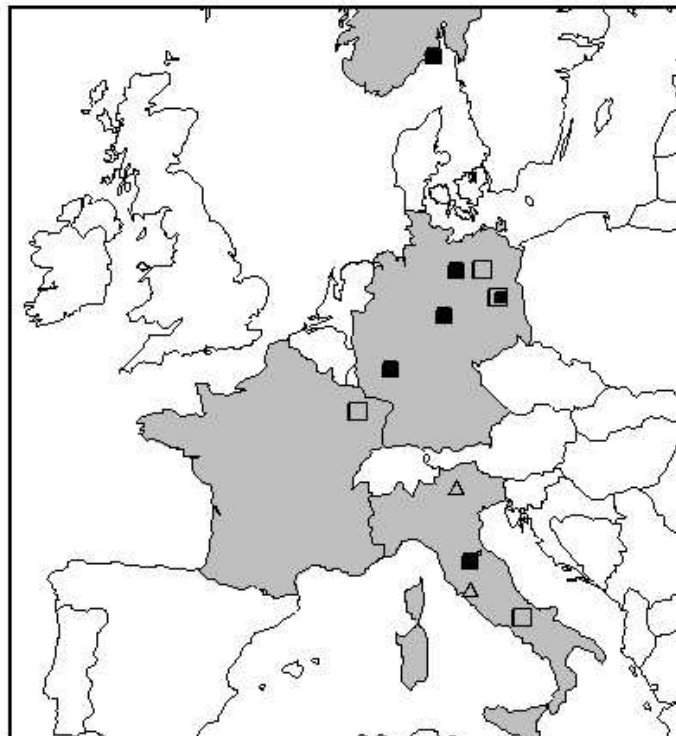


Abb. 2.5: Geografische Lage der Herkunftsgebiete des Saatgutes (gefüllte Symbole) der in den Versuchsreihen verwendeten Buchenpflanzen (*Fagus sylvatica* L.) und der adulten Buchenbestände (nicht gefüllte Symbole) in denen vergleichende Messungen sowie Probenentnahmen durchgeführt wurden (weitere Erläuterungen siehe Text).

2.4.3 Versuchsreihe 1991 bis 1993

Aus etwa 2000 einjährigen Baumschul-Buchensämlingen (*Fagus sylvatica* L.) gleicher Provenienz (810 03, Niederdeutsches Tiefland Nord und Ost) wurden für jeden Versuchsansatz 49 Pflanzen aus den mittleren Klassen der normalverteilten Stammhöhe und des Stammdurchmessers zufällig ausgewählt. Die Buchen wurden in 2 dm³ bodenfassende Plastiksäckchen, die eine

Vielzahl von Wurzellöchern aufwiesen, gepflanzt. Diese Pflanzencontainer wurden in die Bodenbecken der Expositionskammern und in die unmittelbar angrenzenden, offenen Vergleichsbecken gleicher Größe eingesetzt (Overdieck & Forstreuter 1995).

Nach der ersten Vegetationsperiode wurden aus allen Versuchsbecken die kleinsten und die größten Bäumchen (n=13) geerntet (9.-16. Oktober 1991) und so die Zahl der Individuen auf jeweils 36 reduziert. Die verbliebenen Bäumchen wurden nach der Ernte entnommen und mit handelsüblichem Jutegewebe balliert und erneut eingesetzt. Bei der 2. Ernte (1.-10. Dezember 1992) wurden jeweils 11 zufällig ausgewählte Buchenpflanzen entnommen und der Vorgang noch einmal ohne Ballierung wiederholt. In der letzten Septemberwoche 1993 wurden dann die restlichen 25 Bäumchen geerntet.

2.4.4 Versuchsreihe 1994 bis 1999

In einem auf sechs Jahre angelegten CO₂-Begasungsversuch wuchsen seit April 1994 einjährige Buchensämlinge (n=49) bei kontrollierten CO₂-Konzentrationen unter Freilandbedingungen in Modell-Ökosystemen heran. Die Sämlinge wurden vor dem Blattaustrieb in Expositionskammern ausgepflanzt (Forstreuter 1996). Zwei Freilandbestände dienten als zusätzliche Kontrollen. Die jungen Buchensämlinge wurden aus Saatgut der Herkunft Niederdeutsches Tiefland Nord und Ost (810 03) im Gewächshaus herangezogen. Die Anzucht erfolgte im Herbst 1992 in einem Torf-Sandgemisch bei 5°C. Seit Januar 1993 wuchsen die Keimlinge in Töpfen (13 x 13 x 13 cm) bei 10°C, wurden im Juni desselben Jahres balliert und ins Freiland in Baumschulbeete ausgepflanzt. Im März 1994 wurden aus den etwa 1000 Sämlingen 49 Buchen pro Versuchsfläche nach Höhe und Durchmesser ausgewählt. In dieser Versuchsreihe wurden die Einzelpflanzen ohne Ballierung direkt in den Boden der Expositionskammern bzw. Freilandflächen gepflanzt. Der Einsatz der TDR-Technik zur Bodenfeuchtemessung (Kap. 2.4.7) erlaubte in dieser Versuchsreihe eine bessere Kontrolle des Bodenwassergehaltes, womit eine optimale Wasserverfügbarkeit in den Buchenbeständen gewährleistet werden konnte.

2.4.5 Versuchsreihe 1997 bis 2000

In einer vierjährigen Versuchsreihe 1997 bis 2000 wuchsen seit April 1997 dreijährige Buchenpflanzen (n=36) verschiedener Herkunftsgebiete bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Es wurde ausgewähltes Vermehrungsgut aus drei verschiedenen deutschen Herkunftsgebieten eingesetzt: Niederdeutsches Tiefland Nord und Ost (D03, 810 03) Herkunft: Staatl. Forstamt Lüchow, Harz über 300 m (D06, 810 06) Herkunft: Staatl. Forstamt Andreasberg und Westdeutsches Bergland und Oberrheinische Tiefebene (D08, 810 08) Herkunft: Hessisches Forstamt Chausseehaus, Revier Altenstein. Zudem wurde Saatgut aus den Herkunftsgebieten Pieve S. Stefano (Ar) Italien (I), Herkunft: Scheda C.B.N.S. no. 116 und aus Norwegen (N), Herkunft: Larvik verwendet.

Die Buchenpflanzen wurden aus Saatgut auf dem Institutsgelände herangezogen und wuchsen bis zu Versuchsbeginn in Baumschulbeeten auf dem Institutsgelände heran. Im April 1997 (22.4.) wurden insgesamt 36 Buchen gleicher Höhe und gleichen Durchmessers aus den verschiedenen Herkunftsgebieten in die Versuchsbecken gepflanzt. Es wurden jeweils 12 Pflanzen

aus italienischer und norwegischer Herkunft, sowie je vier Buchen der deutschen Herkünfte ausgewählt.

2.4.6 Klima

Berlin befindet sich durch seine geografische Lage im Osten des Norddeutschen Tieflandes im Übergangsbereich zwischen atlantisch und kontinental geprägtem Klima. Mit einer mittleren Jahrestemperatur von 8.9°C, monatlichen Mitteltemperaturen zwischen +18.3°C (Juli) und -0.4°C (Januar), sowie einem mittleren Jahresniederschlag von 589 mm, der sich bei einem sommerlichen Maximum über das ganze Jahr verteilt, hat Berlin ozeanisches, zeitweise kontinental beeinflusstes Klima (Klimamittel 1961-90, Berliner Wetterkarte 2001, siehe auch Hupfer & Chmielewski 1990).

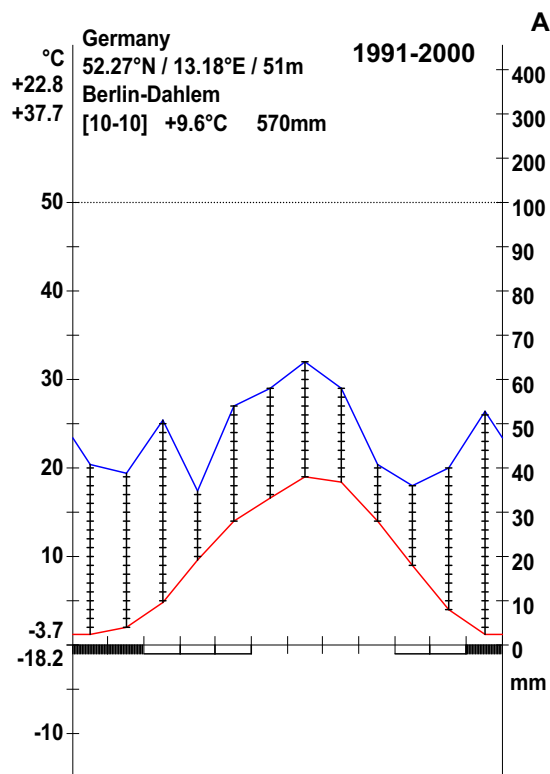


Abb. 2.6: Klimadiagramm nach Lieth (1999) erstellt aus den Daten der Berliner Wetterkarte (Berliner Wetterkarte 2001) am Standort Berlin-Dahlem (52°27'N, 13°18'O, 51 m über NN) für die 10 Versuchsjahre von 1991 bis 2000.

Das über den Versuchszeitraum (1991-2000) aufgestellte Klimadiagramm aus den Daten der "Berliner Wetterkarte" (die Klimastation befindet sich seit 1993 im Botanischen Garten Berlin, etwa 150 m von der Versuchsanlage entfernt) wies mit einer durchschnittlichen Lufttemperatur

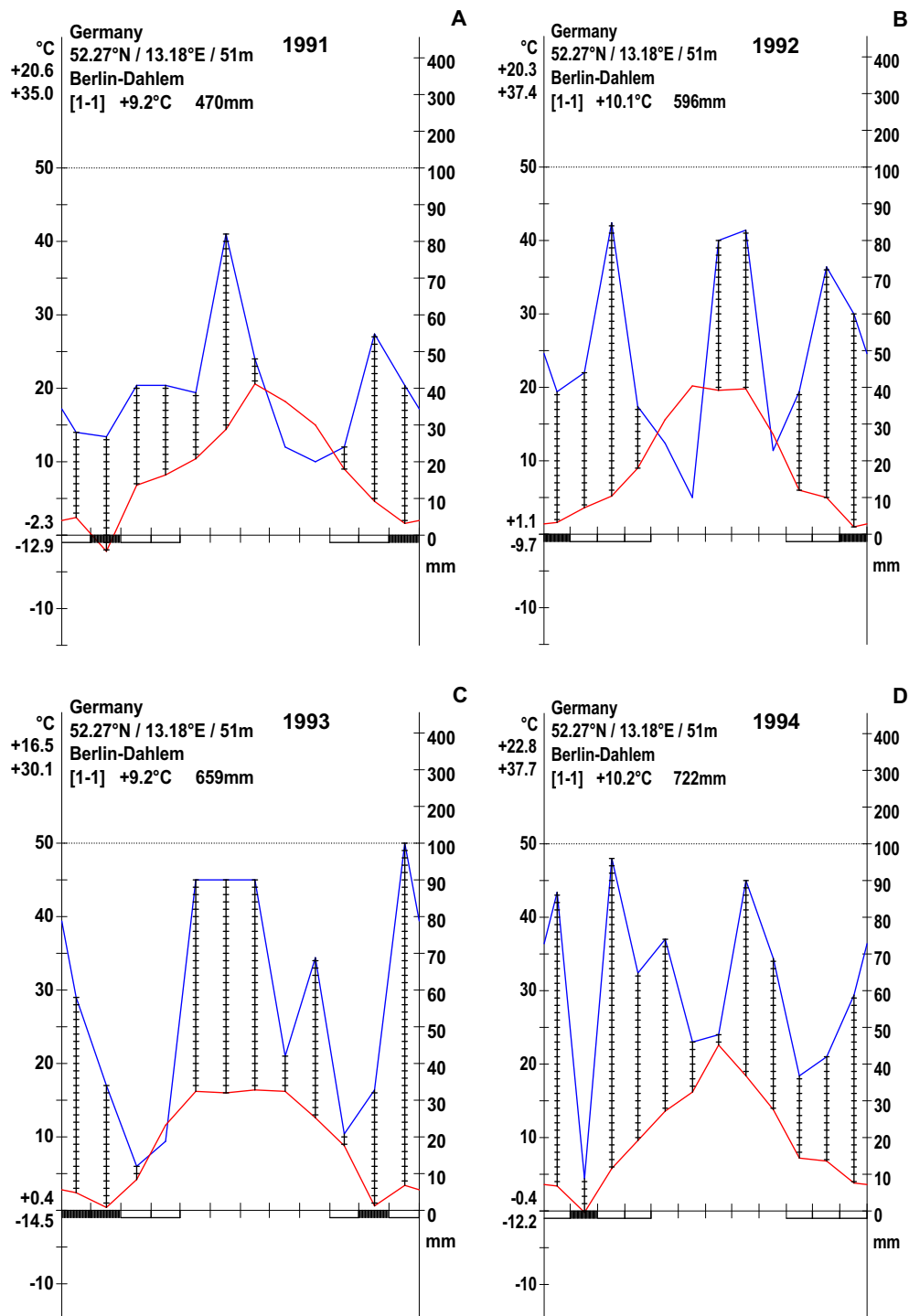


Abb. 2.7: Klimatogramme nach Lieth (1999) der Versuchsjahre 1991-1994 am Standort Berlin Dahlem (52°27'N, 13°18'O, 51 m über NN, Daten aus Berliner Wetterkarte).

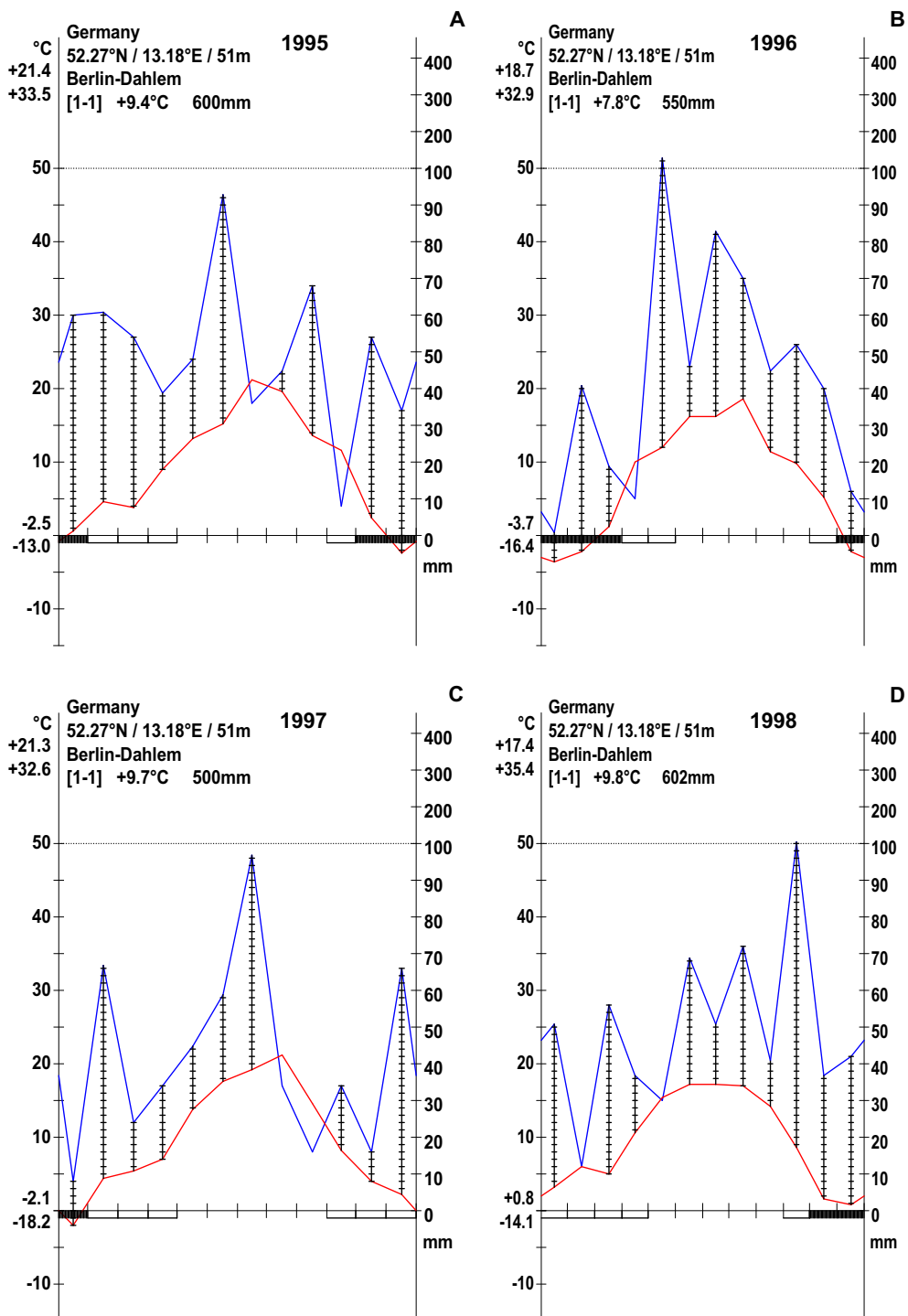


Abb. 2.8: Klimatogramme nach Lieth (1999) der Versuchsjahre 1995-1998 am Standort Berlin-Dahlem (52°27'N, 13°18'O, 51 m über NN, Daten aus Berliner Wetterkarte).

von 9.6 °C eine um 0.7 °C höhere Temperatur zum Klimamittel auf. Die mittleren Jahresniederschläge des Versuchszeitraumes lagen mit 570 mm um 19 mm unter dem langjährigem Mittel. Das Klimadiagramm (Abb. 2.6) wies im April das Niederschlagsminimum mit 33.9 mm und im Juli den niederschlagsreichsten Monat mit 67 mm auf.

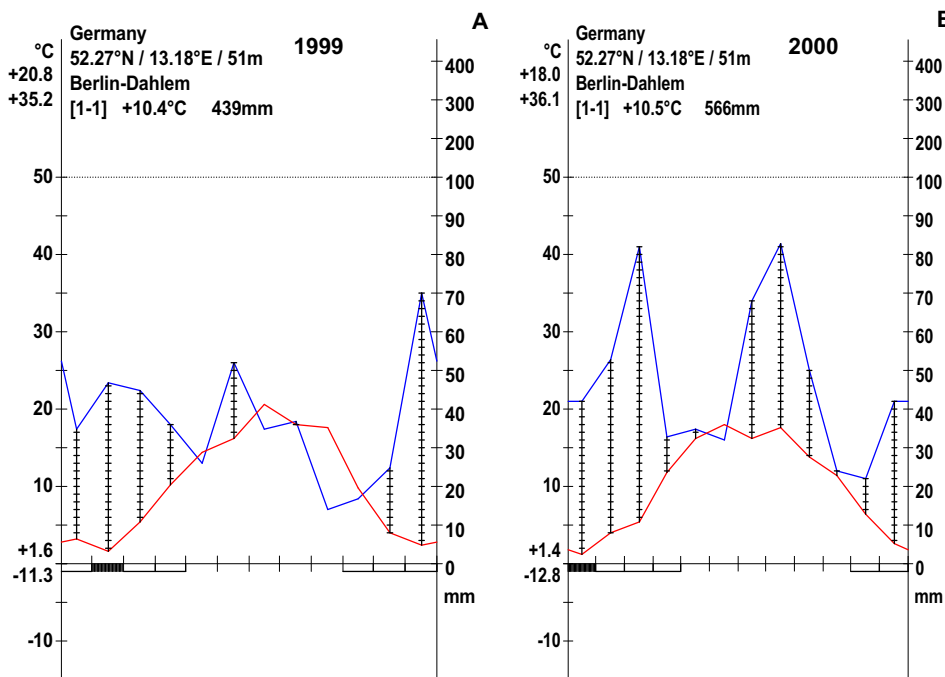


Abb. 2.9: Klimatogramme nach Lieth (1999) der Versuchsjahre 1999-2000 am Standort Berlin-Dahlem (52°27'N, 13°18'O, 51 m über NN, Daten aus Berliner Wetterkarte).

Deutlich über dem langjährigen Mittelwert von 589 mm liegende Jahresniederschläge wiesen die Jahre 1993, 1994, 1995 mit 659 mm, 722 mm und 600 mm auf. In den Jahren 1996, 1997 und 1999 lagen die Jahresniederschläge mit 550 mm, 500 mm und 439 mm deutlich unter den langjährigen Jahresniederschlägen.

Die mittlere Jahrestemperatur lag während der Versuchsdauer um 0.7 °C über dem langjährigen Mittelwert. In den letzten 10 Jahren lagen insgesamt sieben Jahre deutlich über dem Durchschnitt. Die Jahresdurchschnittstemperatur lag 1992 mit 10.1 °C, 1994 mit 10.2 °C, 1995 mit 9.4 °C, 1997 mit 9.7 °C, 1998 mit 9.8 °C, 1999 mit 10.4 °C und 2000 mit 10.5 °C deutlich über dem Klimamittel von 8.9 °C.

Diese Tendenz fügt sich in den global zu beobachtenden Trend ein. Das im Jahresdurchschnitt wärmste Jahr war 2000. Das kälteste Jahr 1996 war mit einem Jahresmittelwert der Lufttemperatur von 7.8 °C durchschnittlich um 1.1 °C zu kühl. Der Winter 1995/1996 gehörte zu den kältesten Wintern seit 1953.

Im Versuchszeitraum wurde eine Maximumtemperatur von 37.7 °C (August 1994) und eine Minimumtemperatur von -18.2 °C (Januar 1997) gemessen. Eine frostfreie Periode wurde von Juni bis September registriert.

2.4.7 Boden

2.4.7.1 Bodenchemische und bodenphysikalische Kennwerte

In allen Versuchsreihen diente als Substrat ein lehmiger Sandboden. Dieser Boden wurde mit Hilfe eines Trommelsiebes (1 cm Maschenweite) in mehreren Siebgängen von fremdem Pflanzenmaterial und Skelettanteilen befreit. In die Versuchsbecken wurden abgewogene Mengen des aufbereiteten Bodens unter Berücksichtigung des Bodenwassergehaltes eingefüllt. Es wurde ein Raumgewicht von 1.2 g cm^{-3} angestrebt. Die anfängliche Nährstoffversorgung konnte als gut eingestuft werden; auf eine zusätzliche Düngung im Laufe der Versuchsreihen wurde verzichtet.

Tab. 2.3: Chemische und physikalische Kennwerte des in den drei Versuchsreihen von 1991 bis 2000 verwendeten Bodens (weitere Erläuterungen siehe Text)

pH-Wert (CaCl ₂)	KAK _{pot} [cmol kg ⁻¹ Boden]	H-Wert [%]	C _{org} [%]	N _t [%]	C/N	Boden- art	Korngrößen		
							S [%]	U [%]	T [%]
6.8	16	97	2.8	0.15	19	Sl	75	17	8

Die Korngrößenanteile der Feinerde ($\phi < 2 \text{ mm}$) wurden nach einem kombinierten Sieb- und Sedimentationsverfahren (Schlichting, Blume et al. 1995) im Labor der Technischen Universität, FG Bodenkunde, Prof. Renger bestimmt. Zuvor wurde der Boden über ein 2 mm Sieb aufbereitet und von Wurzeln befreit. Der Siebrückstand (Skelettanteil) wurde verworfen. Zur weiteren Klassifizierung wurden der pH-Wert (0.01 CaCl₂), die Kationenaustauschkapazität, der Gesamtkohlenstoffgehalt und der Gesamtstickstoffgehalt des Bodens ermittelt (Tab. 2.3). Die Bestimmung der Kationenaustauschkapazität (KAK_{pot}) erfolgte durch Na-Acetat im Gleichgewichtsverfahren bei pH 7 (Schlichting et al. 1995), und der H-Wert wurde mit Ca-Acetat im Gleichgewichtsverfahren, sowie über pH-Messung nach Schachtschabel (1951) ermittelt. Die Kohlenstoff (C_{org})- und Stickstoffgehalte (N_t) wurden mit dem C/N-Analysator gemessen (Kap. 2.10).

Im Labor der Landesanstalt für Landwirtschaft des Landes Brandenburg wurde zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren K und P die DL-Methode nach Egner-Riehm (1960) und für Mg die CaCl₂-Methode (Scheffer & Schachtschabel 1992) benutzt. Die Bestimmung des mobilen NO₃ erfolgte im Gleichgewichtsverfahren über Extraktion mit CaCl₂ (N_{min}-Methode).

Die Bodenart wurde als ein lehmiger Sand eingestuft, der als humusarm bis humos klassifiziert wurde. Der pH-Wert des Bodens war schwach sauer bis neutral. Die Kationenaustauschkapazität wurde als gering bis mäßig angesehen. Die Versorgung mit Hauptnährstoffen (P, K, Mg, Tab. 2.4) konnte als mittel bis erhöht bewertet werden (Schlichting, Blume, et al. 1995).

Die verfügbaren Stickstoff (N_{min})-Mengen im Boden schwankten je nach Jahreszeit. Die N-Mengen lagen im Bereich von 10 (August 1995) bis 34 (April 1996) mg kg⁻¹ Boden und konnten als mittel bis erhöht eingestuft werden. Nennenswerte NH₄-Anteile wurden nicht festgestellt. Auffällig waren die sehr geringen bis geringen N_{min}-Werte von 1.1 bis 1.4 mg kg⁻¹ Boden nach sechsjährigem Bestandeswachstum am Ende der Versuchsreihe 1994-1999. Diese Werte bestätigen die hohe N-Aufnahme der Pflanzen und eine verminderte Stickstoffnachlieferung am

Tab. 2.4: Pflanzenverfügbare Nährstoffmengen des Bodens (Phosphat: P, Kalium: K, Magnesium: Mg, weitere Erläuterungen siehe Text)

P_{DL} [mg kg ⁻¹ Boden]	K_{DL} [mg kg ⁻¹ Boden]	Mg_{CaCl_2} [mg kg ⁻¹ Boden]
205	128	111

Ende dieser Versuchsreihe. Zum selben Zeitpunkt waren die N_{min} -Werte in den Beständen der Versuchsreihe 1997-2000 nach dreijährigem Wachstum mit 24-37 mg kg⁻¹ Boden deutlich höher und als mittel bis erhöht einzustufen.

Die Bestimmung des Bodenwassergehaltes erfolgte mittels der TDR-Technik ("Time-domain-reflectance" Messung, Typ Trase System 6050x1, Soilmoisture). Durch regelmäßiges Gießen mit der entsprechenden Wassermenge wurden die Bodenwassergehalte konstant auf Werte zwischen 15 und 20 Vol.% gehalten. Eine Kontrolle der Bodenwassergehalte erfolgte in unregelmäßigen Abständen bei Probenentnahme anhand der gravimetrischen Wassergehaltbestimmung.

2.4.7.2 Bodenkennwerte des Wasserhaushaltes

Die Beziehung zwischen der Bodensaugspannung (Ψ) und dem Wassergehalt des Bodens (θ) wurde im vorliegenden Versuch durch die Desorptionskurve beschrieben (Richards 1948, Richard 1955). Im Juli 1999 wurden mit der Stechringmethode Bodenkerne (100 cm³) in den juvenilen Buchenbeständen der Versuchsreihe 1994-1999, der Versuchsreihe 1997-2000 und aus den Pflanzencontainern am Ende des Phytotronversuches entnommen (Abb. 2.10). Im Labor der Technischen Universität Berlin, FG Bodenkunde, Prof. G. Renger wurde der Bodenwassergehalt mit Hilfe einer Druckapparatur bei verschiedenen Saugspannungsstufen (pF: $\approx 0.0, 1.8, 2.5, 3.0, 3.6, 4.6$) gemessen. Aus den Messdaten wurde mit Hilfe der Marquardt-Least-Square-Methode die Retentions- bzw. Desorptionskurve bestimmt, die den Zusammenhang zwischen dem Bodenwassergehalt und der Bodensaugspannung beschreibt. Es wurde folgender Funktionstyp in Anlehnung an van Genuchten (1980) an die Messdaten angepasst:

$$\theta = (1 + (\alpha\Psi)^n)^{-(1-\frac{1}{n})} * (\theta_s - \theta_r) + \theta_r \quad (2.1)$$

wobei

$$\begin{aligned} \theta &= \text{Bodenwassergehalt [Vol.\%]} \\ \theta_s &= \text{Wassergehalt bei Feldkapazität [Vol.\%]} \\ \theta_r &= \text{Totwassergehalt [Vol.\%]} \\ \Psi &= \text{Saugspannung [pF = log(cm WS)]} \\ \alpha, n &= \text{Parameter} \end{aligned}$$

Die Menge an Wasser, die den Pflanzen vom Bodenwasservorrat bereitgestellt werden kann, hängt von mehreren Bodenkennwerten ab (Richard 1953, Richard 1955), d.h. vom Verlauf der in Abb. 2.11 ermittelten Desorptionskurve.

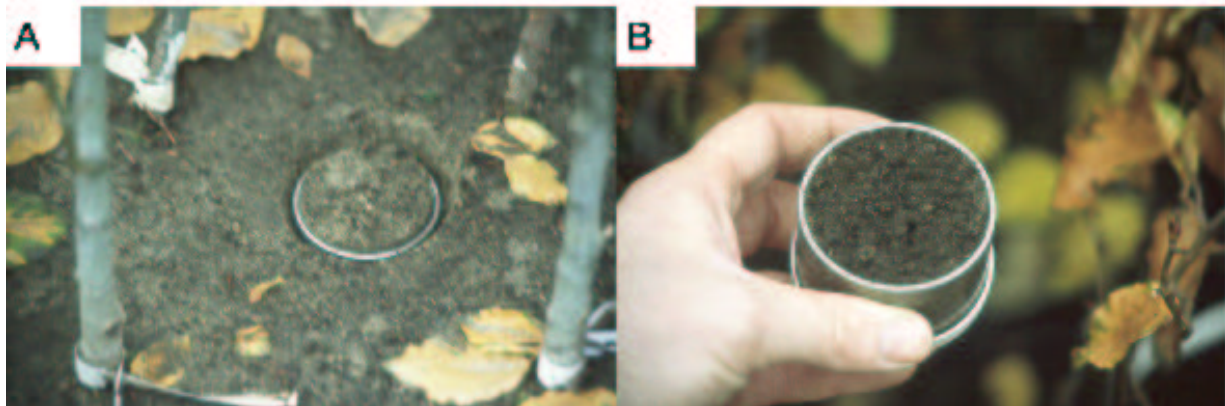


Abb. 2.10: Entnahme von Volumenproben (100 cm^3) aus dem Oberboden (A) eines juvenilen Buchenbestandes. Sie erfolgte mit Hilfe von Stechzylindern (B) zur Bestimmung der bodenphysikalischen Kennwerte (Tab. 2.5 und 2.6) und der Bodensaugspannungskurve.

Aus deren Verlauf kann die Feldkapazität (FK bei pF 1.8) ermittelt werden. Dieser obere Grenzwert des Speichervermögens des Bodens für Wasser stellt sich auf grundwasserfernen, gut durchlässigen Böden zwei bis drei Tage nach voller Wassersättigung ein. Der Permanente Welkepunkt (PWP bei pF 4.2) wird als der untere Grenzwert des Speichervermögens für pflanzenverfügbares Wasser angegeben. Unterhalb dieses Wertes gehen die Pflanzen in Dauerwelke über. Dieser PWP muss lediglich als Faustwert betrachtet werden (Larcher 1994), der in der landwirtschaftlichen Praxis als Grenzwert der Bodenwasserverfügbarkeit genutzt werden kann, dem aber keine allgemeingültige ökologische Bedeutung zukommt (Lösch 2001).

Die verbleibende Bodenfeuchte ist hygroskopisch in den Bodenkolloiden gebunden (Totwasser) und steht den Pflanzen nicht zur Verfügung. Die Differenz zwischen der Feldkapazität (FK) und dem Permanenten Welkepunkt (PWP) wird als nutzbare Feldkapazität (nFK) bezeichnet. Sie stellt das maximale Speichervermögen des Bodens für pflanzenverfügbares Wasser in einer bestimmten Schicht dar.

Aus diesen bodenphysikalischen Kennwerten leitet sich ein Versorgungsgrad der Hauptwurzelzone (0-60 cm) mit Wasser ab, der allgemein als Bodenfeuchte in [%] der nutzbaren Feldkapazität angegeben wird. Bei landwirtschaftlichen Kulturen wird ein Versorgungsgrad von 40-50% der nutzbaren Feldkapazität im Hauptwurzelbereich angestrebt. Ein Absinken der Wasserversorgung unter 30% nFK führt zu Wasserstress und somit zu Ertragsverlusten (Bramm et al. 1988). Für den vorliegenden Versuch würde analog ein Absinken des Bodenwassergehaltes unter 14 Vol.% zu Wasserstress führen. Da in den Versuchsreihen ein Bodenwassergehalt zwischen 15 und 20 Vol.% erreicht wurde, kann davon ausgegangen werden, dass die juvenilen Buchenbestände ausreichend mit Wasser versorgt waren und den Beständen zwischen 40 und 87% der nutzbaren Feldkapazität zur Verfügung stand.

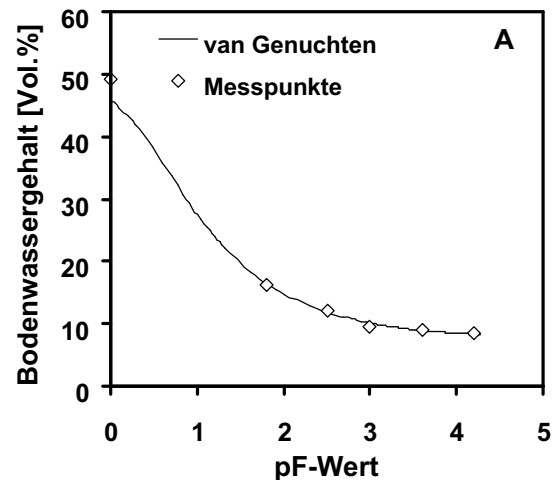


Abb. 2.11: Desorptionskurve (Gl. (2.1)) der in den Versuchsreihen verwendeten Bodenart (lehmiger Sand; $\theta_s = 49.2$ [Vol.%], $\theta_r = 7.7$ [Vol.%], $\alpha = 0.45$, $n = 1.46$, weitere Erläuterungen siehe Text).

Tab. 2.5: Die absoluten Wassergehalte bei den Bodenkennwerten der Feldkapazität (FK), des Permanenten Welkepunktes (PWP) und der nutzbaren Feldkapazität (nFK) der in den Versuchsreihen verwendeten Bodenart (lehmiger Sand) in der Hauptwurzelzone von 0-60 cm.

Kammer	CO ₂	pF 1.8 [Vol.%]	pF 4.2 [Vol.%]	FK [kg]	PWP [kg]	nFK [kg]
Versuchsreihe 1994-1999						
K3	350	22.4	10.3	86.0	39.6	46.5
K4	700	21.1	12.0	81.0	46.1	34.9
Versuchsreihe 1997-2000						
K6	350	21.2	10.9	81.4	41.9	39.6
K5	700	20.7	10.0	79.5	38.4	41.1

Tab. 2.6: Bodenphysikalische Kennwerte, Gesamtporenvolumen GPV [%], Bodenwassergehalt [Vol.%] bei den einzelnen Druckstufen (pF-Werte = log cm Wassersäule) und Lagerungsdichte (ρ_b) [g cm⁻³] des Bodens (lehmiger Sand), der sowohl in den Expositions-kammern (K3-K6) während der Versuchsreihen, als auch in Pflanzencontainern während des Phytotronversuches (Phyto) eingesetzt wurde. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$) und die Standardabweichung (SD) der Messwerte, die im Labor der TU-Berlin, Institut für Ökologie, FG Bodenkunde, Prof. Renger ermittelt wurden.

Kammer	CO ₂	GPV	pF ≈ 0.0	pF 1.8	pF 2.5	pF 3.0	pF 3.6	pF 4.2	ρ_b Boden
		[%]	[Vol.%]	[Vol.%]	[Vol.%]	[Vol.%]	[Vol.%]	[Vol.%]	[g cm ⁻³]
Versuchsreihe 1999-1999									
Phyto		54.7	54.7	20.4	13.2	11.4	9.3	8.0	1.20
Phyto		49.2	49.2	13.7	10.6	8.1	8.2	7.5	1.35
Phyto		46.4	46.4	17.5	14.2	10.8	9.8	8.5	1.42
Phyto		50.1	50.1	14.5	11.4	8.9	8.7	9.0	1.32
Phyto		50.9	50.9	17.5	12.6	9.9	9.1	8.9	1.30
Phyto		44.0	44.0	16.3	12.6	9.4	8.7	9.1	1.48
Phyto		50.8	50.8	15.1	12.0	9.1	8.4	8.5	1.30
Phyto		47.5	47.5	15.6	11.1	9.0	9.0	8.8	1.39
	$\bar{x}$	49.2	49.2	16.3	12.2	9.6	8.9	8.5	1.35
	SD	± 3.3	± 3.3	± 2.1	± 1.2	± 1.1	± 0.5	± 0.5	± 0.09
K3	350	54.1	54.1	22.7	18.6	16.2	14.5	9.6	1.22
K3	350	55.2	55.2	21.3	17.6	15.9	13.8	12.5	1.19
K3	350	52.3	52.3	23.0	19.6	17.4	15.2	8.7	1.27
	$\bar{x}$	53.8	53.8	22.4	18.6	16.5	14.5	10.3	1.22
	SD	± 1.5	± 1.5	± 0.9	± 1.0	± 0.8	± 0.7	± 1.9	± 0.48
K4	700	56.1	56.1	20.6	16.4	12.9	12.4	11.8	1.16
K4	700	54.4	54.4	21.9	17.6	13.6	13.1	12.2	1.21
K4	700	56.2	56.2	20.8	16.5	14.0	13.0	11.9	1.16
	$\bar{x}$	55.5	55.5	21.1	16.9	13.5	12.8	12.0	1.18
	SD	± 1.0	± 1.0	± 0.7	± 0.7	± 0.5	± 0.4	± 0.2	± 0.03
Versuchsreihe 1997-2000									
K6	350	58.0	58.0	23.7	20.8	16.8	14.2	9.8	1.11
K6	350	58.0	58.0	19.7	14.5	12.3	11.0	12.1	1.11
K6	350	55.5	55.5	20.1	15.3	13.0	11.9	10.8	1.18
	$\bar{x}$	57.2	57.2	21.2	16.9	14.0	12.4	10.9	1.14
	SD	± 1.4	± 1.4	± 2.2	± 3.4	± 2.4	± 1.7	± 1.2	± 0.04
K5	700	54.0	54.0	22.4	17.3	14.9	13.0	14.0	1.22
K5	700	57.7	57.7	20.4	15.6	12.9	11.5	9.5	1.12
K5	700	60.9	60.9	19.2	14.8	12.3	11.1	6.5	1.04
	$\bar{x}$	57.5	57.5	20.7	15.9	13.4	11.9	10.0	1.13
	SD	± 3.5	± 3.5	± 1.6	± 1.3	± 1.4	± 1.0	± 3.8	± 0.09

2.4.8 Mikrokosmos-Systeme

Die Versuchsanlage bestand aus bis zu sechs Expositionskammern, die im Eigenbau aus UV-durchlässigem Acrylglas (Typ GKS, 5 mm, Röhm) und einem Aluminiumprofil (20 * 20 mm) gefertigt wurden (Abb. 2.12). Die Transmission der Strahlung im Wellenlängenbereich zwischen 100 bis 1100 nm war aufgrund des Acrylglases um 3% reduziert. Ein Vergleich der einstrahlenden PPFD-Werte innerhalb und außerhalb der Expositionskammern ergab eine konstruktionsbedingte Lichtabschwächung von bis zu 17% abhängig vom tageszeitlichen Sonnenstand (Forstreuter 1991). Das Oberteil der Expositionskammer bestand aus mehreren Elementen mit einer Grundfläche von 80 * 80 cm und einer Bauhöhe von 40 bzw. 80 cm, die je nach Bestandeshöhe im Baukastenprinzip kombiniert und übereinander montiert wurden. Die Seitenwände und das Dach der Expositionskammern konnten für Wartungsarbeiten oder Probenentnahmen leicht geöffnet werden und wurden mit einer Silikondichtung am Aluminiumrahmen abgedichtet. Das Oberteil konnte eine Bauhöhe von bis 2.8 m mit einem Luftvolumen von 1.8 m³ erreichen. Das abgeschlossene Unterteil besaß mit einer Grundfläche von 80 * 80 cm und einer Tiefe von 60 cm ein Bodenvolumen von ca. 0.4 m³.



Abb. 2.12: Expositionskammern, die aus einem abnehmbaren Oberteil (Grundfläche: 80*80 cm, Bauhöhe der Elemente 40 bzw. 80 cm) und einem abgeschlossenen Unterteil (80*80*60) bestehen, wurden im Eigenbau aus UV-durchlässigem Acrylglas im Baukastenprinzip gefertigt, hier Prototyp einer Expositionskammer zu Beginn der ersten Versuchsreihe im Jahr 1991.

2.4.8.1 Klimatisierung

Das Mikroklima in den Expositions-kammern wurde entsprechend den Außenbedingungen geregelt (Forstreuter 1993). Das Kühlsystem wurde über eine analoge Regeleinheit (Eigenbau in Kooperation mit der Universität Osnabrück, Rathmann & Forstreuter 1991 unpubliziert) mit Hilfe von NTC-Widerstandssensoren gesteuert, die sich in den Expositions-kammern und im Freiland befanden (Abb. 2.13).



Abb. 2.13: Kühleinheit an der Rückwand (Nordseite) der Expositonskammern.

Das Kühlsystem befand sich an der Rückwand einer jeden Expositions-kammer in einem Acrylglasgehäuse. Dieses System bestand aus einem herkömmlichen Autokühler (Typ Opel Kadett) und einem Ventilator (Typ 7650, Papst). Der sogenannte Kühlventilator, der in die Rückwand eingelassen war, blies bei Bedarf die Innenluft der Expositions-kammer an den Kühler. Die Luft durchströmte den Kühler und wurde über Öffnungen, die sich oben an der Rückwand befanden, in die Expositions-kammer zurückgeführt. Durch einen zweiten Ventilator wurde die Luft innerhalb der Expositions-kammer umgewälzt. Dieser sogenannte Windventilator erzeugte auch bei Windstille einen kontinuierlichen Luftstrom und wurde zusätzlich über eine analoge Windregelungseinheit - relativ zu den gemessenen Windgeschwindigkeiten des Freilandes - angesteuert. Die Kühler waren über Schlauchleitungen mit einem 250 Liter fassenden Vorratsbehälter für das Kühlflüssigkeitsgemisch aus Wasser und Genatin verbunden. In diesem Behälter kühlte ein Austauscher eines zusätzlichen Kühlaggregates die Kühlflüssigkeit kontinuierlich auf eine voreingestellte Temperatur ab. Wichen die Lufttemperaturen innerhalb der Expositions-kammern von den

Außentemperaturen nach oben ab, wurden über die analoge Regeleinheit die Stromkreisläufe des Kühlventilators und einer Laugenpumpe geschlossen, die das Kühlflüssigkeitsgemisch vom Vorratsbehälter in den Kühler umwälzten.

Beide Regelungseinheiten, Kühlsystem und Windsystem wurden bewusst nicht auf ein digitales System umgestellt, da die verwendeten Systeme nur bei absolutem Stromausfall versagten und von Störungen des digitalen Systems unbeeinflusst blieben.

2.4.8.2 Mikroklimaparameter und deren Erfassung

Die Lufttemperatur und die relative Luftfeuchtigkeit wurden im Freiland und in den Expositionskammern mit einem Pt-100 -Widerstandsthermometer (Typ 6337, Testo) bzw. einem kapazitiven Kondensatorhygrometer (Typ 6337, Testo) gemessen, die mit einem zusätzlichen Strahl-

Tab. 2.7: Auflistung der abiotischen Umweltfaktoren, die während der gesamten Versuchsdauer im Freiland und in den Expositionskammern gemessen und aufgezeichnet wurden.

Messparameter	Sensor bzw. Messgerät	Einheit
Lufttemperatur	Pt-100 Widerstandsthermometer, Typ 6337, Testo	[°C]
Bodentemperatur	Pt-100 stabförmiges Widerstandsthermometer, Hartmann und Braun	[°C]
relative Luftfeuchtigkeit	kapazitives Kondensatorhygrometer, Typ 6337, Testo	[%]
Strahlung (PPFD)	Quantum-Sensor (PAR: 400-700 nm), Li 190 SB, LiCor	[$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]
CO ₂ -Konzentration	URAS 3G, 4, Hartmann und Braun	[$\mu\text{mol mol}^{-1}\text{ CO}_2$]
CO ₂ -Zugabemenge	Massendurchflussmesser, Typ FC-2900, Tylan General	[$\text{m}^{-3}\text{h}^{-1}$]
Windweg	Schalenstern Anemometer, Typ 1469, Lamprecht	[m]
Windgeschwindigkeit	Schalenstern Anemometer, Typ 1469, Lamprecht	[m s^{-1}]
Bodenwassergehalt	TDR-Sonde, Typ Trase-System 6050X1, Soilmoisture	[Vol.%]
Luftdurchfluss	Schwebekörper Durchflussmesser, Brooks Instruments	[m^3h^{-1}]
Kondensat	Gaszähler, Typ BK4, Elster	[m^3h^{-1}]
Luftdruck	Kippwaagen, Eigenbau TU-Berlin	[cm^3h^{-1}]
Niederschlag	Präzisionsbarometer, Typ 97150, Thies	[Pa]
	Regenmesser, Prof. Hellmann	[mm]

lungsschutz versehen waren. Der Fehler der Temperatureinstellung innerhalb der Kammern im

Vergleich zu den Freilandbedingungen betrug 0.5°C und der Fehler der relativen Luftfeuchtigkeitseinstellung 15% (Forstreuter 1991, Forstreuter 1993). Die Bodentemperatur wurde in jeder Expositionskammer in einer Bodentiefe von 0-10 cm mit einem stabförmigen Widerstandsthermometer (Typ Pt-100, Hartmann und Braun) gemessen.

Die Photonenflussdichte (PPFD) im photosynthetisch aktiven Bereich der Strahlung von 400 bis 700 nm (PAR) wurde kontinuierlich mit Quantumsensoren (Typ LI-190SB, LiCor) in Bestandeshöhe erfasst. Die Windgeschwindigkeit und der Windweg wurden mit einem Schalenstern-Anemometer (Typ 1469, Lamprecht) im Freiland in einer Höhe von 4 m über dem Boden gemessen und innerhalb der Expositionskammern relativ im Bereich von 0.1 bis 2.5 m s^{-1} mit Hilfe eines Ventilators (Typ 7560, Papst) nachgeregelt.

Die digitale Erfassung der einzelnen Messparameter (Tab. 2.7) erfolgte im 60 Sekunden-Takt mit einer analog-digitalen Wandlerkarte (Typ MIO-AD-100, Hude) mit integrierter Relais-schaltung (Typ MIO170-RE, Hude) und Pt-100 Einheit (Typ MIO160-PT, Hude) auf einem PC. Insgesamt wurden 60 Messkanäle aufgezeichnet und auf einem Wechseldatenträger als Halbstundenmittelwerte gespeichert.

Die Software zur Erfassung der Mikroklimaparameter (Biogas 2.0 und 3.0, Eigenentwicklung) wurde in der Programmiersprache Turbo Pascal (Version 6.0) erstellt und umfasste neben der Speicher- und Regelungsroutine die direkte Darstellung der aktuellen und der Halbstundenmesswerte auf einem Kontrollmonitor.

Der Luftdruck wurde mit einem Präzisionsbarometer (Typ 97150, Thies) einmal täglich gemessen. Auch die Niederschläge am Standort wurden täglich mit einem Regenschirm (Typ Prof. Hellmann) erfasst. Der Bodenwassergehalt wurde mittels der TDR-Technik (Typ Trase System 6050X1, Soilmoisture) in allen Versuchsbecken in stündlichen Intervallen gemessen.

2.5 Messungen an den juvenilen Buchenbeständen

2.5.1 Biomasse- Ernte der Probebäume

In den drei Versuchsreihen von 1991 bis 2000 wurden insgesamt sieben Biomasseernten in den juvenilen Buchenbeständen durchgeführt (Tab. 2.8). Die Pflanzenmassen wurden als Trockenmassen bestimmt. Das Material wurde direkt nach der Ernte bei einer Temperatur von 85°C getrocknet. Die vollständige Trocknung erfolgte in einem Umlufttrockenschrank bis zur Gewichtskonstanz. Von einer Anhebung der Trockentemperatur auf 105°C , wie es früher bzw. z.T. noch heute üblich ist, wurde abgesehen, weil sich verschiedene Pflanzensubstanzen (z.B. ätherische Öle) bei dieser Temperatur verflüchtigen oder thermisch zersetzt werden. Vor der Auswägung wurde das Material wie z.B. Blätter oder Feinwurzeln in einem Exsikkator abgekühlt.

Es wurden folgende Teile der Bäumchen getrennt getrocknet und gewogen:

- Knospen,
- Blätter,
- Stämme,

Tab. 2.8: Versuchsablauf und Erntetermine in den drei Versuchsreihen von 1991 bis 2000.

Versuchsreihe	Jahr	Datum	
1991-1993	1991	03.05.91	Beginn des Teilversuches I
		07.08.91	Beginn des Teilversuches II
		20.12.91	Unterbrechung der CO ₂ -Begasung
	1992	25.02.92	1. Teilernte
		20.04.92	Beginn der CO ₂ -Begasung
		01.12.93	2. Teilernte und Unterbrechung der CO ₂ -Begasung
	1993	23.04.93	Beginn der CO ₂ -Begasung
		23.09.93	Abschlussernte
1994-1999	1994	30.03.94	Beginn der Versuchsreihe
		22.11.94	Unterbrechung der CO ₂ -Begasung
	1995	12.04.95	1. Teilernte und Beginn der CO ₂ -Begasung
		07.09.95	2. Teilernte
		07.11.95	Unterbrechung der CO ₂ -Begasung
	1996	22.04.96	Beginn der durchgehenden CO ₂ -Begasung ohne Winterpause
	1998	10.10.98	1. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
	1999	26.01.99	2. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		27.04.99	3. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		14.07.99	4. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		13.10.99	5. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		09.12.99	Abschlussernte
1997-2000	1997	05.05.97	Beginn der Versuchsreihe
	1998	10.10.98	1. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
	1999	26.01.99	2. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		27.04.99	3. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		14.07.99	4. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
		13.10.99	5. Probenahme zur Bestimmung der Feinwurzelmasse
	2000	21.09.00	Abschlussernte

- Äste, Aufteilung nach Ästen 1., 2., sowie höherer Ordnung,
- Wurzeln (Schwach- und Grobwurzeln $\varnothing > 2\text{mm}$ und Feinwurzeln $\varnothing < 2\text{mm}$).

2.5.2 Bestimmung der Fein- und Grobwurzelmasse

Am Ende einer jeden Versuchsreihe wurde der gesamte Boden (383 dm^{-3}) aus den Versuchsbecken entnommen. Der Boden wurde portionsweise ausgebreitet und die Wurzeln per Hand entnommen. Anschließend wurde derselbe Boden nochmals durch ein Erdsieb (Maschenweite ca. 2-5 mm) geschüttelt, um die verbliebenen Wurzeln zu gewinnen. Die Wurzeln wurden anschließend mit Hilfe eines Siebes (1 mm Maschenweite) in einem Behälter aufgeschwämmt und mit einer Handstrahldüse von Bodenpartikeln gereinigt. Die ausgewaschenen Wurzeln wurden nach ihrem Durchmesser klassifiziert. Es wurden zwei Stärkekassen (Feinwurzeln $\varnothing < 2\text{mm}$, Schwach- oder Grobwurzel $\varnothing > 2\text{mm}$) unterschieden.

Von Oktober 1998 bis Oktober 1999 (Tab. 2.8) wurde die vertikale Verteilung der Feinwurzeln in den Bodenmonolithen der juvenilen Buchenbestände (Versuchsreihe 1994 - 1999 und 1997 - 2000) nach der Bohrstockmethode untersucht. Es wurden jeweils mindestens drei Bodenkerne aus den vier Versuchsbecken und einem Außenbecken mit dem Bohrstock (nach Pürckhauer) entnommen. Die gewonnenen Bodenprofile wurden nach Tiefe in fünf Horizonte (0-10 cm, 10 bis 20 cm, 20 bis 30 cm, 30 bis 40 cm und 40 bis 50 cm) unterteilt. Die Proben wurden jeweils in einem Wasserbad aufgeschwämmt und alle Wurzeln mit Hilfe eines Siebes (1 mm Maschenweite) und einer Pinzette herausgewaschen und aussortiert. Eine Einteilung nach lebenden und toten Fraktionen konnte aufgrund des zusätzlich erforderlichen hohen Zeitaufwandes nicht vorgenommen werden.

Alle Wurzeln wurden in einem Umlufttrockenschrank (Typ Kelvitron T, Heraeus) bei 85°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die Masse mit Hilfe einer Analysenwaage (Typ AC 211S, Sartorius) bestimmt. Die Wurzelmassen wurden mit Hilfe des Innendurchmessers des Bohrstockes (1.8 cm) auf eine Grundfläche von 1 m^2 hochgerechnet.

2.5.3 Kontinuierliche Messungen von Wachstumsparametern

Innerhalb der Vegetationsperiode wurde die Entwicklung der Stammdurchmesser, der Stammlängen (Höhen), der Blattanzahl und der Blattgrößen der juvenilen Buchenpflanzen im Abstand von vier bis sechs Wochen ermittelt (Tab. 2.9). Am basalen Stammabschnitt, etwa 2 cm oberhalb des Wurzelhalses, wurde eine Farbmarkierung angebracht. Zu jedem Messzeitpunkt wurde der basale Stammdurchmesser (BSD) an der markierten Stelle mit Hilfe eines Messschiebers (Typ Digit Messschieber, DIN 862, Format) in [mm] gemessen. Hatten die Einzelpflanzen eine Höhe von über 1.3 m erreicht, wurde parallel der Brusthöhendurchmesser (DBH) in 1.3 m bestimmt. Die Stammlänge (Höhe) wurde vom Ansatzpunkt des Wurzelhalses bis zum Ende des längsten Triebes mit Hilfe eines Metermaßes in [cm] bestimmt. Ebenfalls zu den Messzeitpunkten wurden die Blätter je Buchenpflanze gezählt, und an jeweils fünf zufällig ausgewählten Bäumen aus jedem Bestand wurden die Blattlängen und -breiten mittels eines Lineals (1 mm Einteilung) gemessen.

Tab. 2.9: Auflistung der Messzeitpunkte zur Ermittlung der Stammdurchmesser- und Stammhöhenentwicklung sowie der Blattanzahl und -größe der juvenilen Buchenbestände während der drei Versuchsreihen 1991 bis 2000.

Monat	Versuchsreihe 1991-1993			Versuchsreihe 1994-1999						Versuchsreihe 1997-2000			
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	1997	1998	1999	2000
Jan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Feb.	-	26.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
März	-	-	-	22.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-
April	-	-	23.04	-	13.04	26.04	-	-	-	-	-	-	-
Mai	30.05	18.5	17.05	16.05	22.05	-	30.05	19.05	25.05	27.05	27.05	18.05	29.05
Juni	05.06	24.06	14.06	13.06	27.06	06.06	26.06	22.06	17.06	25.06	19.06	15.06	21.06
Juli	01.07	23.07	12.07	12.07	17.07	04.07	28.07	22.07	-	23.07	21.07	-	17.07
Aug.	08.08	26.08	09.08	18.08	15.08	07.08	26.08	-	16.08	22.08	-	19.08	28.08
Sep.	02.09	21.09	08.09	12.09	25.09	05.09	29.09	14.09	-	23.09	21.09	-	-
Okt.	01.10	-	-	-	-	02.10	-	-	-	-	-	-	-
Nov.	-	-	-	24.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dez.	-	-	-	-	-	-	-	-	09.12	-	-	-	-

2.5.4 Bestimmung der Bestandesgrundfläche

Die Bestandesgrundfläche G (in cm^2) ist die Summe der Grundflächen aller Bäume eines Bestandes (Kramer 1988) und wurde mit Hilfe des basalen Stammdurchmessers (BSD) berechnet. Sie kann auch in Prozent der Grundfläche der Versuchsbecken (0.64 m^2) angegeben werden.

$$G = \sum_i \left(\frac{BSD_i}{2} \right)^2 * \Pi \quad (2.2)$$

2.5.5 Bestimmung der Blattfläche und des Blattflächenindex

Die Bestimmung der Blattfläche wurde einerseits direkt nach der Ernte der Einzelblätter (destruktive Methode) mit Hilfe eines Blattflächenmessgerätes ermittelt oder andererseits während der laufenden Versuchsreihe zerstörungsfrei durch allometrische Verfahren (nicht destruktive Methode).

Die direkten Messungen der einfachen Blattflächen wurden mit Hilfe der Blattflächenmessgeräte (Portable Area Meter, Modell Li-3000, LiCor) und (Modell Li-3100, Lambda) durchgeführt. Vor jeder Messreihe wurde das Gerät mittels einer bekannten Fläche kalibriert (Messwertabweichung $< 2\%$). Die Blattflächen wurden direkt nach der Entnahme aus den Versuchsbecken ermittelt, um etwaige "Schrumpfungseffekte" der Blätter so gering wie möglich zu halten. Der Blattflächenindex (LAI) wurde aus der Summe aller gemessenen Blattflächen und der Grundfläche der Bestände (0.64 m^2) berechnet:

$$LAI = \frac{\text{Gesamtsumme der einseitigen Blattfläche}}{\text{Bodenfläche}} [\text{m}^2 \text{ m}^{-2}] \quad (2.3)$$

Die nicht-destruktive Bestimmung des LAI wurde im vierwöchigen Rhythmus je Vegetationsperiode (vier bis fünfmal) aus der Anzahl der Blätter aller Bäume und aus der mittleren Blattfläche pro Blatt ermittelt, die an jeweils fünf zufällig ausgewählten Bäumen aus jedem Bestand über eine allometrische Beziehung von Blattlänge und -breite zur Blattfläche bestimmt wurde. Die Messungen der Blattlängen und -breiten erfolgten mittels eines Lineals (1 mm Einteilung). Die einfache Blattfläche wurde aus der folgenden Gleichung berechnet:

$$y = c_0 + c_1 x \quad (2.4)$$

mit

$$\begin{aligned} y &: \text{einfache Blattfläche [cm}^2\text{]} \\ c_0 &= 0.26 \\ c_1 &= 0.67 \\ x &= L1 * L2 \\ L1 &: \text{Länge des Blattes [cm]} \\ L2 &: \text{Breite des Blattes [cm]} \end{aligned}$$

Der Korrelationskoeffizient für die lineare Beziehung zwischen den berechneten und gemessenen Blattflächen der Buchen betrug $R=0.99$ (Overdieck & Forstreuter 1991).

2.5.6 Bestimmung des Blattmassenwertes pro Blattflächeneinheit (LMA)

Zur Charakterisierung von verschiedenen Blattparten innerhalb des Kronenraumes der juvenilen und adulten Buchenbestände wurden die Blattkennwerte LMA bzw. SLA ermittelt. Der Blattmassenwert (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] wurde an allen geernteten Blättern über die Beziehung aus Trockenmasse pro Blattflächeneinheit bestimmt.

$$LMA = \frac{\text{Blattmasse [g]}}{\text{Blattfläche [m}^2\text{]}} \quad (2.5)$$

Der reziproke Wert des LMA kann auch als spezifische Blattfläche pro Blattmasseneinheit (SLA) angegeben werden:

$$SLA = \frac{\text{Blattfläche [cm}^2\text{]}}{\text{Blattmasse [g]}} \quad (2.6)$$

Aus den frisch geernteten Blättern wurden in der Regel jeweils drei Scheibchen mit definierter Blattfläche (1.28 bzw. 1.01 cm^2) mit Hilfe eines Korkbohrers ausgestochen. Ein Scheibchen wurde zentral zu Beginn des oberen Drittels der Blattspreite gewonnen und diente zur Bestimmung des LMA-Wertes und für die Blattstickstoffanalyse. Zwei weitere Blattscheibchen wurden auf den gegenüberliegenden Blathälften ausgestochen und dienten den TNC-Analysen (der

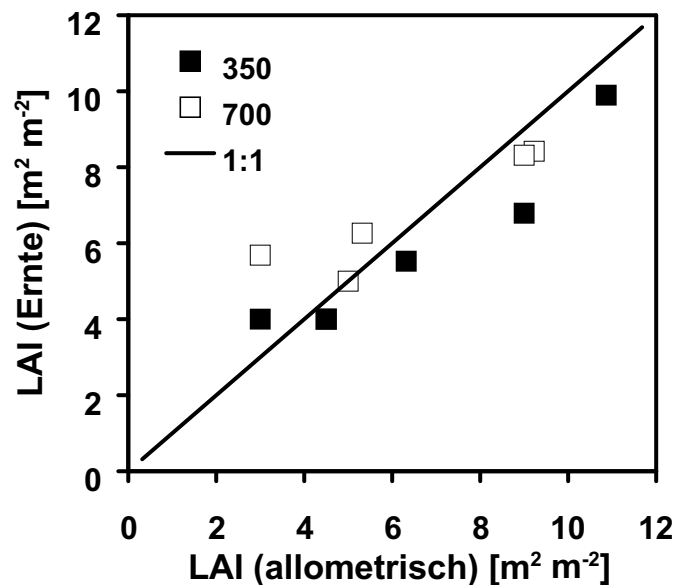


Abb. 2.14: Ergebnisse der direkten (destruktiven) und indirekten (allometrischen) Methode zur Bestimmung des Blattflächenindex (LAI) [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$] in juvenilen Buchenbeständen, die mit dem Blattflächenmessgerät während einer Gesamternte (Ernte) bestimmt wurden und aus den zerstörungsfreien Messungen der Blattlängen bzw. -breiten (allometrisch) berechnet wurden.

löslichen Kohlenhydrate und Stärke) bzw. weiteren chemischen Analysen, z.B. der Chlorophyllbestimmung. Die Scheibchen wurden nach dem Ausstechen sofort in flüssigen Stickstoff getaucht und anschließend bis zur Weiterverarbeitung im Kälteschrank bei -80°C gelagert. Die Frischmasse- bzw. Trockenmassebestimmung der Scheibchen erfolgte mit einer Feinwaage (Typ AC 211 S, Sartorius und Typ Mettler). Zur Bestimmung der Trockenmasse wurden die Scheibchen wie oben beschrieben bei 85°C getrocknet.

Nach dieser Methode wurde eine wiederholte Probenentnahme an denselben Blättern möglich, die nicht abgeerntet, sondern am Ast belassen wurden. Hier musste die Entnahme jeweils eines Blattscheibchens auf einer Blathälfte erfolgen, ohne die Mittelrippe anzustechen. Bei dieser Vorgehensweise dürfte die Entnahme eines Blattscheibchens mit dem vielbeobachteten Lochfraß eines Insektes gleichzusetzen sein.

2.5.7 Bestimmung der Blattmasse und -fläche auf der Bestandesebene

Die Gesamtblattmassen in den Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ wurden entweder aus den Ergebnissen der Ernten oder aber des Laubfalles für jedes Untersuchungsjahr ermittelt.

Während des herbstlichen Laubfalles von Ende September an wurden die Buchenblätter in wöchentlichen Abständen von der Bodenoberfläche der Versuchsbecken entnommen und die Blattmassen nach Trocknung in einem Umlufttrockenschrank bei 85°C bestimmt. In der Ver-

suchsperiode 1999 wurden neben den Blattmassen kontinuierlich die Blattflächen der einzelnen Streufallproben für die Bestände der Versuchsreihen 1994 -1999 und 1997 - 2000 direkt nach der Entnahme mit Hilfe eines Blattflächenmessgerätes (Model Li-3100, Lambda, USA) ermittelt.

2.6 Bestimmung der Nettoprimärproduktion

Die Nettoprimärproduktion (NPP) drückt aus, wieviel Pflanzentrockenmasse pro m² Grundfläche pro Jahr, hier in [g m⁻² a⁻¹] angegeben, in den Pflanzenbeständen akkumuliert wurde. Die Produktionsleistung an organischer Substanz pro Zeiteinheit und Fläche bezeichnet man als Produktivität (Nettoproduktion). Diese wird gewöhnlich in g Trockensubstanz (TM) pro Grundfläche [m²] und Jahr [a] ausgedrückt. Dabei sind zu unterscheiden (Lieth et al. 1965, Lieth 1965): erstens die Primärproduktion (die Menge an Biomasse, die von einer autotrophen Pflanzengesellschaft pro Einheit Grundfläche und Zeiteinheit gebildet wird) und zweitens die Sekundärproduktion (die Biomassenerzeugung der heterotrophen Organismen einer Biozönose).

Die Primärproduktion wird als Bruttoproduktion (P_b) teilweise sofort wieder für die Atmung der Pflanzenbestände (Respiration R) verwendet. Der Rest, die Nettoproduktion (P_n) steht für den Pflanzenwuchs und damit für die Vergrößerung der lebenden Phytomasse des Ökosystems zur Verfügung. Die Produktionsgleichung lautet:

$$P_n = P_b - R \quad (2.7)$$

Die Veränderung der Phytomasse (ΔB) ist ebenfalls abhängig von den Verlusten durch tierische Konsumenten (V_k , z.B. durch Fraß phytophager Insekten) und durch Produktion von Bestandesabfall (V_a , z.B. oberirdischer Abwurf von Blättern, Blüten, Früchten und abgestorbenen Ästen, sowie der unterirdische Anteil an abgestorbenen Wurzeln und Abgaben von Assimilaten in Form von Wurzelexsudaten).

$$\Delta B = P_n - (V_a + V_k) \quad (2.8)$$

Da der Term ($V_a + V_k$) für die Versuchsbedingungen als sehr gering oder bekannt eingestuft werden kann, läßt sich die Nettoprimärproduktion in den Modell-Ökosystemen aus der Biomassenzunahme zwischen den Ernteterminen berechnen.

Die Nettoprimärproduktion (NPP) der juvenilen Buchenbestände wurde für die verschiedenen Versuchszeiträume zum einen aus den Ergebnissen der Gesamttrockenmassen direkt bestimmt und zum anderen aus den Messungen des basalen Stammdurchmessers (BSD) und den allometrischen Relationen von Stammdurchmesser (BSD) zu oberirdischer und unterirdischer Phytomasse (Kap. 3.2.1) für die einzelnen Jahre abgeleitet bzw. errechnet.

Die Angabe der Produktivität in Form von Trockensubstanz, Kohlenstoff oder Kohlendioxid pro Flächen- und Zeiteinheit wurde wie folgt ineinander umgerechnet (Lieth 1963, Lieth 1965):

$$\begin{aligned} 1 \text{ g Trockensubstanz Pflanze} &\simeq 0.46 \text{ g Kohlenstoff} \\ &\simeq 1.68 \text{ g Kohlendioxid} \end{aligned} \quad (2.9)$$

Diese einfache Beziehung wurde über die Messungen der Kohlenstoffgehalte in der Pflanzensubstanz aufgestellt, wobei die Pflanzenmasse durchschnittlich 46 ± 3 % Kohlenstoff bei einem Aschegehalt von etwa 2% enthält.

Die ermittelten CO_2 -Gaswechselbilanzen wurden aufgrund der obigen stöchiometrischen Beziehungen mit dem Faktor 0.59 umgerechnet, um aus diesen Messungen eine Phytomassenentwicklung zu erhalten.

Da es sich bei diesem Versuch um Gaswechselmessungen an einem Gesamtsystem mit Pflanzen, sowie Boden und allen darin vorkommenden Organismen handelte, sind Abweichungen von der tatsächlichen Phytomassenentwicklung auf die Bodenatmung und auf Messfehler zurückzuführen.

2.7 Streuabbau von Buchenlaub

Untersucht wurde der Streuabbau von Buchenblättern, die aus den Versuchsreihen 1991-1993 und 1994-99 nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den Jahren 1991 bis 1997 gesammelt wurden. Für jede CO_2 -Wachstumskonzentration wurden 144 Streuabbaucontainer (Kratz 1991) mit je 2.3 g lufttrockener Buchenlaubstreu (Mischprobe, entsprach 2.15 g Trockenmasse bei 85°C) und 96 Streuabbaucontainer mit je 1.1 g Probenmaterial gefüllt. Der Restwassergehalt der Buchenstreu entsprach 6.5 %. Die Streuabbaucontainer wurden Mitte Februar 1998 in einem juvenilen Buchenbestand auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem ausgelegt (Abb. 2.15). Nach dem Auslegen wurden die Proben einmalig beregnet.

Ein zweiter Streuabbauversuch wurde im Dezember 1999 in einem adulten Buchenbestand in Flecken-Zechlin begonnen (Abb. 2.16). Diese Versuchsreihe ist noch nicht abgeschlossen, sondern wird über 3 Jahre bis Ende 2002 fortgeführt.

Der erste Streuabbauversuch lief über einen Zeitraum von 3 Jahren. Während dieses Zeitraumes wurden an 12 Terminen jeweils 12 Streuabbaucontainer entnommen und die Reststreumasse bestimmt.

2.8 Messungen der Strahlungsverteilung in den Beständen

Vor der Ernte des Blätterdaches wurde die einfallende Freilandstrahlung und die in der jeweiligen Schicht des Bestandes auftreffende Strahlung als Photonenflussdichte (PPFD) mit Hilfe eines Quantum-Sensors (Typ LI-190SB, LiCor) an verschiedenen Punkten gemessen. Die Messungen wurden jeweils zur Mittagszeit (12 Uhr MESZ) durchgeführt. Die einfallende Freilandstrahlung und die Reflexion der PPFD wurden direkt über den jeweiligen Beständen gemessen. Die Messung der Reflexion erfolgte mit dem Quantum-Sensor gleichen Typs, der um 180° senkrecht in Richtung des Bestandes gedreht wurde. Eine Funktion für die im Bestand einfallende PPFD wurde nach Monsi & Saeki (1953) unter Anwendung des Lambert-Beerschen-Gesetzes ($PPFD = PPFD_0 * e^{(-k*LAI)}$) erstellt, wobei PPFD und $PPFD_0$ die einfallende Photonenflussdichte über und in der jeweiligen Schicht des Bestandes, LAI den bis zur jeweiligen Kronenschicht kumulativen LAI und k den Extinktionskoeffizienten wiedergibt.

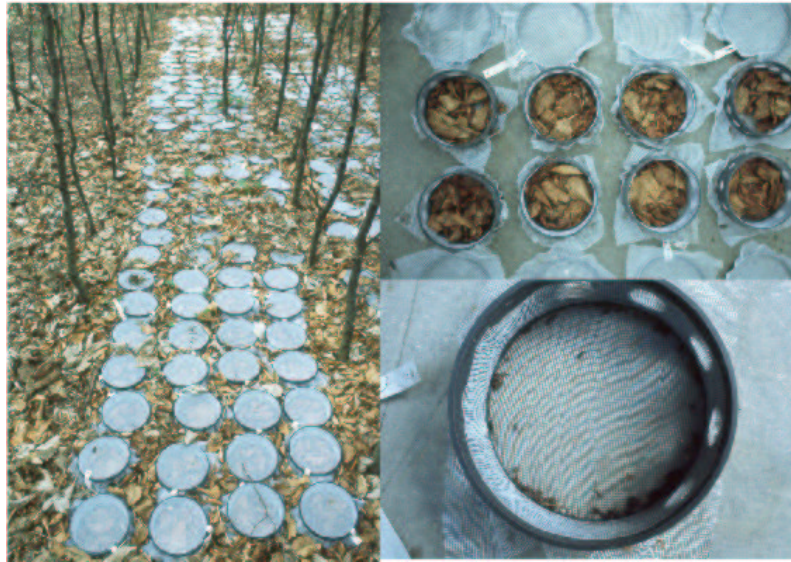


Abb. 2.15: Streuabbauversuch mit jeweils 144 Streuabbaucontainern für jede CO_2 -Wachstumskonzentration in einem juvenilen Buchenbestand (links) auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem. Die Laubstreu war in den Streuabbaucontainern (rechts) von einer Gaze (1 mm Maschenweite) eingeschlossen.



Abb. 2.16: Streuabbauversuch mit jeweils 96 Streuabbaucontainern (links) für jede CO_2 -Wachstumskonzentration in einem adulten Buchenbestand (160 Jahre) in Flecken-Zechlin. Die Streuabbaucontainer (Gaze: 1 mm Maschenweite) wurden im Dezember 1999 auf einer Fläche von 1 m x 2 m (rechts oben) in die Streuschicht eingelassen (rechts unten) und mit frischer Laubstreu bedeckt.

2.9 Phänologische Untersuchungen

Die Phänologie kennzeichnet die im Jahresablauf periodisch wiederkehrenden Wachstums- und Entwicklungserscheinungen der Pflanzen (Schnelle 1955, DWD 1991). Eine pflanzenphänologische Phase wird bestimmt, indem Angaben zur Form und Gestalt (Morphologie, welches Phänostadium), zur Anzahl oder zum Anteil der beobachteten Formen und zum Ort der Beobachtung gemacht werden. Die Maßzahl der jeweiligen Phänophase ist der Eintrittstag der beschriebenen Erscheinung (Tag im Jahr, Datum). In den juvenilen Buchenbeständen beider CO₂-Konzentrationen wurden die Phasen der Blattentfaltung und des Blattfalles beobachtet.

Die Blattentfaltung wurde in der Versuchsreihe 1991 - 1993 für die Jahre 1992 und 1993, in der Versuchsreihe 1994 - 1999 für die Jahre 1995, 1996, 1997, 1998 und 1999 und in der Versuchsreihe 1997 bis 2000 für die Jahre 1998, 1999 untersucht. Für die Jahre 1991 und 1994 wurden keine phänologischen Beobachtungen angestellt, da die Pflanzen zu Versuchsbeginn kurz vor Beginn des Austriebes in die Versuchsbecken eingepflanzt wurden, und somit eine erhebliche Störung vorlag.

Der Blatt- bzw. Laubfall wurde in der Versuchsreihe 1991- 1993 für die Jahre 1991 und 1992, in der Versuchsreihe 1994 - 1999 für die Jahre 1994, 1996, 1997, 1998 und 1999, in der Versuchsreihe 1997 bis 2000 für die Jahre 1997, 1998 und 1999 untersucht. In den Jahren 1993, 1995 und 2000 wurden die Buchenpflanzen der Bestände vor dem Beginn des Laubfalles geerntet.

2.9.1 Phänologische Entwicklung des Austriebes der Buche

Zum Zeitpunkt des Austriebes wurde die phänologische Entwicklung des Knospenaustriebes bzw. der Blattentfaltung (Abb. 2.17) in den juvenilen Buchenbeständen bei den CO₂-Konzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ in Abständen von 2 bis 3 Tagen quantitativ erfasst. An jedem Beobachtungstermin wurde für jede Einzelpflanze des Bestandes die Anzahl der Knospen in den jeweiligen Phänostadien (Stadium 0 bis 3) bestimmt. Die phänologische Entwicklung wurde in die folgenden Phänostadien unterteilt:

- Stadium 0: Knospen in Winterruhe, Beginn der Knospenschwellung, kein Blattgrün sichtbar
- Stadium 1: Knospen aufbrechend, Blattspitzen in Form einer geschlossenen Spindel erkennbar
- Stadium 2: Blattspitzen aufspreizend, Blattgrund nicht erkennbar
- Stadium 3: ganze Blattfläche sichtbar, der Blattstiel oder der Blattansatz sind sichtbar.

Der Verlauf der phänologischen Entwicklung wurde anhand von Summenkurven des phänologischen Entwicklungsindex (PEI) dargestellt (Schirone et al. 1990, Brügger 1998), bei dem immer alle Stadien berücksichtigt werden. Im Gegensatz dazu kann der Verlauf anhand eines einzigen Phänostadiums beschrieben werden (Overdieck, Stille & Forstreuter 1995, Baumgartner 1952).

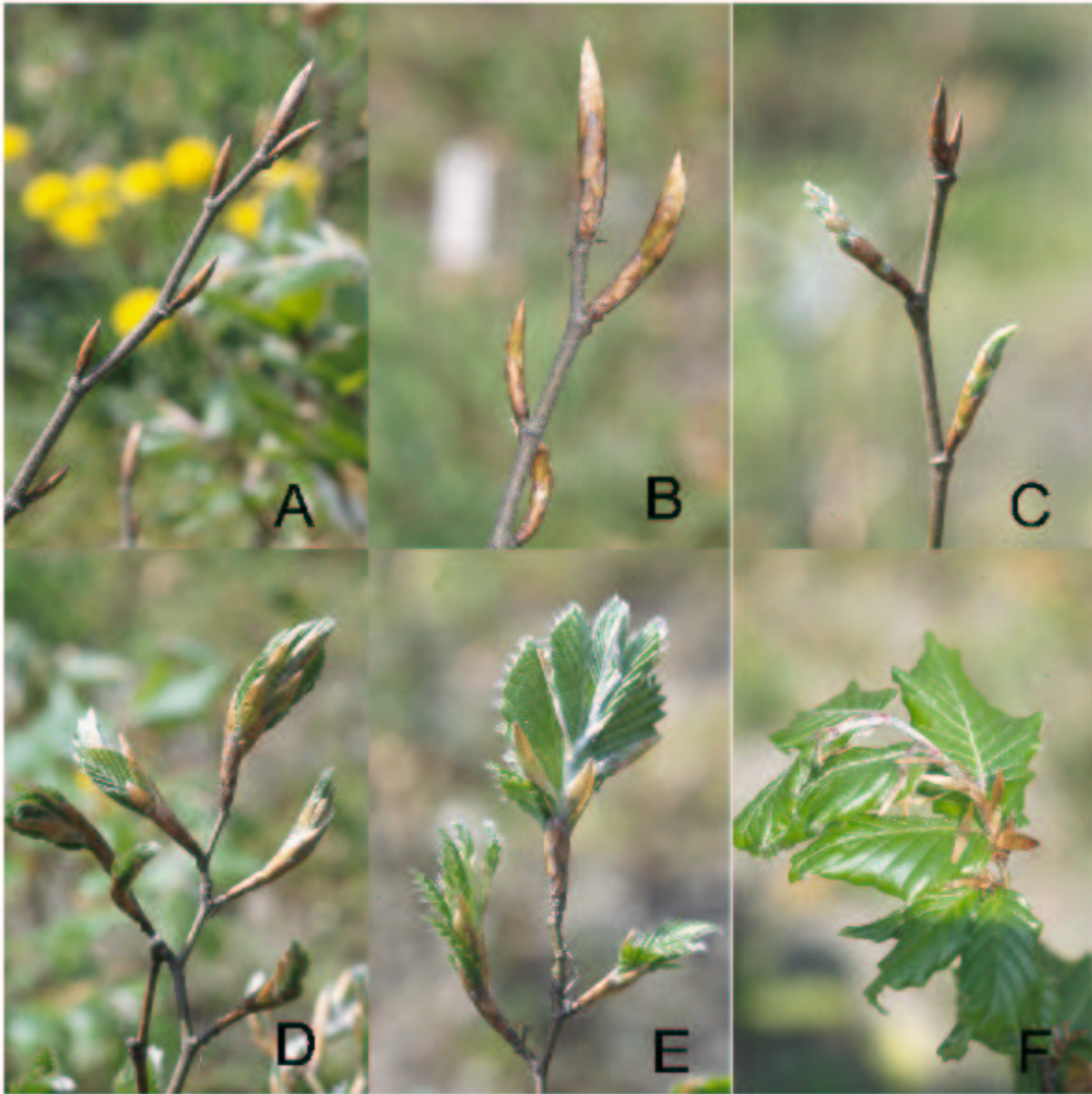


Abb. 2.17: Die Austriebsstadien der Buche. Stadium 0: Bild A: Knospen in Winterruhe, Bild B: Beginn der Knospenschwellung, kein Blattgrün sichtbar, Stadium 1: Bild C: Knospe aufbrechend, Blattspitzen in Form einer Spindel erkennbar, Bild D: Aufplatzende Knospen, die ersten Knospenschuppen haben sich geöffnet, Stadium 2: Bild E: Blattspitze aufspreizend, Blattgrund nicht erkennbar, Stadium 3: Bild F: ganze Blattfläche sichtbar, der Blattstiel oder der Blattansatz sind sichtbar.

Dieser Methode wurde jedoch hier nicht nachgegangen. Der phänologische Entwicklungsindex wurde als gewichtete arithmetische Summe der prozentualen Anteile aller beobachteten Phänostadien berechnet (Brügger 1998):

$$PEI_t(B_n) = \sum_{i=1}^k P(i)_t(B_n) \quad (2.10)$$

mit

- PEI_t : Phänologischer Entwicklungsindex
 $P(i)_t(B_n)$: Anteil des Phänostadiums $P(i)$ zum Zeitpunkt t des Baumes B_n
 B_n : Einzelbaum ($n = 1, \dots, N_s$)
 N_s : Anzahl der Bäume des Bestandes B
 k : Anzahl verwendeter Phänostadien

An den Verlauf des PEI wurde für die Buche folgende wachstumsbeschreibende Funktion nach Causton & Venus (1981) mit Hilfe eines modifizierten Gauß-Newton-Verfahrens approximiert:

$$f(t) = c_0(1 + c_1 e^{(c_2 t)})^{c_3} \quad (2.11)$$

Mit Hilfe der ermittelten Funktionen wurde für die verschiedenen phänologischen Zustände (Beginn des Austriebes, Zeitpunkt von PEI= 50% und vollständige Blattentfaltung) die Maßzahl für den Eintrittstermin (Tag im Jahr) berechnet.

2.9.2 Phänologische Beobachtungen des Blatt- bzw. Laubfalles der Buche

Der Blatt- bzw. Laubfall wurde im Herbst von Ende September an in wöchentlichen Abständen quantitativ bestimmt. Aus jedem Versuchsbecken wurden die Buchenblätter, die während des Laubfalles auf den Boden gelangten, entnommen. Der Anteil der verfärbten Blätter, die von den juvenilen Buchen nicht abgestoßen wurden, war unter beiden CO₂-Konzentrationen gleich groß. Er betrug gemittelt aus sieben Untersuchungsjahren 24±12% (350 μmol mol⁻¹ CO₂) und 26±7% (700 μmol mol⁻¹ CO₂). Dieser Anteil der nicht abgefallenen braunen Blätter wurde jeweils am Ende des Jahres geerntet. Nach Trocknung in einem Umlufttrockenschrank bei 85°C wurden die Blattmassen bestimmt.

Im Versuchsjahr 1999 wurden neben den Blattmassen kontinuierlich die Blattflächen der einzelnen Laubfallproben direkt nach der Entnahme mit Hilfe des Blattflächenmessgerätes (Typ Li-3100, Lambda, USA) für die Bestände der Versuchsreihen 1994 -1999 und 1997 - 2000 bestimmt. Aus der Beziehung zwischen Blattmasse und Blattfläche wurden die spezifischen Blattmassen für die Einzelproben berechnet, um den zeitlichen Verlauf des Laubfalles in Bezug auf die spezifischen Blattmassen zu untersuchen.

Die zeitliche Entwicklung des Laubfalles wurde mit Hilfe einer logistischen Funktion dargestellt:

$$f(t) = \frac{100}{(1 + c_1 e^{(c_2 + t)})} \quad (2.12)$$

Anhand dieser Funktion wurden für jedes Untersuchungsjahr a) der Beginn des Laubfalles, der als Termin definiert wurde, an dem mehr als 5% der bis zum Jahresende abgestoßenen Blätter registriert wurden, b) der Zeitpunkt an dem 50% der verfärbten Blätter abgestoßen worden waren und c) der Zeitpunkt des vollständigen Laubfalles, an dem mehr als 95% der abgestoßenen Blätter registriert wurden, bestimmt.

2.10 Chemische und biochemische Analysen

Für die chemischen und biochemischen Analysen wurden die Blätter der juvenilen Buchenbestände, die in den drei Versuchsreihen entweder direkt im Anschluss an die Gaswechsellmessungen oder aber zu verschiedenen Ernteterminen innerhalb der Vegetationsperiode geerntet wurden, herangezogen. Die Ernte der Blätter aus den adulten Buchenbeständen wurde jeweils an einem Termin innerhalb der Vegetationsperiode durchgeführt. Die Ernten erfolgten in den Jahren 1997 bis 2000 im adulten Buchenbestand in Collelongo (Italien) jeweils im Juli und im Botanischen Garten Berlin jeweils im August und September. Die Blattproben im adulten Buchenbestand von Flecken-Zechlin (Brandenburg) und Nancy (Frankreich) wurden jeweils im Juni 2000 entnommen.

Die chemischen Analysen der übrigen Organe (Knospe, Äste, Stamm und Wurzeln) wurden an den juvenilen Buchen aus der Versuchsreihe 1991-1993 durchgeführt. Von den 25 Jungbuchen, die jeweils über einen Zeitraum von drei Jahren bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 aufgewachsen waren, wurden je sechs Pflanzen pro CO_2 -Konzentrationsstufe nach der mittleren Länge und Durchmesser des Stammes ausgewählt. Es wurden die Grobwurzeln in Haupt- (HW) und Nebenwurzeln (NW), sowie in Feinwurzeln (FW) und der Stamm in die vier Abschnitte, die dem jährlichen Höhenzuwachs entsprachen, unterteilt. Zur Erkennung der einzelnen Jahresabschnitte dienten die Daten aus den kontinuierlichen Längenmessungen sowie die Strukturen in der Rinde, die die jährliche Endknospe hinterließ (Gruber 1998). Das Alter der Stammabschnitte wurde anhand der Jahresringe unter dem Binokular überprüft. Stamm 4 (Sta 4) kennzeichnet den vierjährigen und somit ältesten Stammabschnitt, Stamm 3 (Sta 3) den dreijährigen, Stamm 2 (Sta 2) den zweijährigen und Stamm 1 (Sta 1) den einjährigen und somit jüngsten Stammabschnitt. Die Äste 1. bzw. 2. Ordnung wurden als Ast 1 und Ast 2 und die Knospen als Knos bezeichnet.

Weiterhin wurden chemische Analysen an basalen Stammsegmenten der juvenilen Buchen aus der Versuchsreihe 1994-1999, die über sechs Jahre bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 aufgewachsen waren, durchgeführt.

2.10.1 Bestimmung des Aschegehaltes

Zur Bestimmung des Aschegehaltes wurde 1.0 g des gemahlten Holzmaterials in gewichtskonstante Porzellantiegel eingewogen und bei 560 °C über vier Stunden in einem Muffelofen (Typ

M110, Heraeus) verascht. Die Bestimmung der Restmasse erfolgte durch Wiegen (Typ AC 211 S, Sartorius).

Der Aschegehalt der Trockenmasse wurde exemplarisch an Holzproben ermittelt und betrug $2.1 \pm 0.3\%$ ($n = 12$, $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) und $2.0 \pm 0.2\%$ ($n = 8$, $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) der eingewogenen Trockenmasse.

2.10.2 Bestimmung der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte

2 bis 4 mg des Probenmaterials wurden mit Hilfe einer Feinwaage (Typ Mettler) in hochreine Zinnhülsen eingewogen und in der Verbrennungskammer des CHN- Analysengerätes unter hohem Sauerstoffgehalt verbrannt. Die Verbrennungsprodukte (CO_2 , H_2O , N_2) wurden in diesem Analysegerät über Helium als Trägergas der spektral-analytischen Messzelle (Infrarot-Absorption) für CO_2 und H_2O zugeführt. N_2 wurde über eine thermokonduktometrische Methode durch Messung der elektrischen Leitfähigkeit im C/N-Mikro-Analysegerät (CHN-Analysator, Modell 600-800-532, Leco) bestimmt.

2.10.3 Bestimmung der TNC-Gehalte

Der Begriff "nonstructural carbohydrates" (NC; nichtstrukturbildende Kohlenhydrate) wurde von Smart et al. (1994) übernommen und bezeichnet die Summe der verschiedenen Kohlenhydrate, wie D-Glucose, D-Fructose, Saccharose und Stärke. In der Literatur werden meist die Gehalte der "total nonstructural carbohydrates" (TNC; Gesamtheit der nichtstrukturbildenden Kohlenhydrate) angegeben, welche die Gesamtmenge aller nichtstrukturbildenden Kohlenhydrate zusammenfasst. Im Vergleich zu den NC werden bei den TNC noch Fructane und andere Monosaccharide berücksichtigt, deren Gehalt meist sehr gering ist. Die Konzentration der TNC bzw. NC kann als Indikator für veränderte Photosynthese- und Transportaktivitäten gesehen werden.

Die Extraktionsmethode wurde von Jellinghaus, Forstreuter et al. (1996), Lenz, Overdieck & Forstreuter (1995), Köln, Forstreuter & Overdieck (1997) und Koslowsky (1998) für die vorliegenden Untersuchungen ausgearbeitet und die TNC mit Hilfe der enzymatischen Bestimmungsmethode nach Bergmeyer (1977), Jones (1977), Boehringer Mannheim (1995) mit dem Photometer (Typ Ultrospec III) und dem Microplate Reader (Typ MRXFD 1200, Dynex) durchgeführt.

Das Pflanzenmaterial wurde einerseits im Trockenschrank (Ut 6120, Heraeus Instruments) bei 85°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, andererseits direkt nach der Ernte in flüssigem Stickstoff schockgefroren, anschließend gefriergetrocknet und gemahlen. Die nachgetrockneten Holzproben wurden gegebenenfalls mit Hammer und Stechbeitel auf Streichholzgröße zerkleinert und anschließend 90 s in einer Scheibenschwingmühle (Modell TS100, Siebtechnik GmbH) homogenisiert. Bis zur Extraktion wurden die gemahlenen Proben im Exsikkator aufbewahrt. Zu Beginn der Versuchsreihe erfolgte die Extraktion der Kohlenhydrate aus 100 mg Pflanzenmaterial. Jedoch stand bei vielen Proben, vor allem Einzelblättern, nicht genügend Trockenmasse (TM) zur Verfügung. Die Extraktion der alkohollöslichen Kohlenhydrate erfolgte aus ca. 15 mg Pflanzenmaterial in 1.5 ml 80%-iger Ethanollösung im Thermobad bei 60°C für 30 Minuten. Die Suspension wurde anschließend 15 Minuten bei 1500 U min^{-1} und einer Temperatur von 0°C zentrifugiert (Megafuge 1OR, Heraeus Instruments mit Rotor # 3041 für Reaktionsgefäße). Der

Überstand enthielt neben den löslichen Zuckern Phenole, Pigmente und andere Verunreinigungen. Aus dem Überstand wurden D-Glucose, D-Fructose und Saccharose enzymatisch bei einem Puffer von pH-Wert 6,9 (250 mM Triethanolaminhydrochlorid) bestimmt.

Die schwerlösliche Stärke dagegen verblieb im Pellet. Dieses Pellet wurde mit 1.5 ml 80%-iger Ethanollösung gewaschen, zentrifugiert und in 1,5 ml bidestilliertem Wasser aufgenommen. Durch 60-minütiges Autoklavieren (Modell B-C-H, Webeco Vertikal Autoklav) der Pellets bei 120°C und 100 kPa ging die Stärke in Lösung. Nach anschließendem Abzentrifugieren wurde die Stärke bei einer Inkubationstemperatur von 60°C durch das Enzym Amyloglucosidase (AGS) verdaut und die D-Glucose enzymatisch bestimmt. Es wurden jeweils Doppelbestimmungen durchgeführt.

2.10.4 Bestimmung des Chlorophyllgehaltes

Eine über Fläche und Masse spezifizierte Blattprobe wurde in der Retschmühle mit DMF (N,N-Dimethylformamid) aufgeschlossen und das Chlorophyll extrahiert. Der Überstand wurde abzentrifugiert und anschließend photometrisch vermessen. Zur Bestimmung von Chlorophyll a und b wurde das Extrakt bei zwei verschiedenen Wellenlängen vermessen. Zudem wurde das Photometer (TYP ULTROSPEC III) jeweils bei 750 nm genullt, d.h. es wurde jeweils die Differenz zwischen diesen Wellenlängen und 750 nm bestimmt. Diese Differenzen wurden in die von den Autoren ermittelten Formeln eingesetzt (Porra et al. 1989). Die Extraktion erfolgte stets bei Grünlicht. Das Extrakt wurde grundsätzlich im Eisbad aufbewahrt (Schallhorn 1998).

Die Blattproben wurden nacheinander aus dem flüssigen Stickstoff genommen und auf einem Holzbrett plaziert. Mit Hilfe eines Korkbohrers wurde jeweils eine definierte Blattfläche ($0,227 \text{ cm}^2$) ausgestochen, wobei die Blattspitze, der Blattgrund und größere Blattadern ausgespart wurden (Porra et al. 1989). Die Frischmassenbestimmung der Blattscheibchen erfolgte mit einer Feinwaage (Typ AC 211 S, Sartorius). Die Scheibchen wurden dann mit einer Pinzette in Extraktions-Eppendorfgefäße (2.0 ml) überführt. Die verbleibenden Blattproben wurden sofort wieder in flüssigem Stickstoff deponiert. Den Scheibchen wurden jeweils zwei kleine Stahlkugeln und 850 μl N,N-Dimethylformamid (DMF) als Lösemittel zugefügt. Der Aufschluss erfolgte 30 Sekunden in einer Schwingmühle (Typ MM-2, RETSCH) bei Maximalgeschwindigkeit. Nach Entfernung der Stahlkugeln erfolgte eine fünfminütige Zentrifugation bei $15.000 \text{ U min}^{-1}$. Der Überstand wurde mit einer Mikropipette abgenommen und in kühl gelagerte Sammelgefäße überführt. Das Pellet wurde analog zur ersten Extraktion mit zwei Stahlkugeln und 850 μl DMF erneut aufgeschlossen und der Überstand abzentrifugiert. Die beiden Überstände wurden vereinigt und zur photometrischen Vermessung in Glasküvetten überführt. Die Verwendung von Glasküvetten war unbedingt notwendig, da Kunststoffküvetten von DMF angegriffen werden.

2.10.5 Bestimmung der freien löslichen N-Verbindungen

Die Analyse der freien löslichen N-Verbindungen (Nitrat, freie lösliche Aminoverbindungen) im Xylemsaft und Phloemsaft der Sprossachsen und in den Buchenblättern aus der Versuchsreihe 1994-1999 wurden in der AG Baumphysiologie, Prof. Rennenberg, Freiburg, durch Frau S. Ferrolla und Herrn A. Gessler durchgeführt, da mir in Berlin kein entsprechendes Analysegerät zur

Verfügung stand. Die Probenentnahme in Berlin erfolgte am 7.9.1995 an jeweils sechs Buchenpflanzen aus den Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Die Gewinnung des Xylemsaftes wurde mit der Druckbombentechnik (Scholander-Bombe, Typ Plant water status console 3000, Geotechnik, Hannover) durchgeführt.

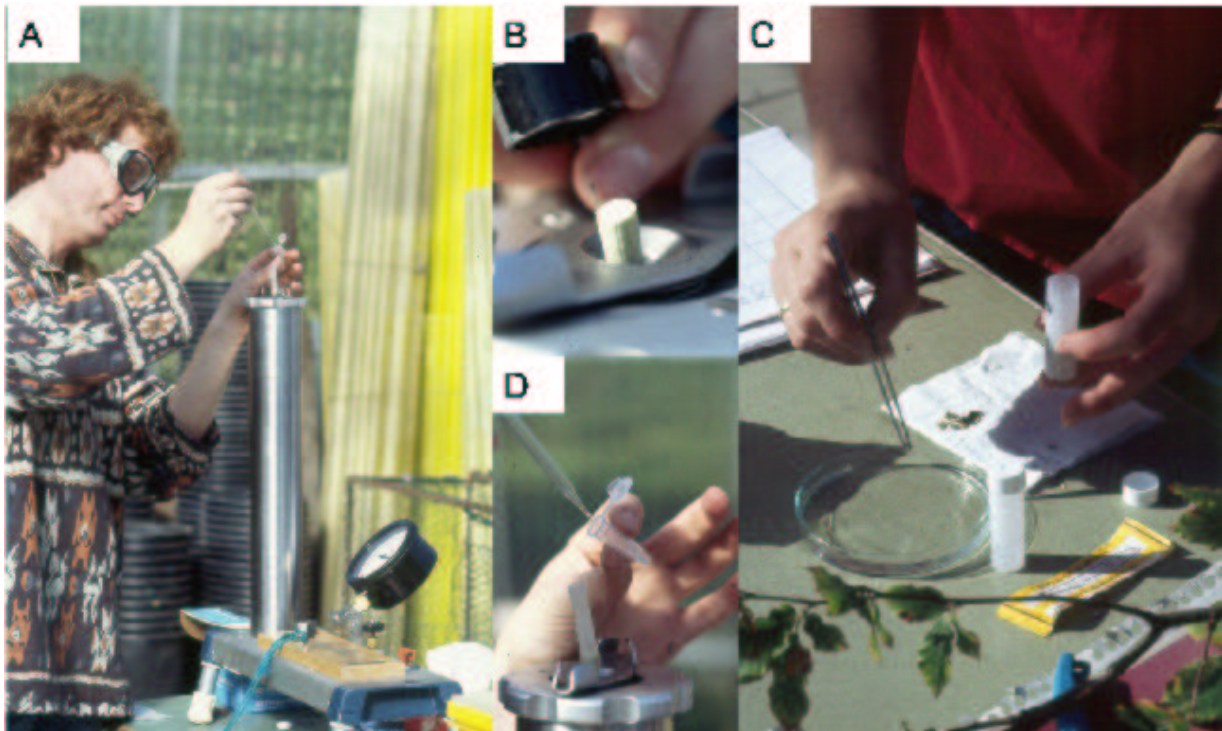


Abb. 2.18: Gewinnung des Xylemsaftes mit Hilfe der Druckbombentechnik (A) und Bestimmung des Wasserpotentials der juvenilen Buche mit Hilfe einer Lupe (B), Entnahme des gewonnenen Xylemsaftes (D), sowie die Inkubation von Rindenstückchen des basalen Stammabschnittes zur Gewinnung des Phloemexsudats (C) in der Versuchsreihe 1994-1999 auf dem Institutsgelände in Berlin-Dahlem.

Die frisch ca. 5 cm über dem Boden abgeschnittenen Buchen samt Blättern wurden in eine Druckkammer eingespannt, so dass die Schnittstelle des Stammes nach außen ragte und mit einer Lupe beobachtet werden konnte. Durch Einleiten von Stickstoff wurde langsam der Druck in der Kammer erhöht. Der Druck, bei dem Xylemwasser an der Schnittstelle sichtbar wurde, entsprach dem Wasserpotential der Pflanze und es wurde somit der gleiche Zustand wie vor dem Abschneiden hergestellt (Abb. 2.18). Die Wasserpotentialwerte der Buchen lagen zu Beginn der Probenentnahme (8.00 Uhr) bei 0.75 MPa und stiegen auf 1.6 MPa (11.00 Uhr). Zur Gewinnung des Xylemsaftes wurde über die Schnittstelle ein Kunststoffschlauch gestülpt und der Druck in der Kammer um etwa 0.5 MPa erhöht. Der erste ausgepresste Xylemsaft wurde verworfen, um möglichen Verunreinigungen durch die Schnittstelle vorzubeugen. Der weitere Xylemsaft wurde in Freiburg der Aminosäureanalytik (Typ Biochrom 20, Pharmacia) und der Ionenchromatographie (Dionex DX-100, Idstein) zugeführt. Vom untersten Stammabschnitt wurden in Berlin

100-159 mg Rinde abgetrennt, kurz in EDTA-Lösung gewaschen und für fünf Stunden in 11mM EDTA-Lösung und 200 μ l Chloramphenicol inkubiert. Die Inkubationslösung mit dem gewonnenen Phloemexsudat wurde der Aminosäureanalytik und der Ionenchromatographie zugeführt. Weitere methodische Arbeitsschritte und die Aufbereitung der Proben werden bei Ferolla (1996), Gessler et al. (1998) oder Rennenberg et al. (1998) beschrieben.

2.10.6 Bestimmung des Ligningehaltes

Die Analysen zur Ermittlung der Zusammensetzung des Buchenholzes aus der dreijährigen Versuchsreihe 1991-1993 wurde unter Anleitung von Herrn Dr. Pulz in der Bundesforschungsanstalt (BFH) Hamburg durchgeführt. Zur Bestimmung der organischen Kohlenhydratbausteine wurde das Buchenholz durch Totalhydrolyse nach einer modifizierten Methode von Saeman et al. (1954) in die Kohlenhydrate gespalten und die Bausteine mittels der HPLC-Technik gemessen.

Zunächst wurden etwa 2 cm lange getrocknete basale Stammsegmente mit einer Scheibenschwingmühle (Typ Herzog) gemahlen. Das homogene Probenmaterial wurde nach dem Mahlvorgang im Wärmeschrank bei 85°C nachgetrocknet. Es wurden 100 mg der Probe abgewogen und mit 1 ml 72%-iger eiskalter Schwefelsäure versetzt. Nach gründlichem Rühren wurde die Probe für 1 Stunde in einem Wasserbad bei 30°C vorhydrolysiert. Durch Zugabe von etwa 56 ml Aqua dest. wurde die Konzentration der Schwefelsäure herabgesetzt und die Probe in einen 100 ml Messkolben überführt. In einem Autoklav wurde die Probe anschließend für eine Stunde bei 120°C unter Druck erhitzt. Nach dem Abkühlen wurde der Messkolben auf die Messmarke mit Aqua dest. aufgefüllt. Die Lösung wurde filtriert, und der Hydrolyserückstand der Probe wurde getrocknet und gravimetrisch bestimmt. Der Hydrolyserückstand wurde als Lignin in % der Einwaage angegeben. Die in der Probenlösung gelösten Kohlenhydratbausteine (Galactose, Glucose, Mannose, Arabiose, Xylose und Rhamnose) wurden mittels der HPLC-Technik im Labor der Bundesforschungsanstalt Hamburg bestimmt.

In Zusammenarbeit mit dem Institut für Forstbotanik, Frau Prof. Dr. Polle, Universität Göttingen wurde der Ligningehalt in verschiedenen Pflanzenteilen (Blatt, Stamm, Wurzel) nach Wachstum bei 350 und 700 μ mol mol⁻¹ CO₂ unter Anwendung verschiedener Extraktionsverfahren analysiert. Die Untersuchungsmethoden und die gewonnenen Ergebnisse sollen in der vorliegenden Arbeit nicht näher ausgeführt werden. Hier möchte ich auf die Publikation (Blaschke, Forstreuter et al. 2001) verweisen.

2.11 Gaswechsellmessungen

In der vorliegenden Arbeit wurden CO₂/H₂O-Gaswechsellmessungen sowohl auf der Blattebene als auch auf der Bestandesebene durchgeführt (Forstreuter 1995, Forstreuter 1996, Forstreuter 1998).

Bei den verschiedenen CO₂-Wachstumskonzentrationen wurden an Buchenblättern aus verschiedenen Kronenschichten Abhängigkeitskurven des CO₂/H₂O-Gaswechsels bei variierenden abiotischen Umweltbedingungen von z.B. Licht, CO₂, Temperatur, VPD und Bodenwassergehalt gemessen. Mit Hilfe verschiedener Modellansätze wurden aus diesen Messreihen Parameter

zur Beschreibung der Abhängigkeiten des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsels gewonnen. Die Variabilität der verschiedenen Gaswechsellparameter wurde in Beziehung zu der Variabilität der biotischen Faktoren (z.B. Blattstickstoffgehalt, LMA) gebracht, um daraus wiederum bestandescharakteristische Parameter für den Gaswechsel des Kronenraumes zu gewinnen. Mit Hilfe eines mechanistischen Modellansatzes wurden diese Parameter eingesetzt, um die ökophysiologischen Teilprozesse des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsels für die Buchenbestände zu simulieren. Die Modellergebnisse wurden dann mit Bestandesmessungen der Modell-Ökosysteme verglichen.

2.12 Gaswechsellmessungen der Teilprozesse

Einzelblattmessungen wurden an intakten Blättern in den juvenilen Buchenbeständen mit einem Kompakt-Miniküvetten-System (Typ CMS 400, Walz, Effeltrich) durchgeführt (Abb. 2.19). Die vergleichenden Messungen im Kronenraum der adulten Bestände erfolgten mit einem tragbaren Gaswechsellmesssystem (Typ HCM-1000, Walz, Effeltrich) (Abb. 2.20). Beide Gaswechsellmessgeräte sind offene Systeme (Percy et al. 1989, von Willert et al. 1995, Küppers & Häder 1999), bei denen die Luft über ein Pumpensystem vor Eintritt und nach Verlassen der Blatt-(Mess-)küvette im Messsystem (Messzelle des IRGA) registriert und verglichen wird (differenzielles Analysesystem) und die Luft anschließend ins Freie austritt (Abb. 2.21 und Abb. 2.22).

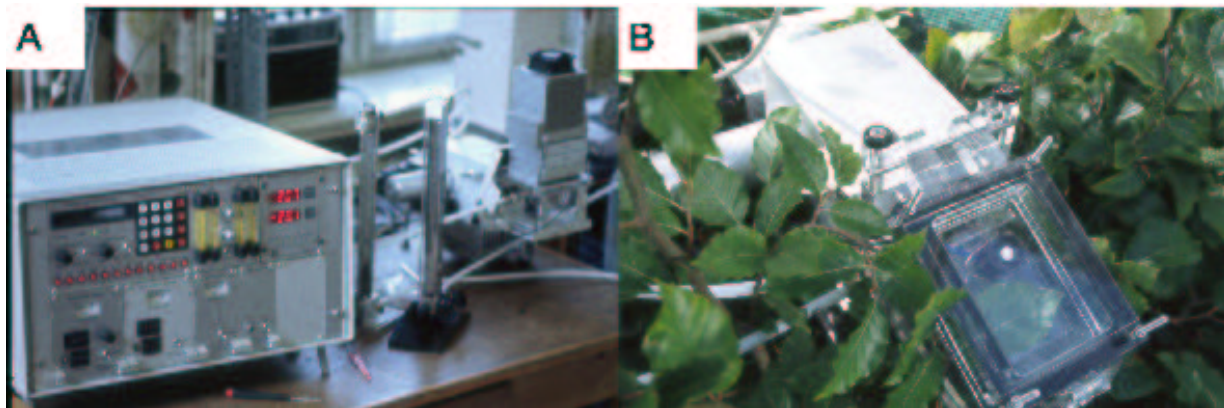


Abb. 2.19: Gaswechsellmessanlage (CMS-400, Walz) A: Zentraleinheit mit Mess- und Regelgeräten, B: Messküvette im Blätterdach eines juvenilen Buchenbestandes

In dem Kompakt-Miniküvetten-System (Typ CMS 400, Walz, Effeltrich) waren eine Eingangsfeuchteregelelung (RSV 42, Walz), eine Beleuchtungseinrichtung (Typ LR 4, Walz) und eine Gasmischanlage (Typ GMA-2, Walz) integriert. Die Temperatur der Messküvette wurde über einen Temperaturregler (Typ RSV 41, Walz) eingestellt. Im Klimaaggregat war ein stufenlos regulierbarer Ventilator ($0\text{--}2.5\text{ m s}^{-1}$) eingebaut, der für die Luftzirkulation in der Messkammer sorgte und somit den Grenzwiderstand an den Blättern reduzierte. Die CO_2 -Konzentration der Zuluft wurde mit einer CO_2 -Gasmischanlage (Typ GMA-2) eingestellt und das Wasserdampfdruckdefizit der Zuluft über die Eingangsfeuchteregelelung (Typ RSV 42) reguliert. Als Licht-

quelle wurde eine Kaltlichtquelle (Typ 440-F, Walz) mit Halogenlampe verwendet. Die Photonenflussdichte im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (PPFD) wurde mit einem Silizium-Fotoelement mit Korrekturfiltern (Typ FL-400, Walz) und einem Quantum-Sensor (Typ 190 SB, LiCor) gemessen. Mit einem Ultrarotabsorptions-Spektrometer (URAS oder auch IR-GA genannt, Typ Binos 100, Rosemount) erfolgte die $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Differenzmessung. Die Empfindlichkeitsänderungen des URAS wurden über die gerätespezifischen Kalibrierungskurven des Ist/Sollwert-Verhältnisses in Abhängigkeit von der jeweiligen CO_2 -Konzentration bzw. dem absoluten Wasserdampfgehalt des Referenzgases berücksichtigt. Die Kalibrierung des URAS wurde vor und nach jeder Messperiode mittels Gasmischpumpen (Typ SA27, Wösthoff) durchgeführt.

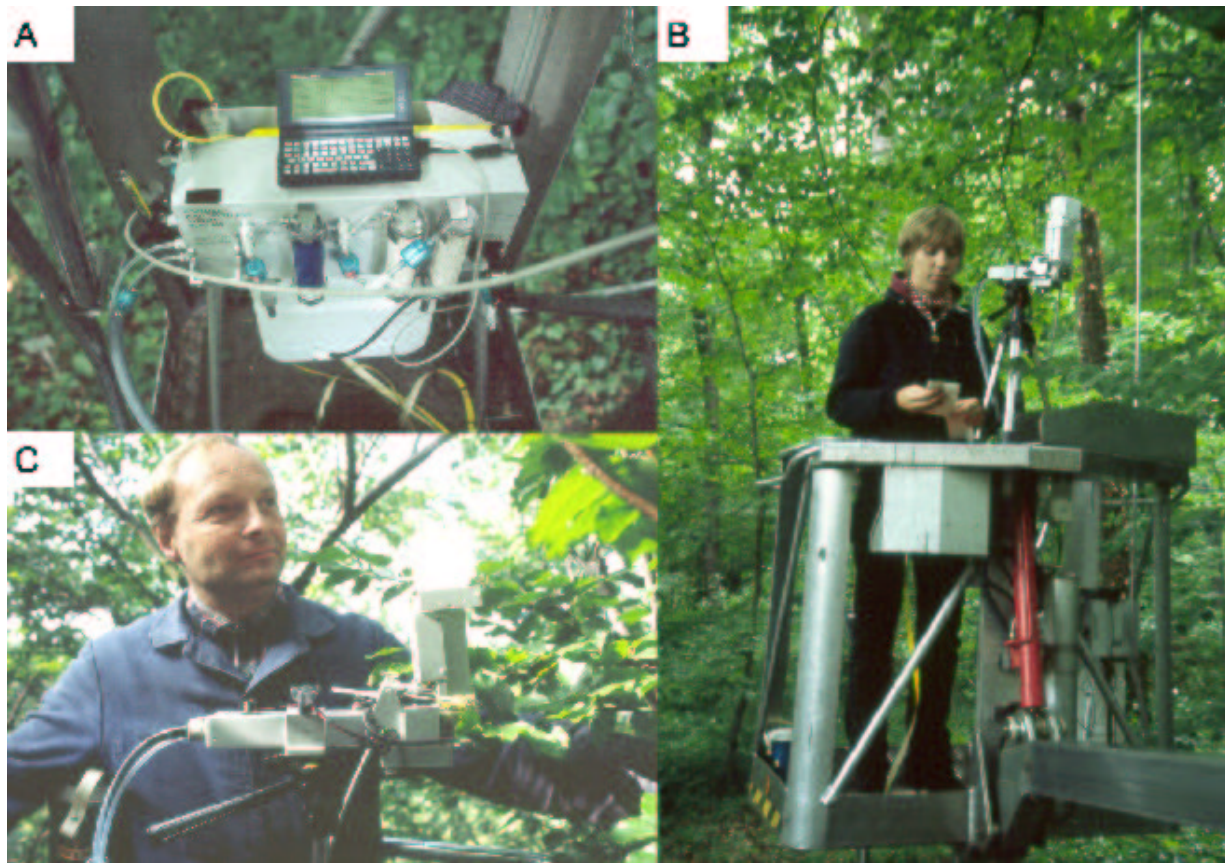


Abb. 2.20: Einsatz des tragbaren Gaswechsellmessgerätes (HCM-1000, Walz A: Zentraleinheit, C: Messküvette) für Einzelblattmessungen im Kronenraum des adulten Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin-Dahlem im Jahr 1998. Sowohl die Einzelblattmessungen sowie die Probenentnahmen in den Jahren 1997-2000 wurden mit freundlicher Unterstützung des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem mit Hilfe einer hydraulischen Plattform (B: Lift bis zu 25 m ausfahrbar) durchgeführt.

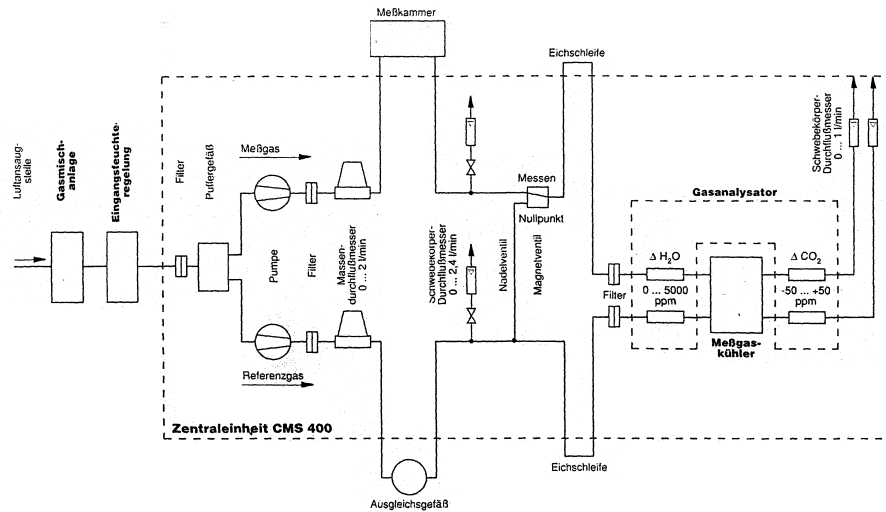


Abb. 2.21: Blockschaftbild zur Funktionsweise des Gaswechsellmessgerätes (Kompakt-Miniküvetten-Systems, CMS- 400, Walz) Quelle Handbuch CMS-400, Walz.

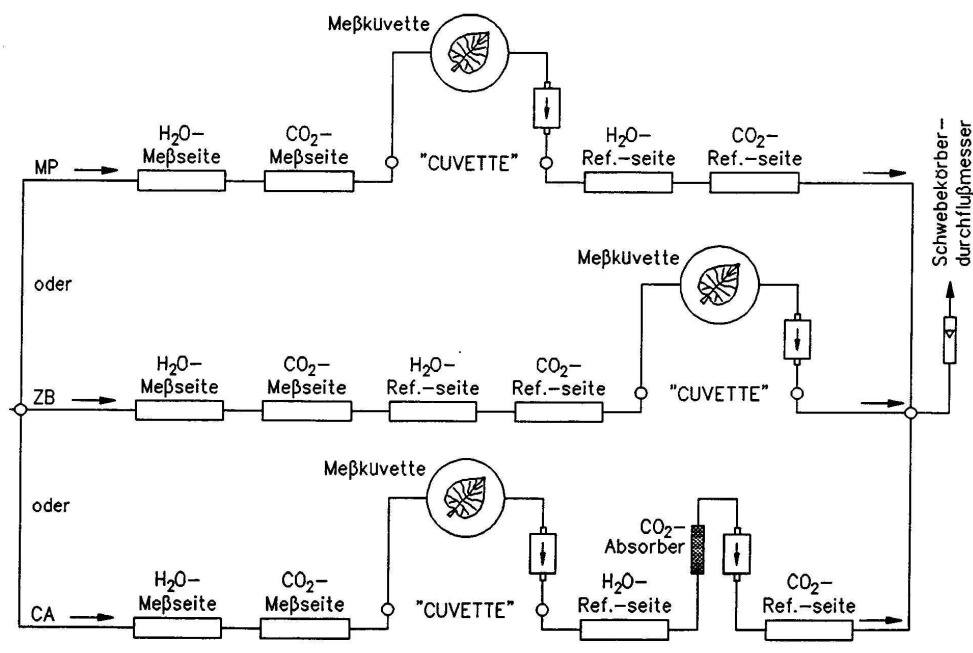


Abb. 2.22: Blockschaftbild zur Funktionsweise des tragbaren Gaswechsellmessgerätes (HCM-1000, Walz), Quelle: Handbuch HCM-1000, Walz.

2.12.1 Durchführung der Gaswechsellmessungen

Die Gaswechsellmessungen wurden von 1991 bis 1998 an Buchenblättern aus den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und 1998 an einem adulten Buchenbestand im Botanischen Garten Berlin durchgeführt. In den Jahren 1991 und 1992 wurden Lichtkurven (A_n /PPFD-Kurven) an Blättern bei natürlichen Strahlungsbedingungen ohne Einsatz einer künstlichen Lichtquelle in den juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gemessen. Parallel zu den Lichtkurven wurde die Temperaturabhängigkeit der Blattatmung (R_d) ermittelt. In den Jahren 1997 und 1998 wurden weitere Lichtkurven (A_n /PPFD-Kurven) an Blättern mit Hilfe einer künstlichen Lichtquelle (Typ 1050-H, Walz) bei CO_2 -Sättigung (2000 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) in den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ ermittelt, um die Parameter für die Lichtabhängigkeit der Photosynthese zu untersuchen.

In den Jahren 1994 bis 1998 wurden in jeder Vegetationsperiode A_n/C_i -Kurven an Blättern unter konstanten Bedingungen gemessen. Zusätzlich wurden 1995 A_n/C_i -Kurven bei fünf Temperaturstufen durchgeführt, um die Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseparameter zu ermitteln. In der Vegetationsperiode 1997 wurde die Abhängigkeit des Gaswechsels von dem Wasserdampfdruckdefizit (ALVPD) zwischen Blatt und Umgebungsluft bei verschiedenen CO_2 -Konzentrationen gemessen. In der Vegetationsperiode 1998 wurden vergleichende Gaswechsellmessungen an dem adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem durchgeführt. Parallel wurden 1998 in einem Phytotronversuch Untersuchungen zur Abhängigkeit des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsels vom Bodenwassergehalt angestellt. 1999 wurden Stamatmungs-messungen in den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ durchgeführt. Der zeitliche Plan der Gaswechsellmessungen ist in Tab. 2.10 dargestellt.

2.12.2 A_n/C_i -Kurven

Zur Erstellung der CO_2 -Abhängigkeitskurven (A_n/C_i -Kurven) der Nettophotosynthese (A_n) von der interzellulären CO_2 -Konzentration (C_i) wurden den Blättern bis zu acht CO_2 -Messkonzentrationen (C_a : 50, 150, 350, 550, 700, 1000, 1500 und 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) unter konstanten mikroklimatischen Bedingungen bei Lichtsättigung (PPFD > 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{cuv}} = 25^\circ\text{C}$, VPD = 1.4 kPa) jeweils für einen Zeitraum von 30 min angeboten, wobei von der niedrigsten CO_2 -Stufe in ansteigender Reihenfolge gemessen wurde. Nach jeder Änderung der CO_2 -Konzentration wurde ca. 20-30 Minuten abgewartet bis ein "steady state"- Zustand für den CO_2 - und H_2O -Austausch erreicht war.

2.12.3 A_n /PPFD-Kurven

In den Jahren 1992 und 1993 wurden Lichtkurven der Nettophotosynthese (A_n) an Blättern abhängig von der natürlichen Strahlungsintensität (PPFD) bei konstanter Temperatur ($T_{\text{cuv}} = 20^\circ\text{C}$) und konstantem Wasserdampfsättigungsdruckdefizit (VPD = 1.4 kPa) bei den jeweiligen CO_2 -Wachstumskonzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gemessen. Mit Hilfe eines netzartigen Gewebes aus Baumwolle (Maschenweite ca. 3 mm), das von einer bis zu mehreren Lagen über die Klimakammer gelegt wurde, konnten verschiedene Lichtintensitäten (PPFD) ma-

Tab. 2.10: Aufstellung und Zeitrahmen der durchgeführten Gaswechsellmessungen mit Hilfe des Mini-Küvettenystems (CMS-400) und des tragbaren Photosynthesemessgerätes (HCM-1000)

Art der Messung	Anzahl	Meßbed.*	Datum	Bestand
$A_n/PPFD$ -Kurven	14	$T_{cuv}=20^\circ\text{C}$;	13.7-30.7.92	350
	12	$C_a = 350, 700$		700
$A_n/PPFD$ -Kurven	12	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	05.8-13.9.93	350
	5	$C_a = 350, 700$		700
$A_n/PPFD$ -Kurven	14	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	26.5-17.7.97	350
	15	$C_a > 1500$		700
$A_n/PPFD$ -Kurven	5	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	03.8-10.8.98	350
	7	$C_a > 1500$		700
A_n/C_i - Kurven	12	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	25.7-25.8.94	350
	12			700
A_n/C_i -Kurven	25	$T_{cuv} = 16-36^\circ\text{C}$	03.6-22.9.95	350
	24			700
A_n/C_i -Kurven	9	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	18.7-31.7.96	350
	10			700
A_n/C_i -Kurven	14	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	26.5-17.7.97	350
	15			700
A_n/C_i -Kurven	5	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$, $VPD = 1.0 \text{ kPa}$	03.8-10.8.98	350
	7			700
A_n/C_i -Kurven	13	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$, $VPD = 1.0 \text{ kPa}$	01.9-03.9.98	adult
$A_n/ALVPD$ -Kurven	8	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	26.5-16.6.97	350
	6	$ALVPD = 1.3 - 2.4 \text{ kPa}$		700
A_n/Ψ -Kurven	9	$T_{cuv}=25^\circ\text{C}$	16.6-10.7.98	Phytotron
	9	$\Psi = 5 - 26 \text{ Vol.}\%$		Phytotron
Blattatmung	13	$T_{cuv}=7-36^\circ\text{C}$	13.7-30.7.92	350
	12			700
Blattatmung	13	$T_{cuv}=7-36^\circ\text{C}$	05.8-13.9.93	350
	7			700
Stammatmung	9	$T_{cuv}=T_{ext}$;	28.9-29.9.99	350
	9			700

* $VPD = 1.4 \text{ kPa}$; bei allen A_n/C_i -Kurven war $PPFD > 1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

nuell eingestellt werden. Die jeweilige PPFD wurde dabei abhängig von der momentanen Strahlungsintensität auf den gewünschten Wert angepasst. In der Messperiode 1997 und 1998 wurden PPFD-Kurven bei bis zu sieben Lichtstufen im Bereich von 0-5, 10-20, 30-60, 140-150, 300-350, 600-700 und 1200-1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei konstanten mikroklimatischen Bedingungen ($T_{\text{cuv}}=25^\circ\text{C}$, 1997: VPD=1.4 kPa 1998: VPD=1.0 kPa) bei CO_2 -Sättigung gemessen. Die exakten Intensitäten wurden dabei mit einem Quantum-Sensor (Typ 190 SB, LiCor) gemessen. Auch hier wurde nach jeder Änderung der Lichtintensität abgewartet, bis sich annähernd ein erkennbarer "steady state" -Zustand eingestellt hatte. Dieser Zustand wurde nach 10 bis 15 Minuten und somit schneller als bei den A_n/C_i -Kurven erreicht.

2.12.4 A_n/ALVPD - Kurven

In der Messperiode 1997 wurden A_n/ALVPD -Kurven (Abhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n) vom Wasserdampfdruckdefizit (ALVPD, air to leaf vapour pressure deficit) zwischen Blatt und Umgebungsluft) in den juvenilen Buchenbeständen der Versuchsreihe 1994-1999 ermittelt. Von Mai bis Juni wurden A_n/C_i -Kurven (C_a : 100, 350, 700 und 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, PPFD>1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{cuv}}=25^\circ\text{C}$) bei verschiedenen Taupunkttemperaturen (T_{dp} : 0.1 $^\circ\text{C}$, 5.0 $^\circ\text{C}$, 10.0 $^\circ\text{C}$, 15.5 $^\circ\text{C}$ und 20.0 $^\circ\text{C}$) in der Eingangsfeuchterege lung an insgesamt vierzehn Buchenblättern mit Hilfe des Gaswechsellmessgerätes CMS-400 gemessen. Acht Blätter stammten aus den juvenilen Buchenbeständen bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und sechs Blätter aus den Beständen bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. In dieser Messreihe wurden Wasserdampfdruckdefizite (ALVPD) zwischen dem Blatt und der Umgebungsluft von 1.35 bis 2.36 kPa eingestellt. Der Bodenwassergehalt im Wurzelbereich der juvenilen Buchen wurde mittels der TDR-Technik kontrolliert. Die mittleren Bodenwassergehalte lagen bei 17.5 Vol.% im Bestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und bei 17.7 Vol.% im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

2.12.5 A_n/θ_b - bzw. Ψ -Kurven

In der Messperiode 1998 wuchsen einjährige Versuchspflanzen in einem Phytotronversuch bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ heran. Zu Versuchsbeginn am 16.6.1998 wurden neun Versuchspflanzen je CO_2 -Wachstumskonzentration gemeinsam in ein Phytotron überführt. Die Pflanzen wurden für 25 Tage einer Temperatur von 20 $^\circ\text{C}$, einem VPD von 0.8 kPa, einer Beleuchtung von 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (16 Stunden Tag/ 8 Stunden Nacht) und einer atmosphärischen CO_2 -Konzentration ($\sim 380 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) ohne zusätzlicher Bewässerung ausgesetzt. Der Bodenwassergehalt (θ_b) in den Pflanzencontainern (2 dm³) wurde alle zwei Tage mit Hilfe einer TDR-Sonde (Modell 6050x1, Trase, Soil Moisture) gemessen. Zur Kontrolle wurde der Bodenwassergehalt der Pflanzencontainer durch Wägung ermittelt.

Mit Hilfe der Gaswechsellmessanlage (HCM-1000, Walz) wurden A_n/C_i -Kurven und Punktmessungen der Nettophotosynthese (A_n) und Transpiration (E) mehrmals an denselben Buchenblättern bei abnehmendem Bodenwassergehalt (θ_b) über einen Zeitraum von 25 Tagen durchgeführt. Es wurden bis zu acht A_n/C_i -Kurven (C_a : 15, 150, 350, 700 und 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$,

PPFD >1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{cuv}}=25^\circ\text{C}$, VPD=1.3 kPa) zu verschiedenen Zeitpunkten an jeweils drei Blättern von juvenilen Buchenpflanzen, die bei 350 und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ aufgewachsen waren, unter konstanten mikroklimatischen Bedingungen in der Umgebungsluft gemessen, um die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit (g_s) vom Bodenwassergehalt (θ_b) bzw. der Bodensaugspannung (Ψ) zu ermitteln (vgl. Kap. 2.4.7.2). An weiteren sechs Blättern je CO_2 -Wachstumskonzentration wurden die Nettophotosyntheserate (A_n) und die Transpiration (E) bei einer Messkonzentration von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gemessen.

2.12.6 Stomatäre Leitfähigkeit

Für die Stomatäre Leitfähigkeit wurden die Daten aus den A_n /PPFD-Kurven und den A_n/C_i -Kurven verwendet. Die Stomatäre Leitfähigkeit wurde aus den Differenzmessungen für H_2O entsprechend Gleichung (2.24) und Gleichung (2.25) berechnet.

2.12.7 Blattatmung ($R_d \text{ Blatt}$) in Beziehung zur Temperatur

In den Jahren 1992 und 1993 wurde die mitochondriale CO_2 -Atmung (R_d) an Buchenblättern aus den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gemessen. Im Anschluss an die Photosynthesemessungen wurde die R_d bei konstanten mikroklimatischen Bedingungen ($T_{\text{cuv}}=20^\circ\text{C}$, VPD=1.4 kPa) über einen Zeitraum von 30 Minuten gemessen. Zusätzlich wurde die Atmung bei verschiedenen Temperaturstufen zwischen 5 und 35°C bestimmt.

2.12.8 Stamatmung ($R_d \text{ Stamm}$) in Beziehung zur Temperatur

Im Jahr 1999 (Versuchsreihe 1997-2000) wurden neben den Messungen zur Stamatmung der Buchen, die Temperaturabhängigkeit dieser Atmung ermittelt. Die Buchen wurden in Töpfen herangezogen und in einem Phytotronversuch im dem Zeitraum von 15. bis 25. Juni 1999 sieben verschiedenen Temperaturstufen (2, 9, 14, 20, 23, 28, 32°C) ausgesetzt. Diese Versuchspflanzen waren im gleichen Alter wie die Pflanzen, die zur Messung der Stamatmungsraten im Bestand verwendet wurden.

Parallel dazu wurden 1999 Stammrespirationsmessungen an den juvenilen Buchen in den Beständen der Versuchsreihe 1997-2000 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ durchgeführt. Für diese Messungen wurde eine spezielle Messkammer (Abb. 2.23) des HCM-Gaswechsellmesssystems (HCM-1000, Walz) eingesetzt, in die man einen Stammabschnitt von 5.6 cm Länge und bis zu 2.5 cm Durchmesser einschließen konnte. Die Respiration ($R_d \text{ Stamm}$) wurde jeweils an einem basalen Stammabschnitt der juvenilen Buchen bei den vorherrschenden mikroklimatischen Bedingungen zu vier verschiedenen Zeitpunkten (April, Mai, Juni und Juli) des Jahres gemessen.



Abb. 2.23: Gaswechsellmessanlage (HCM-1000, Walz) und Spezialkammer (Sonderanfertigung) für Stammrespirationmessungen an juvenilen Buchen in der Versuchsreihe 1997-2000. Die Messkammer, die ein Stammsegment von 5.6 cm Länge und bis zu 2.5 cm Durchmesser einschließen konnte, wurde während der Messungen abgedunkelt.

2.12.9 Bodenatmung ($R_{d\text{ Boden}}$) in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse

Im September 1999 wurden Bodenatmungsmessungen in den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 durchgeführt. Mit dem tragbaren Gaswechsellmesssystem (LICOR 6400, LiCor) und einer speziellen Bodenatmungskammer (soil CO_2 flux chamber) (Abb. 2.24) wurden die Bodenatmungsraten an jeweils vier Probeflächen (81.7 cm^2) in den vier Buchenbeständen der Messreihe 1994-1999 und 1997-2000 ermittelt. Die Atmungsmessungen wurden bei der vorhandenen Bodentemperatur von 15.6 ± 0.6 °C und einem Bodenwassergehalt von 20 Vol.% bei der jeweiligen CO_2 -Wachstumskonzentration durchgeführt.



Abb. 2.24: Tragbares Gaswechsellmesssystem (LICOR 6400, LiCor) mit spezieller Bodenatmungskammer (soil CO_2 -flux chamber), das zur Messung der Bodenatmung in den juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 der Versuchsreihen 1994-1999 und 1997-2000 im September 1999 eingesetzt wurde. Die Schlauchleitungen von der Messkammer (Bild: rechts oben und unten) zum Analysegerät (Bild: links) wurden durch Bohrungen der Seitenwand geführt, sodass die Messungen bei geschlossenen Expositionskammern bei jeweiliger CO_2 -Wachstumskonzentration durchgeführt werden konnten. Die Messungen wurden mit freundlicher Unterstützung von Herr Dr. habil. Klaus Waloszczyk, Professor Hellriegel Institut, Bernburg, durchgeführt.

Mehrere Tage vor den Messungen wurden die Ringe zum Aufsetzen der Bodenatmungskammer auf die Probeflächen aufgesetzt. Dabei wurde auf eine gleichmäßige Einbautiefe (ca. 1-2

cm) und eine waagerechte Ausrichtung geachtet. Das Aufsetzen der Bodenatmungskammer war aufgrund der hohen Bestandesdichte schwierig, jedoch wurden Störungen so gering wie möglich gehalten. Während der Bodenatmungsmessungen waren die Expositionskammern geschlossen, um die juvenilen Buchenbestände auch zum Zeitpunkt der Bodenatmungsmessungen mit der jeweiligen CO₂-Wachstumskonzentration zu begasen.

Im Anschluss an diese Messungen wurden Bodenprofile (0-50 cm) von den Probeflächen mit Hilfe des Bohrstockes (Pürckhauer) entnommen und die Feinwurzelmasse, wie in Kapitel 2.5.2 beschrieben, bestimmt.

2.13 Berechnung des CO₂-Gaswechsels

Hinsichtlich der grundsätzlichen Messprinzipien von offenen Gaswechselsystemen sei auf die Methodenbücher von Willert et al. (1995), Pearcy et al. (1989) und Küppers & Häder (1999) verwiesen.

2.13.1 CO₂ und H₂O-Empfindlichkeitsänderung der Differenzmessungen

In Abhängigkeit von der Grundkonzentration an CO₂ und H₂O ändert sich die Empfindlichkeit der Differenzmessung des URAS. Für das tragbare Gaswechselmessgerät (HCM-1000) wurden die Kalibrierkurven des Herstellers benutzt (Walz 1996). Für das CMS-400 wurden die Empfindlichkeitsänderungen über die gerätespezifischen Kalibrierkurven berücksichtigt und Korrekturfaktoren für CO₂- und H₂O- Differenzwerte (f_c bzw. f_w) berechnet:

$$f_c(CMS400) = \frac{1}{0.422 + 1.12e^{-0.0021C_a}} \quad (2.13)$$

wobei

C_a : CO₂ – Grundkonzentration in der Referenzmesszelle des URAS

$$f_w(CMS400) = \frac{1}{1.39e^{-0.0271T_{dp}}} \quad (2.14)$$

wobei

T_{dp} : Taupunkttemperatur für Wasserdampf in der Referenzmesszelle des URAS

Diese gerätespezifischen Empfindlichkeitsänderungen wurden vor jeder Messperiode mit Hilfe von Gasmischpumpen (Typ SA27, Wösthoff) überprüft.

Undichtigkeiten in der Blattküvette oder Puffereigenschaften der Dichtmasse verursachten kleine Abweichungen der CO₂-Differenzmessungen. Dieser Messfehler variierte mit der eingestellten CO₂-Konzentration und wurde entsprechend den Abweichungen in den Leermessungen korrigiert (vgl. Strassemer 2002).

2.13.2 Molare Flussrate

Die Berechnung der molaren Flussrate für die Luft im Messgasstrom geht von der Zustandsgleichung für ideale Gase aus:

$$n = \frac{VP}{RT} \quad (2.15)$$

wobei P der Druck [Pa], V das Volumen [m³], n die Anzahl der Mole, R die universale Gaskonstante (8.311 m³ Pa mol⁻¹ K⁻¹) und T die Temperatur [K] ist. Die molare Flussrate u [mol s⁻¹] wurde wie folgt bestimmt:

$$u = \frac{Jn}{V} = \frac{JP}{RT} \quad (2.16)$$

wobei J der am Messsystem eingestellte Volumen-Gasfluss in [m³ s⁻¹] ist.

2.13.3 Berechnung der Photosyntheserate

Die Nettophotosyntheserate (A_n) wurde aus der Differenz der in die Küvette einströmenden und ausströmenden CO₂-Mengen bezogen auf die Blattfläche (L) berechnet:

$$A_n = \frac{u_e c_e - u_o c_o}{L} \quad (2.17)$$

wobei A_n die Nettophotosyntheserate pro Blattfläche [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], u_e und u_o die molaren Luftströme [$\mu\text{mol s}^{-1}$] und c_e , c_o die entsprechenden CO₂-Konzentrationen [$\mu\text{mol mol}^{-1}$] der in die Küvette hinein -und herausströmenden Luft sind.

Da die Wasserdampfkonzentration des in den URAS hineinströmenden Messgases durch den Messgaskühler auf einen konstanten Wert reduziert wurde, war der Einfluss der Transpiration auf die Berechnung der Nettophotosyntheserate eliminiert. Auch die Aufnahme von CO₂ vermindert nicht den molaren Gasstrom aus der Messküvette, da es durch O₂ ersetzt wurde.

Der Effekt der Wasserkondensation im Messgaskühler wurde wie folgt berücksichtigt:

$$u_{ice} = \frac{u_e(1 - w_e)}{1 - w_{ice}} \quad (2.18)$$

wobei u_{ice} der Gasstrom durch den Messgaskühler [$\mu\text{mol s}^{-1}$] und w_{ice} die Konzentration von Wasserdampf [$\mu\text{mol mol}^{-1}$] für die eingestellte Taupunkttemperatur (T_{dp}) bei 2°C bedeutet und somit:

$$A_n = \frac{u_{ice} \Delta c}{L} = \frac{u_e(1 - w_e)}{L(1 - w_{ice})} \Delta c \quad (2.19)$$

ist.

2.13.4 Berechnung der Transpirationsrate

Analog zur Photosynthese wurde die Transpiration eines Blattes mit der einseitigen Blattfläche (L) aus der Differenz der in die Messkuvette einströmenden und auströmenden Wasserdampfmengen berechnet:

$$E = \frac{u_o w_o - u_e w_e}{L} \quad (2.20)$$

wobei E die Transpiration pro Blattfläche [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], u_e und u_o die molaren Gasflüsse [$\mu\text{mol s}^{-1}$] und w_e und w_o die entsprechenden Wasserdampf molbrüche [$\mu\text{mol mol}^{-1}$] der in die Blattmesskuvette hinein- und herauströmenden Luft war.

Die Abgabe von Wasserdampf durch das Blatt erhöhte den aus der Kuvette herausströmenden molaren Gasfluss um den Betrag $E \cdot L$. Aus der vorherigen Gleichung folgt:

$$u_o = u_e + (u_o w_o - u_e w_e) \quad (2.21)$$

und

$$u_o = \frac{u_e(1 - w_e)}{1 - w_o} \quad (2.22)$$

Kombiniert man die Gleichungen (2.20) - (2.22), so erhält man für die Transpiration:

$$E = \frac{u_e(w_o - w_e)}{L(1 - w_o)} \quad (2.23)$$

2.13.5 Blattleitfähigkeit (g_s) für H_2O und CO_2

Der Gasaustausch des Blattes mit der Umgebungsluft wird durch die Blattleitfähigkeit bestimmt. Die Blattleitfähigkeit setzt sich aus der Leitfähigkeit der laminaren Grenzschicht, der stomatären Leitfähigkeit und der Mesophyllleitfähigkeit zusammen. Die Leitfähigkeit der laminaren Grenzschicht, die durch ihre Schichtdicke definiert ist, wurde in den vorliegenden Untersuchungen aufgrund der voreingestellten Ventilation von ca. 1.9 m s^{-1} in der Blattmesskuvette herabgesetzt. Unter diesen Bedingungen ist die Leitfähigkeit der laminaren Grenzschicht im Vergleich zur stomatären Leitfähigkeit sehr gering und kann vernachlässigt werden (Schulze & Hall 1982). Die Mesophyllleitfähigkeit ist weitaus größer als die stomatäre Leitfähigkeit. Sie wirkt nicht limitierend auf die Gesamtleitfähigkeit eines Blattes und kann ebenfalls vernachlässigt werden (von Caemmerer & Farquhar 1981, Farquhar & Sharkey 1982). Veränderungen der Blattleitfähigkeit beruhen auf Veränderungen der stomatären Leitfähigkeit (g_s) und werden im wesentlichen von der Öffnungsweite und der Anzahl der Spaltöffnungen pro Blattfläche (=Spaltöffnungsichte) bestimmt.

Die Kenntnis der Blattleitfähigkeit für H_2O ist Voraussetzung für eine exakte Bestimmung der Blattleitfähigkeit für CO_2 und der Berechnung der interzellulären CO_2 -Konzentration.

Nach von Caemmerer & Farquhar (1981) lässt sich die Blattleitfähigkeit wie folgt berechnen:

$$g_{s\ H_2O} = \frac{E \left(1 - \frac{w_i + w_k}{2}\right)}{w_i - w_k} \quad (2.24)$$

wobei $g_{s\ H_2O}$ die Leitfähigkeit für Wasserdampf [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], w_i und w_k die Wasserdampfkonzentration in den Interzellularräumen des Blattes bzw. in der Küvette [$\mu\text{mol mol}^{-1}$], E die Transpirationsrate [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] ist.

In der vorliegenden Arbeit wurde die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) für CO₂ ($g_{s\ CO_2}$) mit dem Verhältnis der Diffusitäten für H₂O und CO₂ (1.56) (Percy et al. 1989) berechnet. Werden identische Diffusionswege und Windstille im Zentralspalt der Stomata vorausgesetzt, ergibt sich:

$$g_{s\ CO_2} = \frac{g_{s\ H_2O}}{1.56} \quad (2.25)$$

2.13.6 Interzelluläre CO₂-Konzentration

Aus dem Fick'schen Gesetz ergibt sich für die interzelluläre CO₂-Konzentration (C_i) ein Zusammenhang mit der Nettophotosyntheserate (A_n), der stomatären Leitfähigkeit für CO₂ ($g_{s\ CO_2}$) und der CO₂-Konzentration (C_a). In Anlehnung an Farquhar & Sharkey (1982) wurde die Transpirationsrate (E) in die Berechnung einbezogen, da bei hohen Transpirationsraten die Wasserdampfmoleküle passiv einzelne in das Blattinnere diffundierende CO₂-Moleküle wieder nach außen mitreißen können. Somit wurde die interzelluläre CO₂-Konzentration nach folgender Gleichung berechnet:

$$C_i = \frac{\left(g_{s\ CO_2} - \frac{E}{2}\right) C_a - A_n}{g_{s\ CO_2} + \frac{E}{2}} \quad (2.26)$$

2.13.7 Sättigungsdampfdruck (e_{sat}) und Wasserdampfdruckdefizit (VPD)

Die Berechnung des Sättigungsdampfdrucks (e_{sat}) [Pa,] der eine Funktion der Temperatur (T) [K] ist, wurde nach der Goff-Gratch-Gleichung nach List (1966) berechnet:

- über flüssigem Wasser, gültig für den Temperaturbereich zwischen 273.16 K und 373.16 K

$$e_{sat} = e_{satsiede} 10^{A\left(1 - \frac{T_s}{T}\right) + C\left(1 - 10^{D\left(1 - \frac{T_s}{T}\right)}\right) + E\left(10^{F\left(1 - \frac{T_s}{T}\right) - 1}\right)} \left(\frac{T_s}{T}\right)^B \quad (2.27)$$

- über Eis, d.h. eine Temperatur unter 273.16 K

$$e_{sat} = e_{sateis} \left(\frac{T_0}{T}\right)^A 10^{B\left(1 - \frac{T_0}{T}\right) + C\left(1 - \frac{T}{T_0}\right)} \quad (2.28)$$

Darin bedeuten:

- e_{sat} : Sättigungsdampfdruck [kPa]
 $e_{satsiede}$: Sättigungsdampfdruck bei Siedepunkt [$101.3246 kPa$]
 e_{sateis} : Sättigungsdampfdruck bei Gefrierpunkt [$0.61071 kPa$]
 T : Temperatur [K]
 T_s : Siedepunkt des Wassers [$373.16 K$]
 T_0 : Gefrierpunkt des Wassers [$273.16 K$]

mit den Konstanten

	über flüssigem Wasser	über Eis
A	7.90298	9.971800
B	5.02808	3.566540
C	$1.328160 * 10^{-7}$	0.876793
D	11.3440	
E	$8.132800 * 10^{-3}$	
F	3.401490	

Das Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD) der Küvetten-Luft berechnet sich durch die Subtraktion des Sättigungsdampfdrucks der einströmenden Luft bei Taupunkttemperatur der Eingangsfeuchterege- lung ($e_{sat}(T_{dp})$) und des Sättigungsdampfdrucks der Luft bei Küvettentempe- ratur ($e_{sat}(T_{cuv})$).

$$VPD = e_{sat}(T_{cuv}) - e_{sat}(T_{dp}) \quad (2.29)$$

Dieser Zusammenhang wurde auf die Beschreibung der Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Umgebungsluft (ALVPD = Air to Leaf VPD) übertragen. Demnach wurde der ALVPD aus der Differenz zwischen dem Wasserdampfpartialdruck im Blatt, der aufgrund der Annahme, dass der Gasraum in den Interzellularen und der Atemhöhle wasserdampfgesättigt war, als Sättigungsdampfdruck (e_{sat}) bei gegebener Blatttemperatur (T_{Blatt}) berechnet, und je nach aktuellem Wasserdampfdruck (e_a) bei gegebener Umgebungstemperatur (T_{cuv}) bestimmt. Diese Wasser- dampfdruckdifferenz (ALVPD) stellt die treibende Kraft für die Transpiration (E) dar.

2.13.8 Relative Luftfeuchtigkeit und Taupunkttemperatur

Die molare Wasserdampfkonzentration w der Luft bei einer bestimmten relativen Luftfeuchtig- keit rH und dem atmosphärischen Druck P [Pa] lässt sich wie folgt bestimmen:

$$w = rH \frac{e_{sat}}{100 P} \quad (2.30)$$

Die relative Luftfeuchtigkeit, die sich bei der Küvettentemperatur T_{cuv} in Abhängigkeit von der Taupunkttemperatur in der Eingangsfeuchterege- lung und ohne Berücksichtigung der Transpira- tion einstellt (rH_x), kann durch Umformen von Gleichung (2.30) ermittelt werden:

$$rH_x = w \frac{P}{e_{sat}(T_{dp})} 100 \quad (2.31)$$

Die relative Luftfeuchtigkeit (rH), die in der Blattmessküvette ermittelt wird, ergibt sich aus dem Sättigungsdampfdruck ($e_{sat}(T_{dp})$) in der Eingangsfeuchterege lung und dem Anteil an Wasserdampf, der durch die Transpiration (E) des Blattes in die Küvette abgegeben wird. Die Transpiration kann somit auch aus der Differenz von relativer Luftfeuchtigkeit in der Küvette (rH) und am Küvetteneingang (rH_x) berechnet werden:

$$E L = (rH - rH_x) \frac{e_{sat}(T_{dp})}{P} 100 \quad (2.32)$$

Diese Werte wurden zur Überprüfung der Blattmessungen mit der durch die H₂O-Differenzmessung ermittelten Transpirationsrate verglichen. Bei starken Abweichungen wurde der Messpunkt verworfen.

2.14 Parameterisierung des Gaswechselmodells

2.14.1 CO₂-Abhängigkeit der Photosynthese

Viele der in der "Global Change-Forschung" verwendeten Modelle zur Beschreibung des Pflanzenwachstums benutzen das von Farquhar et al. (1980) entwickelte Photosynthesemodell (Medlyn et al. 2002). Dieses Photosynthesemodell beinhaltet einen mechanistischen biochemischen Ansatz, um den Prozess der Photosynthese insbesondere unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und erhöhter Temperatur beschreiben zu können. Es wurde in einer Vielzahl von Bestandesmodellen verwendet (Harley et al. 1992, Harley & Tenhunen 1991).

Das Modell basiert auf der Enzymkinetik von Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase (RuBisCO), unter der Berücksichtigung der kompetitiven Gase CO₂ und O₂ und des Verhältnisses zwischen der Konzentration von Ribulose-1,5-Bisphosphat (RuBP) und der Menge aktiver RuBisCO-Enzyme. Die Carboxylierungsrate wird somit entweder durch die Menge, Aktivität und Kinetik der RuBisCO oder der vom Elektronentransport abhängigen Rate der RuBP-Regeneration limitiert. Für diese beiden Teilprozesse besitzt das Modell zwei Parameter: die maximale Rate der RuBisCO-Aktivität (V_{cmax}) und die potentielle Rate des Elektronentransportes (J_{max}).

Die Nettophotosynthese wird demnach durch das Minimum der RuBisCO limitierten Assimilationsrate (A_c) und der RuBP-Regenerations-limitierten Assimilationsrate (A_j) bestimmt.

$$A_n = \min \{A_j, A_c\} \quad (2.33)$$

Die RuBP gesättigte Carboxylierungsrate (A_c) leitet sich entsprechend der Michaelis-Menten-Kinetik wie folgt ab:

$$A_c = V_{cmax} \frac{C_i + \Gamma^*}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O_i}{K_o}\right)} - R_i \quad (2.34)$$

wobei C_i und O_i die interzellulären CO_2 und O_2 Konzentrationen und K_c und K_o die Michaelis Menten Konstanten der Carboxylierungs- und Oxygenierungsraten sind. V_{cmax} ist die maximale Carboxylierungsrate und Γ^* ist der CO_2 -Kompensationspunkt in Abwesenheit der mitochondrialen Atmung (R_i).

Die Assimilationsrate (A_j), die durch die RuBP-Regeneration limitiert ist, wird durch die Rate des Elektronentransportes (J) in den Thylakoiden definiert:

$$A_j = J \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_i \quad (2.35)$$

Dabei wird angenommen, dass vier Elektronen ausreichend ATP und NADPH für die RuBP-Regeneration im Calvinzyklus produzieren (von Caemmerer & Farquhar 1981).

Die Parameter der Photosynthese V_{cmax} , J_{max} und R_i wurden mittels nicht linearer Regressionen nach der Secant-Methode nach Gleichung (2.33) bestimmt. V_{cmax} und J_{max} wurden demnach nicht separat über Gleichung (2.34) und (2.35) ermittelt, sondern simultan durch Regression der Minimums-Funktion (Gleichung (2.33)). Dabei galt die Annahme, dass bei einer PPFD > 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und einer $C_a > 1500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ die maximale Nettophotosyntheserate (A_{max}) annähernd erreicht war. Die Werte der Parameter zur Beschreibung der kinetischen Eigenschaften von RuBisCO wurden der Literatur entnommen und sind in Tab. 2.11 zusammengefasst.

Tab. 2.11: Parameterwerte zur Beschreibung der kinetischen Eigenschaften der RuBisCO.

Parameter	Wert	Einheiten
$K_{c(298)}$	404*	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
$H_{a(Kc)}$	59.5 ⁻	kJ mol^{-1}
$K_{o(298)}$	248*	mmol mol^{-1}
$H_{a(Ko)}$	35.9 ⁻	kJ mol^{-1}
$\tau_{(298)}$	2710 ⁺	-
$H_{a(\tau)}$	-29.0 ⁺	kJ mol^{-1}

*VON CAEMMERER et al. 1994 ; ⁻BADGER & COLLATZ 1977 ; ⁺JORDAN & OGREN 1984 .

2.14.2 Lichtabhängigkeit der Photosynthese

Die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate wird nach Smith (1936), Tenhunen et al. (1976) wie folgt beschrieben:

$$J = \frac{\alpha PPFD}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 PPFD^2}{J_{max}^2}}} \quad (2.36)$$

wobei α die Effizienz der Lichtenergieumwandlung auf der Basis von eingestrahlttem Licht (PPFD) und J_{max} die maximale (lichtgesättigte) Elektronentransportrate sind. In dieser Arbeit wurde angenommen, dass J_{max} bei PPFD > 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ annähernd erreicht ist.

Alternativ zum Smith-Modell wurde eine Funktion von Farquhar & Wong (1984) verwendet:

$$J = \frac{(PPFD^* + J_{max} - \sqrt{(PPFD^* + J_{max})^2 - 4\theta PPFD^* J_{max}})}{2\theta} \quad (2.37)$$

wobei

$$PPFD^* = \varepsilon(1 - f) \frac{PPFD_0}{2} \quad (2.38)$$

wobei $PPFD^*$ dem effektiven Anteil der eingestrahlten Strahlung ($PPFD_0$), ε dem Absorptionskoeffizienten und f dem ungenutzten Anteil der absorbierten Strahlung entspricht. θ ist die Krümmung der hyperbolischen Kurve. Als Abschätzung der effektiven Strahlung $PPFD^*$ wird in dieser Arbeit $PPFD^* = 0.85 PPFD$ angenommen (Ziegler-Jöns & Selinger 1987).

Die Parameter der Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese α (Smith) bzw. θ (Farquhar-Modell) und J_{max} wurden durch nicht-lineare Regression nach der Marquardt-Least-Square-Methode an Gleichung (2.39) und (2.40) ermittelt. Für die aktuelle Elektronenflussrate J wurde der entsprechende Term aus Gleichung (2.36) bzw. Gleichung (2.37) eingesetzt, so dass sich folgende Funktionen ergaben:

$$A_j = \frac{\alpha PPFD}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 PPFD^2}{J_{max}^2}}} * \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_i \quad (2.39)$$

bzw.

$$A_j = \frac{(PPFD^* + J_{max} - \sqrt{(PPFD^* + J_{max})^2 - 4\theta PPFD^* J_{max}})}{2\theta} * \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_i \quad (2.40)$$

J_{max} wurde dabei unabhängig von den A_n/C_i -Kurven bestimmt und wurde zur Verifizierung mit dem aus den A_n/C_i -Kurven ermittelten J_{max} Werten verglichen.

2.14.3 Temperaturabhängigkeit der Photosynthese

Im oben beschriebenen Modell sind sechs Parameter temperaturabhängig. Die Temperaturabhängigkeiten der kinetischen Eigenschaften von RuBisCO, K_c , K_o , Γ^* und der mitochondrialen Atmung R_d werden durch eine exponentielle Funktion, die Arrhenius-Funktion beschrieben:

$$f(T_{Blatt}) = k_{T^*} e^{\frac{H_a(T_{Blatt} - T^*)}{RT_{Blatt}T^*}} \quad (2.41)$$

wobei $f(T_{Blatt})$ die Funktion von T_{Blatt} [K] ist und k_{T^*} der Wert bei der Temperatur T^* [K]. R ist die Gaskonstante ($8.31 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) und H_a [J mol^{-1}] die Aktivierungsenergie des Parameters.

Die Temperaturabhängigkeiten von J_{max} und V_{cmax} werden durch eine Optimumsfunktion beschrieben (Johnson et al. 1942, Medlyn et al. 2002), die in zwei identischen Formen existieren und sich nur in ihren Parametern unterscheidet:

$$f(T_{Blatt}) = k_{T^*} e^{\frac{H_a(T_{Blatt}-T^*)}{RT_{Blatt}T^*}} \frac{1 + e^{\frac{\Delta ST^* - H_d}{RT^*}}}{1 + e^{\frac{\Delta ST^* - H_d}{RT^*}}} \quad (2.42)$$

oder

$$f(T_{Blatt}) = \frac{k_{T_{opt}} H_d e^{\frac{H_a(T_{Blatt}-T^*)}{RT_{Blatt}T^*}}}{H_d - H_a \left(1 - e^{\frac{H_d}{R} \left(\frac{1}{T_{opt}} - \frac{1}{T_{Blatt}} \right)} \right)} \quad (2.43)$$

wobei $f(T_{Blatt})$ dem Funktionswert bei der Temperatur von T_{Blatt} [K] und k_{T^*} dem Funktionswert bei der Temperatur T^* bzw. $k_{T_{opt}}$ dem Funktionswert bei der Optimumstemperatur T_{opt} [K] entspricht. R ist die universelle Gaskonstante ($8.31 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), H_a [J mol^{-1}] gibt die Rate des exponentiellen Anstiegs der Funktion unterhalb des Optimums an, H_d [J mol^{-1}] beschreibt das Absinken der Funktion nach Erreichen des Optimums, ΔS ist ein Entropieterm. H_a und H_d sind in beiden Funktionen identisch, während T_{opt} und ΔS folgende Abhängigkeit aufweisen:

$$T_{opt} = \frac{H_d}{\Delta S - R \ln \left(\frac{H_a}{H_d - H_a} \right)} \quad (2.44)$$

Mit den oben beschriebenen Funktionen wurden die Temperaturabhängigkeiten der beiden treibenden Photosyntheseparameter beschrieben. Durch nichtlineare Regression der beiden Optimumsfunktionen (2.42 und 2.43) an die Messdaten wurden je vier Parameter ermittelt: H_d , H_a , ΔS , k_{T^*} bzw. H_d , H_a , T_{opt} , und $k_{T_{opt}}$. Bei den Regressionen wurde der Parameter $H_d < 250000 \text{ J mol}^{-1}$ begrenzt.

Die Temperaturabhängigkeit der gemessenen Nettophotosynthese (A_n) wurde durch folgende Funktion (Reed et al. 1976) beschrieben:

$$A_n = A_{opt} \frac{2(T_{Blatt} - T_{min})^2 (T_{opt} - T_{min})^2 - (T_{Blatt} - T_{min})^4}{(T_{opt} - T_{min})^4} \quad (2.45)$$

wobei T_{opt} der Optimumstemperatur der Nettophotosynthese, T_{min} dem unteren Temperaturkompensationspunkt und A_{opt} der Nettophotosyntheserate bei T_{opt} entsprachen.

2.14.4 Stomatäre Leitfähigkeit

In der vorliegenden Arbeit wurden die gemessenen stomatären Leitfähigkeiten in Abhängigkeit von den verschiedenen abiotischen Umweltfaktoren (PPFD, CO_2 , ALVPD, Ψ bzw. θ) mit Hilfe des Modellansatzes von Jarvis (1976) und von Ball-Berry-Leuning (Ball et al. 1987, Leuning et al. 1995) beschrieben. Die Variabilität der erhaltenen Parameter aus Abhängigkeiten der abiotischen Umweltfaktoren wurden mit der Variabilität der biotischen Faktoren (Blattstickstoffgehalt (N), Blattmassenwerte (LMA)) in Bezug gesetzt, um somit die stomatären Leitfähigkeiten im Kronenraum der Buchenbestände beschreiben zu können:

2.14.4.1 Jarvis Ansatz

Der folgende multivariable Ansatz wurde zur Beschreibung der stomatären Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von den abiotischen Umweltfaktoren (PPFD, CO_2 , VPD, Bodenwassergehalt (θ)) benutzt (Jarvis 1976). Eine Beschreibung dieser Abhängigkeiten setzte voraus, dass die treibenden Faktoren voneinander unabhängig betrachtet werden konnten. Diese Voraussetzung bedeutete für die Erhebung der Messdaten einen großen messtechnischen Aufwand, der in dieser Arbeit leider nur bedingt erfüllt werden konnte.

Durch eine multiplikative Verknüpfung aller funktionalen Abhängigkeiten ergab sich folgende Gesamtdarstellung der stomatären Leitfähigkeit:

$$g_{s\text{CO}_2} = (g_{s\text{ref}} - g_{s\text{min}}) * f(\text{PPFD}) * f(\text{CO}_2) * f(\text{ALVPD}) * f(\theta) * f(N_a) + g_{s\text{min}} \quad (2.46)$$

wobei $g_{s\text{ref}}$ [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] dem Grundwert der stomatären Leitfähigkeit bei Standardbedingungen und $g_{s\text{min}}$ [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] der minimalen Leitfähigkeit der Stomata entsprach.

Die Einzelfunktionen ($f(\text{PPFD})$, $f(\dots)$) geben den funktionalen Zusammenhang des entsprechenden Umweltfaktors an, wobei der letzte Term eine Verknüpfung mit weiteren Faktoren zulässt. Die Konstante $g_{s\text{min}}$ gibt eine minimale stomatäre Leitfähigkeit an, so dass ein Grundwert immer erhalten bleibt auch des Nachts, wenn z.B. $f(\text{PPFD})$ auf einen theoretischen Wert von 0 herabfällt. Dieses weist schon darauf hin, dass die funktionalen Abhängigkeiten der Umweltfaktoren den Wert relativ verändern. $g_{s\text{ref}}$ und $g_{s\text{min}}$ sind art- und standortspezifische Parameter.

Der funktionale Zusammenhang zwischen g_s und PPFD, CO_2 , Bodenwassergehalt (θ_b) bzw. der Bodensaugspannung (Ψ) wurde mit Hilfe einer nichtlinearen Funktion beschrieben. Die Abhängigkeit der g_s -Werte vom ALVPD wurde an eine Geradengleichung angepasst. Dabei gelten für $f(x)$ folgende Funktionen:

$$f(\text{PPFD}) = \frac{\text{PPFD}}{\text{PPFD} + g_{s\text{PPFD}_0}} \quad (2.47)$$

$$f(\text{VPD}) = 1 - \frac{\text{VPD} - g_{s\text{VPD}_1}}{g_{s\text{VPD}_2} - g_{s\text{VPD}_1}} \quad (2.48)$$

$$f(c_a) = \frac{j_b + 350}{j_b + c_a} \quad (2.49)$$

$$f(T_{\text{leaf}}) = \frac{(T_{\text{leaf}} - T_0) * (2T_{\text{max}} - T_0 - T_{\text{leaf}})}{(25 - T_{\text{leaf}}) * (2T_{\text{max}} - T_0 - 25)} \quad (2.50)$$

$$f(\psi) = 1 - \frac{\psi}{\psi_0} \quad (2.51)$$

$$f(N_a) = 1 - \frac{N_a - g_{sN1}}{g_{sN2} - g_{sN1}} \quad (2.52)$$

In der vorliegenden Arbeit wurde eine lineare Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit vom Blattstickstoffgehalt (N_a) festgestellt und als Teilfunktion (Gl. 2.52) dem Jarvis-Modell multiplikativ zugefügt.

2.14.4.2 Ball-Berry-Leuning Modell

Das Ball-Berry-Leuning-Modell basiert auf der beobachteten Korrelation zwischen der stomatären Leitfähigkeit (g_s) und der Assimilation (Wong et al. 1978). In dem von Ball et al. (1987) publizierten Modell wird die Blattleitfähigkeit (g_s) in Abhängigkeit von der Photosynthese (A_n), der relativen Luftfeuchtigkeit (rH) und der CO_2 -Konzentration außerhalb des Blattes (C_a) mit folgendem empirischen Modell beschrieben:

$$g_{s\text{CO}_2} = g_0 + g_1 A_n \frac{rH}{C_a - \Gamma} \quad (2.53)$$

wobei die empirischen Parameter g_0 die minimale Blattleitfähigkeit im Fall $A_n=0$ und g_1 die Steigung der linearen Beziehung, den sogenannten BB-Koeffizienten darstellen. Leuning et al. (1995) haben diesen Ansatz wie folgt erweitert:

$$g_{s\text{CO}_2} = g_0 + g_1 A_n \frac{C_a - \Gamma}{(1 + VPD)/D_0} \quad (2.54)$$

Die empirischen Parameter g_0 und g_1 der beschriebenen Modelle wurden durch lineare Regression an die zusammengefassten Daten der A_n/C_i -Kurven und der PPFD- A_n -Kurven ermittelt. Die unabhängige Variable war dabei der Koeffizient $A_n(rH/C_a - \Gamma)$ und $A_n(C_a - \Gamma)/((1 + VPD)/D_0)$, wobei D_0 auf 1.2 kPa fixiert wurde.

2.15 Gaswechsel auf der Bestandesebene

2.15.1 Messungen des CO_2 -Gaswechsels der Modell-Ökosysteme

Die Messungen der CO_2 -Konzentrationen in den Expositions-kammern und in der Außenluft erfolgte mit Hilfe von drei Ultrarotabsorptions-Spektrometern (zwei URAS 3G, ein URAS 4, Hartmann & Braun). Der Messbereich der Geräte lag von 0-1000 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Sie wurden in regelmäßigen Zeitabständen mit Prüfgasen (Messer Griesheim) kalibriert, und zusätzlich wurden über den Messbereich mehrere CO_2 -Konzentrationen mit Hilfe von Gasmischpumpen (Typ SA27, Wösthof) eingestellt. Als Nullgas diente reiner Stickstoff.

Für jeden URAS wurde eine gerätespezifische Kalibrierkurve erstellt, und die Abweichung zwischen Ist- und Sollwert wurde direkt bei der Messdatenerfassung anhand dieser Kalibrierkurven in der Messdatenerfassungssoftware (Biogas 2.0, Biogas 3.0) berücksichtigt.

Vor Versuchsbeginn wurde der CO_2 -Gaswechsel der Expositions-kammern im Leerbetrieb für verschiedene CO_2 -Begasungsstufen gemessen. Die Messwerte wurden für Temperatur und Luftdruck korrigiert. Der Messfehler entsprach 1.1% (Forstreuter 1993).

Für die eingeschlossenen Modell-Bestände wurde der CO_2 -Gaswechsel mittels des Luftdurchflusses, der CO_2 -Konzentrationsdifferenz des zu- und abströmenden Luftvolumens zuzüglich der Zugabe von reinem CO_2 , über thermische Massenflussregler berechnet und auf die Grundfläche [m^2] bezogen (Forstreuter 1991, Forstreuter 1993).

Bei der Messanlage handelte es sich um ein offenes System, bei dem die Expositions-kammern von einem konstanten Luftvolumen zwischen 2 und 3 $\text{m}^3 \text{h}^{-1}$ durchströmt wurden. Mit

Hilfe von Membranpumpen (Typ N035, KNF Neuberger) wurde diese Strömungskonstanz aufrecht erhalten (Abb. 2.25). Eine PC-Steuerung regelte die CO₂-Sollwert-Konzentrationen innerhalb der Expositionskammern über Massendurchflussmesser (Typ FC-2900, Tylan General) nach dem Kompensationsprinzip (Field et al. 1989), wobei reines Kohlendioxid aus einer Druckflasche der Zuluft beigemischt wurde. Die CO₂-Konzentrationen betrugen in den Expositionskammern 371 ± 46 (Sollwert: 350) und 701 ± 10 (Sollwert 700) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

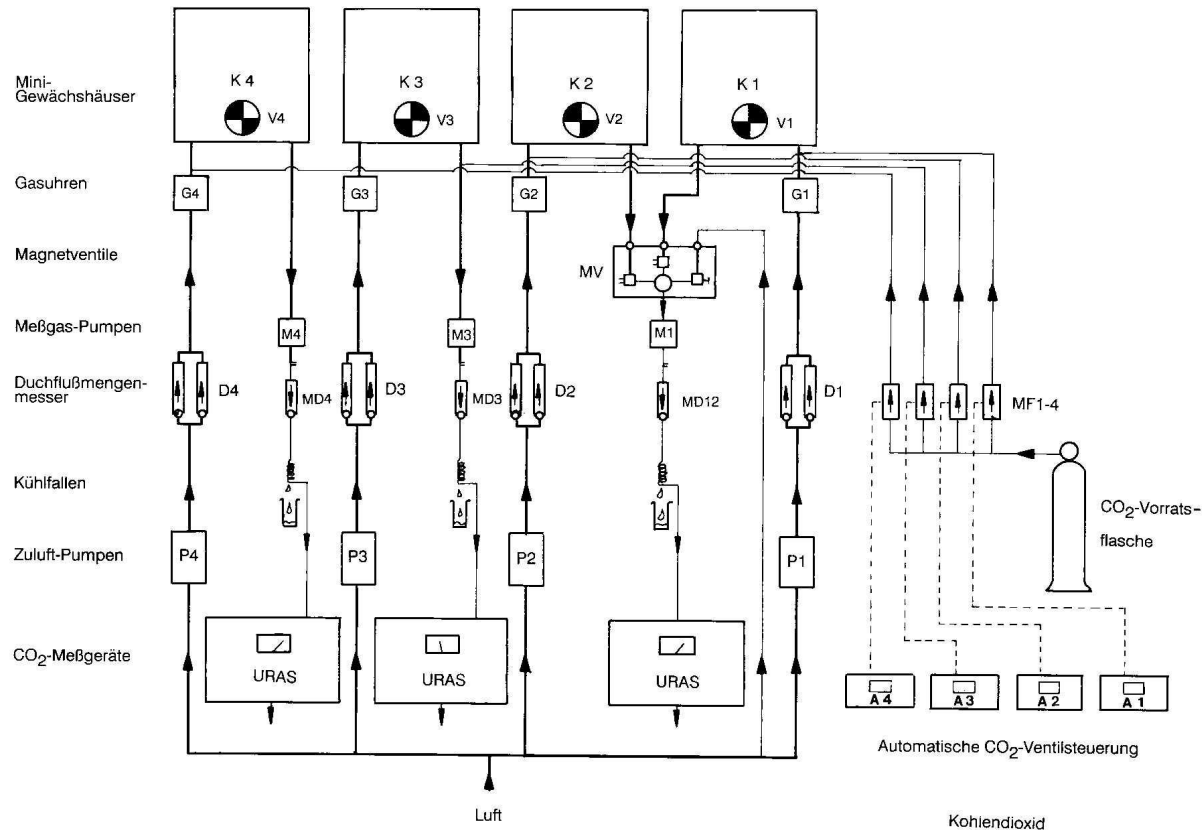


Abb. 2.25: Pneumatische Verbindungen (durchgezogene Linien) in der CO₂-Gaswechselmessanlage mit vier Expositionskammern (K1-K4) für Luft und reines Kohlendioxid und die elektronischen Verbindungen der automatischen Ventilsteuerung (gestrichelte Linien) für die CO₂-Zugabemenge durch die Massenflussmesser (MF 1-4). V1-4: Ventilatoren, URAS: Ultrarotabsorptionsspektroskop (Forstreuter 1993).

Die Bestimmung des CO₂-Gaswechsels der Mikrokosmossysteme (Pflanzen und Boden) lehnte sich an die Berechnung von Gaswechselmessungen an Einzelblättern und Einzelpflanzen an (Gaastra 1959, Janáč, Catsky & Jarvis 1971) und wurde auf den Gasumsatz ganzer Pflanzenbestände übertragen. Als Bezugsfläche diente die pflanzenbedeckte Bodenoberfläche (Forstreuter 1993):

$$J_{CO_2} = \frac{\left(J_v \Delta C_{CO_2} + J_{vCO_2} \frac{T_v}{T_c} \right) \frac{T_0}{T} \frac{P}{P_0} \frac{1}{V_0}}{L} \quad (2.55)$$

wobei

J_{CO_2} :	CO ₂ – Gaswechsel	$[\mu mol\ m^{-2}s^{-1}]$
L :	Grundfläche	$[m^2]$
ΔC_{CO_2} :	CO ₂ – Konzentrationsdifferenz der Luftströme	$[\mu mol\ mol^{-1}CO_2]$
J_v :	Luftdurchfluss	$[m^3s^{-1}]$
J_{vCO_2} :	zugemischtes reines CO ₂	$[m^3s^{-1}]$
P :	Luftdruck	$[Pa]$
P_0 :	Luftdruck bei Standardbedingungen	$1013246\ [Pa]$
T :	Lufttemperatur	$[K]$
T_0 :	Normaltemperatur	$273.16\ [K]$
T_c :	Kalibrierungstemperatur der Massendurchflussmesser	$293.16\ [K]$
T_v :	Umgebungstemperatur der Massendurchflussmesser	$293.16\ [K]$
V_0 :	Molvolumen eines idealen Gases unter Normaltemperatur	$22.414 * 10^{-3} [m^3mol^{-1}]$

Die so berechneten CO₂-Gaswechselraten wurden als Halbstundenmittelwerte angegeben. Aus den Halbstundenmittelwerten wurden die Tages-, Monats- und Jahresbilanzen der Modell-Ökosysteme für die jeweilige Begasungsstufe berechnet (Forstreuter 1998).

2.15.2 Messungen des Wasserhaushaltes der Modell-Ökosysteme

Der Wasserhaushalt der Modell-Ökosysteme ließ sich über die allgemeine Wasserhaushaltsgleichung (Schrödter 1985, Ellenberg et al. 1986, Larcher 1994, Lösch 2001) beschreiben. Er berechnet sich aus den Niederschlägen (N), der Interzeption (I), der Evaporation (E) und der Transpiration (T), sowie dem Abfluss durch Tiefensickerung (A_s) und dem Oberflächenabfluss (A_0):

$$N - I - E - T - A_s - A_0 = 0 \quad (2.56)$$

Die Bilanz des Wasserhaushaltes von Pflanzenbeständen ist in der Natur selten gleich null. In niederschlagsreichen Jahreszeiten kann sich ein Wasservorrat im Boden ansammeln, der in trockenen Jahreszeiten verbraucht wird. Deshalb muss die Rücklage (ΔR) berücksichtigt werden, deren Vorzeichen von Zeitraum zu Zeitraum wechselt.

Für die vorliegende Betrachtung wurde die Gleichung dahingehend vereinfacht, indem die Interzeption (I), die Evaporation (E) und die Transpiration (T) zusammengefasst und als Evapotranspiration (IET) ausgedrückt wurde.

$$N - IET - A_s - A_0 = \Delta R \quad (2.57)$$

Die Wasserhaushaltsgleichung soll für ein Modell-Ökosystem mit horizontaler Bodenoberfläche gelten, in dem also weder seitliche Zu- noch Abflüsse eine Rolle spielen. So vereinfacht sich die Gleichung wie folgt:

$$N - IET - A_s = \Delta R \quad (2.58)$$

Ausgehend von dieser vereinfachten Gleichung wurden deren einzelne Glieder wie folgt kontrolliert bzw. bestimmt. Die Niederschläge (N) wurden täglich gemessen und den juvenilen Buchenbeständen nach Bedarf als Gießwasser zugeführt. Die Evapotranspirationsraten (IET) wurden aus den Kondensatmengen (K) und den Wasserdampftransportraten über den Luftweg ermittelt (Forstreuter 1993). Innerhalb der Expositions-kammern war eine direkte Tiefensickerung (A_s) aufgrund des abgeschlossenen Bodenteils nicht gewährleistet, was zur Bildung von gestütztem Gravitationswasser und damit zu einer Übernässung der Bodensäule (Stauwasserzone) über dem Bodendeckel führen konnte. Die Höhe einer solchen künstlichen Stauwasserzone ist je nach Bodenart unterschiedlich. Dieser Fehler, der bei vielen Lysimeteranlagen auftritt (Schrödter 1981), wurde durch Kontrolle und Messungen des Bodenwassergehaltes mit Hilfe der TDR-Technik (Typ Trase System 6050x1, Soilmoisture) so gering wie möglich gehalten. Der Bodenwassergehalt und damit die Rücklage (ΔR) wurde durch regelmäßiges Gießen mit den entsprechenden Wassermengen konstant auf etwa 15 bis 20 Vol. % gehalten. Eine Kontrolle der Bodenwassergehalte erfolgte in unregelmäßigen Abständen über die Probenentnahme und die gravimetrische Wassergehaltsbestimmung.

Analog der Wasserhaushaltsgleichung wurde die Wasserbilanz für die Modell-Ökosysteme in den Expositions-kammern nach folgender Gleichung beschrieben. Eine detailliertere Erläuterung und Ableitung der zusammengefassten Gleichung kann bei Forstreuter (1993) nachgelesen werden:

$$F_{H_2O} = \frac{J_v \left(\frac{M_d}{R \cdot 100\%} \left(\frac{rH_e e_{sat_e}}{T_e} - \frac{rH_o e_{sat_o}}{T_o} \right) \right) + G - K - A_s}{L} \quad (2.59)$$

Darin bedeuten

F_{H_2O} :	Wasserbilanz des Modell- Ökosystems	$[mm\ d^{-1}] = [g\ m^{-2}d^{-1}]$
L :	Grundfläche	$[m^2]$
A_s :	Sickerwasser	$[g\ d^{-1}]$
e_{sat_e}, e_{sat_o} :	Sättigungsdampfdruck der ein- bzw. ausströmenden Luft	$[Pa]$
G :	Gießwasser	$[g\ d^{-1}]$
J_v :	Luftdurchfluss	$[m^3 d^{-1}]$
K :	Kondensat	$[g\ d^{-1}]$
M_d :	Molmasse von Wasserdampf	$18.016\ [g\ mol^{-1}]$
R :	universelle Gaskonstante	$8.31447\ [J\ mol^{-1}K^{-1}]$
rH_e, rH_o :	relative Luftfeuchtigkeit der ein – bzw. ausströmenden Luft	$[\%]$
T_e, T_o :	Temperatur der ein – bzw. ausströmenden Luft	$[K]$

2.16 WUE auf der Basis der Trockensubstanz

Die akkumulierte Trockensubstanz der Pflanzenbestände, die direkt aus den Ernteergebnissen und indirekt über die allometrische Beziehung von Stammdurchmesser zu Trockenmasse (vgl. Kap. Abb. 3.8 und 3.9) ermittelt werden konnte, wurde durch die dabei abgegebene Wassermenge (IET) dividiert, um ein Maß für die Wassernutzungseffizienz der Modell-Ökosysteme bei den unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen zu erhalten (Forstreuter 1993). Dabei wurde die Wurzelmasse in der Berechnung berücksichtigt. Das abgegebene Wasser stammt aus dem Vorgang der Evapotranspiration (Tanner 1981, Kramer 1983). Der Anteil der Interzeption ging mit in die Bilanz ein, da eine Trennung von der Evaporation nicht möglich war.

Die Wassernutzungseffizienz (WUE) [g TM kg⁻¹ H₂O] wurde somit nach folgender Gleichung berechnet:

$$WUE = \frac{\sum TM}{\sum IET} \quad (2.60)$$

2.17 Bestandesmodell "FORSTFLUX"

Zur Simulation der ökophysiologischen Teilprozesse in Buchenbeständen wurde in der vorliegenden Arbeit ein mechanistischer Ansatz verfolgt und ein Bestandesgaswechselmodell "FORSTFLUX-Modell" (Forstreuter & Voß 2000, Voß 2000) entwickelt (Abb. 2.26). Das FORSTFLUX-Modell wurde auf der Grundlage des bereits bestehenden Modells GASFLUX (Harley & Tenhunen 1991, Falge 1997), das in der AG Pflanzenökologie von Prof. J. Tenhunen, Universität Bayreuth entwickelt worden ist, fortgeführt.

Bei dem Modell FORSTFLUX handelt es sich um einen "bottom up" Ansatz, in dem detailliert physiologische Teilprozesse speziell für Buchenbestände auf kurzzeitiger Ebene beschrieben werden. Mehrschichtige Teilmodelle des Blattgaswechsels, der Lichtinterzeption und des Mikroklimas wurden miteinander kombiniert, und man gelangt schließlich zu einer eindimensionalen Darstellung von CO₂- und H₂O-Gasaustauschraten.

Viele der im FORSTFLUX-Modell verwendeten Gleichungssysteme (Norman & Jarvis 1975, Norman 1978, Harley & Tenhunen 1991, Monteith 1965, Duncan et al. 1967) wurden in vielfältiger Weise auch in etablierten "bottom up" Modellansätzen benutzt. So werden ebenfalls in den Modellen CANOAK (Harley & Baldocchi 1995), das für einen Laubmischwald und MAESTRA (Medlyn 2000), das für einen Fichtenwald entwickelt wurde, die kurzzeitigen physiologischen Prozesse in Zeitintervallen von Stunden oder Tagen simuliert. Die Modelle BIOMASS (McMurtrie & Landsberg 1992), GROMIT (Ludlow et al. 1990) oder SECRET (Sampson & Ceulemans 1999) zielen auf die Simulation des Kohlenstoff- und des Wasserhaushaltes auf Jahresniveau ab. Die Modelle G'DAY (Medlyn et al. 1999b), FINNFOR (Kellomäki et al. 1993) basieren auf einen "top down" Ansatz und ermöglichen Langzeitsimulationen, in denen auch Nährstoffkreisläufe innerhalb des Bodens einbezogen werden können.

In der Modellanwendung sollten die direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration und einer erhöhten Temperatur auf die CO₂-Gaswechselraten und Transpirationsraten von Buchenbeständen analysiert werden.

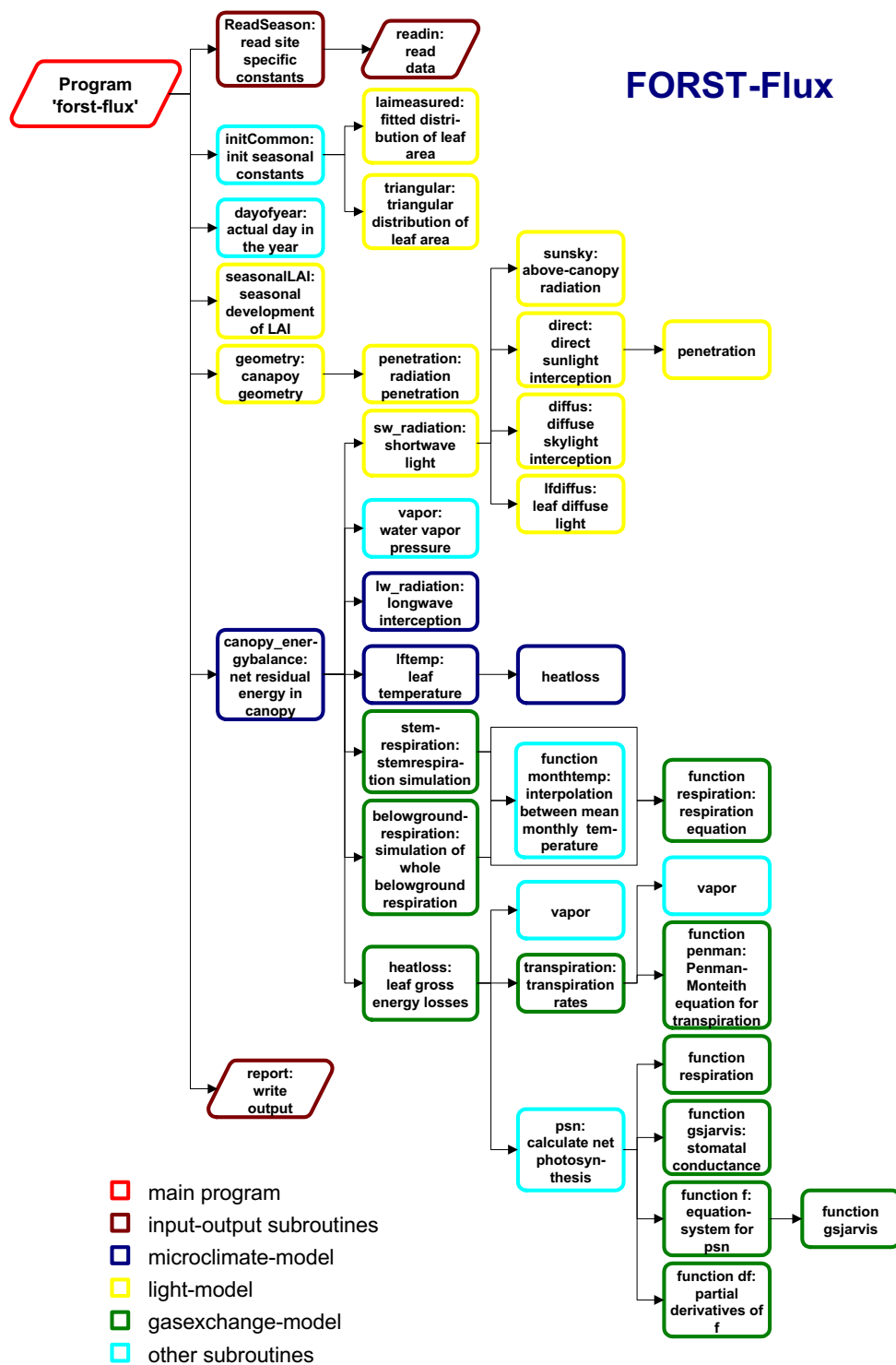


Abb. 2.26: Übersichtsdiagramm des FORSTFLUX-Modells.

Dabei wurden die in dieser Arbeit gewonnenen Parametersätze zur Lichtinterzeption, zu kleinskaligen mikroklimatischen Bedingungen und zum Gaswechsel miteinander kombiniert. Auf der Grundlage bestehender Modelle wurden Teilmodelle, wie die Penman-Monteith-Gleichung (Monteith 1965) zur Berechnung der Transpirationsraten, das Jarvis-Prinzip (Jarvis 1976) zur Abschätzung der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf und empirische Abhängigkeitsfunktionen zur Berechnung der Stamm- und Bodenatmungsraten miteinander verbunden. Iterative Verfahren (Newtonsche Einzelschrittverfahren, Schwarz 1997) wurden zur Lösung des nichtlinearen Gleichungssystems innerhalb des Farquhar-Modells neu implementiert.

Um die Variabilität der physiologischen Eigenschaften innerhalb des Kronendaches der Buchenbestände zu charakterisieren, wurden die Blattstrukturparameter (LMA, SLA) in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur (LAI) betrachtet (Forstreuter 1995). Eine Beziehung zwischen den Blattstrukturparametern (LMA, SLA) und den Photosyntheseparametern des Farquhar-Modells, sowie den Parametern der stomatären Leitfähigkeit über den Blattstickstoffgehalt wurde aufgestellt.

Über Ein- und Ausgabe-Routinen wurden sowohl die Parametersätze der ökophysiologischen Prozesse, als auch die das Modell treibenden Mikroklimadaten eingelesen. Die Programmiersprache war FORTRAN nach dem seit 1995 definierten ANSI-Standard. Zur Compilierung des Quelltextes wurde der Microsoft Developer Studio (Microsoft Cooperation) herangezogen.

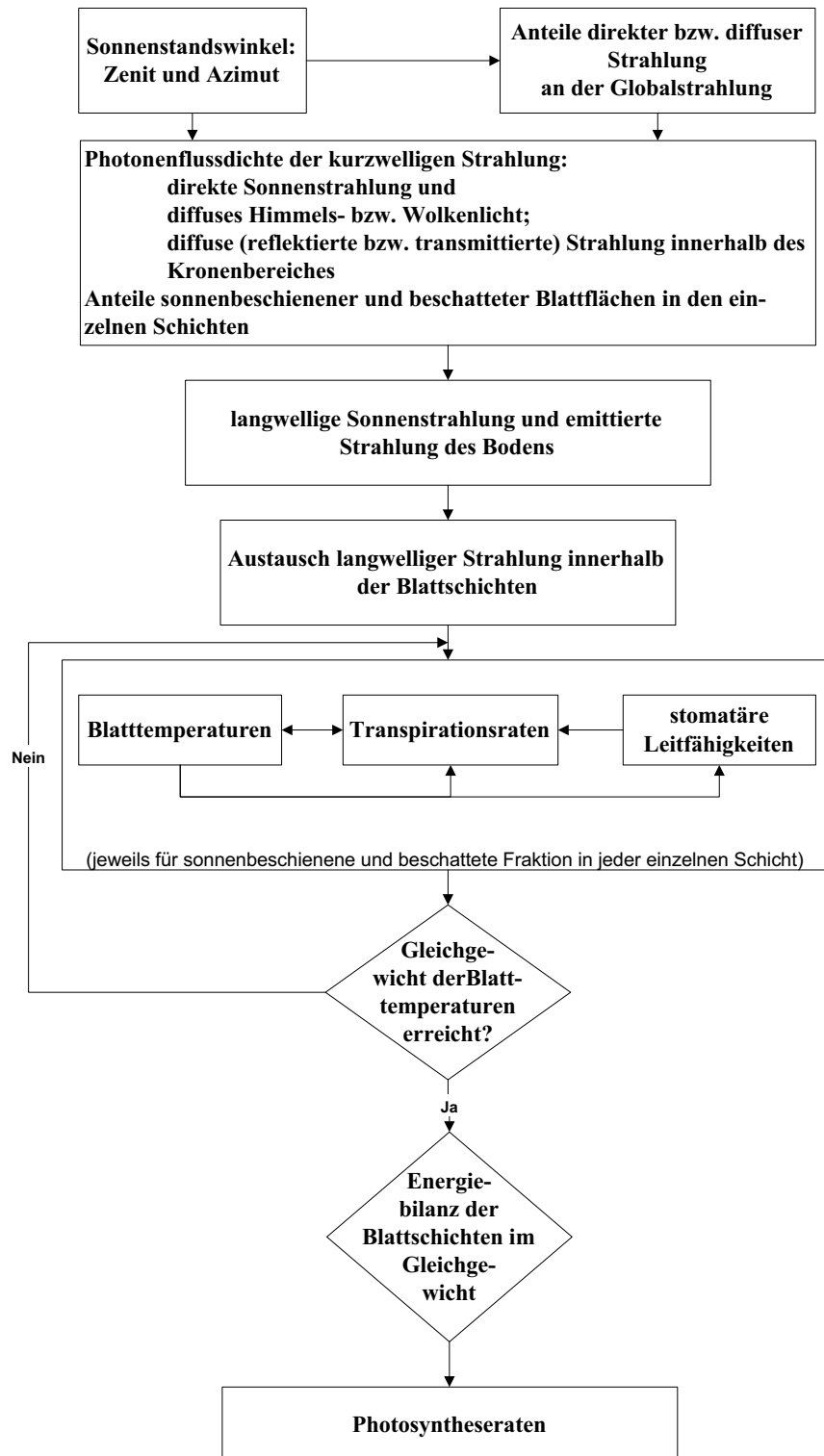


Abb. 2.27: Vereinfachtes Ablaufdiagramm des FORSTFLUX-Modells (verändert nach Caldwell et al. 1986).

Kapitel 3

Ergebnisse

3.1 Atmosphärische CO₂-Konzentration

Die atmosphärische CO₂-Konzentration am Standort Berlin-Dahlem (Abb. 3.1) zeigte einen deutlichen saisonalen Verlauf. Die Maxima der CO₂-Konzentration lagen ausschließlich in den Wintermonaten, die Minima in den Sommermonaten. Das Minimum von $351 \pm 9 \mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ trat im Juni 1994 auf und das Maximum wurde im Februar 1998 mit $412 \pm 7 \mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ erreicht (Tab. A.4). Eine lineare Regressionsanalyse der Monatsmittelwerte über den gesamten Versuchszeitraum ergab einen signifikanten Anstieg ($R^2=0.53$, $P<0.001$) der atmosphärischen CO₂-Konzentration.

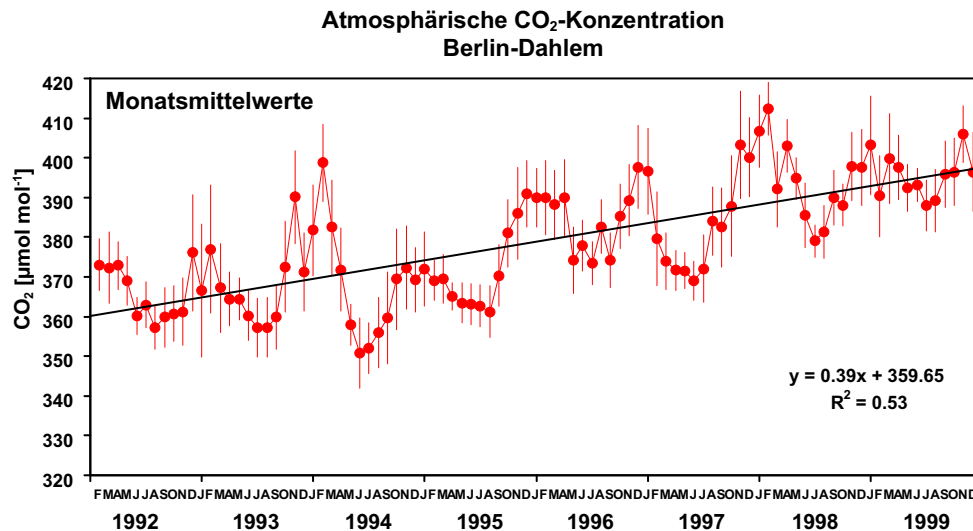


Abb. 3.1: Messreihe der atmosphärischen CO₂-Konzentration in Berlin-Dahlem (52°28'N, 13°18'O, 55 m über NN) in 4 m Höhe über der Bodenoberfläche von Februar 1992 bis Dezember 1999. Die Monatsmittelwerte wurden aus kontinuierlichen Messungen in 180 Sekunden-Intervallen gebildet.

Tab. 3.1: Jahresmittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichungen (SD) der atmosphärischen CO₂-Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂] von 1992 bis 1999 und die Zunahme der Konzentration gegenüber 1992.

Jahr	CO ₂ -Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1}$]		
	$\bar{x}$	SD	Δ 1992
1992	366	± 7	0
1993	267	± 9	1
1994	369	± 14	3
1995	371	± 10	5
1996	384	± 8	18
1997	383	± 12	17
1998	394	± 10	28
1999	396	± 5	30

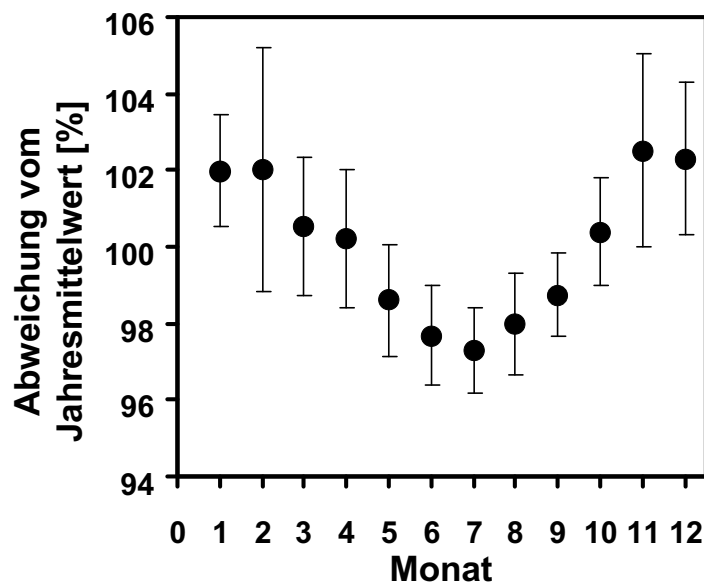


Abb. 3.2: Saisonaler Verlauf der atmosphärischen CO₂-Konzentration. Aus den Monatsmittelwerten der Versuchsjahre (1992-1999) wurden die Abweichungen vom jeweiligen Jahresmittelwert ($x=100\%$) berechnet und zu einem Jahresverlauf zusammengefasst ($P<0.01$, TTest zwischen Monat 2 und 7).

Es konnte eine signifikante Zunahme von $4.7 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ ($R^2=0.9$, $P<0.0001$) pro Jahr ermittelt werden. Diese Zunahme entspricht einer prozentualen Steigerung von 1.3 % pro Jahr bezogen auf den mittleren CO₂-Gehalt von $366 \pm 7 \mu\text{mol mol}^{-1}$ zu Versuchsbeginn im Jahre 1992.

Die Jahresmittelwerte für 1992 bis 1999 wurden ausgehend von den Monatsmittelwerten bestimmt (Tab. 3.1). Die Jahresmittelwerte stiegen nahezu kontinuierlich an, zu Versuchsbeginn wurde der geringste Werte mit $366 \pm 7 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und im Jahr 1999 mit $396 \pm 5 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ der höchste Wert bestimmt. Die Streuung der Jahresmittelwerte lag für alle Jahre im Bereich von $7\text{--}14 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Bei einem linearen CO₂-Konzentrationsanstieg von $4.7 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ würde demnach die atmosphärische CO₂-Konzentration bis zum Jahr 2064 auf $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ zunehmen und sich gegenüber der Konzentration zu Versuchsbeginn nahezu verdoppelt haben.

Der saisonale Verlauf der atmosphärischen CO₂-Konzentration war während des Messzeitraumes von 1992 bis 1999 nicht immer einheitlich. Berechnet man für die einzelnen Versuchsjahre die relativen Abweichungen der Monatsmittelwerte von den jeweiligen Jahresmittelwerten und stellt für die Versuchsjahre einen Jahresgang der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf, so erhält man den in Abb. 3.2 dargestellten Verlauf. Danach lag die atmosphärische CO₂-Konzentration der Monate Januar bis April und Oktober bis Dezember oberhalb und die Monate Mai bis September unterhalb des jeweiligen Jahresmittelwertes. Das Minimum lag im Juli 2.7% unter dem jeweiligen Jahreswert und das Maximum im November mit 2.5% über dem Jahresdurchschnitt, wobei in den Monaten Februar und November die höchsten Streuungen der Messwerte mit bis zu 3.2% zu verzeichnen waren.

3.2 Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration

Die direkten Auswirkungen der atmosphärischen CO₂-Konzentrationserhöhung von $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ auf $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ auf das Wachstum und die Entwicklung von Jungbuchen wurden in drei Langzeit-Versuchsreihen von 1991-1993, 1994-1999 und 1997-2000 untersucht (Kap. 2.1 Tab. 2.1). Am Ende einer jeden Versuchsreihe wurden die Einzelpflanzen der juvenilen Bestände geerntet und neben den Trockenmassen der einzelnen Pflanzenorgane wurden weitere Wachstumsparameter gewonnen.

Das Wachstum von *Fagus sylvatica* L. war in jeder der drei Versuchsreihen unter erhöhter CO₂-Konzentration signifikant gesteigert. Nach drei-, vier- und sechsjährigem Wachstum unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration betrug die Steigerung der Phytomassenakkumulation 80 %, 51% und 31% (Tab. 3.2-3.4) gegenüber der Kontrolle bei normaler CO₂-Konzentration. Nach dreijähriger CO₂-Begasung in der Versuchsreihe 1991-1993 war die oberirdische Pflanzenmasse besonders stark gefördert, die Steigerung betrug hier 97%, während die Wurzelmasse in dieser Versuchsreihe um 64% über dem Wert der Kontrolle lag. Nach vierjähriger CO₂-Begasung (Versuchsreihe 1997-2000) kehrte sich dieser Effekt zu Gunsten der unterirdischen Phytomasse um. Nun war die oberirdische Pflanzenmasse um 44 % und die Wurzelmasse um 63% gesteigert. Nach sechsjährigem Wachstum (Versuchsreihe 1994-1999) unter erhöhter CO₂-Konzentration betrug der CO₂-Effekt auf die oberirdische Phytomasse 20%, während die

Wurzelmasse mit 57% weiterhin stärker gefördert wurde.

Die Gesamtblattmasse pro Pflanze war unter erhöhter CO₂-Konzentration sowohl nach dreijähriger als auch nach sechsjähriger CO₂-Begasungsdauer gegenüber den Werten der Kontrollpflanzen um 69% bzw. 62% gesteigert (Tab. 3.2 und 3.3).

Das Längenwachstum der Pflanzen war unter erhöhter CO₂-Konzentration signifikant gesteigert (Abb. 3.3-3.5). Der basale Stammdurchmesser (BSD), der an den juvenilen Buchen etwa 2 cm über dem Wurzelhals gemessen wurde und auch die Blattzahl pro Pflanze nahmen unter erhöhter CO₂-Konzentration zu. Ein CO₂-Effekt auf die Blattfläche der Einzelblätter war nicht nachweisbar.

In der Versuchsreihe 1991-1993 (Abb. 3.3) stiegen nach dreijähriger CO₂-Begasung unter erhöhter CO₂-Konzentration die Pflanzenhöhe und der Stammdurchmesser (BSD) um 65% bzw. 22% gegenüber den Werten in der Kontrolle an (Tab. 3.5).

In der Versuchsreihe 1997-2000 (Abb. 3.4) waren die Pflanzen nach vierjähriger CO₂-Begasung im Mittel um 18% länger und der BSD nahm um 14% gegenüber den Pflanzen der Kontrolle zu (Tab. 3.7).

In der Versuchsreihe 1994-1999 (Abb. 3.5) waren die Pflanzenhöhe und der BSD nach vierjähriger CO₂-Begasungsdauer signifikant um 37% bzw. 15% gesteigert. Zu Versuchsende nach sechsjähriger CO₂-Begasung nahmen diese Steigerungsraten für die Pflanzenhöhe auf 18 % ab, während für den mittleren BSD kein signifikanter Unterschied mehr nachweisbar war (Tab. 3.6).

In der Versuchsreihe 1997-2000 wuchsen Buchenpflanzen aus verschiedenen Herkunftsbereichen in einem Konkurrenzversuch in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über einen Zeitraum von vier Jahren. Die Pflanzen der verschiedenen Provenienzen wuchsen gemeinsam in einem Bestand bei beiden CO₂-Konzentrationen. Die Buchenpflanzen der verschiedenen Herkunft (Provenienzen) zeigten in der Stammhöhen- und Stammdurchmesserentwicklung signifikante Unterschiede. Die Provenienzen reagierten im Wachstum unterschiedlich auf die angebotenen CO₂-Konzentrationen. Die durchschnittliche Blattgröße war bei allen Provenienzen und beiden CO₂-Konzentrationen gleich.

Unter normaler CO₂-Konzentration erwies sich die standortgerechte Provenienz des Niederdeutschen Tieflandes (D03, Abb. 3.6, A und C) gegenüber den deutschen Provenienzen Harz (D06), Hessen (D08) und gegenüber den Provenienzen aus Italien (I) und Norwegen (N) als konkurrenzstark, da sie seit Versuchsbeginn die größten Zunahmen bei Stammhöhe (+379%) und BSD (+132%) verzeichnete. Die Provenienzen D06 (Harz) und D08 (Hessen) wiesen im Vergleich zu D03 ähnlich große Zunahmen in Bezug auf Stammhöhe (+119% bzw. +154%) und BSD (+54% bzw. +64%) auf. Die Provenienzen aus Italien (I) und Norwegen (N) zeigten gute Zuwachsraten in der Stammhöhe (+247% bzw. +172%), aber dafür geringe Zunahmen im BSD (+51% bzw. +54%) (Abb. 3.7, D-F). Die Ernteergebnisse dieser Versuchsreihe zeigten, dass die Pflanzen der Provenienz D03 im Vergleich zu den übrigen Provenienzen zudem die höchsten Trockenmassen aufwiesen (Tab. 3.4).

Unter erhöhter CO₂-Konzentration veränderte sich das Wuchsverhalten der einzelnen Provenienzen. Die Provenienz D03 zeigte hier die geringsten Zuwachsraten in Stammhöhe (+195%) und BSD (+50%), während die Provenienzen D06 (Harz) und D08 (Hessen) besonders stark in der Stammhöhenentwicklung (+275% bzw. 418%) von der erhöhten CO₂-Konzentration profitierten (Abb. 3.6, B und D). Auch beim Zuwachs im BSD (+95% bzw. 160%) konnten die Pro-

Tab. 3.2: Phytomassenakkumulation der oberirdischen Organe und Wurzeln von Jungbuchen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993. Dargestellt sind die Mittelwerte ($\bar{x}$) und Standardabweichungen (SD), Anzahl (n) und Signifikanzniveau (P, TTest) der geernteten Pflanzen (Erntezeitpunkte: 7.10.91, 14.12.92 und 23.9.93).

		Trockenmasse [g Pflanze ⁻¹]						ΔCO_2 P	
		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$				
		$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Pflanze (gesamt)	1991	11.84	± 2.43	6	20.97	± 6.35	6	1.77	0.01
	1992	19.02	± 7.30	11	30.12	±16.13	11	1.58	0.03
	1993	37.99	±12.30	25	68.28	±20.83	25	1.80	0.00
Spross (gesamt)	1991	4.76	± 1.01	6	8.49	± 3.75	6	1.78	0.03
	1992	7.84	± 3.27	11	13.70	± 8.78	11	1.75	0.03
	1993	17.73	± 7.04	25	34.98	±11.11	25	1.97	0.00
Stamm	1991	4.41	± 0.97	6	7.95	± 3.80	6	1.80	0.04
	1992	7.79	± 3.26	11	13.63	± 8.75	11	1.75	0.50
	1993	12.68	± 5.58	25	26.48	± 8.77	25	2.09	0.00
Ast	1991	-	-	-	-	-	-	-	-
	1992	-	-	-	-	-	-	-	-
	1993	3.76	± 1.54	25	6.35	± 2.34	25	1.69	0.00
Knospen	1991	0.35	± 0.07	6	0.54	± 0.15	6	1.53	0.02
	1992	0.05	± 0.02	11	0.07	± 0.04	11	1.43	0.05
	1993	1.29	± 0.47	25	2.15	± 0.79	25	1.67	0.00
Blatt	1991	1.72	± 0.39	6	3.40	± 2.43	6	1.98	0.08
	1992	-	-	-	-	-	-	-	-
	1993	4.50	± 1.34	25	7.62	± 2.46	25	1.69	0.00
Wurzel (gesamt)	1991	7.07	± 1.56	6	12.48	± 2.66	6	1.77	0.00
	1992	11.18	± 4.11	11	16.42	± 7.55	11	1.47	0.03
	1993	20.26	± 5.70	25	33.30	±10.52	25	1.64	0.00
fein ($\varnothing < 2\text{mm}$)	1991	1.59	± 0.27	6	2.51	± 0.30	6	1.58	0.00
	1992	2.21	± 1.37	11	3.25	± 1.75	11	1.47	0.07
	1993	6.65	± 1.68	25	12.25	± 4.09	25	1.84	0.00
grob ($\varnothing > 2\text{mm}$)	1991	5.48	± 1.71	6	9.97	± 2.66	6	1.82	0.00
	1992	8.98	± 3.63	11	13.17	± 6.34	11	1.47	0.04
	1993	13.61	± 4.54	25	21.06	± 7.60	25	1.55	0.00

Tab. 3.3: Phytomassenakkumulation der oberirdischen Organe und Wurzeln von Jungbuchen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1994-1999. Dargestellt sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichungen (SD), Anzahl (n) und Signifikanzniveau (P, TTest) der geernteten Pflanzen (Erntezeitpunkte: 14.12.1994, 7.9.1995 und 9.12.1999).

		Trockenmasse [g Pflanze ⁻¹]						ΔCO_2 P	
		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$				
		$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Pflanze (gesamt)	1994	10.07	$\pm$ 6.17	8	15.31	$\pm$ 8.64	10	1.52	0.08
	1995	23.15	$\pm$ 11.29	11	27.21	$\pm$ 8.03	11	1.18	0.17
	1999	114.15	$\pm$ 91.24	25	149.99	$\pm$ 106.70	24	1.31	0.08
Spross (gesamt)	1994	4.79	$\pm$ 3.53	8	6.47	$\pm$ 4.48	10	1.35	0.19
	1995	11.45	$\pm$ 5.62	11	12.43	$\pm$ 4.88	11	1.09	0.33
	1999	78.58	$\pm$ 74.98	25	94.16	$\pm$ 80.30	24	1.20	0.24
Stamm	1994	3.81	$\pm$ 2.91	8	5.00	$\pm$ 3.43	10	1.31	0.22
	1995	8.92	$\pm$ 4.81	11	9.67	$\pm$ 4.54	11	1.08	0.50
	1999	59.14	$\pm$ 58.41	25	71.30	$\pm$ 63.25	24	1.21	0.24
Ast	1994	0.70	$\pm$ 0.55	8	1.20	$\pm$ 1.09	10	1.73	0.11
	1995	2.18	$\pm$ 1.07	11	2.37	$\pm$ 0.81	11	1.09	0.32
	1999	17.80	$\pm$ 15.83	25	21.60	$\pm$ 16.81	24	1.21	0.21
Knospen	1994	0.28	$\pm$ 0.16	8	0.26	$\pm$ 0.13	10	0.93	0.40
	1995	0.35	$\pm$ 0.11	11	0.39	$\pm$ 0.14	11	1.10	0.26
	1999	1.64	$\pm$ 1.82	25	1.26	$\pm$ 0.89	24	0.77	0.18
Blatt	1994	-	-	-	-	-	-	-	-
	1995	4.36	$\pm$ 0.94	6	3.60	$\pm$ 1.16	11	0.83	0.08
	1999	-	-	-	-	-	-	-	-
Wurzel (gesamt)	1994	5.28	$\pm$ 2.70	8	8.84	$\pm$ 4.19	10	1.67	0.02
	1995	11.70	$\pm$ 5.84	11	14.79	$\pm$ 3.56	11	1.26	0.08
	1999	35.57	$\pm$ 17.61	25	55.83	$\pm$ 27.29	24	1.57	0.00
fein ($\varnothing < 2\text{mm}$)	1994	1.55	$\pm$ 0.85	8	1.66	$\pm$ 0.73	10	1.07	0.39
	1995	2.67	$\pm$ 1.22	11	2.92	$\pm$ 0.79	11	1.09	0.29
	1999	10.15	$\pm$ 4.84	25	15.10	$\pm$ 6.64	24	1.49	0.00
grob ($\varnothing > 2\text{mm}$)	1994	3.73	$\pm$ 1.92	8	7.18	$\pm$ 3.60	10	1.92	0.01
	1995	9.03	$\pm$ 5.40	11	11.87	$\pm$ 3.04	11	1.31	0.07
	1999	25.43	$\pm$ 15.61	25	40.73	$\pm$ 27.52	24	1.60	0.01

Tab. 3.4: Phytomassenakkumulation der oberirdischen Organe und Wurzeln von Jungbuchen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1997-2000. Dargestellt sind Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichungen (SD), Anzahl (n) und Signifikanzniveau (P, TTest) der geernteten Pflanzen während der Abschlussernte am 20.9.2000.

	Jahr	Provenienz Herkunft	Trockenmasse [g Pflanze ⁻¹]						ΔCO_2	P
			350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$				
			$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Pflanze (gesamt)	2000	Italien (I)	72.28	$\pm$ 72.24	8	125.26	$\pm$ 135.00	10	1.73	0.15
		Norwegen (N)	53.92	$\pm$ 59.51	12	86.39	$\pm$ 84.51	12	1.60	0.14
		Deutschland (D03)	161.98	$\pm$ 135.89	4	47.65	$\pm$ 23.67	4	0.29	0.10
		Deutschland (D06)	37.68	$\pm$ 17.95	4	80.36	$\pm$ 35.37	4	2.13	0.16
		Deutschland (D08)	48.15	$\pm$ 32.28	4	186.60	$\pm$ 151.06	4	3.88	0.08
		gesamt	69.27	$\pm$ 75.78	32	104.34	$\pm$ 105.45	34	1.51	0.06
Spross (gesamt)	2000	Italien (I)	45.62	$\pm$ 46.71	8	77.20	$\pm$ 96.53	10	1.69	0.19
		Norwegen (N)	34.28	$\pm$ 42.61	12	57.38	$\pm$ 63.38	12	1.67	0.15
		Deutschland (D03)	118.95	$\pm$ 104.21	4	26.76	$\pm$ 18.30	4	0.22	0.09
		Deutschland (D06)	20.64	$\pm$ 8.64	4	41.77	$\pm$ 23.05	4	2.02	0.12
		Deutschland (D08)	27.84	$\pm$ 17.54	4	119.95	$\pm$ 106.87	4	4.31	0.09
		gesamt	45.19	$\pm$ 55.59	32	65.13	$\pm$ 75.31	34	1.44	0.11
Stamm	2000	Italien (I)	31.23	$\pm$ 30.85	8	53.03	$\pm$ 66.41	10	1.70	0.19
		Norwegen (N)	24.21	$\pm$ 31.55	12	39.14	$\pm$ 44.31	12	1.62	0.18
		Deutschland (D03)	92.24	$\pm$ 89.03	4	17.97	$\pm$ 14.83	4	0.19	0.10
		Deutschland (D06)	14.73	$\pm$ 7.13	4	29.03	$\pm$ 18.41	4	1.97	0.13
		Deutschland (D08)	18.11	$\pm$ 14.46	4	84.15	$\pm$ 74.21	4	4.65	0.09
		gesamt	32.52	$\pm$ 43.77	32	44.84	$\pm$ 52.40	34	1.38	0.15
Ast	2000	Italien (I)	13.15	$\pm$ 14.85	8	22.68	$\pm$ 29.94	10	1.72	0.20
		Norwegen (N)	9.52	$\pm$ 11.21	12	17.29	$\pm$ 18.49	12	1.82	0.11
		Deutschland (D03)	24.92	$\pm$ 14.54	4	8.26	$\pm$ 3.16	4	0.33	0.05
		Deutschland (D06)	5.51	$\pm$ 1.43	4	11.88	$\pm$ 5.69	4	2.16	0.09
		Deutschland (D08)	9.23	$\pm$ 4.89	4	33.83	$\pm$ 31.33	4	3.67	0.11
		gesamt	11.81	$\pm$ 12.17	32	19.12	$\pm$ 22.44	34	1.62	0.05
Knospen	2000	Italien (I)	1.24	$\pm$ 1.55	8	1.48	$\pm$ 1.48	10	1.20	0.37
		Norwegen (N)	0.54	$\pm$ 0.53	12	0.96	$\pm$ 0.92	12	1.76	0.10
		Deutschland (D03)	1.79	$\pm$ 1.22	4	0.53	$\pm$ 0.39	4	0.30	0.06
		Deutschland (D06)	0.40	$\pm$ 0.23	4	0.86	$\pm$ 0.36	4	2.16	0.11
		Deutschland (D08)	0.51	$\pm$ 0.37	4	1.97	$\pm$ 1.47	4	3.88	0.07
		gesamt	0.85	$\pm$ 1.02	32	1.17	$\pm$ 1.13	34	1.37	0.12
Blatt	2000	Italien (I)	7.83	$\pm$ 8.13	8	12.07	$\pm$ 8.80	10	1.54	0.15
		Norwegen (N)	5.02	$\pm$ 5.63	12	10.49	$\pm$ 10.86	12	2.09	0.07
		Deutschland (D03)	17.84	$\pm$ 15.33	4	4.66	$\pm$ 2.93	4	0.26	0.09
		Deutschland (D06)	3.54	$\pm$ 2.52	4	8.81	$\pm$ 2.59	4	2.49	0.16
		Deutschland (D08)	4.40	$\pm$ 3.33	4	22.10	$\pm$ 19.02	4	5.03	0.08
		gesamt	7.06	$\pm$ 8.36	32	11.43	$\pm$ 10.74	34	1.62	0.03
Wurzel (gesamt)	2000	Italien (I)	26.66	$\pm$ 25.87	8	48.07	$\pm$ 39.27	10	1.80	0.09
		Norwegen (N)	19.64	$\pm$ 17.31	12	29.01	$\pm$ 22.33	12	1.48	0.13
		Deutschland (D03)	43.03	$\pm$ 32.31	4	20.89	$\pm$ 5.89	4	0.49	0.13
		Deutschland (D06)	17.04	$\pm$ 9.58	4	38.59	$\pm$ 22.10	4	2.26	0.41
		Deutschland (D08)	20.31	$\pm$ 14.78	4	66.64	$\pm$ 45.60	4	3.28	0.07
		gesamt	24.08	$\pm$ 21.27	32	39.21	$\pm$ 31.89	34	1.63	0.01
fein ($\emptyset < 2\text{mm}$)	2000	Italien (I)	2.18	$\pm$ 0.75	8	6.63	$\pm$ 3.00	10	3.04	0.00
		Norwegen (N)	1.88	$\pm$ 1.55	12	7.71	$\pm$ 7.48	12	4.10	0.01
		Deutschland (D03)	6.07	$\pm$ 4.48	4	5.44	$\pm$ 1.83	4	0.90	0.40
		Deutschland (D06)	1.86	$\pm$ 1.43	4	8.55	$\pm$ 3.84	4	4.61	0.22
		Deutschland (D08)	2.67	$\pm$ 1.60	4	7.80	$\pm$ 2.61	4	2.92	0.01
		gesamt	2.57	$\pm$ 2.29	32	7.24	$\pm$ 4.92	34	2.81	0.00
grob ($\emptyset > 2\text{mm}$)	2000	Italien (I)	24.48	$\pm$ 25.69	8	41.44	$\pm$ 36.79	10	1.69	0.13
		Norwegen (N)	17.76	$\pm$ 16.08	12	21.29	$\pm$ 16.08	12	1.20	0.30
		Deutschland (D03)	36.96	$\pm$ 28.49	4	15.44	$\pm$ 4.99	4	0.42	0.11
		Deutschland (D06)	15.19	$\pm$ 8.41	4	30.04	$\pm$ 19.02	4	1.98	0.35
		Deutschland (D08)	17.64	$\pm$ 13.32	4	58.84	$\pm$ 45.22	4	3.34	0.08
		gesamt	21.50	$\pm$ 19.72	32	31.98	$\pm$ 29.43	34	1.49	0.05

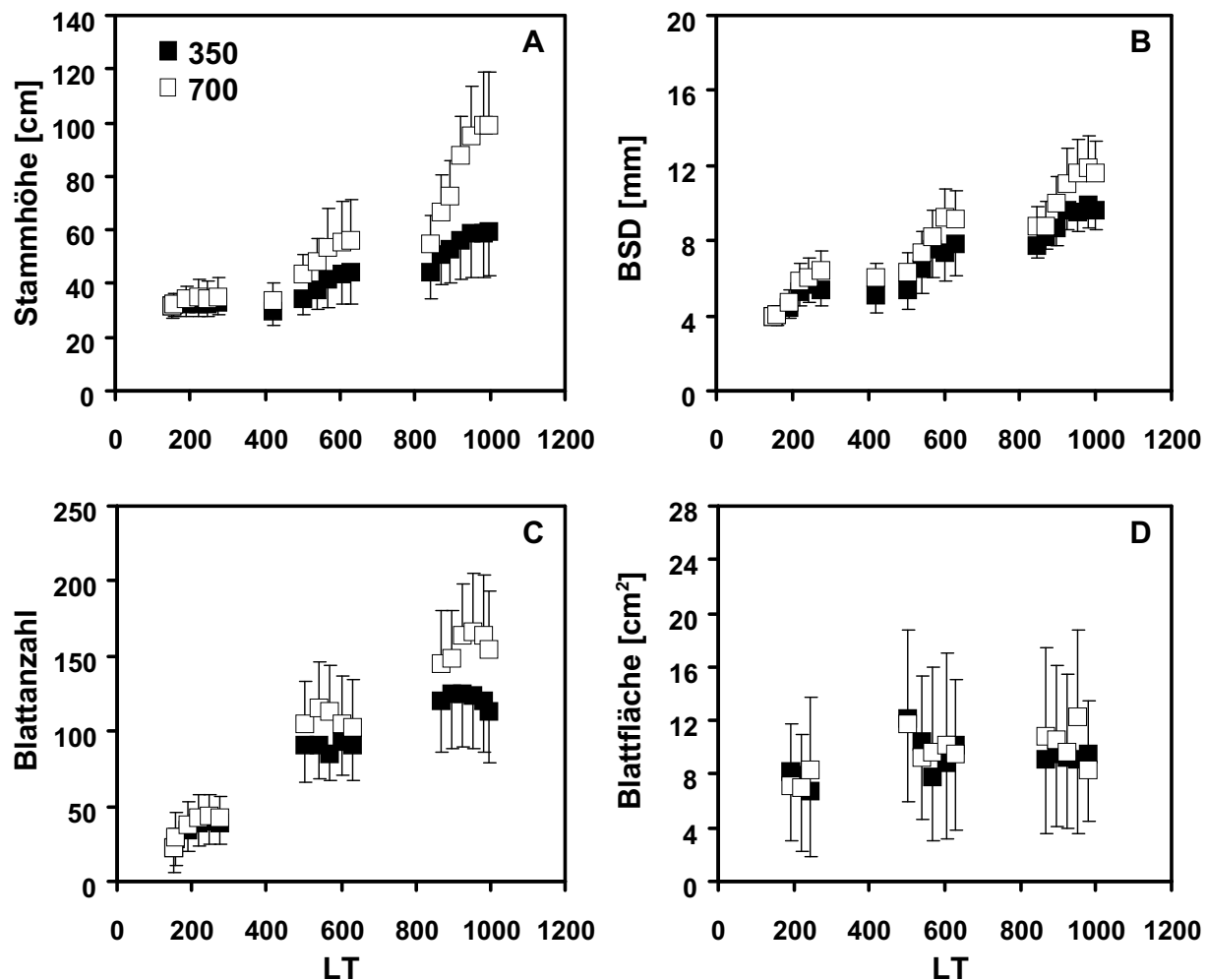


Abb. 3.3: Wachstum von *Fagus sylvatica* L. in der dreijährigen Versuchsreihe 1991-1993. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen ($n=49$ 1991, $n=36$ 1992, $n=25$ 1993) von Stammhöhe, basalem Stammdurchmesser (BSD), Blattanzahl pro Baum und einseitiger Blattfläche in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über den Versuchszeitraum (LT= laufender Tag des Jahres) von 997 Tagen.

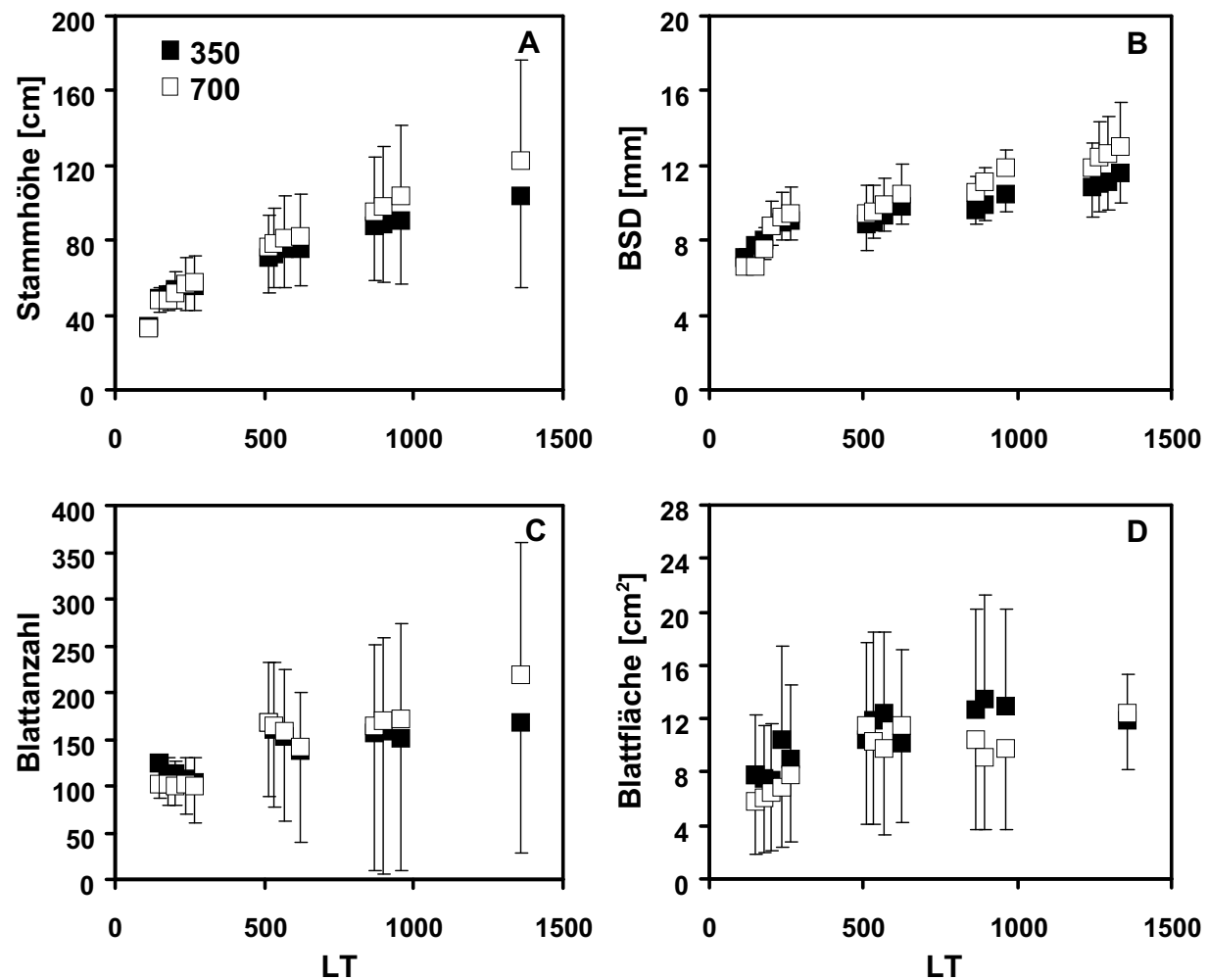


Abb. 3.4: Wachstum von *Fagus sylvatica* L. in der vierjährigen Versuchsreihe 1997-2000. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (n=36) von Stammhöhe, basalem Stammdurchmesser (BSD), Blattanzahl pro Baum und einseitiger Blattfläche in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über den Versuchszeitraum (LT= laufender Tag des Jahres) von 1359 Tagen.

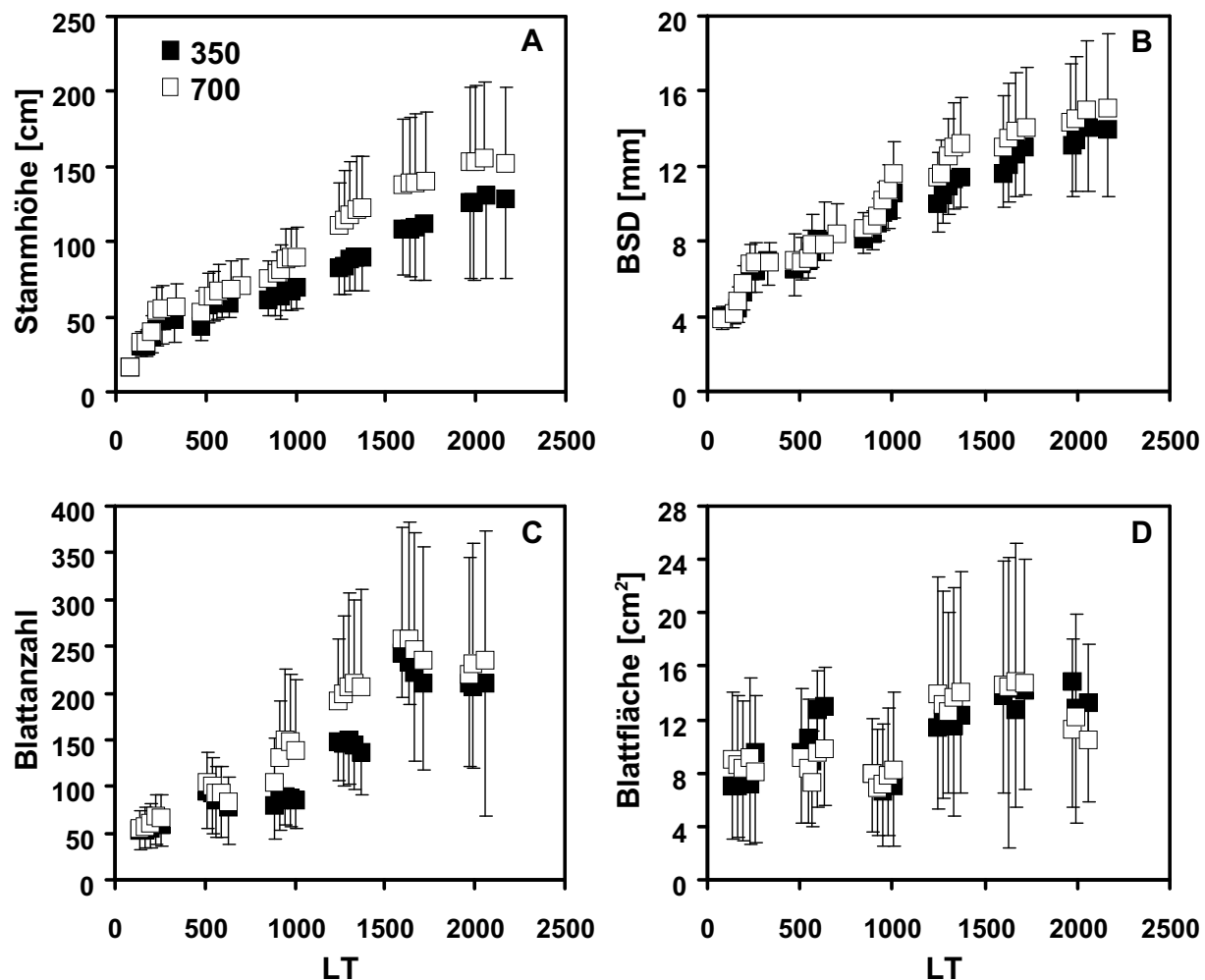


Abb. 3.5: Wachstum von *Fagus sylvatica* L. in der sechsjährigen Versuchsreihe 1994-1999. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen ($n=49$ 1994, $n=36$ 1995, $n=25$ 1996-1999) von Stammhöhe, basalem Stammdurchmesser (BSD), Blattanzahl pro Baum und einseitiger Blattfläche in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über den Versuchszeitraum (LT= laufender Tag des Jahres) von 2168 Tagen.

Tab. 3.5: Basaler Stammdurchmesser (BSD) [mm] und Stammlänge [cm] (Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl (n)) von Buchenpflanzen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (Erntezeitpunkte: 7.10. 91; 14.12.92 und 23.9.93) in der Versuchsreihe 1991-1993 (Signifikanzniveau (P), TTest).

Jahr	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			ΔCO_2	P
	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Stammdurchmesser (BSD) [mm]								
1991	5.41	± 0.90	48	6.38	± 1.05	48	1.18	0.00
1992	7.83	± 1.68	36	9.14	± 1.49	37	1.17	0.00
1993	9.28	± 2.00	25	11.28	± 2.54	26	1.22	0.00
Stammlänge [cm]								
1991	32.80	± 4.44	48	35.27	± 6.87	48	1.08	0.02
1992	44.54	± 11.80	36	56.43	± 14.92	37	1.27	0.00
1993	57.81	± 18.65	25	95.61	± 24.49	26	1.65	0.00

Tab. 3.6: Basaler Stammdurchmesser (BSD) [mm] und Stammlänge [cm] (Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl (n)) von Buchenpflanzen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (Erntezeitpunkte: 14.12.94; 7.9.95 und 9.12.99) in der Versuchsreihe 1994-1999. (Signifikanzniveau (P), TTest).

Jahr	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			ΔCO_2	P
	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Stammdurchmesser (BSD) [mm]								
1994	6.94	± 1.30	49	6.92	± 1.04	49	1.00	0.46
1995	7.97	± 0.96	36	7.83	± 2.28	36	0.98	0.40
1999	13.96	± 3.62	25	15.05	± 3.96	24	1.08	0.16
Stammlänge [cm]								
1994	48.24	± 15.68	49	56.14	± 15.71	49	1.16	0.01
1995	58.49	± 9.22	36	68.33	± 18.49	36	1.17	0.01
1999	129.60	± 54.23	25	152.40	± 50.00	24	1.18	0.07

Tab. 3.7: Basaler Stammdurchmesser (BSD) [mm] und Stammhöhe [cm] (Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl (n)) von Buchenpflanzen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (Erntezeitpunkte:) in der Versuchsreihe 1997-2000. (Signifikanzniveau (P), TTest).

Jahr		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			ΔCO_2 P	
Provenienz		$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Stammdurchmesser (BSD) [mm]									
2000	Italien (I)	11.71	± 2.90	8	13.44	± 4.62	10	1.15	0.17
	Norwegen (N)	10.39	± 2.71	12	12.03	± 4.04	12	1.16	0.13
	Deutschland (D03)	15.33	± 5.06	4	10.68	± 1.56	4	0.70	0.08
	Deutschland (D06)	9.95	± 1.44	4	11.33	± 1.99	4	1.14	0.11
	Deutschland (D08)	10.78	± 1.75	4	14.44	± 6.38	4	1.34	0.17
	gesamt	11.33	± 3.19	32	12.49	± 4.11	34	1.10	0.10
Stammlänge [cm]									
2000	Italien (I)	108.01	± 34.53	8	125.09	± 51.23	10	1.16	0.21
	Norwegen (N)	93.68	± 47.76	12	111.23	± 52.27	12	1.19	0.20
	Deutschland (D03)	164.58	± 73.93	4	95.50	± 48.73	4	0.58	0.09
	Deutschland (D06)	79.28	± 25.36	4	128.38	± 30.34	4	1.62	0.21
	Deutschland (D08)	88.33	± 32.65	4	169.58	± 79.28	4	1.92	0.07
	gesamt	103.66	± 49.01	32	122.34	± 53.92	34	1.18	0.07

provenienzen D06 und D08 stark zulegen, während die Provenienz D03 die niedrigste Zuwachsrates im BSD (+50%) aufwies. Die Provenienzen aus Italien (I) und Norwegen (N) profitierten ebenfalls hinsichtlich der Stammhöhe (+294% bzw. +236%) und des BSD (+103% bzw. +93%) von der erhöhten CO_2 -Konzentration. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration erwies sich die Provenienz D06 (Hessen) als die konkurrenzstärkste Herkunft. Dies belegen ebenfalls die Ernteergebnisse in dieser Versuchsreihe (Tab. 3.4).

Unter erhöhter CO_2 -Konzentration veränderte sich das Konkurrenzverhalten der Pflanzen aus den verschiedenen Provenienzen hinsichtlich der Wachstumsparameter.

Die Ergebnisse der Wachstumsversuche zeigten, dass mit zunehmender Versuchsdauer und Größe der Pflanzen der Konkurrenzdruck in den Beständen zunahm. Vor Erreichen des Kronenschlusses wurde besonders der oberirdische Teil der juvenilen Bestände stark gefördert. Das Erreichen des Kronenschlusses und der maximalen Blattflächen in den Beständen verursachte eine starke Lichtkonkurrenz. Diese intraspezifische Konkurrenz äußerte sich in einem verstärkten Höhenwachstum der Pflanzen. Durch diese Konkurrenz wurde neben der CO_2 -Fixierung des Blätterdaches für die Bereitstellung von Kohlenstoff für das Wachstum, die Nährstoffaufnahme über die Wurzeln ein konkurrenzentscheidender Faktor. Die Pflanzen versuchten nun, mittels einer gesteigerten Nährstoffaufnahme über die Feinwurzeln, die Ressourcen in den Mikrokosmen optimal zu nutzen (Kapitel 3.2.1).

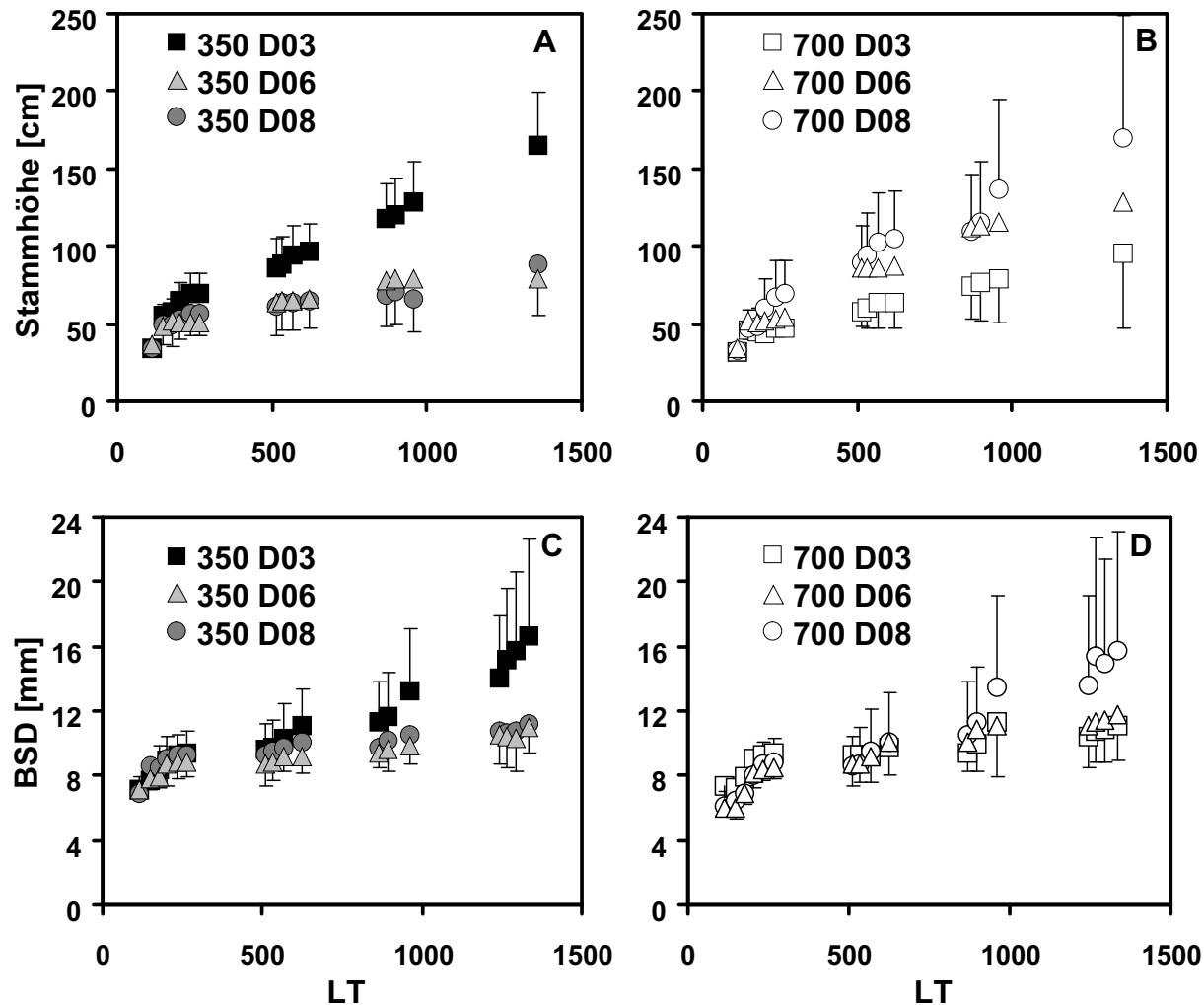


Abb. 3.6: Wachstum verschiedener deutscher Provenienzen (Herkunftsgebiete: D03: Niederdeutsches Tiefland Nord und Ost, Herkunft Lüchow, D06: Hessen, Herkunft Andreasberg, D08: Harz Herkunft) von *Fagus sylvatica* L. in der vierjährigen Versuchsreihe 1997-2000 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (n=36) von Stammhöhe (A und B) und BSD (basaler Stammdurchmesser C und D) in einem Konkurrenzversuch mit juvenilen Beständen bei unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen über den Versuchszeitraum (LT= laufender Tag) von 1359 Tagen.

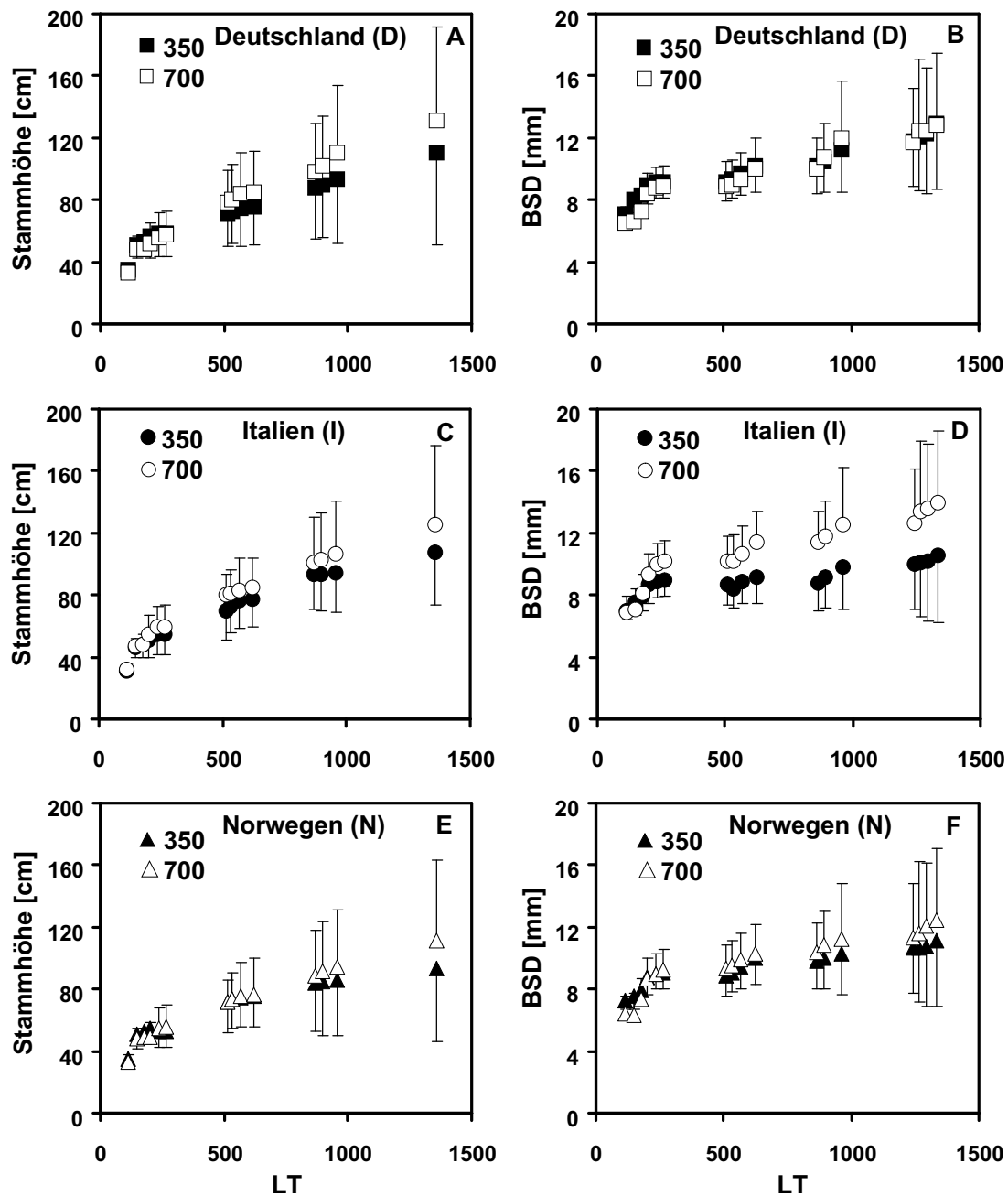


Abb. 3.7: Wachstum verschiedener Provenienzen (Herkunftsgebiete: Deutschland, Italien, Norwegen) von *Fagus sylvatica* L. in der vierjährigen Versuchsreihe 1997-2000 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen (n=36) von Stammhöhe (A, C und E), BSD (basaler Stammdurchmesser B, D und F) in einem Konkurrenzversuch mit juvenilen Beständen bei unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen über den Versuchszeitraum (LT= laufender Tag) von 1395 Tagen.

3.2.1 Allometrische Beziehungen der Wachstumsparameter

Während die Bestimmung der Biomassensteigerung innerhalb der juvenilen Bestände einer einzigen Versuchsreihe aufgrund der individuellen Schwankungen und der begrenzten Individuenzahl auf methodische Schwierigkeiten stieß, wurde die Biomassenentwicklung an Hand von Regressionsgleichungen - für die beiden CO₂-Konzentrationen getrennt - ausgehend von den Ernteergebnissen aller Versuchsreihen untersucht. Bei den allometrischen Berechnungen wurden die einzelnen Ernteergebnisse auf den Stammdurchmesser der einzelnen Buchenpflanzen bezogen. Die Ergebnisse wiesen für beide CO₂-Konzentrationen auf den engen Zusammenhang zwischen basalem Stammdurchmesser und oberirdischer sowie unterirdischer Phytomasse hin (Abb. 3.8). Die Daten aus allen Versuchsreihen zeigten eine auffallend gute Übereinstimmung mit den gewonnenen Regressionsgleichungen.

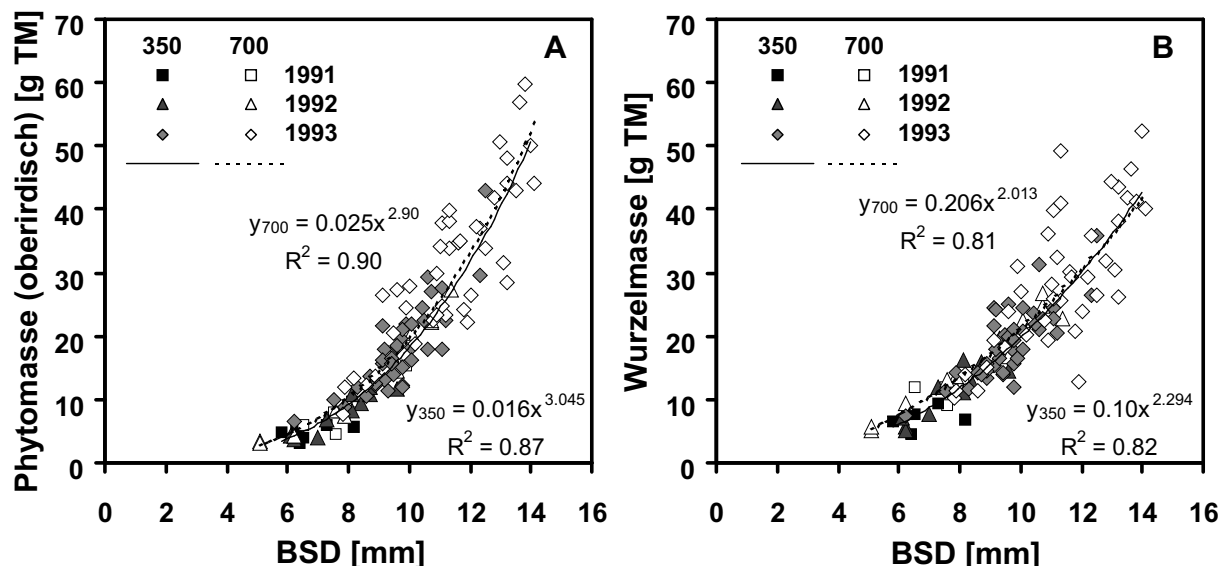


Abb. 3.8: Beziehungen zwischen BSD (basaler Stammdurchmesser) und (A) oberirdischer und (B) unterirdischer Biomasse (Phytotrockenmasse) von *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum bei 350 und 700 µmol mol⁻¹ CO₂. Dargestellt sind die Ernteergebnisse der Versuchsreihen 1991-1993.

Mit Hilfe der Allometrie wurden die Beziehungen zwischen BSD und oberirdischer Phytomasse (Trockenmassen von Stamm, Ästen und Knospen ohne Blattmasse), sowie der Wurzeltrockenmasse der geernteten Pflanzen für die drei Versuchsreihen aufgestellt. Nach logarithmischer Transformation der Daten wurden die linearen Regressionsfunktionen bestimmt (Abb. 3.9). Es konnte eine enge Beziehung zwischen BSD und oberirdischer, sowie unterirdischer Pflanzentrockenmasse ($0.77 < R^2 < 0.93$) nachgewiesen werden. Die Steigungen der linearen Beziehungen zwischen BSD und der oberirdischen Biomasse betrugen in den drei Versuchsreihen 3.05, 3.17 und 3.43 bei normaler CO₂-Konzentration und 2.90, 3.30 und 2.99 bei erhöhter CO₂-Konzentration und waren in keiner der drei Versuchsreihen signifikant verschieden. Ebenfalls wiesen die Steigungen der linearen Beziehungen zwischen BSD und Wurzelmasse (2.29, 2.10

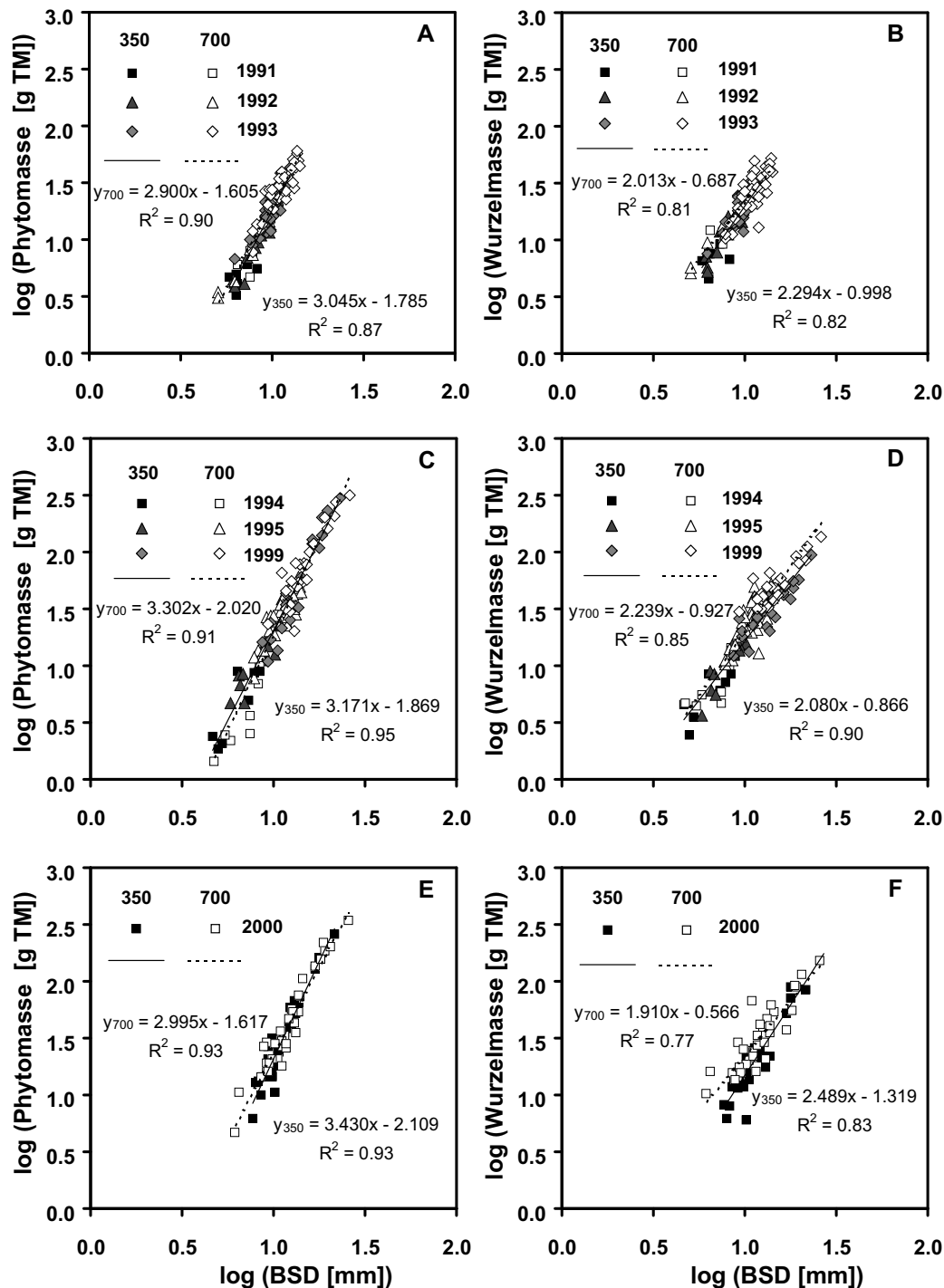


Abb. 3.9: Beziehungen zwischen BSD (basaler Stammdurchmesser) und oberirdischer (A,C,E) und unterirdischer (B,D,F) Biomasse (Phytotrockenmasse) von *Fagus sylvatica* L. nach logarithmischer Transformation der Daten und die Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse. Dargestellt sind die Ernteergebnisse der drei Versuchsreihen 1991-1993 (A und B), 1994-1999 (C und D) und 1997-2000 (E und F) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

und 2.49 bei normaler und 2.01, 2.24 und 1.91 bei erhöhter CO₂-Konzentration) keine signifikanten Unterschiede auf.

Somit wurde eine pflanzenartspezifische allometrische Relation für *Fagus sylvatica* L. zwischen BSD und Pflanzentrockenmasse ermittelt, die für beide CO₂-Konzentrationen einheitlich war. Die Zunahme des BSD zu derjenigen der oberirdischen bzw. unterirdischen Phytomasse steht für beide CO₂-Konzentrationen in einem konstanten Verhältnis. Die Ergebnisse machen deutlich, dass die Pflanzen unter erhöhter CO₂-Konzentration gemäß der allometrischen Funktion zwischen BSD und Trockenmasse proportional schneller wachsen als Pflanzen unter normaler CO₂-Konzentration.

In der forstlichen Praxis werden im Allgemeinen die allometrischen Berechnungen auf den Stammdurchmesser in Brusthöhe bei 1.3 m (engl. Diameter at Breast Height, DBH) bezogen (Duvigneaud & Ambroes 1971, Möller et al. 1954, Ellenberg et al. 1986). Anhand von Messdaten an Buchenpflanzen, die eine Stammhöhe von über 1.3 m aufwiesen, wurde die Beziehung zwischen dem BSD und DBH für die Versuchsreihe in Berlin-Dahlem aufgestellt. Die Abb. 3.10 zeigt diese lineare Abhängigkeit der Messwerte des BSD und des DBH.

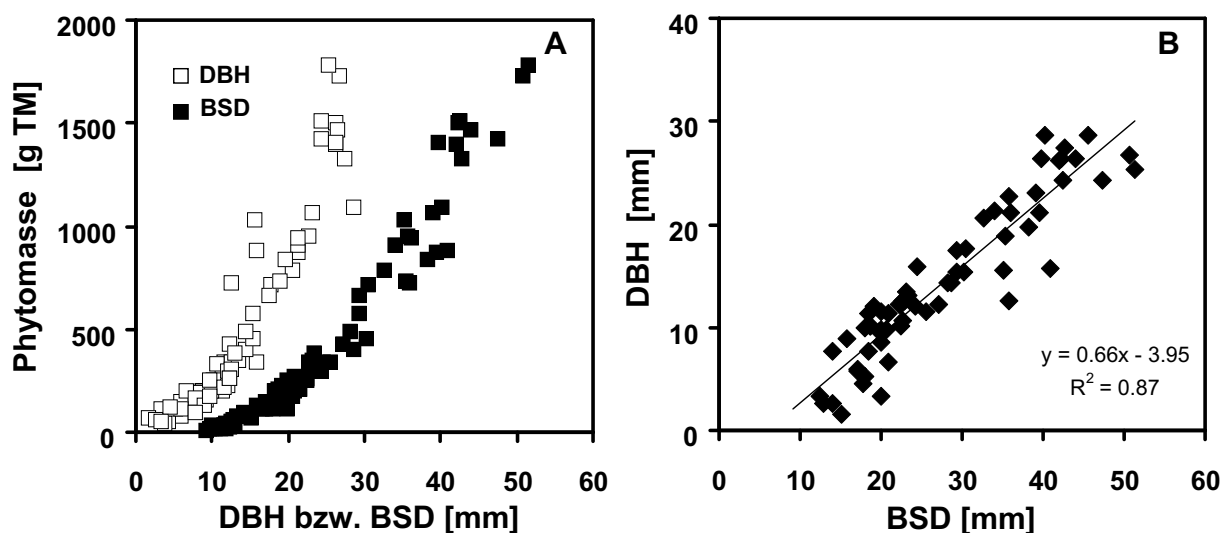


Abb. 3.10: Beziehung zwischen BSD (basaler Stammdurchmesser, etwa 2 cm über dem Wurzelhals) und DBH (Stammdurchmesser in Brusthöhe bei 1.3 m) und oberirdischer Phytomasse von sieben- bis neunjährigen Buchen (*Fagus sylvatica* L.). Die Buchenpflanzen, die als Freilandkontrolle in den Versuchsreihen für die Mikrokosmen dienten, wuchsen seit der Keimung aus ausgewählten Forstsaatgut (Provenienz 810 03, Herkunft Luchow) am Untersuchungsstandort in Berlin-Dahlem. B: Lineare Beziehung zwischen BSD [mm] und DBH [mm] der unter A beschriebenen Buchenpflanzen.

Ein direkter Vergleich der vorliegenden Ergebnisse an juvenilen Buchenpflanzen aus den Versuchsreihen in Berlin-Dahlem mit Erntedaten von adulten Buchen des Sollingprojektes (Ellenberg et al. 1986) wurde durchgeführt, um die vorliegenden Messergebnisse auch auf das Wuchsverhalten von adulten Buchen übertragen zu können (Abb. 3.11).

Die Messergebnisse der juvenilen Buchenpflanzen aus den Versuchsreihen in Berlin und der adulten Buchen des Sollingprojektes wurden nach der logarithmischen Transformation einer Regressionsanalyse unterzogen. Für diese Analyse wurden nur Jungbuchen aus den Versuchsreihen einbezogen, die mindestens einen DBH von 10 mm aufwiesen. Es zeigte sich eine sehr große Übereinstimmung der gewonnenen Parameter zwischen juvenilen und adulten Buchen. Die Steigungen der Beziehungen zwischen DBH und oberirdischer Phytomasse waren für Jungbuchen und adulte Buchen identisch. Diese lineare Abhängigkeit ($\log(\text{Phytomasse}) = 2.27 \cdot \log(\text{DBH})$, $R^2 = 0.99$) kann somit als eine artspezifische Funktion für die allometrische Relation von Stammdurchmesser in Brusthöhe und oberirdischer Phytomasse angesehen werden. Für die allometrische Beziehung zwischen DBH und Wurzelmasse konnte eine ähnlich gute Übereinstimmung nachgewiesen werden. Auch hier waren die Steigungen der Regressionen identisch. Diese lineare Funktion ($\log(\text{Wurzelmasse}) = 1.94 \cdot \log(\text{DBH})$, $R^2 = 0.94$) kann somit ebenfalls für eine allgemeine Beschreibung der allometrischen Relation zwischen DBH und Wurzelmasse herangezogen werden.

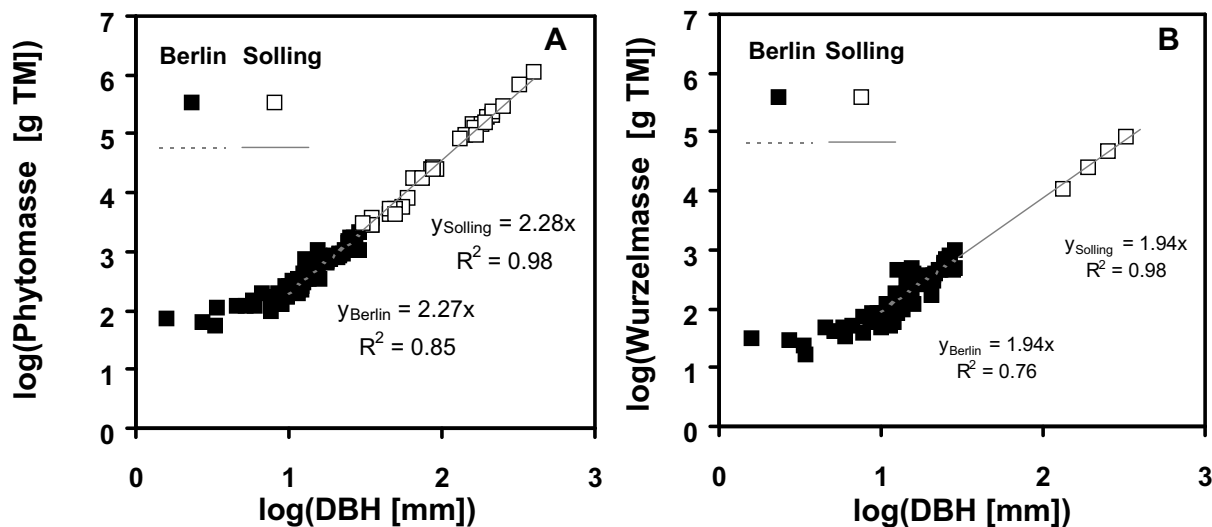


Abb. 3.11: Beziehungen zwischen DBH (Stammdurchmesser bei 1.3 m in Brusthöhe, engl. Diameter at Breast Height) und oberirdischer und unterirdischer Biomasse (Phytotrockenmasse) von Jungbuchen (*Fagus sylvatica* L.) in Berlin-Dahlem im Vergleich zu Ergebnissen von adulten Buchen aus dem Sollingprojekt (Ellenberg et al. 1986). Die Daten wurden nach logarithmischer Transformation einer linearen Regressionsanalyse unterzogen.

3.2.2 Wurzel/Spross-Verhältnis

In der Versuchsreihe 1991-1993 waren nach einjähriger Versuchsdauer keine signifikanten Unterschiede der Wurzel/Spross-Verhältnisse (R/S) zwischen den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 nachweisbar (Tab. 3.8, $P > 0.30$). Nach dreijähriger Versuchsdauer

waren die R/S-Werte signifikant verschieden ($P < 0.01$). In der Versuchsreihe 1997-2000 traten auch nach vierjährigem Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration signifikante Unterschiede auf (Tab. 3.8, $P < 0.04$). In der Versuchsreihe 1994-1999 waren nach sechsjährigem Wachstum die R/S-Werte wiederum unbeeinflusst von der atmosphärischen CO₂-Konzentration (Tab. 3.8, $P > 0.28$).

Tab. 3.8: Wurzel/Spross-Verhältnis (R/S) juveniler Buchenpflanzen (*Fagus sylvatica* L.) nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in den drei Versuchsreihen am Standort Berlin-Dahlem. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl der Pflanzen (n) und Signifikanzniveau (TTest) zwischen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

Wurzel-Spross-Verhältnis									
Jahr	Provenienz	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			ΔCO_2	P
		$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n		
Versuchsreihe 1991-1993									
1991		1.49 $\pm$ 0.21	6		1.59 $\pm$ 0.35	6		1.06	0.30
1992		1.47 $\pm$ 0.21	11		1.42 $\pm$ 0.43	11		0.97	0.37
1993		1.19 $\pm$ 0.22	25		0.97 $\pm$ 0.19	25		0.82	0.00
Versuchsreihe 1994-1999									
1994		1.39 $\pm$ 0.50	8		1.71 $\pm$ 0.67	10		1.23	0.13
1995		1.02 $\pm$ 0.16	11		1.31 $\pm$ 0.38	11		1.28	0.02
1999		0.72 $\pm$ 0.45	25		0.78 $\pm$ 0.34	24		1.09	0.28
Versuchsreihe 1997-2000									
2000	Italien (I)	0.65 $\pm$ 0.17	8		0.81 $\pm$ 0.31	10		1.25	0.09
	Norwegen (N)	0.78 $\pm$ 0.33	12		0.82 $\pm$ 0.50	12		1.05	0.42
	Deutschland (D03)	0.46 $\pm$ 0.27	4		0.91 $\pm$ 0.30	4		1.97	0.04
	Deutschland (D06)	0.79 $\pm$ 0.22	4		1.02 $\pm$ 0.64	4		1.30	0.09
	Deutschland (D08)	0.69 $\pm$ 0.12	4		0.86 $\pm$ 0.49	4		1.25	0.27
	gesamt	0.70 $\pm$ 0.26	32		0.86 $\pm$ 0.43	34		1.23	0.04

Das R/S-Verhältnis nahm mit zunehmendem basalen Stammdurchmesser (BSD) in allen Versuchsreihen stark ab (Abb. 3.12). Bis zu einem BSD von etwa 15 mm sanken die R/S-Werte stärker ab und erreichten R/S-Werte von 0.5 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ($y_{350} = -0.11 \cdot \text{BSD} + 2.1$, $R^2 = 0.4$; $y_{700} = -0.13 \cdot \text{BSD} + 2.4$, $R^2 = 0.5$, $P < 0.001$). Bei $\text{BSD} > 15$ mm sanken die Wurzel/Spross-Verhältnisse deutlich langsamer und die größten Buchenpflanzen mit BSD-Werten von 40 bis 50 mm erreichten mittlere R/S-Verhältnisse von 0.4 ± 0.1 . Die Beziehung der R/S-Werte zum BSD waren bei den Pflanzen, die unter normaler und erhöhter CO₂-Konzentration aufwuchsen, nahezu identisch. Auch die Pflanzen der Freilandkontrollen reihten sich nahtlos in diese Beziehung ein. Somit kann für juvenile Buchen eine allgemeine Beziehung zwischen BSD und Wurzel/Spross-Verhältnis abgeleitet werden. Diese Beziehung war nicht durch veränderte CO₂-Konzentrationen beeinflusst.

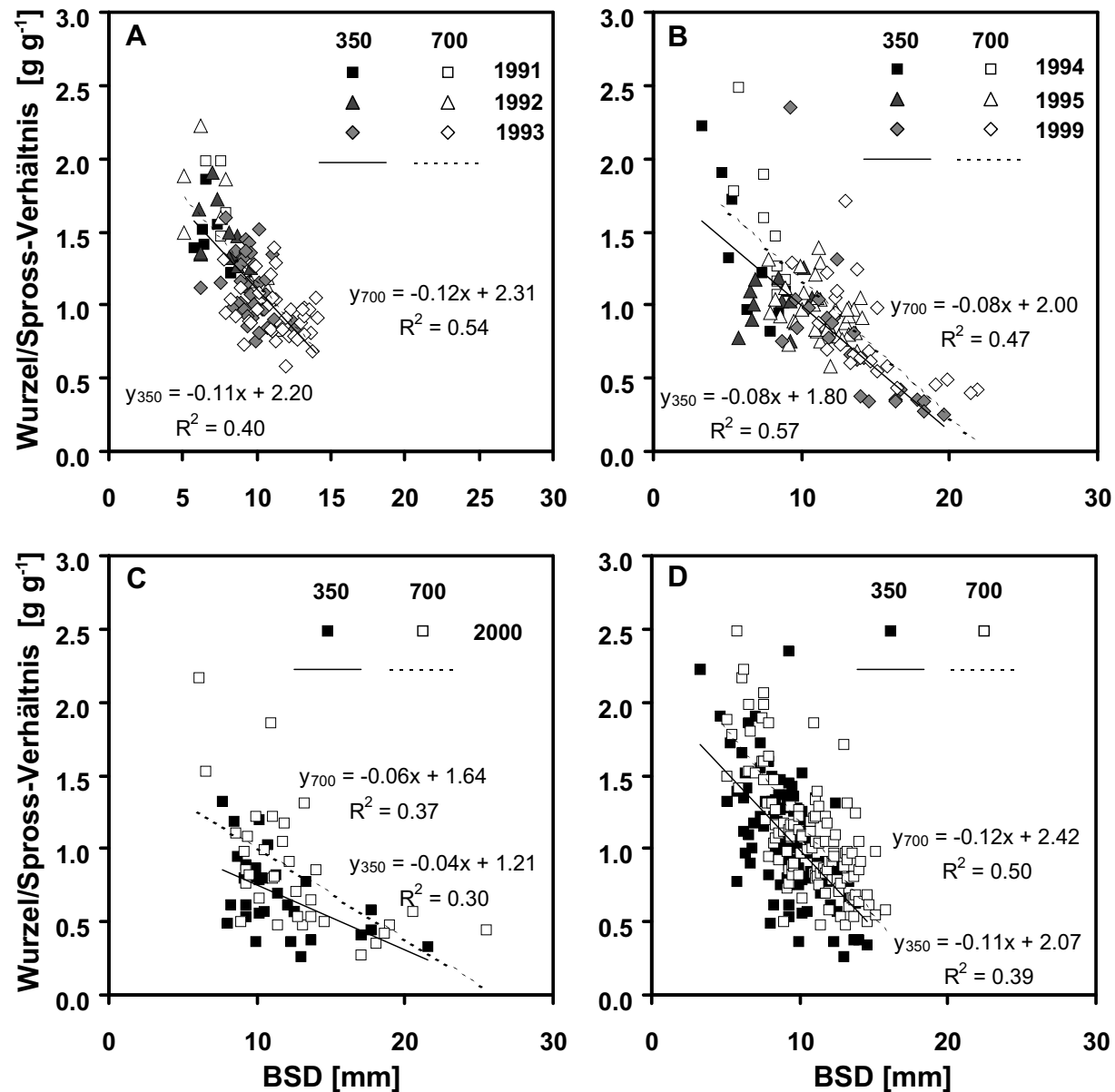


Abb. 3.12: Wurzel/Spross-Verhältnis (R/S) in Abhängigkeit vom BSD (basaler Stammdurchmesser, etwa 2 cm über dem Wurzelhals) bei *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ A: Versuchsreihe 1991-1993 B: Versuchsreihe 1994-1999 C: Versuchsreihe 1997-2000. D: alle Daten (BSD < 16 mm).

Aus den größten Pflanzen aller Versuchsreihen, die eine Stammhöhe von über 1.3 m erreichten, und den Daten von adulten Buchen des Sollingprojektes wurde eine allgemeingültige Beziehung zwischen DBH und Wurzel/Spross-Verhältnis ermittelt (Abb. 3.13).

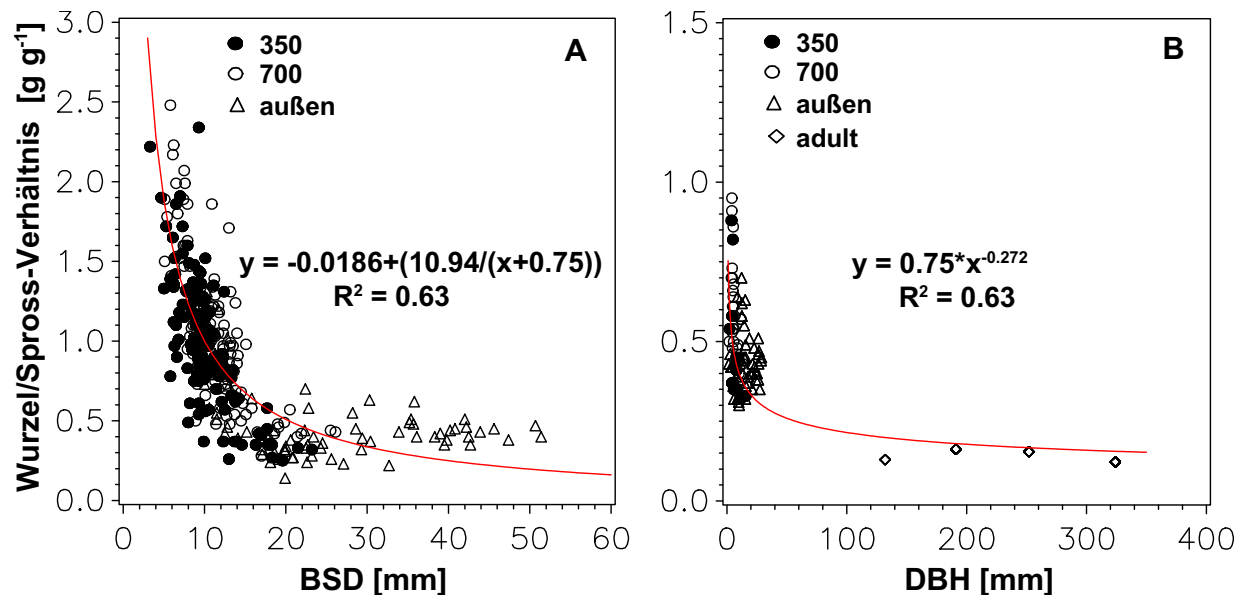


Abb. 3.13: Wurzel/Spross-Verhältnis (R/S) in Abhängigkeit vom Stammdurchmesser bei *Fagus sylvatica* L. A: Beziehung zwischen BSD [mm] (basaler Stammdurchmesser etwa 2 cm über dem Wurzelhals) und R/S-Verhältnis. B: Beziehung zwischen DBH (Stammdurchmesser bei 1.3 m in Brusthöhe, engl. Diameter at Breast Height) [mm] und R/S-Verhältnis von Jungbuchen aus den Versuchsreihen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂, aus den Freilandkontrollen mit sieben- bis neun-jährigen Buchenpflanzen, die seit der Keimung aus ausgewähltem Forstsaatgut am Standort Berlin-Dahlem wuchsen und adulten Buchen des Sollingprojektes (Daten aus Ellenberg 1986).

3.2.3 Beziehung zwischen Anzahl der Knospen und ausgebildeten Blättern

In den Versuchsreihen wurden vor dem Blattaustrieb die Anzahl der Knospen pro Pflanze bei 350 und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ bestimmt und diese mit der Anzahl der nach dem Blattaustrieb gezählten Blätter in Beziehung gesetzt. In der Versuchsreihe 1991-1993 wurde die Anzahl der Knospen 1992 und 1993 ermittelt, in der Versuchsreihe 1994-1999 jeweils 1994, 1995 und 1997 und in der Versuchsreihe 1997-2000 nur 1997. Die mittlere Anzahl der ausgetriebenen Blätter pro Knospe, die aus den Daten für jede Einzelpflanze berechnet wurden, betrug 4.3 ± 1.4 (n=198) Blätter pro Knospe bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und 4.7 ± 1.3 (n=193) Blätter pro Knospe bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Die Werte unterschieden sich rechnerisch signifikant (TTest, $P < 0.004$) zwischen den beiden CO₂-Konzentrationen. Betrachtet man die aus der linearen Beziehung zwischen Knospen- und Blattanzahl ermittelten Steigungen der Regressionsgeraden, ergab sich eine Zunahme der Blattanzahl pro Knospe von aufgerundet vier Blättern für beide CO₂-Konzentrationen (Abb. 3.14) aus.

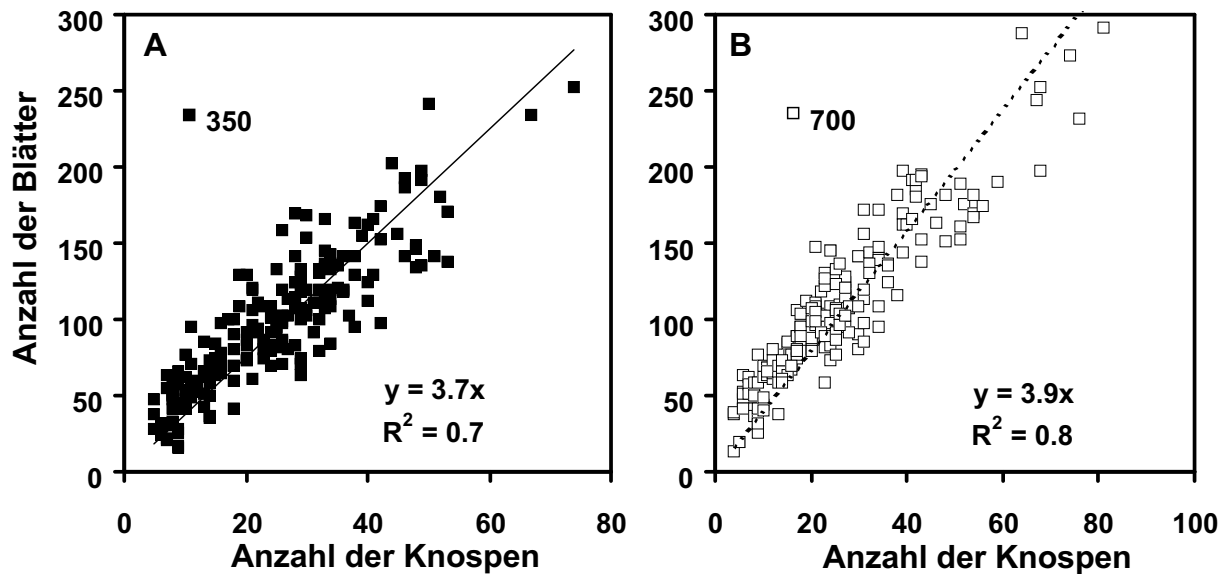


Abb. 3.14: Beziehung zwischen der Anzahl von Knospen und ausgetriebenen Blättern in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den drei Versuchsreihen 1991-1993, 1994-1999 und 1997-2000.

3.2.4 Beziehung zwischen Stammgrundfläche und Blattfläche

In den Versuchsreihen 1991-1993 und 1997-2000 waren die Stammgrundflächen der Bestände (Abb. 3.15), die für die Erntetermine 1993 und 2000 aus BSD-Werten der einzelnen Bäume berechnet wurden, unter erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber den Kontrollbeständen um 48% und um 32% gesteigert. Die Blattflächen der Bestände, die aus den Summen der Blattflächen der Einzelbäume berechnet wurde, waren zu diesen Zeitpunkten um 63% bzw. um 62% gesteigert.

Die Bäume, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration heranwuchsen, bildeten gegenüber denen unter normaler CO_2 -Konzentration herangewachsenen signifikant mehr Blattfläche pro Stammgrundfläche aus (Tab. 3.9). Unter erhöhter CO_2 -Konzentration wurden 11% (1993) bzw. 22% (2000) mehr Blattfläche pro Einheit Stammgrundfläche angelegt, d.h. die prozentuale Zunahme stieg mit zunehmender Begasungsdauer an.

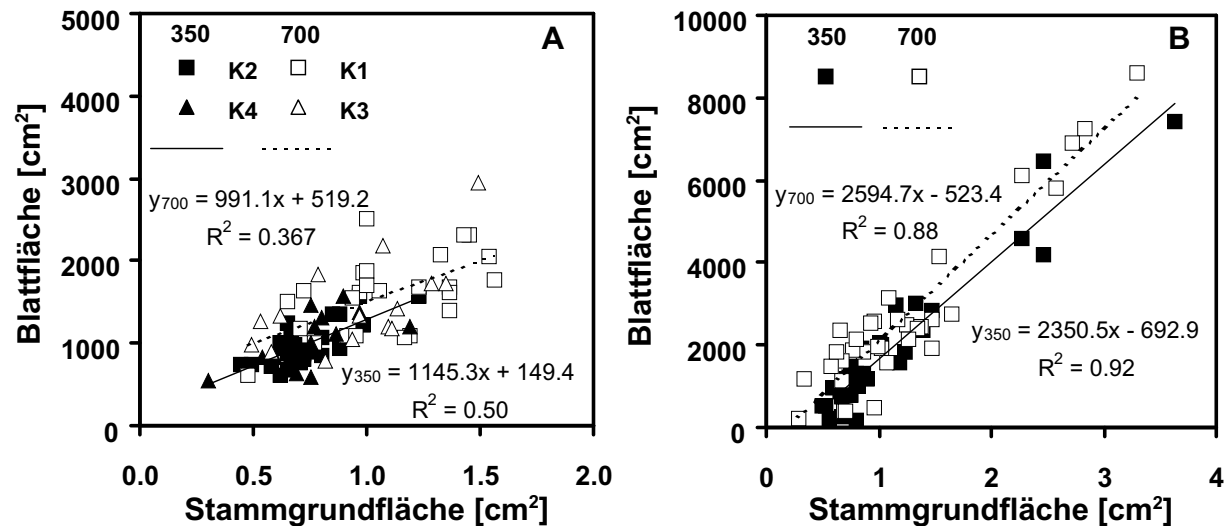


Abb. 3.15: Beziehung zwischen Stammgrundfläche [cm²] und Blattfläche [cm²] von *Fagus sylvatica* L. nach dreijährigem bzw. vierjährigem Wachstum in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 (A: Parallelversuch: K2, K4 und K1, K3) und 1997-2000 (B).

Tab. 3.9: Gesamte Stammgrundfläche (GF) [cm²] und Blattfläche (BF) [cm²] der juvenilen Buchenbestände (Bodenfläche 0.64 m²), BF pro Einheit GF [cm² cm⁻²], BF pro Einheit GF auf der Basis der Einzelbäume [cm² cm⁻²] (Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD) nach dreijährigem bzw. vierjährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 (n=25) und 1997-2000 (n=36), Signifikanzniveau (P, TTest).

	Einheit	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700/350	P
Versuchsreihe 1991-1993									
GF _{Bestand}	[cm ²]	18.40			27.15			1.48	
BF _{Bestand}	[cm ²]	24423			39923			1.63	
BF _{Bestand} /GF _{Bestand}	[cm ² cm ⁻²]	1328			1470			1.11	
BF _{Pflanze} /GF _{Pflanze}	[cm ² cm ⁻²]	1335	±247	25	1515	±418	25	1.14	0.071
Versuchsreihe 1997-2000									
GF _{Bestand}	[cm ²]	34.75			46.03			1.32	
BF _{Bestand}	[cm ²]	59113			95830			1.62	
BF _{Bestand} /GF _{Bestand}	[cm ² cm ⁻²]	1701			2082			1.22	
BF _{Pflanze} /GF _{Pflanze}	[cm ² cm ⁻²]	1545	±589	31	2111	±781	33	1.37	0.002

3.3 Phytomassenakkumulation

Die gesamte abgeerntete Phytomasse (Trockensubstanz in g m^{-2} , Abb. 3.16) der oberirdischen und unterirdischen Pflanzenorgane in den juvenilen Buchenbeständen nahm unter dem Einfluss einer annähernd verdoppelten CO_2 -Konzentration im Mittel um 55% zu. In der dreijährigen Versuchsreihe 1991-1993 hatten die Buchenbestände 1484 g m^{-2} ($350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) bzw. 2667 g m^{-2} ($700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) Trockenmasse akkumuliert. Nach vier Jahren CO_2 -Begasung (Versuchsreihe 1997-2000) waren es 3463 g m^{-2} und 5543 g m^{-2} und nach sechs Jahren (Versuchsreihe 1994-1999) wurden insgesamt 4459 g m^{-2} und 5625 g m^{-2} bei 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ akkumuliert. Somit betrug die Phytomassensteigerung unter erhöhter CO_2 -Konzentration (Versuchsreihen 1991-1993 und 1997-2000) 80% bzw. 60% bezogen auf den gesamten Versuchszeitraum. Nach sechsjährigem Wachstum (Versuchsreihe 1994-1999) jedoch war die Phytomassenakkumulation bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber der Kontrolle ($350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) nur noch um 26% gesteigert. Somit sank mit zunehmender Versuchsdauer der CO_2 -Effekt auf die Phytomassenakkumulation.

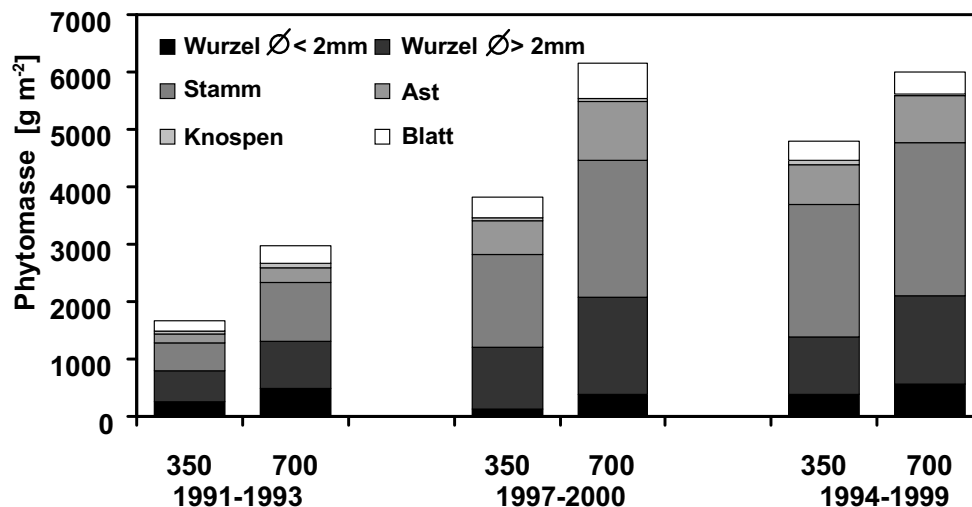


Abb. 3.16: Gesamtphytomassenakkumulation (Trockenmassen [g m^{-2}]) der oberirdischen und unterirdischen Organe in jungen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach drei-, vier- und sechsjähriger CO_2 -Langzeitbegasung bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Erntezeitpunkte: 23.9.1993, 14.12.1999 und 20.9.2000).

Die Allokation in den juvenilen Buchen, d.h. die prozentuale Verteilung der Trockensubstanz in den einzelnen Organen der Buche blieb unter normaler und erhöhter CO_2 -Konzentration unverändert. Die vierjährigen Buchenpflanzen (Versuchsreihe 1991-1993) hatten 33% (350) bzw. 39% (700) der Gesamttrockenmasse (ohne Blätter) im Stamm akkumuliert. Die Äste nahmen einen Anteil von 10% (350) bzw. 9% (700) ein und in den Knospen waren 3% der Gesamtphytomasse bei beiden CO_2 -Konzentrationen akkumuliert. Die unterirdischen Organe wiesen insgesamt einen Anteil von 53% (350) bzw. 49% (700) auf. Der Feinwurzelanteil betrug bei beiden CO_2 -Konzentrationen 18% und der Anteil an Grobwurzeln 36% (350) bzw. 31% (700).

Am Ende der Versuchsreihe 1994-1999 waren nach sechsjähriger CO₂-Begasung insgesamt 69% (350) bzw. 63% (700) der Gesamttrockensubstanz in den oberirdischen Organen gebunden. Der Stamm machte hierbei einen Anteil von 52% (350) bzw. 48% (700) aus. In den Ästen waren 16% (350) bzw. 14% (700) und in den Knospen jeweils 1% der Pflanzensubstanz gebunden. Die Wurzeln machten dementsprechend insgesamt 31% (350) bzw. 37% (700) der Gesamttrockenmasse aus, wobei 9% (350) bzw. 10% (700) auf die Feinwurzeln und 22% (350) bzw. 27% (700) auf die Grobwurzeln entfielen.

Der Blattmassenanteil betrug in der Versuchsreihe 1991-1993 12% (350) bzw. 11% (700). Auch in der Versuchsreihe 1997-2000 wies die Blattmasse mit 10% (350) bzw. 11% (700) annähernd gleiche Werte der Gesamttrockenmasse auf. Somit lag der Anteil der Blattmasse etwa in der gleichen Größenordnung wie der Anteil an Feinwurzeln.

3.3.1 Verteilung der Feinwurzelmassen

Die vertikale Verteilung der Feinwurzelmasse (Wurzeln $\emptyset < 2$ mm) wurde über ein Jahr (von Oktober 1998 bis Oktober 1999) hinweg in den Beständen, die unter 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ heranwuchsen, sowie in einem Kontrollbestand des Freilandes mit Hilfe der Bohrstockmethode untersucht.

Nach zweijähriger Versuchsdauer war die Feinwurzelmasse im Jahresdurchschnitt bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 51% (Versuchsreihe 1997-2000) gesteigert. Die Feinwurzelmasse betrug $319 \pm 69 \text{ g m}^{-2}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und $482 \pm 102 \text{ g m}^{-2}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Von Oktober bis Januar nahmen die Feinwurzelmassen um 33% (350) bzw. um 20% (700) ab, während von Januar bis Oktober die Wurzelmassen um nur 6% (350) und um 62% (700) zunahmen. Im Jahresverlauf entsprachen die Variationsbreiten zwischen minimaler und maximaler Feinwurzelmasse 29% (350) bzw. 26% (700) vom Höchstwert (Abb. 3.17, B).

Nach fünfjähriger Versuchsdauer war die Feinwurzelmasse im Jahresdurchschnitt (Versuchsreihe 1994-1999) annähernd verdoppelt (+99%), und nahm von $411 \pm 50 \text{ g m}^{-2}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auf $816 \pm 94 \text{ g m}^{-2}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ zu. Die Feinwurzelmasse des Kontrollbestandes nach fünfjährigem Wachstum betrug im Jahresdurchschnitt $455 \pm 94 \text{ g m}^{-2}$. Von Oktober bis Januar nahmen die Feinwurzelmassen um 20% (350) bzw. um 10% (700) sowie um 41% (Kontrolle) ab, während von Januar bis Oktober die Wurzelmassen um 29% (350) und um 34% (700) sowie um 60% (Kontrolle) zunahmen. Im Jahresverlauf entsprachen die Variationsbreiten zwischen minimaler und maximaler Feinwurzelmasse 43% (350) bzw. 39% (700) sowie 47% (Kontrolle) vom Höchstwert (Abb. 3.17, A).

Von Oktober bis Januar nahmen die Feinwurzelmassen in allen Beständen im Mittel um 24% ab, während von Januar bis Oktober die Wurzelmassen im Durchschnitt um 38% zunahmen.

Die vertikale Verteilung der Feinwurzelmassen (Abb. 3.18-3.19) - gemittelt für alle Bestände - zeigte, dass bis zu einer Bodentiefe von 20 cm bereits 57% und bis zu einer Bodentiefe von 40 cm durchschnittlich 84% der gesamten Feinwurzelmasse vorhanden war. Nach zweijähriger Versuchsdauer waren bis zu einer Bodentiefe von 20 cm 64% (350) und 60% (700) der gesamten Feinwurzelmassen konzentriert und bis zu einer Bodentiefe von 40 cm waren es 89% (350) bzw. 91% (700). Nach fünfjähriger Versuchsdauer befanden sich 48% (350), 66% (700) und 49%

(Kontrolle) der Feinwurzelmassen in den obersten Bodenhorizonten bis 20 cm und bis zu einer Bodentiefe von 40 cm waren es 78% (350), 85% (700) bzw. 79% (Kontrolle).

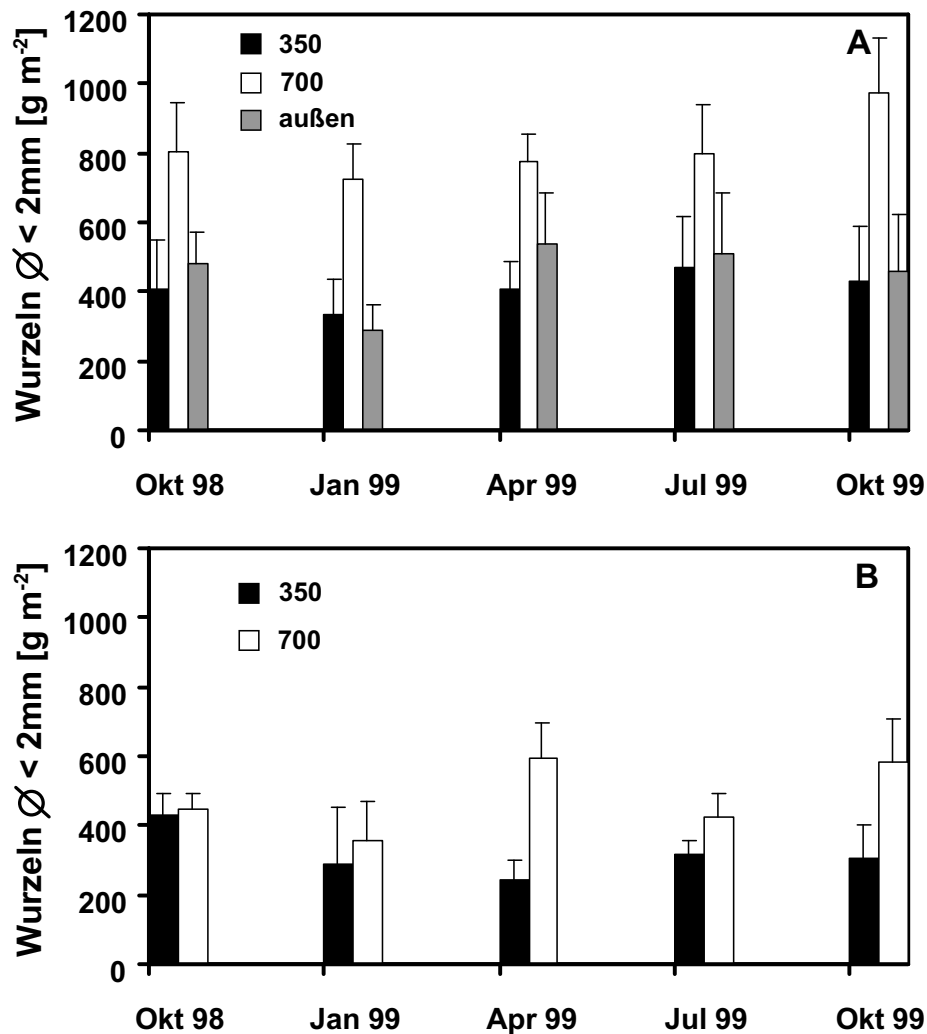


Abb. 3.17: Feinwurzelmasse [g m^{-2}] (Wurzeln $\varnothing < 2 \text{ mm}$) in juvenilen Buchenbeständen von Oktober 1998 bis Oktober 1999, A: Versuchsreihe 1994-1999 bei 350, 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und Kontrollbestand des Freilandes (außen) und B: Versuchsreihe 1997-2000 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 .

Unter erhöhter CO_2 -Konzentration nahmen besonders die Feinwurzelmassen in den obersten Wurzelhorizonten im Vergleich zu den Beständen unter normaler CO_2 -Konzentration zu: Nach fünfjähriger Versuchsdauer waren die Feinwurzelmassen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 gegenüber dem Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 bis zu einer Bodentiefe von 20 cm durchschnittlich um 183% und in der Bodentiefe von 20 bis 40 cm um 28% gesteigert.

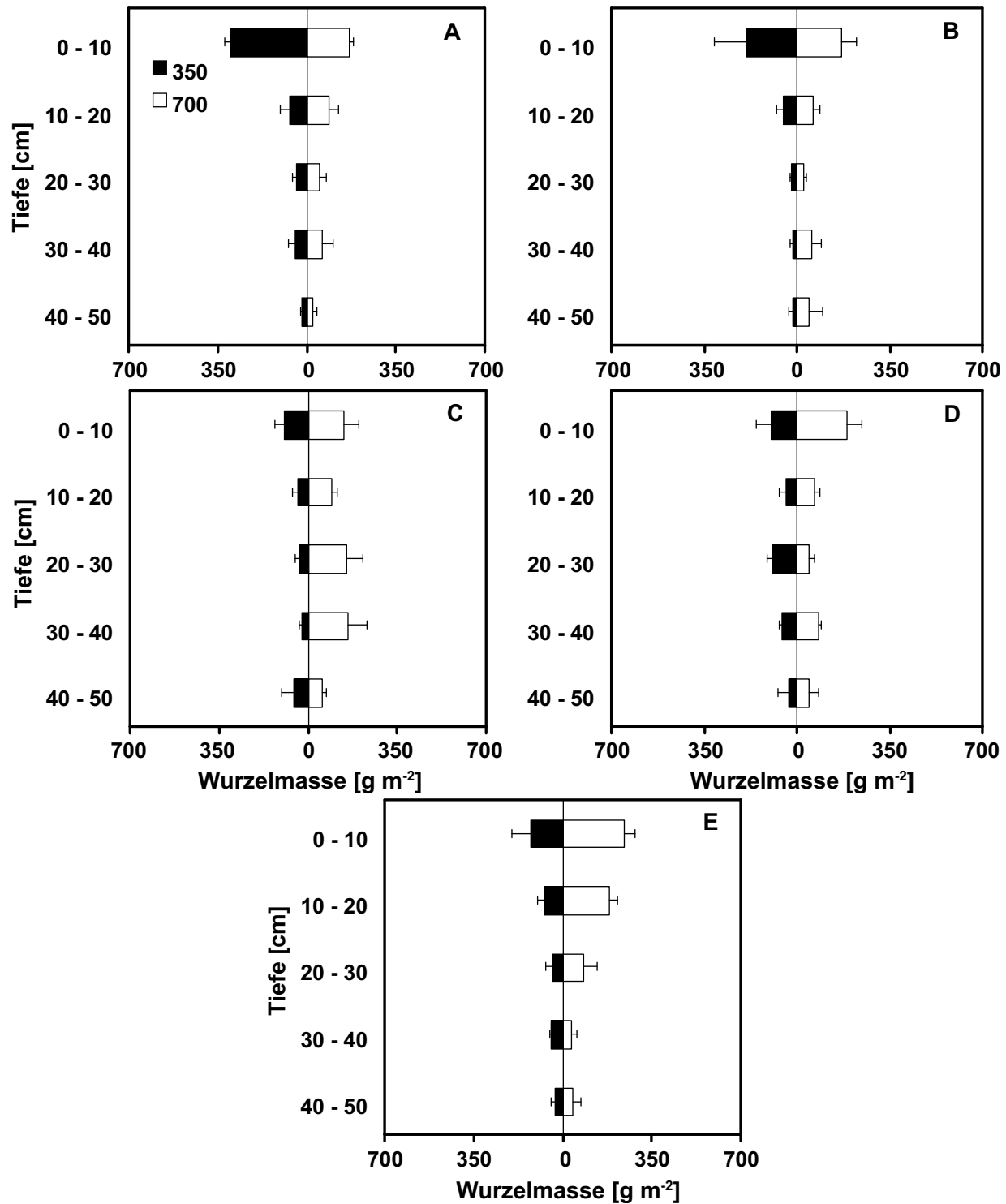


Abb. 3.18: Vertikale Profile der Feinwurzelmassen (Wurzeln $\varnothing < 2$ mm, Trockensubstanz [g m⁻²]) in dreijährigen Buchenbeständen (Versuchsreihe 1997-2000) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ von Oktober 1998 bis Oktober (A: 10.Okt. 98, B: 26.Jan.99, C: 27.Apr. 99, D: 14.Jul.99, E: 13.Okt.99).

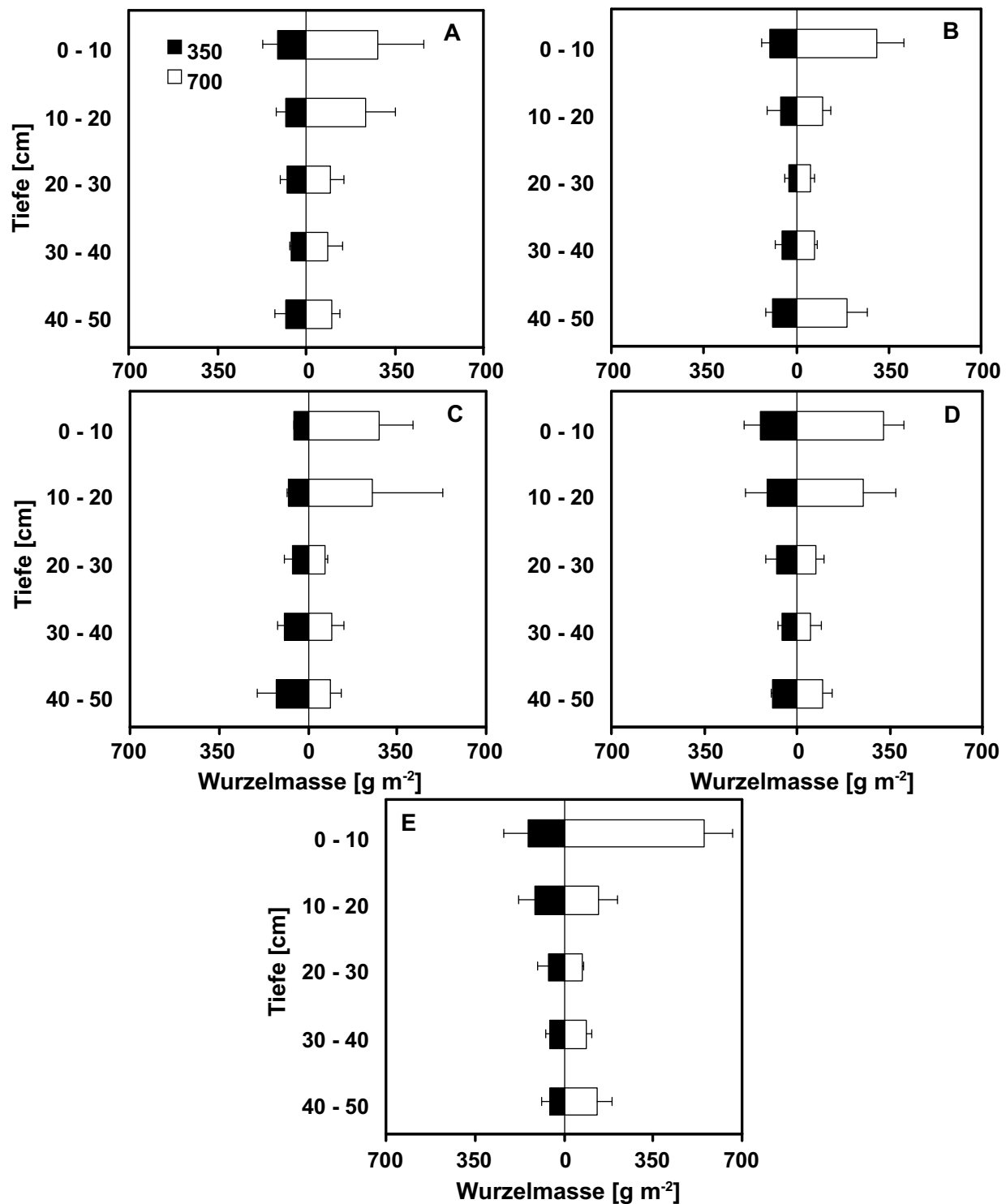


Abb. 3.19: Vertikale Profile der Feinwurzelmassen (Wurzeln $\varnothing < 2$ mm, Trockensubstanz [g m⁻²]) in sechsjährigen Buchenbeständen (Versuchsreihe 1994-1999) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ von Oktober 1998 bis Oktober (A: 10.Okt. 98, B: 26.Jan.99, C: 27.Apr. 99, D: 14.Jul.99, E: 13.Okt. 99).

3.3.2 Blattmassen der Bestände

Die Blattmassen der Bestände bei den CO_2 -Konzentrationen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 wurden einerseits aus den Ergebnissen der Ernten aus den Versuchsjahren 1993, 1995 und 2000 und andererseits aus den Ergebnissen der Streufalluntersuchungen im Herbst der Versuchsjahre 1991, 1992, 1994 bis 1999 gewonnen.

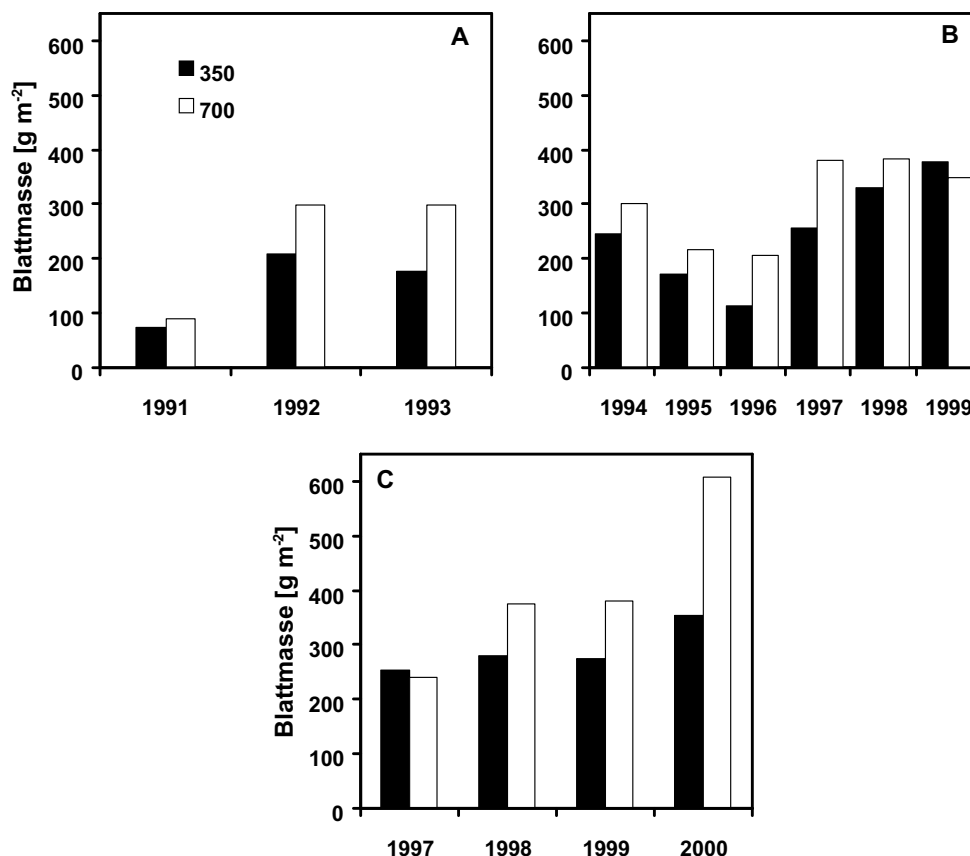


Abb. 3.20: Gesamte Blattmasse (Trockenmasse [g m $^{-2}$]) von juvenilen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 jeweils am Ende der Vegetationsperiode in den drei Versuchsreihen 1991-1993 (A), 1994-1999 (B) und 1997-2000 (C).

In der Versuchsreihe 1991-1993 wurden Gesamtblattmassen in den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 zwischen 73 und 207 g m $^{-2}$ (Mittelwert 152 g m $^{-2}$) und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 zwischen 89 und 299 g m $^{-2}$ (Mittelwert 229 g m $^{-2}$) gebildet (Abb. 3.20). In der vierjährigen Versuchsreihe 1997-2000 waren es zwischen 254 und 353 g m $^{-2}$ (Mittelwert 291 g m $^{-2}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2) und zwischen 240 und 607 g m $^{-2}$ (Mittelwerte: 401 g m $^{-2}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2) und in der Versuchsreihe 1994-1999 lagen die Blattmassen zwischen 114 und 377 g m $^{-2}$ (Mittelwert: 249 g m $^{-2}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2) und zwischen 207 und 384 g m $^{-2}$ (Mittelwert: 306 g m $^{-2}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2).

Die gesamte Blattmasse der Bestände unter erhöhter CO_2 -Konzentration nahm im Mittel deutlich zu, und zwar in der Versuchsreihe 1991-1993 um 45%, in der Versuchsreihe 1994-1999 um 31% und in der Versuchsreihe 1997-2000 um 35% gegenüber den Kontrollbeständen unter $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Die höchsten Steigerungsraten wurden nach dreijährigem Wachstum mit 69% (Versuchsreihe 1991-1993) bzw. mit 81% (Versuchsreihe 1994 bis 1999) und nach vierjährigem Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration mit 72% (Versuchsreihe 1997-2000) erreicht. Nach fünfjährigem Wachstum war die gesamte Blattmasse nur noch um 16% (Versuchsreihe 1994-1999) gesteigert und wies im sechsten Versuchsjahr keine Unterschiede mehr auf.

In allen Versuchsreihen wurde auf eine zusätzliche Düngung der Bestände verzichtet. Ebenfalls konnten die Bestände keine Nährstoffe aus dem Abbau der Blätter gewinnen, da die gesamte Blattmasse am Ende der jeweiligen Vegetationsperiode (nach dem Laubfall) für Proben entnommen wurde. Diese zusätzliche Nährstoffentnahme aus den Beständen führte nach sechsjährigem Wachstum im Bestand unter erhöhter CO_2 -Konzentration zu einer deutlichen Gelbfärbung der Blätter, was auf einen Nährstoffmangel (insbesondere Stickstoff, siehe Kap. 3.7.3) hinwies. Der Bestand bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ wies diese Symptome nicht auf.

3.4 Nettoprimärproduktion

Die Nettoprimärproduktion (NPP) der juvenilen Buchenbestände wurde für die verschiedenen Versuchszeiträume ermittelt. Die Nettoprimärproduktion gibt an, wieviel Pflanzentrockenmasse pro m^2 Grundfläche pro Jahr, hier in $[\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}]$, in den Pflanzenbeständen akkumuliert wurde. Zum einen wurde die NPP aus den Ernteergebnissen über die Zunahme der Gesamttrockenmassen direkt bestimmt und zum anderen wurde die NPP aus den Messungen des BSD und den gesicherten allometrischen Relationen von Stammdurchmesser (BSD) zu oberirdischer und unterirdischer Phytomasse für die einzelnen Jahre berechnet. Die Abb. 3.21 zeigt die Gegenüberstellung der gemessenen und berechneten NPP-Werte.

Tab. 3.10: Nettoprimärproduktion $[\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}]$ von Sprossachsen, Wurzeln und Laub in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ ermittelt aus den Ernteergebnissen aller Versuchsreihen 1991-2000.

	Trockenmasse $[\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}]$		
	$350 \mu\text{mol mol}^{-1}$	$700 \mu\text{mol mol}^{-1}$	700/350
Spross	355	513	1.45
Wurzeln	212	347	1.63
Laub	240	317	1.32
NPP	807	1177	1.46

Die NPP juveniler Buchenbestände, die aus den Erntedaten ermittelt wurde, betrug über den gesamten Versuchszeitraum im Mittel $807 \text{ g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und $1177 \text{ g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Tab. 3.10). Die Werte der NPP, die über die allometrischen Beziehungen bestimmt wurden, lagen geringfügig tiefer mit $732 \text{ g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$

CO_2 und mit $1101 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die Wurzel- und Sprossanteile, die über die allometrischen Beziehungen bestimmt wurden, betrugen $492 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und $783 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die NPP stieg somit unter erhöhter CO_2 -Konzentration im Mittel um 46%. Die erhöhte CO_2 -Konzentration führte zu einer höheren Zunahme der unterirdischen (63%) als der oberirdischen (45%, ohne Blätter) Stoffproduktion. Die Produktion der Laubmassen nahm um 32% zu.

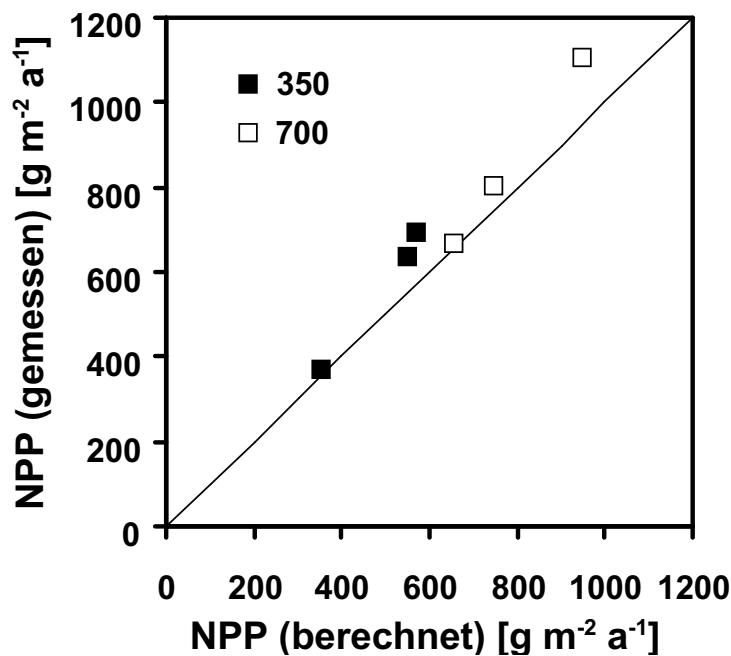


Abb. 3.21: Jährliche Stoffproduktion ($\Delta\text{Phytotrockenmasse}$, ΔB [$\text{g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$]) der ober- und unterirdischen Anteile (ohne Blätter) in jungen Buchenbeständen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ während der drei Versuchsreihen 1991-1993, 1994-1999 und 1997-2000. Die jährliche Stoffproduktion wurde direkt aus den Ernteergebnissen über die Phytomassenzunahme ermittelt (gemessen); sowie über die allometrischen Funktionen (Abb. 3.9) zwischen BSD (basaler Stammdurchmesser) und Phytomasse mit Hilfe der kontinuierlichen Messungen des BSD abgeleitet (berechnet).

3.5 Kronenraumstruktur der Buche

3.5.1 Blattflächenindex (LAI) in juvenilen Buchenbeständen

In der Versuchsreihe 1991-1993 wurden monatlich die LAI-Werte der Bestände im Freiland, bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ ermittelt. Im ersten Jahr ergaben sich mittlere LAI-Werte von 1.9 (350), 2.2 (Freiland) gegenüber 2.0 (700), im zweiten Jahr von 5.0 (350), 5.4 (Freiland) gegenüber 6.2 (700) und im dritten Jahr von 4.4 (350), 5.1 (Freiland) gegenüber 6.5 ($700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$).

CO₂). Unter erhöhter CO₂-Konzentration nahm der LAI im ersten Versuchsjahr unwesentlich im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂, im zweiten Jahr um 24% und im dritten Jahr um 48% zu (Abb. 3.22).

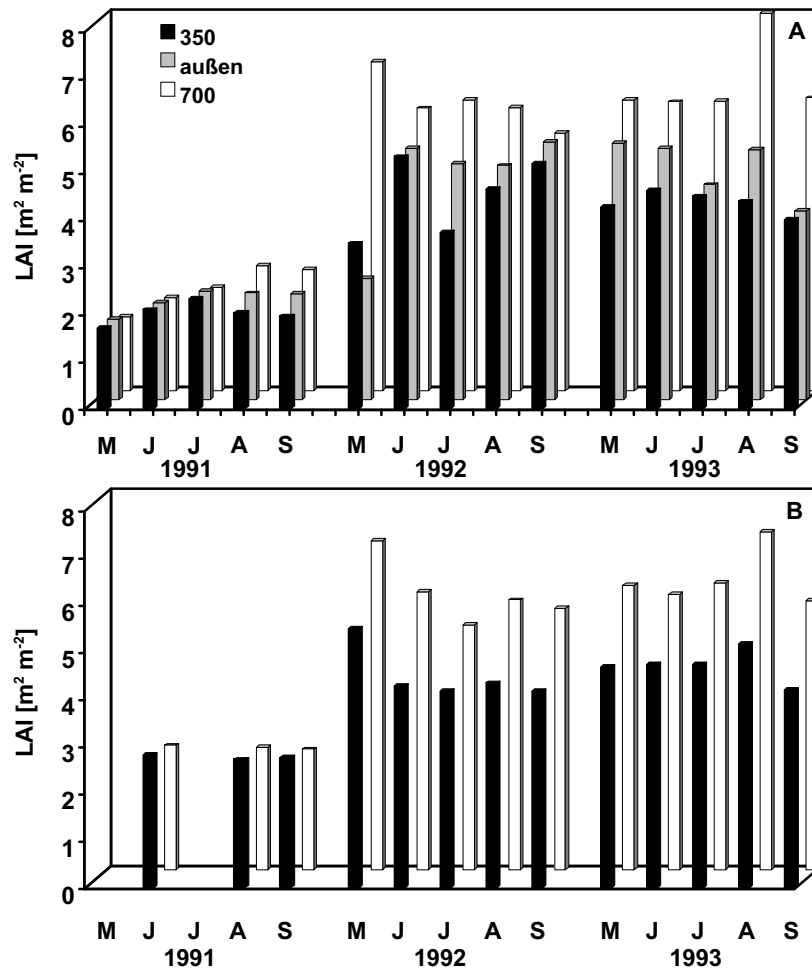


Abb. 3.22: Blattflächenindex (LAI, leaf area index) [m^2 Blattfläche m^{-2} Grundfläche] von juvenilen Buchenbeständen bei 350 bzw. 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (Parallelversuch, Experiment A und B) und einer Freilandkontrolle (außen) in der Versuchsreihe 1991-1993.

Im dritten Jahr der Versuchsreihe 1997-2000 war der LAI des Bestandes unter erhöhter CO₂-Konzentration um 22% gesteigert. Im vierten Jahr konnte eine Zunahme des LAI unter erhöhter CO₂-Konzentration von 65% nachgewiesen werden.

In der Versuchsreihe 1994-1999 (Abb. 3.23) wurde im ersten Jahr eine leichte Zunahme des LAI im Bestand unter erhöhter CO₂ um 8% und im zweiten Jahr dagegen eine Abnahme gegenüber dem LAI im Kontrollbestand um 13% ermittelt. Im dritten und vierten Jahr stieg der LAI unter erhöhter CO₂-Konzentration deutlich an und zwar im Mittel um 62% und 55% gegenüber der Kontrolle. Im fünften Jahr fiel die Steigerung des LAI mit 12% geringer aus. Im sechsten

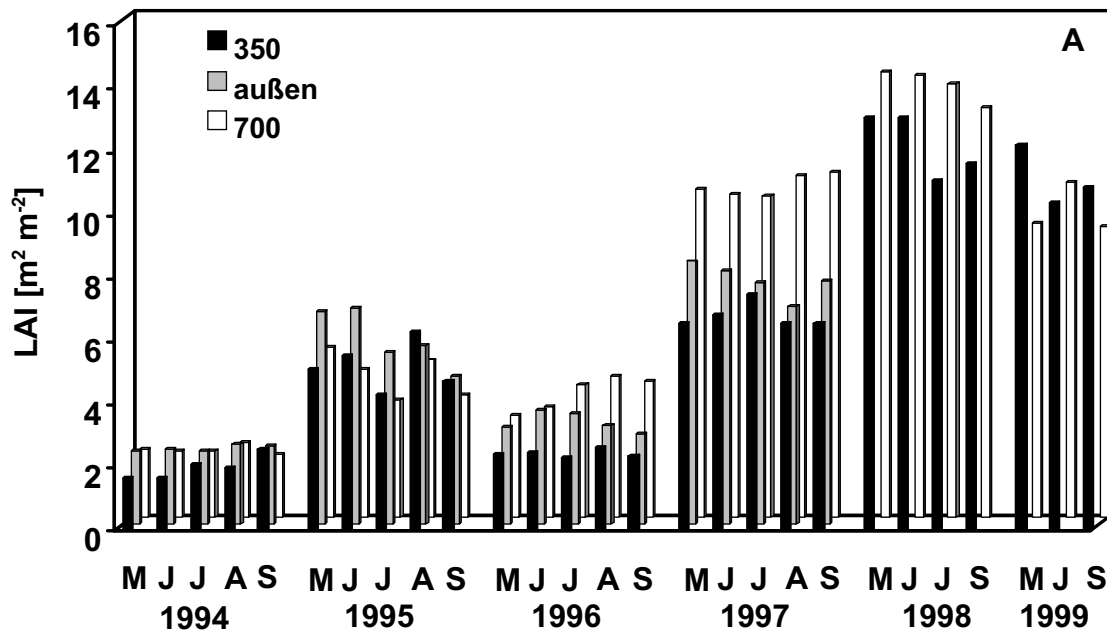


Abb. 3.23: Blattflächenindex (LAI, leaf area index) [m^2 Blattfläche m^{-2} Grundfläche] von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und einer Freilandkontrolle (außen) in der sechsjährigen Versuchsreihe 1994-1999.

Jahr fiel der LAI des Bestandes unter erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber dem Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 13% ab.

In der Versuchsreihe 1991-1993 ergab die Ernte des gesamten Blätterdaches nach dem dritten Begasungsjahr folgendes: Die Parallelbestände, die bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ heranwuchsen wiesen jeweils LAI-Werte von 4.0 auf, die Parallelbestände, die bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ heranwuchsen, von 6.2 und 5.7.

Ob es aufgrund einer CO_2 -Erhöhung zu Änderungen der vertikalen Blattflächenverteilung kommt, wurde in zwei der Versuchsreihen untersucht. Die vertikale Blattflächenverteilung (Abb. 3.24) wies unter erhöhter CO_2 -Konzentration neben einer Veränderung in der Bestandeshöhe (Abb. 3.3-3.5) eine signifikante Zunahme der Blattflächen in einzelnen Schichten auf. In den unteren Kronenschichten betrug diese Zunahme bis zu 34 % gegenüber dem bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ herangewachsenen Blätterdach.

In der Versuchsreihe 1997-2000 ergab die Ernte des gesamten Blätterdaches nach dem vierten Begasungsjahr einen LAI von 9.4 (350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) und 15.4 (700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$). Die vertikale Blattflächenverteilung des Bestandes ergab in der Schattenkrone eine Zunahme der Blattfläche um 50%, in der mittleren Kronenschicht eine Zunahme um 43% und in der Sonnenkrone eine Zunahme um 81%.

Unter erhöhter CO_2 -Konzentration wurde in allen Kronenschichten ein dichteres Blätterdach angelegt und in jeder Kronenschicht proportional mehr Blattfläche ausgebildet.

Die vertikale Verteilung der Blattfläche in den juvenilen Buchenbeständen weist eine trian-

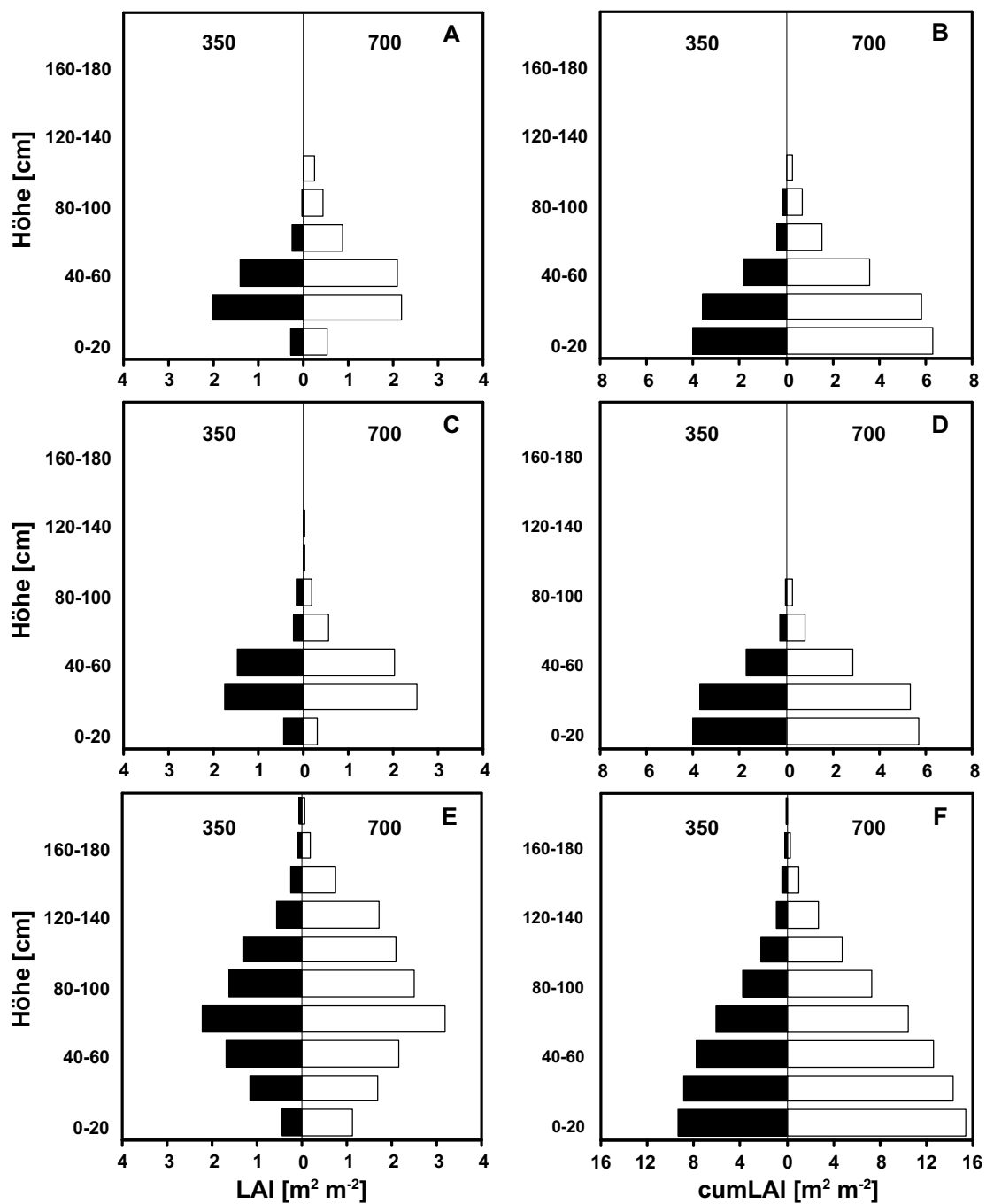


Abb. 3.24: Vertikalprofile der Blattflächen in juvenilen Buchenbeständen nach drei- (A-D: Versuchsreihe 1991-1993) und vierjährigem Wachstum (E-F: Versuchsreihe 1997-2000) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Dargestellt ist der LAI [m² m⁻²] in Kronenschichten von je 20 cm Höhe (A,C,E) und der kumulative LAI [m² m⁻²] (B,D,F) ausgehend von der Kronenspitze der Bestände, die jeweils im September geerntet wurden.

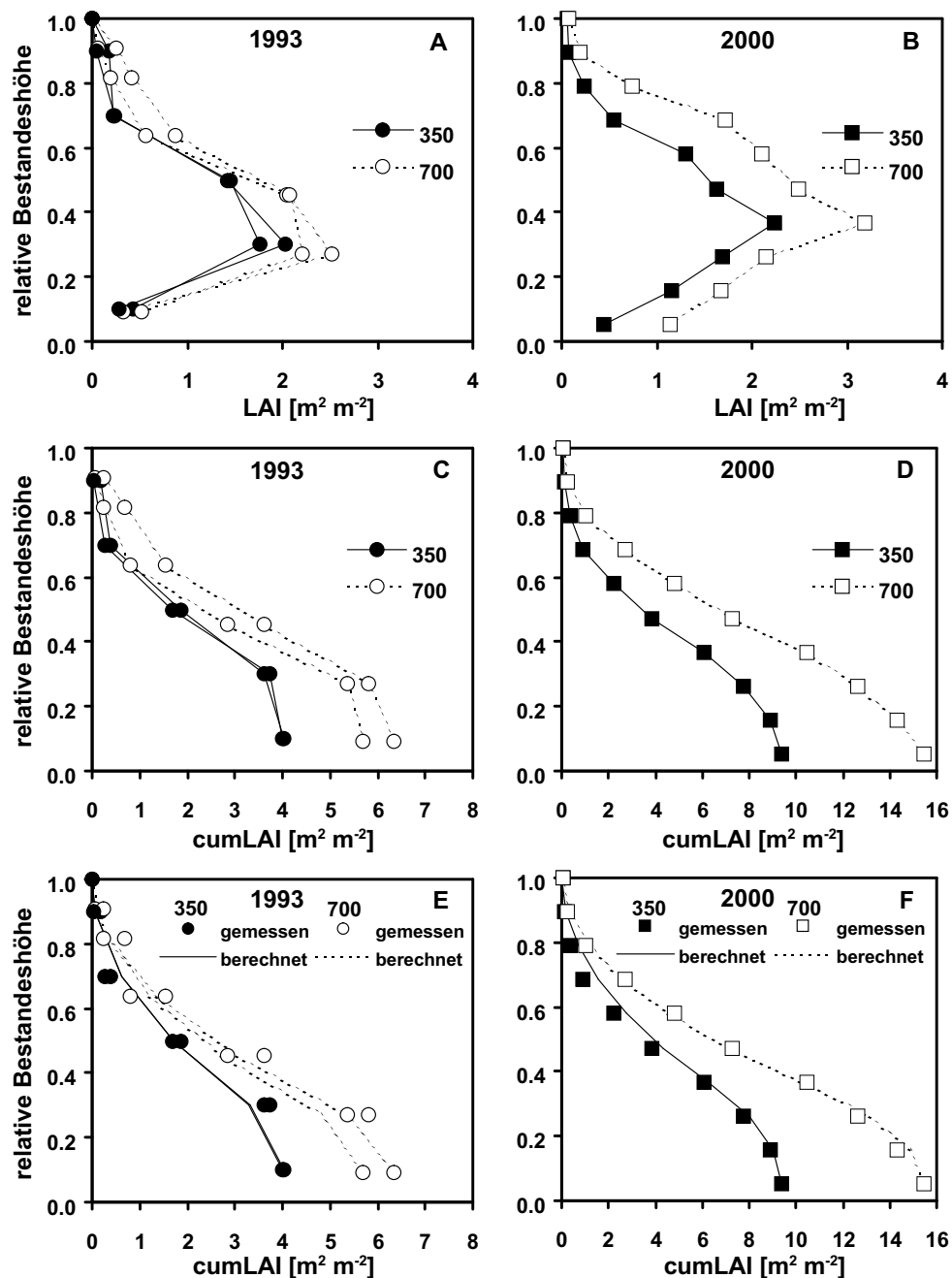


Abb. 3.25: Blattflächenverteilung (LAI) [m² m⁻²] in Beziehung zur relativen Bestandes- bzw. Kronenhöhe in juvenilen Buchenbeständen in der Versuchsreihe 1991-1993 (A,C,E) und Versuchsreihe 1997-2000 (B,D,F). A und B: LAI in Beziehung zur Kronenhöhe (relativ). C und D: Kumulativer LAI ausgehend von der Kronenspitze in Beziehung zur Kronenhöhe (relativ). E und F: Relative Verteilungsfunktionen des kumulativen LAI im Kronenraum von Buchenbeständen, die anhand der Gl. (3.1)-(3.2) aus den gemessenen LAI-Werten (Symbole) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ berechnet wurden.

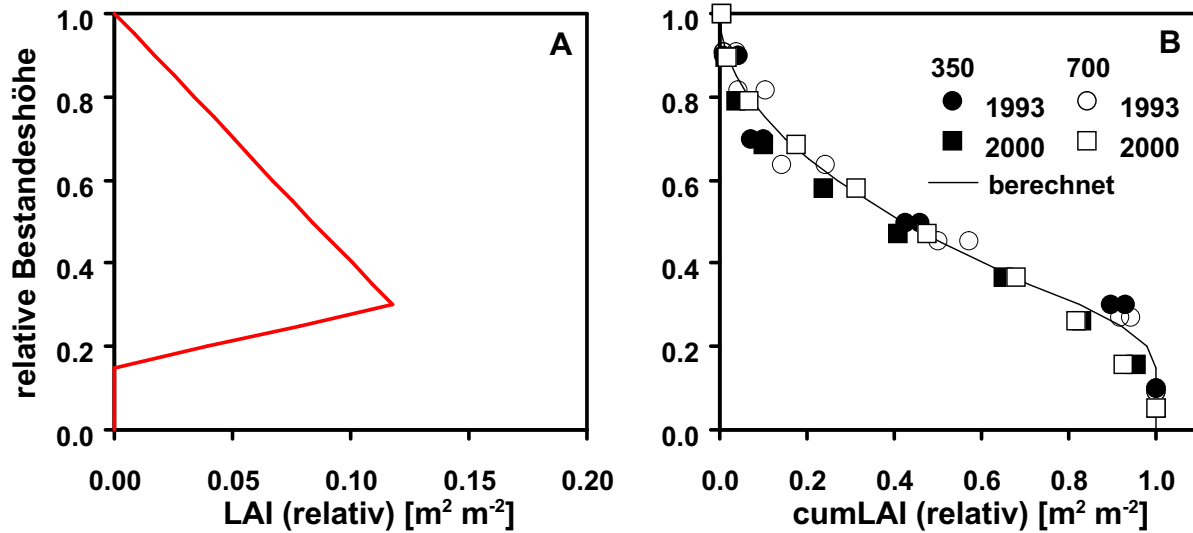


Abb. 3.26: Modellhafte Blattflächenverteilung in Buchenbeständen. A: LAI (relativ) und B: kumulativer LAI (relativ) in Beziehung zur Bestandes- bzw. Kronenhöhe (berechnet nach Gleichung (3.1) bzw. (3.2)).

gulare Form auf. Diese Dreiecksverteilung hat ihren Scheitelpunkt mit dem höchsten LAI in einer relativen Kronenhöhe von 0.35 (relativ). Bei dieser Betrachtung wurden die beiden obersten Kronenschichten einbezogen, die von nur wenigen Bäumen erreicht wurden und somit einen geringen LAI aufwiesen. In einem Bestand mit gleicher Baumhöhe verschiebt sich dieser Scheitelpunkt in Richtung des Kronenmittelpunktes. Die juvenilen Bestände hatten in der untersten Bestandesschicht nur wenige Blätter entwickelt, weshalb der Kronenansatzpunkt in der relativen Bestandeshöhe von 0.15 (relativ) festgelegt wurde. Ausgehend von den Erntedaten wurde mit Hilfe einer Dichte- und Verteilungsfunktion die relative Blattflächenverteilung der Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ berechnet (Abb. 3.25, E und F):

$$\frac{LAI}{LAI_{ges}} = 1 - \frac{\left(\frac{z}{h} - \frac{z_1}{h}\right)^2}{\left(1 - \frac{z_1}{h}\right) * \left(\frac{z_m}{h} - \frac{z_1}{h}\right)} \quad ; \quad \frac{z_1}{h} \leq \frac{z}{h} \leq \frac{z_m}{h} \quad (3.1)$$

$$\frac{LAI}{LAI_{ges}} = \frac{\left(1 - \frac{z}{h}\right)^2}{\left(1 - \frac{z_m}{h}\right) * \left(1 - \frac{z_1}{h}\right)} \quad ; \quad \frac{z_m}{h} \leq \frac{z}{h} \leq 1 \quad (3.2)$$

mit

LAI	= LAI in der aktuellen Höhe	$[m^2 m^{-2}]$
LAI_{ges}	= Gesamt – LAI	$[m^2 m^{-2}]$
z_1	= Kronenansatzstelle	$[m]$
z_m	= Kronenmittelpunkt	$[m]$
h	= Kronenhöhe	$[m]$

Die unterschiedlich ermittelten Blattflächenverteilungen (berechnet und gemessen) der juvenilen Bestände wiesen eine sehr große Übereinstimmung auf ($R^2=0.99$). Die relative Blattflächenverteilung war im Kronenraum von Buchenbeständen bei den CO_2 -Konzentrationen von 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ nahe zu identisch.

Die Blattflächenverteilung in Buchenbeständen konnte mit Hilfe der Messparameter Bestandeshöhe, Kronenansatzpunkt, Kronenlänge, Scheitelpunkt der Blattflächenverteilung und LAI des Bestandes modellhaft beschrieben werden (Abb. 3.26).

3.5.2 Vertikalprofile der Blatttypen in Buchenkronen

3.5.2.1 LMA-Profile in juvenilen Buchenbeständen

Im Kronenraum der juvenilen Bestände wurde jeweils am Ende der Vegetationsperiode schichtabhängig der Blattmassenwert pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area [g m^{-2}]) ermittelt, um die modifikative Anpassung der Blätter nach Sonnen- bzw. Schattentypen bei den unterschiedlichen CO_2 -Konzentrationen zu untersuchen.

In der Vegetationsperiode 1993 (Versuchsreihe 1991-1993) lagen diese Werte zwischen 74-33 (350) und $86-30 \text{ g m}^{-2}$ (700), in der Vegetationsperiode 1999 (Versuchsreihe 1994-1999) zwischen 87-26 (350) und $82-31 \text{ g m}^{-2}$ (700) und in der Vegetationsperiode 2000 (Versuchsreihe 1997-2000) zwischen 71-27 bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und $86-28 \text{ g m}^{-2}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ (Tab. 3.11). Von der Kronenspitze (Sonnenkrone) bis zum Kronenansatz (Schattenkrone) eines jeden juvenilen Buchenbestandes unterschieden sich die LMA-Werte demnach um einen Faktor von 2.5.

Die LMA-Werte der Schattenkrone waren in allen Versuchreihen unter normaler und erhöhter CO_2 -Konzentration nicht signifikant verschieden. Die LMA-Werte der Sonnenkrone waren unter erhöhter CO_2 -Konzentration größer als die der Kontrollbestände. In der Versuchsreihe 1991-1993 waren im Trend höhere LMA-Werte unter erhöhter CO_2 -Konzentration zu verzeichnen (Abb. 3.27). In der Versuchsreihe 1997-2000 wurden nach vierjähriger CO_2 -Begasung signifikante Unterschiede im oberen Kronenbereich der Bestände nachgewiesen. Die LMA-Werte in der Schattenkrone (relative Bestandeshöhe < 0.6) waren in dieser Versuchsreihe aber wiederum gleich groß. In der Versuchsreihe 1994-1999 wurden nach einjähriger CO_2 -Begasung (1995) ebenfalls höhere LMA-Werte unter erhöhter CO_2 -Konzentration ermittelt. Nach sechsjähriger CO_2 -Begasungsdauer (1999) wurden signifikante Unterschiede der LMA-Werte in der Sonnenkrone nachgewiesen, jedoch zeigten hier die Blätter unter erhöhter CO_2 -Konzentration geringere Werte. Dies deckt sich mit der Beobachtung, dass im sechsten Versuchsjahr aufgrund der mangelnden Nährstoffversorgung eine Gelbfärbung der Blätter besonders unter erhöhter CO_2 -Konzentration auftrat.

Der Verlauf der LMA-Profile für die Versuchsjahre 1993 und 1995 zeigt eine nahezu kontinuierliche Abnahme der LMA-Werte von der Kronenspitze bis zur untersten Bestandesschicht. Dagegen wiesen die LMA-Profile in den sechsjährigen Beständen (1999) und den drei- bzw. vierjährigen Beständen (1999 und 2000) eine starke Abnahme der LMA-Werte bis zu einer relativen Bestandeshöhe von 0.3 bzw. 0.2 auf. In den untersten Bestandeschichten waren nur noch sehr wenige Blätter vorhanden, die relativ dem gleichen Lichtgenuss ausgesetzt waren. Dieser

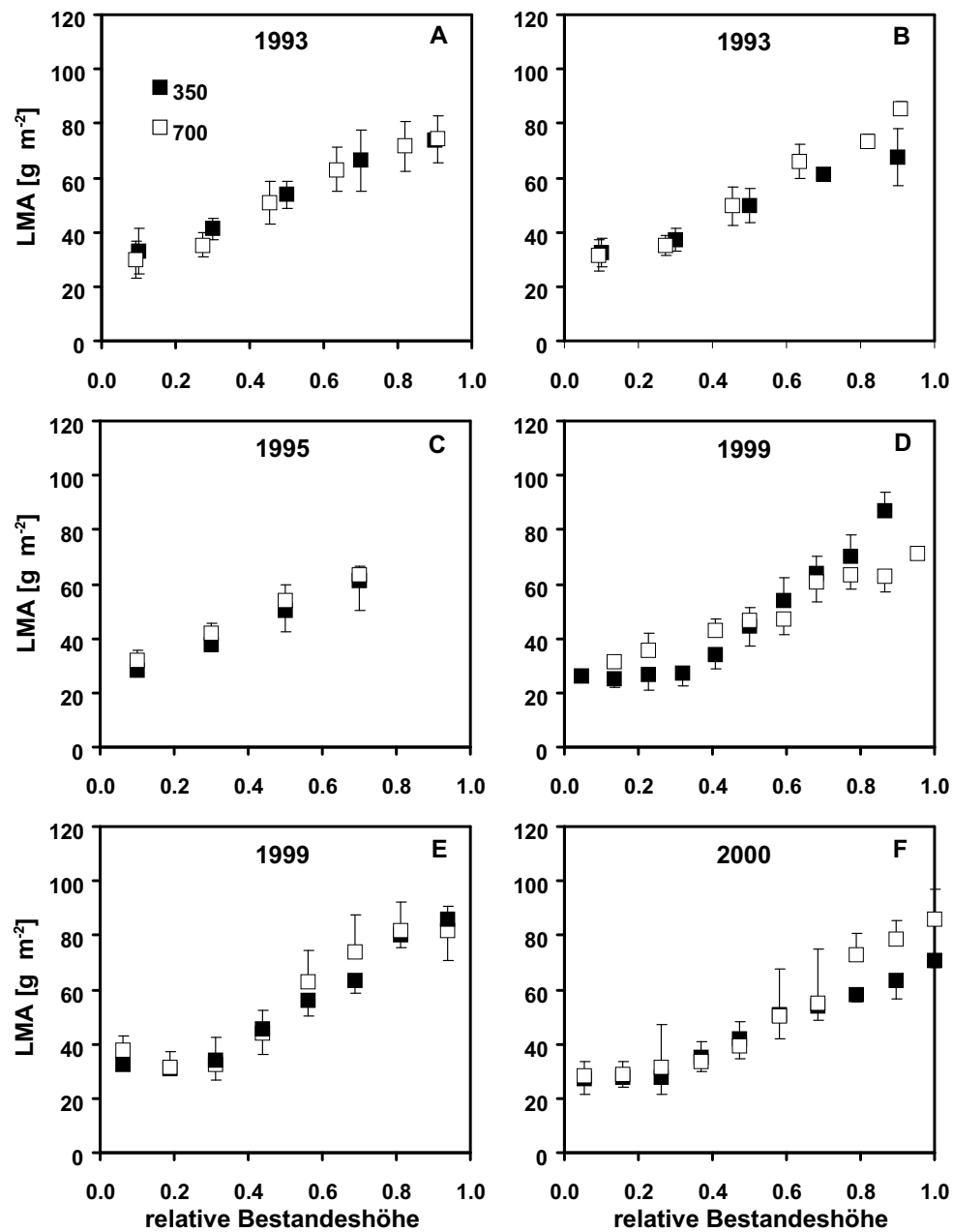


Abb. 3.27: Blattmassen pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] in Abhängigkeit von der relativen Bestandeshöhe der juvenilen Buchenbestände unter 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in den Versuchsreihen 1991-1993 (A,B), 1994-1999 (C, D) und 1997-2000 (E,F).

Verlauf zeigte, dass sich der Kronenansatzpunkt der juvenilen Bestände nach oben verschoben hatte.

Die LMA-Profile der Schattenkronen wiesen von Jahr zu Jahr relativ geringe Unterschiede auf, während die LMA-Werte der Sonnenkronen von Jahr zu Jahr größeren Schwankungen unterworfen waren. Ein signifikanter Unterschied unter erhöhter CO_2 -Konzentration war nicht generell nachweisbar.

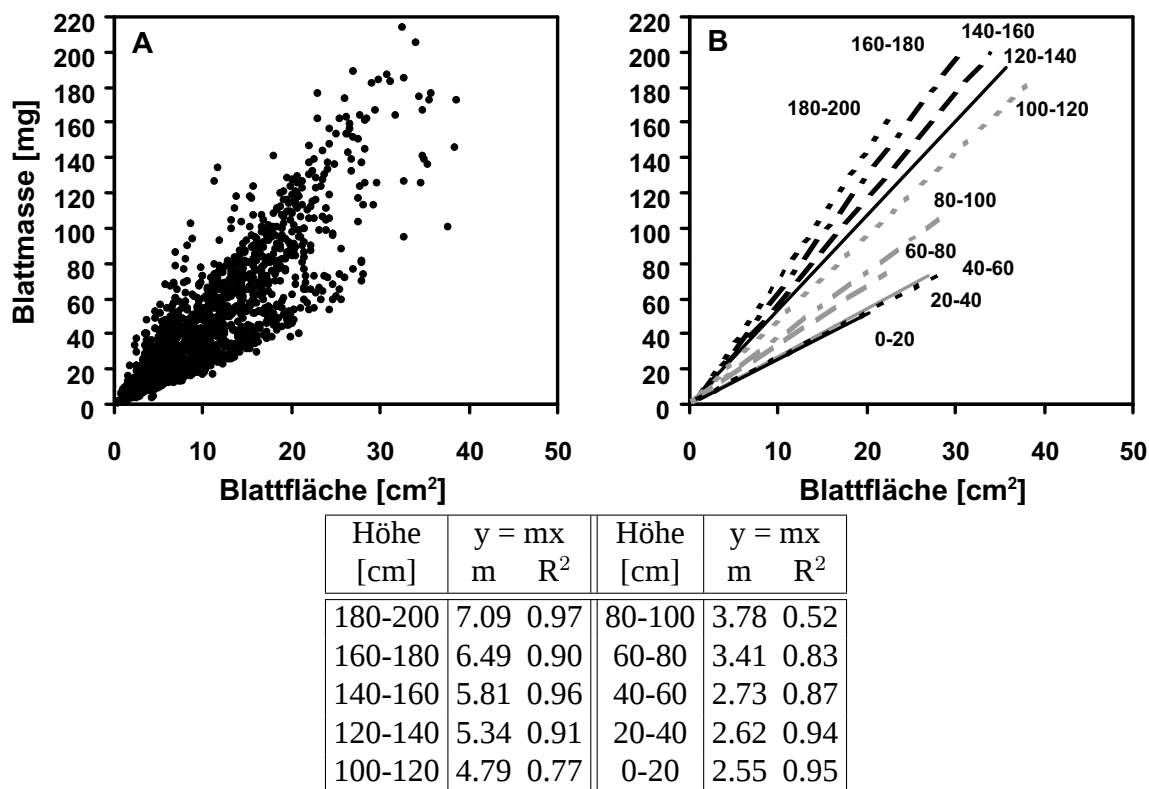


Abb. 3.28: Beziehung zwischen Blattmasse [mg] und Blattfläche [cm²] von Buchenblättern (n=1483) dreier Bäume im Kronenraum eines juvenilen Buchenbestandes nach dreijährigem Wachstum bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (A). Der Bestand wurde schichtweise (20 cm) geerntet und für die sich ergebenden zehn Kronenschichten (0-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm usw.) sind lineare Regressionen (siehe Tabelle) für die Beziehung Masse und Fläche dargestellt (B).

Am Ende der Versuchsreihe 1997-2000 (Mitte September) wurde exemplarisch ein LMA-Profil aus dem juvenilen Bestand bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ schichtweise (20 cm) auf der Basis aller Einzelblätter von drei Bäumen erstellt (Abb. 3.28). Insgesamt wurden 1483 Blätter aus zehn Kronenschichten geerntet und die Blattmasse und -fläche der Einzelblätter gemessen. In der Schattenkrone entfiel bis zum Kronenmittelpunkt (unterste fünf Schichten der Krone bzw. Blätterdach) auf etwa die Hälfte der Gesamtblattfläche des Bestandes (46%) nur etwa ein Drittel (35%) der Gesamtblattmasse. In der Sonnenkrone (oberste fünf Schichten der Krone) dagegen

wurde auf 54% der Gesamtblattfläche des Bestandes etwa zweidrittel (65%) der Gesamtblattmasse registriert.

Die Blattgrößen und -massen nahmen im Profil von unten nach oben bis zu den mittleren Kronenschichten kontinuierlich zu. In der Sonnenkrone bis zu den obersten Kronenschichten wurden die Blätter wiederum kleiner und damit leichter. Maximale Einzelblattflächen bzw. - (trocken)massen von 39 cm² bzw. 214 mg wurden erreicht.

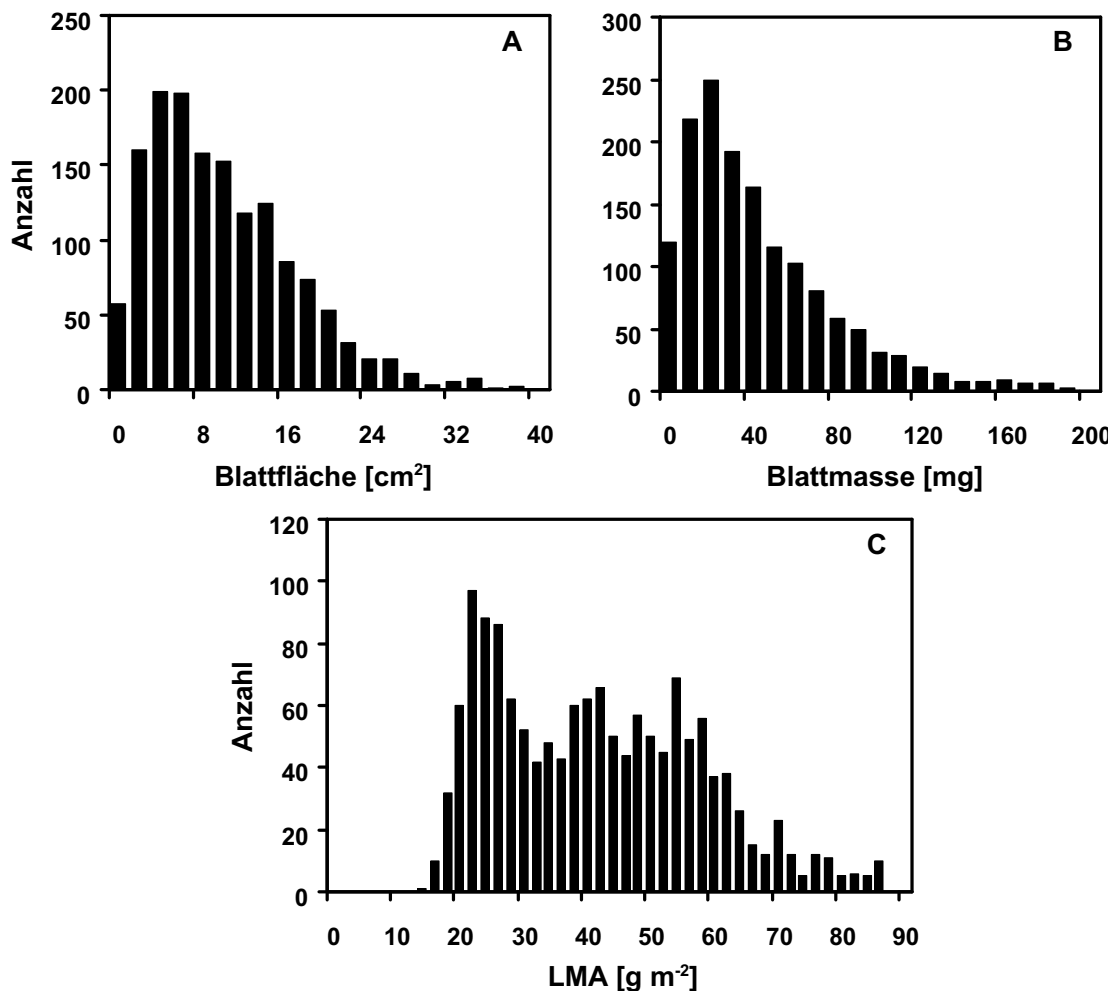


Abb. 3.29: Histogramme von Blattfläche [cm²] (A), Blattmassen [mg] (B) und Blattmassenwert pro Blattflächeneinheit (LMA [g m⁻²]) (C) von Buchenblättern (n=1483) aus einem juvenilen Buchenbestand nach vierjährigem Wachstum bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Die Klassenbreiten waren 0-2, 2-4 cm² usw. für die Blattfläche, 0-10, 10-20 mg usw. für die Blattmasse [mg] und 0-2, 2-4 g m⁻² usw. für LMA.

Die Darstellung der Werte der Einzelblattflächen und -massen wiesen in der Gesamtheit des Kronenraumes eine linksgipflige Verteilung auf (Abb. 3.29). Die Mittelwerte (bzw. Medianwerte) für die Blattfläche und Blattmasse betrugen 10.9 ± 6.7 (9.6) cm² und 47.6 ± 36 (38) mg. Die

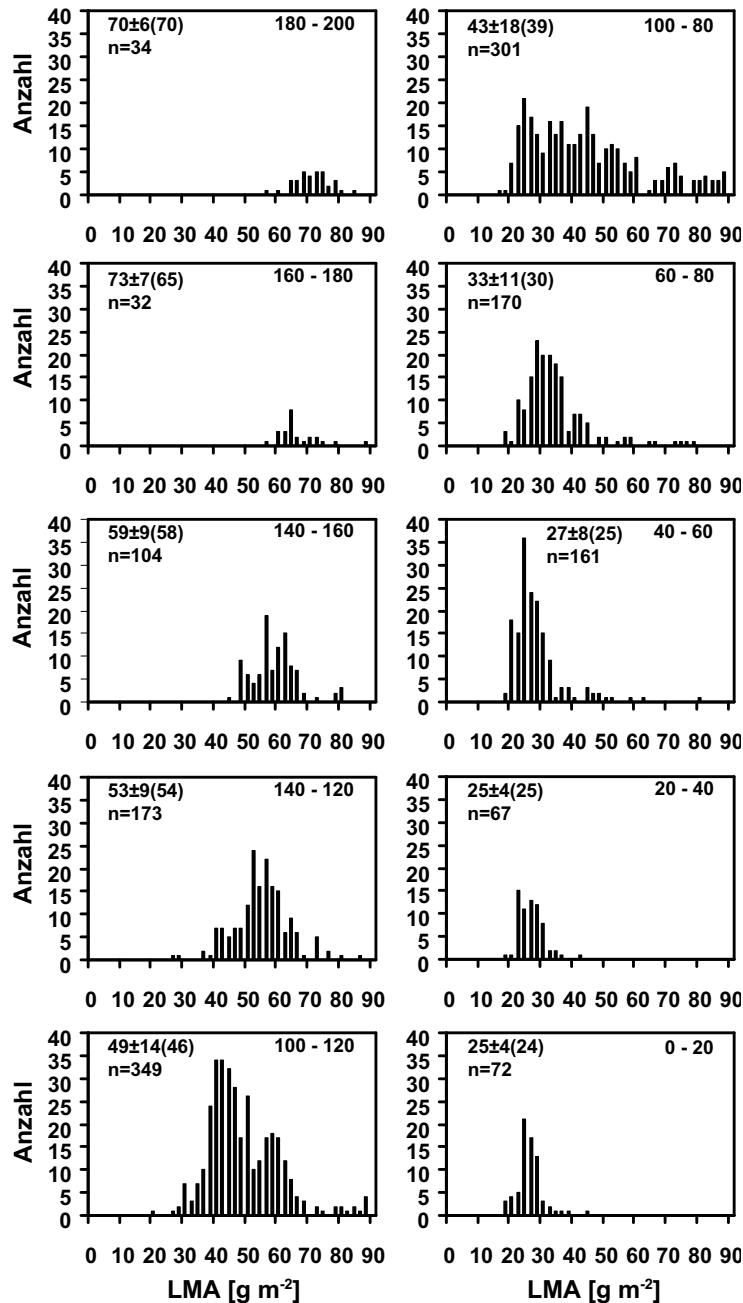


Abb. 3.30: Histogramme der Blattmassenwerte pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m⁻²] von Buchenblättern (n=1483) dreier Bäume aus einem juvenilen Buchenbestand nach vierjährigem Wachstum bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Insgesamt wurden zehn Kronenschichten (à 20 cm, 0-20, 20-40 usw.) geerntet und die LMA-Werte in Klassenbereiche von 0-2, 2-4 bis 88-90 g m⁻² eingeteilt.

Verteilung der LMA-Werte wies eine Dreigipfligkeit auf. Demnach wurden innerhalb der Krone der juvenilen Buchenbestände drei Blatttypen, die Schattenblätter ($\text{LMA} < 32 \text{ [g m}^{-2}\text{]}$), die intermediären Blätter ($32 < \text{LMA} < 50 \text{ [g m}^{-2}\text{]}$) und die Sonnenblätter ($\text{LMA} > 50 \text{ [g m}^{-2}\text{]}$) unterschieden. Flächenmäßig machten die Schattenblätter etwa 30% aus, die intermediären Blätter und die Sonnenblätter jeweils 35 %. Die Massenanteile verhielten sich prozentual nicht gleich: die Schattenblätter besaßen 18% , die intermediären Blätter 33% und die Sonnenblätter 49% der Gesamtmasse des Kronenraumes.

Die Häufigkeitsverteilung der LMA-Werte in den einzelnen Schichten vom Kronenansatz bis zur Kronenspitze ist in Abb. 3.30 dargestellt. Sowohl für die untersten als auch für die obersten Kronenschichten lag eine annähernde Normalverteilung der Blatttypen vor. In den mittleren Kronenschichten hingegen wurde eine zweigipfelige Häufigkeitsverteilung nachgewiesen, die auf eine unterschiedliche Verteilung der Blatttypen in diesen Kronenschichten hinwies. In den mittleren Kronenschichten, in denen die höchste Blattdichte zu verzeichnen war, traten einerseits die Schattenblätter und andererseits die intermediären Blatttypen hervor, die sich teilweise an Lichtbedingungen mit direkter Sonneneinstrahlung angepasst hatten.

Aus diesen Häufigkeitsverteilungen der Blatttypen kann die modifikative Anpassung der Blätter an das vorherrschende Strahlungsklima nachgewiesen werden, das sich im Kronenraum sowohl in Bezug auf die vorherrschenden Lichtintensitäten (quantitativ) und auf die spektrale Zusammensetzung (qualitativ) ändert. Die phänotypische Differenzierung, sowie die strukturelle Anpassung der verschiedenen Blatttypen, die anhand des LMA sichtbar wurden, weisen auf die veränderbaren Stoffwechselaktivitäten der Blätter an den unterschiedlichen Standorten im Kronenraum hin.

3.5.2.2 LMA-Profil in adulten Buchenbeständen

LMA-Profile adulter Buchenbestände sollten im Rahmen meiner Untersuchungen zum Vergleich herangezogen werden. Einerseits wählte ich den ca. 100-jährigen Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin aus, der nur wenige hundert Meter von den Flächen der Versuchsreihen entfernt liegt, andererseits einen etwa 120-jährigen Buchenbestand in Italien (Abruzzen, Colledara) der der Universität Viterbo als Untersuchungsfläche zur CO_2 -Forschung dient.

In dem Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin, der eine Kronenhöhe von 25 m aufwies, unterschieden sich die LMA-Werte von dem Kronenansatz bis zur Kronenspitze um den Faktor 2.7 (1997), 3.9 (1998) , 2.8 (1999) und 2.6 (2000). Der Buchenbestand in Colledara besaß eine Kronenhöhe von 27 m . Hier waren die LMA-Werte in der Kronenspitze um den Faktor von 3.7 (1997), 4.0 (1998), 3.3 (1999) und 3.8 (2000) größer als die LMA-Werte am Kronenansatz (Abb. 3.31).

In dem adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin wurden LMA-Werte von der Kronenspitze bis zu den untersten Blattschichten von 78 ± 11 bis $29 \pm 3 \text{ g m}^{-2}$ (1997), 102 ± 12 bis $26 \pm 2 \text{ g m}^{-2}$ (1998) , 91 ± 10 bis $32 \pm 2 \text{ g m}^{-2}$ (1999) und 75 ± 6 bis $29 \pm 2 \text{ g m}^{-2}$ (2000) ermittelt. In dem adulten Buchenbestand in Colledara, Italien, wurden in den obersten Kronenschichten signifikant höhere LMA-Werte als im Buchenbestand des Botanischen Gartens nachgewiesen, während in der Schattenkrone vergleichbare LMA-Werte auftraten (Tab.3.11).

In beiden adulten Buchenbeständen war eine starke Abnahme der LMA-Werte besonders

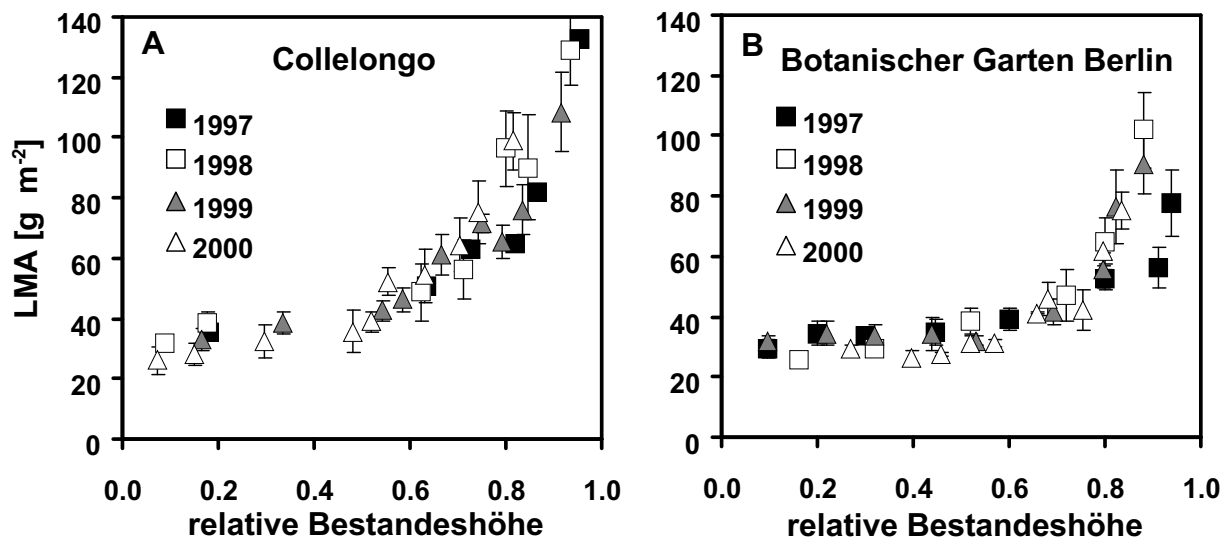


Abb. 3.31: Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] in Abhängigkeit von der relativen Kronenhöhe (Kronenspitze = 1.0) in adulten Buchenbeständen von 1997 bis 2000, A: Botanischer Garten Berlin (100-jähriger Buchenbestand, Kronenhöhe 25 m, B: Collelongo, Italien (120-jähriger Buchenbestand, Kronenhöhe 27 m).

im obersten Kronendrittel sowie bis zu einer relativen Bestandeshöhe von etwa 0.5 (relativ) zu verzeichnen. Ab dieser relativen Bestandeshöhe wiesen die LMA-Werte in beiden Beständen identische Werte auf und fielen darunter nur geringfügig ab. Dieser vertikale LMA-Verlauf weist auf den Kronenansatzpunkt in den adulten Buchenbeständen hin, der ab einer relativen Bestandeshöhe von 0.5 bis 0.6 (relativ zur Kronenspitze = 1.0) beginnt.

3.5.2.3 Vergleich der LMA-Profile

Die LMA-Werte an der Kronenspitze des adulten Buchenbestandes (Botanischer Garten Berlin-Dahlem) lagen im Vergleich zu denen der juvenilen Buchenbestände um 21 % höher, die des adulten Buchenbestandes in Collelongo sogar um 58% (Tab. 3.11).

In den mittleren Bestandesschichten waren ebenfalls deutliche Unterschiede nachweisbar, jedoch waren die LMA-Werte der juvenilen Bestände im Vergleich größer (Abb. 3.32). Am Kronenansatz besaßen die juvenilen und adulten Bestände im Mittel nahezu gleich große LMA-Werte. Besonders im obersten Kronendrittel unterschieden sich die Bestandesstrukturen zwischen den juvenilen und adulten Beständen: In den juvenilen Beständen war augenscheinlich aufgrund der Johannistriebe im obersten Kronendrittel nur wenig Blattfläche ausgebildet. Somit konnte relativ mehr Strahlung in die mittleren Kronenschichten einfallen, was zu einem höheren Lichtgenuss der Blätter in diesen Schichten führte. Die Blätter hatten sich modifikativ über einen höheren LMA an diese Bedingungen angepasst.

Die Krone der adulten Buchenbestände war im obersten Kronendrittel geschlossen. Dies führte zu einer deutlichen Lichtabschwächung in den mittleren Kronenschichten. Der Licht-

Tab. 3.11: Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] am Kronenansatz und Kronenspitze von juvenilen (juvenil Berlin) und adulten Buchenbeständen (adult Berlin: Botanischer Garten Berlin, adult Collelongo: Collelongo, Italien). Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD) und Anzahl der Blattproben (n) für 1993, 1995 sowie 1997 bis 2000.

		juvenil Berlin						adult Berlin			adult Collelongo		
		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$								
	Jahr	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n
LMA [g m ⁻²] am Kronenansatz (Schattenkrone)													
Versuchsreihe 1991-1993	1993	33 ± 8		20	30 ± 7		25	-	-	-	-	-	-
		33 ± 5		8	31 ± 6		6	-	-	-	-	-	-
Versuchsreihe 1994-1999	1995	28 ± 2		5	32 ± 4		6	-	-	-	-	-	-
	1997	-	-	-	-	-	-	29 ± 3	10		36 ± 3	10	
	1998	-	-	-	-	-	-	26 ± 2	10		32 ± 2	10	
	1999	26 ± 1		4	31 ± 2		6	32 ± 2	10		33 ± 4	5	
Versuchsreihe 1997-2000	2000	32 ± 2		6	38 ± 5		12	-	-	-	-	-	-
		27 ± 6		21	28 ± 5		24	29 ± 2	10		26 ± 5	10	
Mittel		30 ± 3			32 ± 4			29 ± 3			32 ± 4		
LMA [g m ⁻²] an der Kronenspitze (Sonnenkrone)													
Versuchsreihe 1991-1993	1993	74 ± 9		14	74 ± 9		14	-	-	-	-	-	-
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Versuchsreihe 1994-1999	1995	61 ± 11		3	63 ± 3		6	-	-	-	-	-	-
	1997	-	-	-	-	-	-	78 ± 11	10		134 ± 13	10	
	1998	-	-	-	-	-	-	102 ± 12	10		129 ± 11	10	
	1999	87 ± 7		6	71 ± 2		6	91 ± 10	10		108 ± 13	5	
Versuchsreihe 1997-2000	2000	86 ± 3		5	82 ± 11		12	-	-	-	-	-	-
		71 ± 3		3	86 ± 4		5	75 ± 6	10		99 ± 9	16	
Mittel		75 ± 10			77 ± 9			90 ± 12			118 ± 17		

genuss war hier im Vergleich zu dem der juvenilen Bestände geringer und die Blätter wiesen geringere LMA-Werte auf. Da alle Bestände, sowohl die juvenilen als auch die adulten, insgesamt einen vergleichbaren LAI (ca. 4 bis 5) aufwiesen, war der Lichtgenuss in den untersten Kronenschichten wiederum gleich groß und somit auch die LMA-Werte.

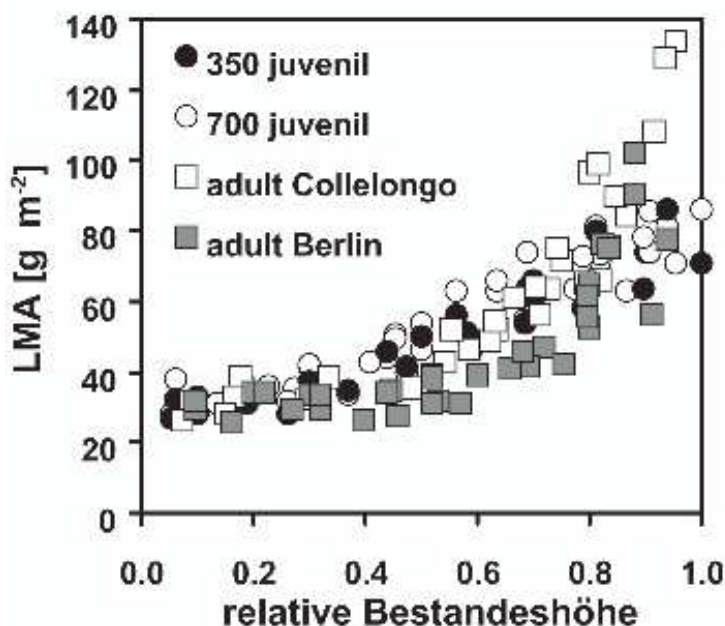


Abb. 3.32: Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] in Abhängigkeit von der relativen Bestandeshöhe (Kronenspitze = 1.0) in juvenilen (350 juvenil und 700 juvenil) und adulten Buchenbeständen. Dargestellt sind die Messwerte der juvenilen Buchenbestände aus den drei Versuchsreihen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, des 100-jährigen Buchenbestandes aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem, sowie des 120-jährigen Buchenbestandes aus Collelongo, Italien.

3.5.3 Beziehung zwischen LMA und Blattflächenindex (LAI)

In den Jahren 1993 und 2000 wurden Gesamternten des Bestandes und im Jahr 1995 wurde eine Teilernte des Blätterdaches in den Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ durchgeführt. Parallel wurden dabei schichtabhängig die Gesamtblattflächen und Gesamtblattmassen für die jeweiligen Schichten des Kronenraumes bestimmt.

Die Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA) [g m^{-2}] nahm im Vertikalprofil von der Lichtkrone zur Schattenkrone mit kumulativ steigendem LAI, der sich aus der Summierung der LAI-Werte der einzelnen übereinanderliegenden Kronenschichten des Bestandes ergab, deutlich ab (Abb. 3.33). Es bestand ein linearer Zusammenhang zwischen dem bis zur jeweiligen Kronenschicht kumulierten LAI und dem LMA in der Schicht ($R > 0.90$ bei 350; $R > 0.87$ bei 700, Abb. 3.33, A-C). Eine Zunahme des LAI um 1 bedingte eine Abnahme der LMA-Werte zwischen

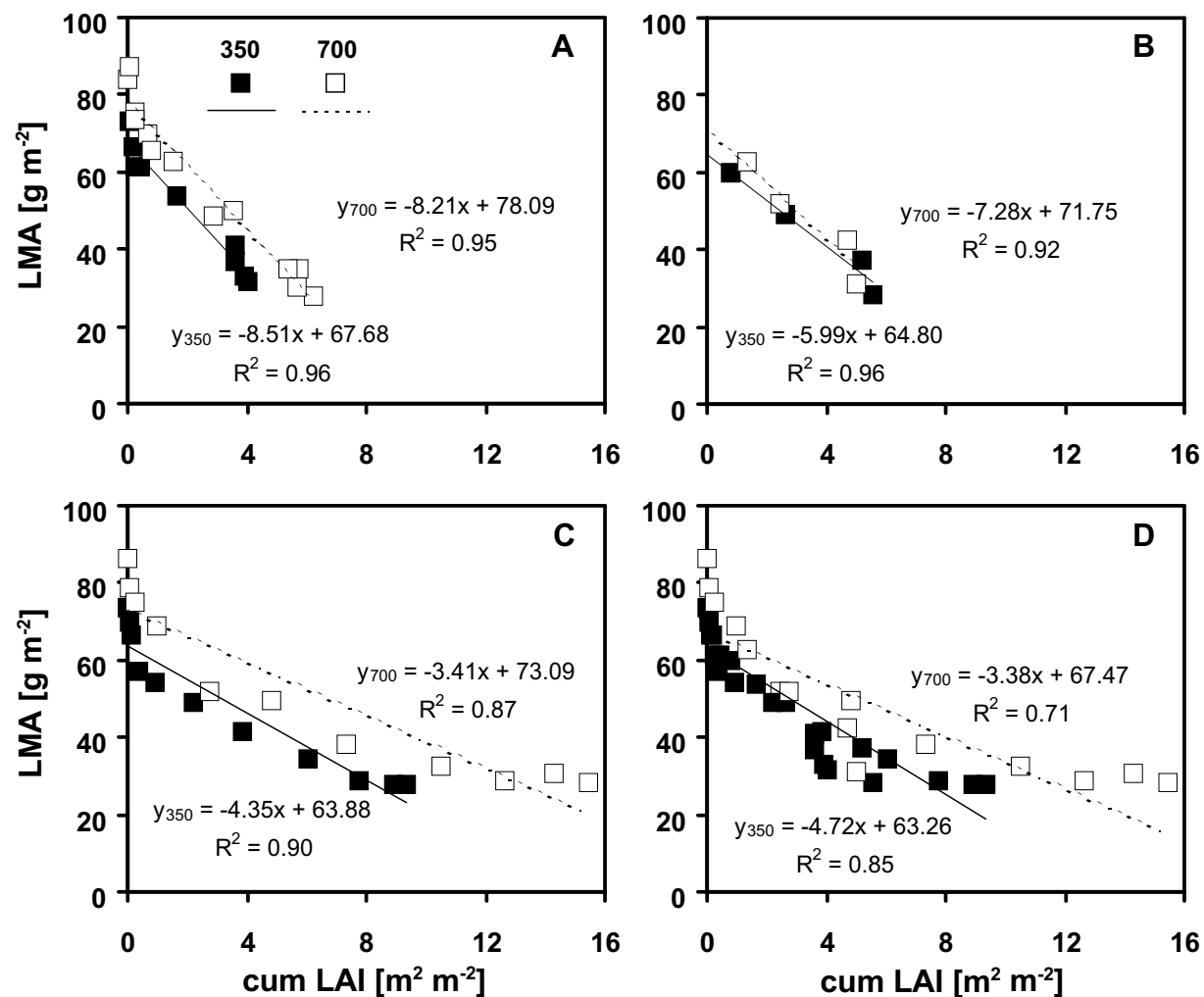


Abb. 3.33: Beziehung zwischen der Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m⁻²] und des bis zur jeweiligen Kronenschicht kumulierten Blattflächenindexes (cum LAI) [m² m⁻²] der juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ zum Zeitpunkt der Ernten jeweils im September in den drei Versuchsreihen 1991-1993 (A), 1994-1999 (B), 1997-2000 (C) und die Daten aller Versuchsreihen (D).

3.4 und 8.5 g m^{-2} . Diese Abnahme war bei beiden CO_2 -Konzentrationen gleich groß. Die Regressionsgeraden für die beiden CO_2 -Konzentration verliefen nahezu parallel. Die LMA-Werte der Blätter, die unter erhöhter CO_2 -Konzentration gebildet wurden, waren im Vergleich zu $350 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ größer und somit die Blätter pro Flächeneinheit schwerer. Aus den Achsenabschnitten der Regressionsgeraden getrennt für die Jahre 1993, 1995 und 2000 ergaben sich für die Kronenspitze (kumulierter LAI sehr gering) LMA-Werte von durchschnittlich $65 \pm 2 \text{ g m}^{-2}$ bei $350 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und $74 \pm 3 \text{ g m}^{-2}$ bei $700 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die Blätter waren bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich durchschnittlich um 15% schwerer. Fasst man alle Werte aus den verschiedenen Jahren zusammen, so erhält man in der Regressionsanalyse einen LMA-Wert, der bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich zur Kontrolle um 7% größer war.

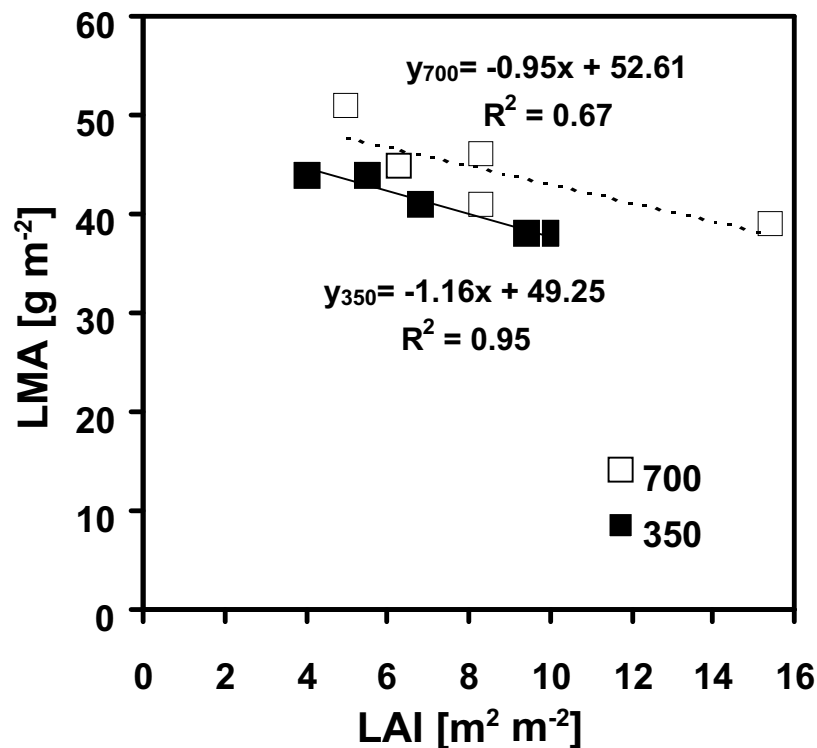


Abb. 3.34: Abhängigkeit der mittleren Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] vom LAI (Blattflächenindex) [$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$] für den gesamten Kronenraum juveniler Buchenbestände nach Wachstum bei 350 und $700 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Daten für 1993, 1995, 1999 und 2000 aus den Versuchsreihen 1991-1993, 1994-1999 und 1997-2000.

Die LMA-Werte des gesamten Kronendaches der Bestände, die aus der Summe der Massen und Flächen aller Blätter bestimmt wurde (Tab. 3.12), waren eng mit dem LAI korreliert ($R^2=0.95$ bei 350 und $R^2=0.67$ bei 700). Mit zunehmendem LAI fielen die LMA-Werte des gesamten Blätterdaches signifikant ab. Die LMA-Werte in den Beständen unter erhöhter CO_2 -Konzentration waren im Vergleich zu den Kontrollbeständen bei $350 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ um 10% größer (Abb. 3.34).

Tab. 3.12: Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] des gesamten Blätterdaches von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und in einer Kontrollfläche des Freilandes (Außen) in den drei Versuchsreihen 1991-1993, 1994-1999 und 1997-2000.

	Jahr	LMA [g m^{-2}]		
		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	außen
Versuchsreihe 1991-1993	1993	44	45	46
Versuchsreihe 1994-1999	1995	44	51	46
	1999	38	41	40
Versuchsreihe 1997-2000	1999	41	46	-
	2000	38	39	-

3.5.4 Strahlungsprofil in juvenilen und adulten Buchenbeständen

Die Strahlung, die auf den Baumbestand fällt, kann einerseits durch Bestandeslücken ungehindert in das Bestandesinnere eindringen, andererseits wird sie als Streulicht von z.B. Blättern innerhalb des Bestandes reflektiert oder aber wird nach Durchtritt durch die Blätter transmittiert. Aufgrund dieser Eigenschaften variierten die Strahlungsintensitäten innerhalb des Kronenraumes der Buchenbestände erheblich. Im Kronenraum der juvenilen Versuchsbestände und des adulten Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin wurden Profile der Strahlungsintensitäten der photosynthetisch-wirksamen Photonенflussdichte (PPFD [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) gemessen.

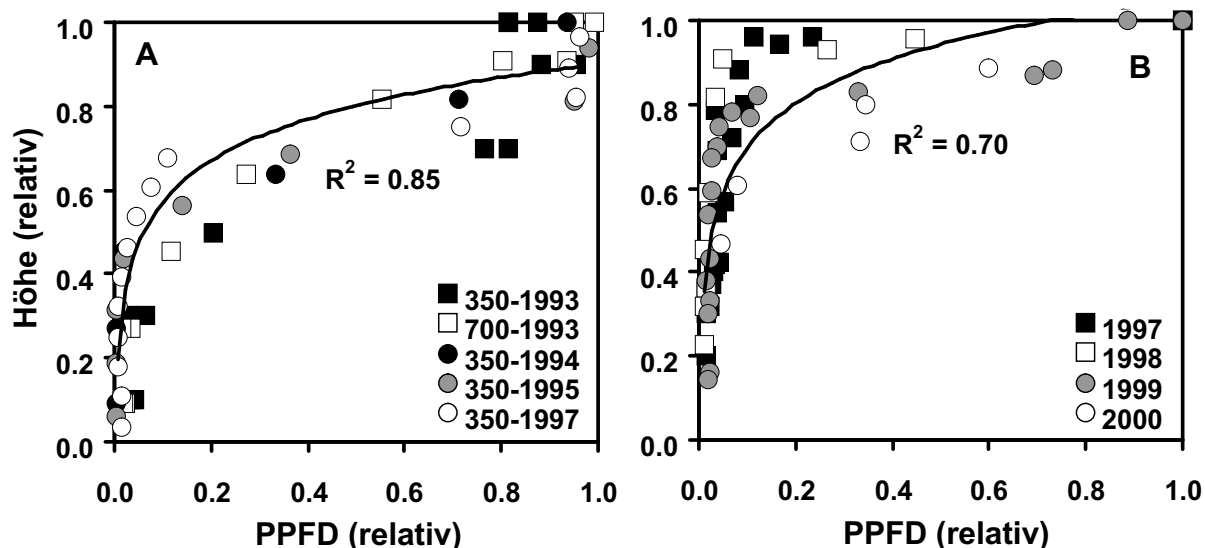


Abb. 3.35: Vergleich der einfallenden Strahlung (PPFD, relativ) in verschiedenen Höhen (relativ, Kronenspitze = 1.0) innerhalb von juvenilen Beständen (A, Versuchsreihe 1991-1993 und Freilandkontrollen von 1994 -1997) und in dem adulten Buchenbestand. (B, Botanischer Garten Berlin).

Die Strahlungsprofile des juvenilen und des adulten Buchenbestandes zeigten im obersten

Kronendrittel deutliche Unterschiede in der Lichtabschwächung. In den juvenilen Beständen wurde die einfallende Strahlung in den obersten Kronenschichten weniger abgeschwächt als in dem adulten Buchenbestand, in dem bereits im obersten Kronendrittel bis zu 90% der Strahlung absorbiert bzw. reflektiert wurde. In den juvenilen Beständen herrschte im obersten Kronendrittel eine geringere Blattdichte vor, da hier die Johannistriebe im Vergleich weniger Blätter ausbildeten (Abb. 3.35). Deshalb war in dem ersten Kronendrittel der juvenilen Bestände kein geschlossenes Blätterdach vorhanden. Diese Unterschiede des Lichtgenusses in den obersten Kronenschichten bestätigen die LMA-Profile (Kap. 3.5.2.3) der juvenilen und adulten Buchenbestände.

In dem adulten und in den juvenilen Buchenbeständen erreichten nur etwa 2 bis 3% der einfallenden Strahlung die Bodenoberfläche. Die Strahlungsprofile wiesen auf Unterschiede im Kronenaufbau und der Blattflächenverteilung zwischen den juvenilen und adulten Beständen hin; wobei jedoch das Ausmaß der Lichtabschwächung durch Absorption und Lichtstreuung in den jeweiligen Beständen bis zum Erreichen der Bodenoberfläche vergleichbar war.

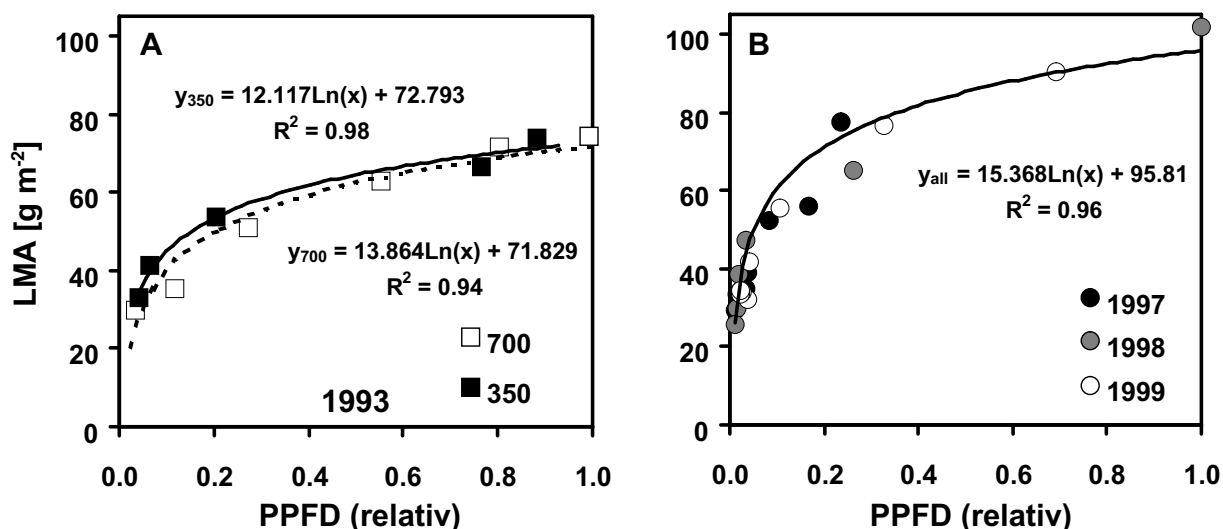


Abb. 3.36: Blattmasse pro Blattflächeneinheit (LMA, leaf mass per area) [g m^{-2}] in Abhängigkeit von der einfallenden Strahlung (PPFD, relativ= relativer Lichtgenuss, einfallende Strahlung über dem Bestand =1.0) in juvenilen Buchenbeständen (A) der Versuchsreihe 1991-1993 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und in dem adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem (B) von 1997 bis 1999.

Während das Strahlungsprofil innerhalb des Kronenraumes sehr variierte, konnte eine direkte Beziehung zwischen dem relativen Lichtgenuss der Blätter am jeweiligen Messpunkt, der aus der am jeweiligen Messpunkt ermittelten PPFD und der einfallenden PPFD über dem jeweiligen Bestand ermittelt wurde, und den LMA-Werten der Blätter aufgestellt werden (Abb. 3.36). Die LMA-Werte der Blätter in den verschiedenen Positionen im Kronenraum waren eng mit dem relativen Lichtgenuss am Standort gekoppelt. Sowohl in den juvenilen als auch in den adulten Beständen konnten über 94% der Variabilität der LMA-Werte anhand der Variabilität des relativen Lichtgenusses im Kronenraum erklärt werden. Diese modifikative Anpassung der Blätter

an den relativen Lichtgenuss wies zwischen den CO_2 -Konzentrationen keine signifikanten Unterschiede auf. Bei einer Lichtabschwächung bis zu 50% der einfallenden Strahlungsintensitäten fielen die LMA-Werte auf 87% (350; $\text{LMA}=12.12 \cdot \ln(\text{PPFD}_{\text{relativ}})+72.79$, $R^2=0.98$), 84% (700, $\text{LMA}=13.86 \cdot \ln(\text{PPFD}_{\text{relativ}})+71.83$, $R^2=0.94$) und 83% (adult, $\text{LMA}=15.37 \cdot \ln(\text{PPFD}_{\text{relativ}})+95.81$, $R^2=0.96$). Im Bereich der Lichtabschwächung $>80\%$ (relativer Lichtgenuss <0.2) der einfallenden Strahlung reagierten die Blätter auf die Lichtbedingungen sehr sensibel. Die LMA-Werte sanken in allen Beständen bis zu einem Lichtgenuss von 5-8% der einfallenden PPFD auf die Hälfte ihrer Blattmasse pro Blattflächeneinheit ab.

3.5.5 Beziehung zwischen PPFD und LAI in juvenilen Buchenbeständen

Im Kronenraum der juvenilen Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ wurden Profile der Strahlungsintensitäten der photosynthetisch-wirksamen Photonenflussdichte (PPFD [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) gemessen. Die PPFD, die den Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) von 400 bis 700 nm widerspiegelt, wurde durch die veränderte Bestandesstruktur bei erhöhter CO_2 -Konzentration beeinflusst. Die Lichtabschwächung in den Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ war eng an die Belaubungsdichte (LAI) gekoppelt. In der Versuchsreihe 1991-1993 betrug der Lichtdurchtritt durch das Kronendach, der direkt über dem Boden gemessen wurde, in dem Bestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ etwa 3%, in dem Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ 1.8% der einfallenden PPFD. Die von den Beständen reflektierte PPFD war in allen Beständen etwa gleich groß und lag zwischen 5-8% der einfallenden PPFD.

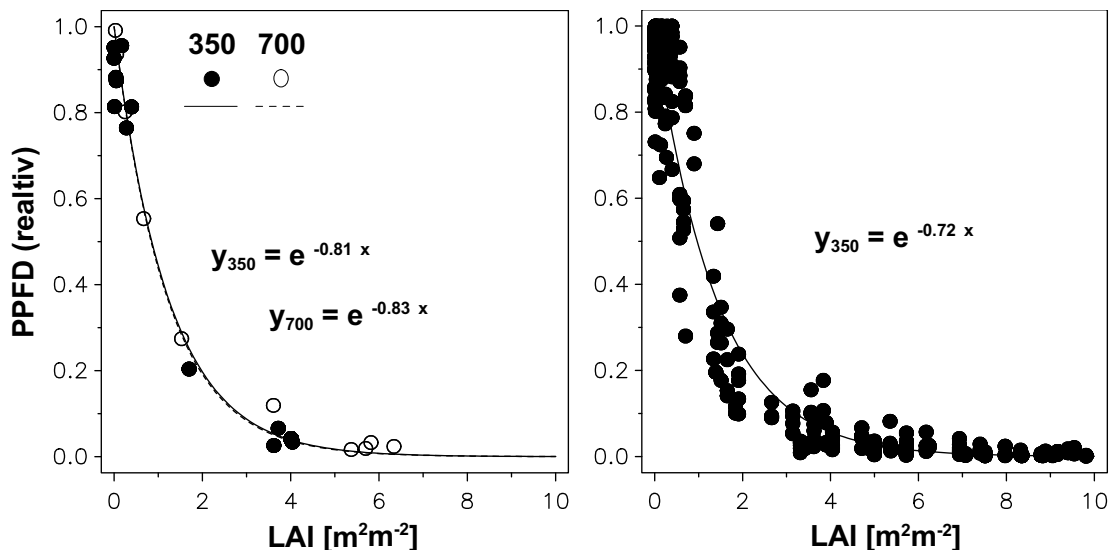


Abb. 3.37: Relative Abnahme der einfallenden PPFD (über dem Bestand einfallende PPFD= 1.0) in juvenilen Buchenbeständen in Abhängigkeit vom kumulativen Blattflächenindex A: Versuchsreihe 1991-1993 bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und B: unter Einbeziehung weiterer Messreihen von 1994, 1995 und 1997 in Freilandkontrollen.

Die Strahlungsabnahme innerhalb des Kronenraumes beschreibt die Abb. 3.37, A. Die Beziehung zwischen der vertikalen Blattflächenverteilung und den gemessenen Intensitäten der PPFD in den juvenilen Buchenbeständen am Ende der Versuchsreihe 1991-1993 wurde unter Anwendung des Lambert-Beerschen Gesetzes ($I = I_0 \cdot e^{(-k \cdot LAI)}$) in der von Monsi & Saeki (1953) abgewandelten Form (siehe Methodenteil) aufgestellt. Der Extinktionskoeffizient (k), der das Ausmaß des Lichtabfalls durch Lichtabsorption und Lichtstreuung im Bestand wiedergibt, lag in dem Bestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ bei 0.81 und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ bei 0.83. Demnach war die Strahlungsabschwächung in Beständen bei erhöhter CO_2 -Konzentration mit höheren LAI-Werten stärker, und der relative Lichtgenuss am Boden dieser Bestände geringer im Vergleich zu den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$.

Unter der Einbeziehung weiterer Messreihen an juvenilen Buchenbeständen des Freiland- es mit unterschiedlichen LAI-Werten aus den Versuchsjahren 1994, 1995 und 1997 wurde ein Extinktionskoeffizient (k) von 0.72 ermittelt (Abb. 3.37, B).

3.5.6 Blattstickstoff und LMA in juvenilen Buchenbeständen

Die Blattstickstoffgehalte pro Blattflächeneinheit (N_a) [g N m^{-2} Blattfläche] wurden für die verschiedenen Blatttypen des Kronenraumes der Buchenbestände in den drei Versuchsreihen bestimmt.

Bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ variierten die N_a -Werte für die Schatten - und Sonnenblätter um einen Faktor von 4.1 im Bereich von 0.43 g N m^{-2} (LMA=19 g TM m^{-2}) bis 1.75 g N m^{-2} (LMA=90 g m^{-2}). Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ streuten die N_a -Werte im gesamten Kronenraum um einen Faktor von bis zu 4.5. Der kleinste und größte Wert für N_a betrug 0.4 g N m^{-2} (LMA=22 g m^{-2}) und 1.81 g N m^{-2} (LMA=80 g m^{-2}). In allen Versuchsreihen waren die N_a -Werte linear mit den LMA-Werten korreliert (Abb. 3.38-3.40, $0.3 < R^2 < 0.91$). In der Versuchsreihe 1991-1993 nahmen die N_a -Werte bei beiden CO_2 -Konzentrationen vom zweiten zum dritten Versuchsjahr geringfügig um 10% ab. In der Versuchsreihe 1994-1999 stieg der Blattstickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit zunächst bei beiden CO_2 -Konzentrationen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr um 25% (350) bzw. 30% (700). Bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ blieben die N_a -Werte auf etwa gleichem Niveau und wiesen im sechsten Versuchsjahr ein Zunahme um 8% gegenüber dem ersten Versuchsjahr auf. Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ nahmen die N_a -Werte im fünften und sechsten Versuchsjahr deutlich ab. Im sechsten Versuchsjahr wies das Blätterdach der juvenilen Bestände bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ deutliche Symptome einer Mangelerkrankung auf. Die N_a -Werte waren gegenüber dem ersten Versuchsjahr um 29% verringert (Abb. 3.39, F) und wiesen nur etwa halbhoh Werte im Vergleich zum Kontrollbestand auf.

Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ wurden bei gegebenem LMA-Wert stets geringere N_a -Werte als bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ gemessen. Mit zunehmendem LMA um 10 g m^{-2} stieg der Blattstickstoffgehalt (N_a) bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ im Mittel um 0.219 g N m^{-2} und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ um 0.192 g N m^{-2} . Bei erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen sowohl die Sonnenblätter (LMA>50 g m^{-2}) als auch die Schattenblätter (LMA=20-40 g m^{-2}) der juvenilen Bestände geringere N_a -Gehalte gegenüber der Kontrolle bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ auf. Im Mittel über alle Versuchsjahre (1992 bis 2000) waren die N_a -Gehalte bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant um 13% verringert (Abb. 3.41, $P < 0.03$).

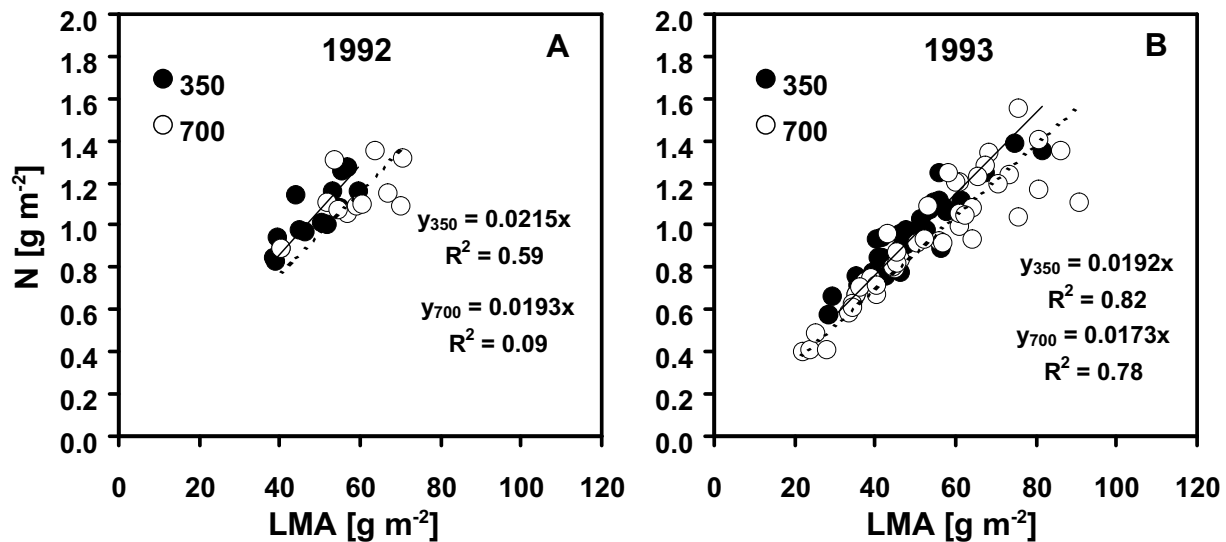


Abb. 3.38: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m⁻²] und LMA [g TM m⁻²] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 µmol mol⁻¹ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993.

Auch die Blattstickstoffgehalte (N_m) [g N g⁻¹ TM] bezogen auf die Masseneinheit variierten im Kronenraum der juvenilen Buchenbestände von Sonnen- zu Schattenblättern. Sie nahmen mit steigendem LMA signifikant ab ($y_{350} = -0.117 \cdot \text{LMA} + 27.67$ [mg N g⁻¹ TM], $y_{700} = -0.1087 \cdot \text{LMA} + 25.446$, $P < 0.001$) und sanken bei beiden CO₂-Konzentrationen von Sonnenblättern (LMA=60 g m⁻²) zu Schattenblättern (LMA=20 g m⁻²) im Mittel gleich stark um 19%.

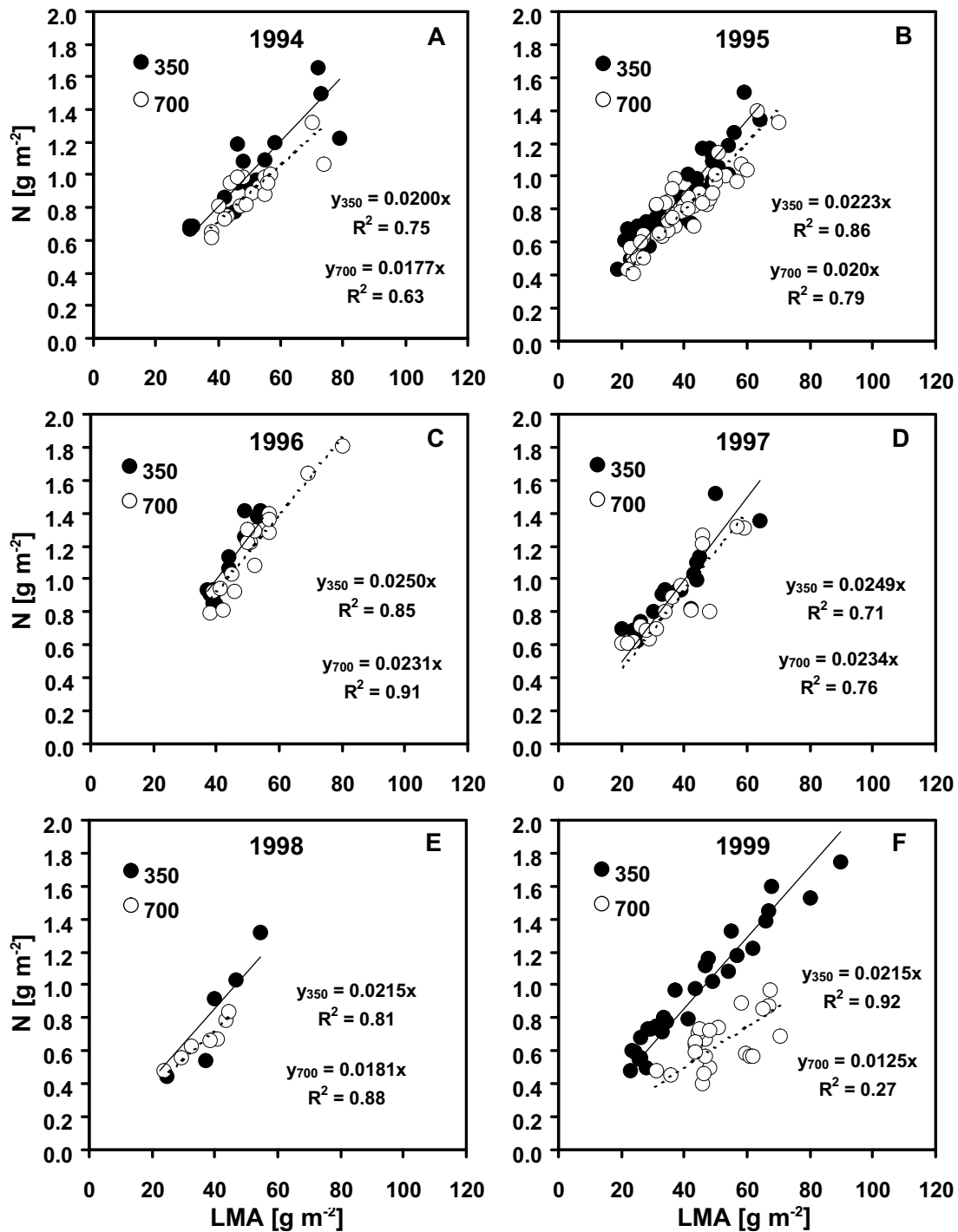


Abb. 3.39: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m^{-2}] und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der sechsjährigen Versuchsreihe 1994-1999.

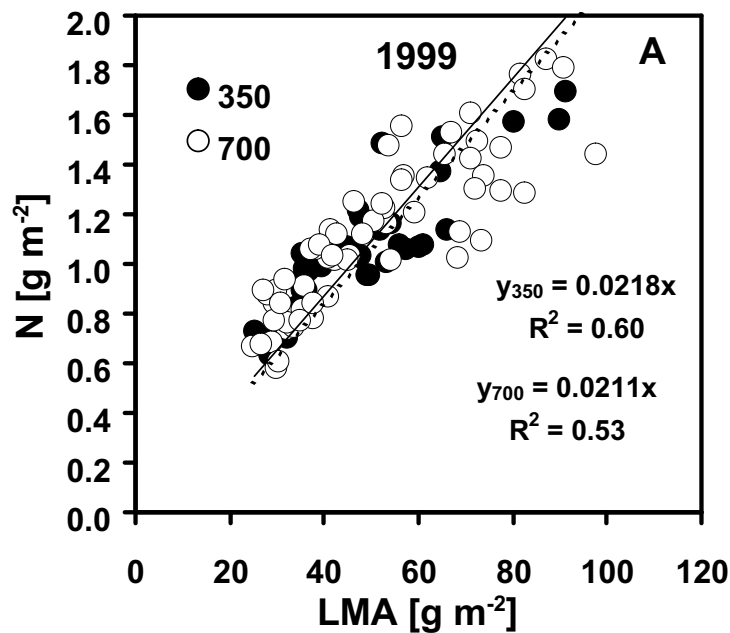


Abb. 3.40: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m^{-2}] und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1997-2000.

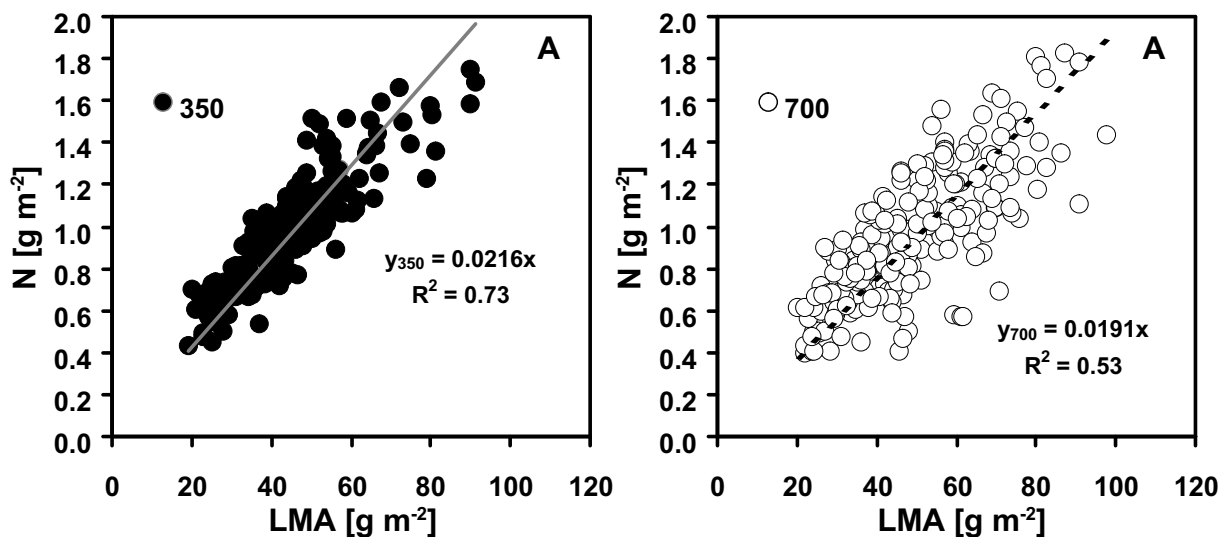


Abb. 3.41: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m^{-2}] und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum von juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (alle Daten aus den drei Versuchsreihen 1992-2000).

3.5.7 Blattstickstoff und LMA in adulten Buchenbeständen

Im Vergleich zu den Versuchsreihen mit juvenilen Buchenbeständen wurde die Variabilität der Blattstickstoffgehalte (N_a) [g m^{-2}] des Kronenraumes von verschiedenen adulten Buchenbeständen untersucht (s. Kap. 2.2 Abb. 2.1). Die Ergebnisse aus den Experimenten an juvenilen Beständen lassen sich auf adulte Buchenbestände übertragen.

In den Messungen im adulten Buchenbestand im Botanischen Garten Berlin von 1997 bis 2000 variierten die Blattstickstoffgehalte (N_a) [g m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum um einen Faktor von 3.9. Die höchsten und niedrigsten N_a -Werte betrugen $2.13 \pm 0.18 \text{ g N m}^{-2}$ ($\text{LMA} = 97 \pm 11 \text{ g m}^{-2}$) und $0.55 \pm 0.06 \text{ g N m}^{-2}$ ($\text{LMA} = 25 \pm 2 \text{ g m}^{-2}$). Die linearen Beziehungen zwischen N_a und LMA von 1997 bis 2000 zeigt Abb. 3.42.

In allen Untersuchungsjahren wiesen die Regressionsgeraden sehr hohe Werte für das Bestimmtheitsmaß (R^2) zwischen 0.84 (1998) bis 0.97 (1999) auf. Somit konnten 84 bis 96 % der Streuung der N_a -Werte über die Variation des LMA erklärt werden. Mit zunehmender Blattmasse pro Blattflächeneinheit um 10 g m^{-2} stieg der Blattstickstoffgehalt im Mittel um $0.212 \pm 0.029 \text{ g N m}^{-2}$.

Für denselben Zeitraum (1997 bis 2000) variierte der N_a -Wert im adulten Buchenbestand von Collelongo (Italien) um einen Faktor bis zu 4.9. Die höchsten und niedrigsten N_a -Werte betrugen $2.93 \pm 0.39 \text{ g N m}^{-2}$ ($\text{LMA} = 129 \pm 17 \text{ g m}^{-2}$) und $0.61 \pm 0.12 \text{ g N m}^{-2}$ ($\text{LMA} = 27 \pm 5 \text{ g m}^{-2}$). Die linearen Beziehungen zwischen N_a und LMA von 1997 bis 2000 zeigt Abb. 3.43. In allen Untersuchungsjahren konnten sehr hohe R^2 -Werte zwischen 0.88 (1999) und 0.94 (1997) nachgewiesen werden. Hier konnten 88 bis 94 % der Streuung der N_a -Werte über die Variation des LMA erklärt werden. Mit zunehmender Blattmasse um 10 g m^{-2} stieg der Blattstickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit im Mittel um $0.233 \pm 0.018 \text{ g N m}^{-2}$.

Im Jahr 2000 wurden Vergleichsmessungen hinsichtlich der Blattstickstoffgehalte im Kronenraum von adulten Buchenbeständen in Flecken-Zechlin (Brandenburg) und in Nancy (Frankreich) durchgeführt. Im Buchenbestand von Flecken-Zechlin variierte der N_a -Wert um einen Faktor von 3.4. In der Schattenkrone betrugen die Werte 0.54 g N m^{-2} ($\text{LMA} = 20 \text{ g m}^{-2}$) und in der Sonnenkrone 1.84 g N m^{-2} ($\text{LMA} = 77 \text{ g m}^{-2}$). Der Buchenbestand von Nancy wies N_a -Werte zwischen 0.87 g N m^{-2} ($\text{LMA} = 37 \text{ g m}^{-2}$) und 2.97 g N m^{-2} ($\text{LMA} = 112 \text{ g m}^{-2}$) auf, die sich zwischen Schatten- und Sonnenblättern um den Faktor 3.4 unterschieden. In beiden Buchenbeständen stieg mit zunehmender Blattmasse um 10 g m^{-2} der Blattstickstoffgehalt um 0.232 g N m^{-2} . Einzelblattuntersuchungen an zwei weiteren adulten Buchenbeständen in Pawigl (Italien) und am Monte Amiata (Italien) wiesen vergleichbare Blattstickstoffzunahmen bei steigendem LMA von 0.288 g N m^{-2} und von 0.271 g N m^{-2} auf (Abb. 3.44).

Die Blattstickstoffgehalte (N_m) [$\text{g N g}^{-1} \text{ TM}$] bezogen auf die Masseneinheit variierten ebenfalls im Kronenraum der adulten Buchenbestände von Sonnen- zu Schattenblättern und nahmen mit steigendem LMA signifikant ab ($y_{\text{Berlin}} = -0.049 \cdot \text{LMA} + 24.43 \text{ [mg N g}^{-1} \text{ TM]}$, $y_{\text{Collelongo}} = -0.01889 \cdot \text{LMA} + 24.912$, $P < 0.001$). Die N_m -Werte sanken von Sonnenblättern ($\text{LMA} = 60 \text{ g m}^{-2}$) zu Schattenblättern ($\text{LMA} = 20 \text{ g m}^{-2}$) im Mittel zwischen 3 bis 8%.

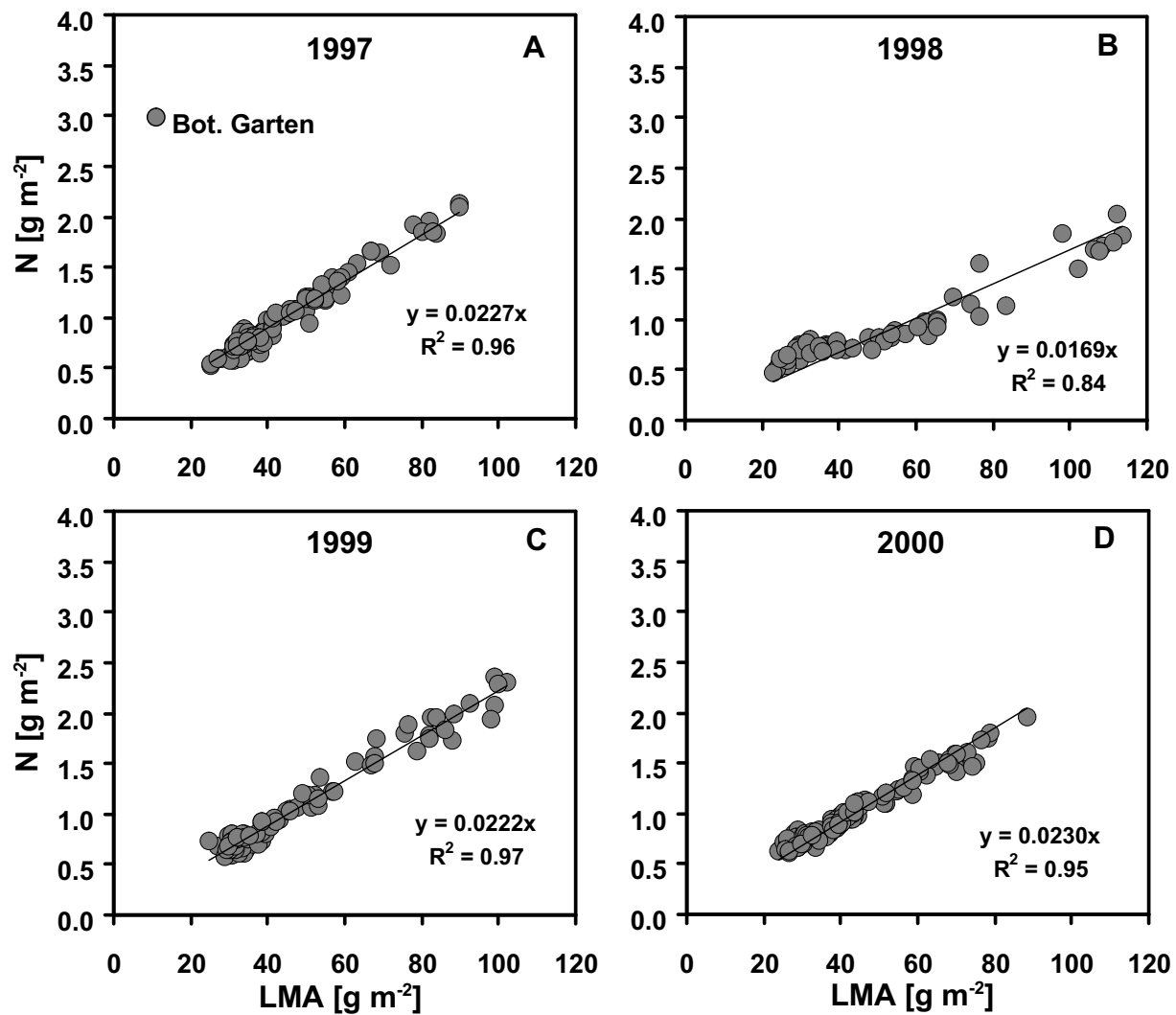


Abb. 3.42: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m^{-2}] und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum eines adulten Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin ($52^{\circ}28'N$, $13^{\circ}18' O$, 57 m über NN) in den Jahren 1997 bis 2000.

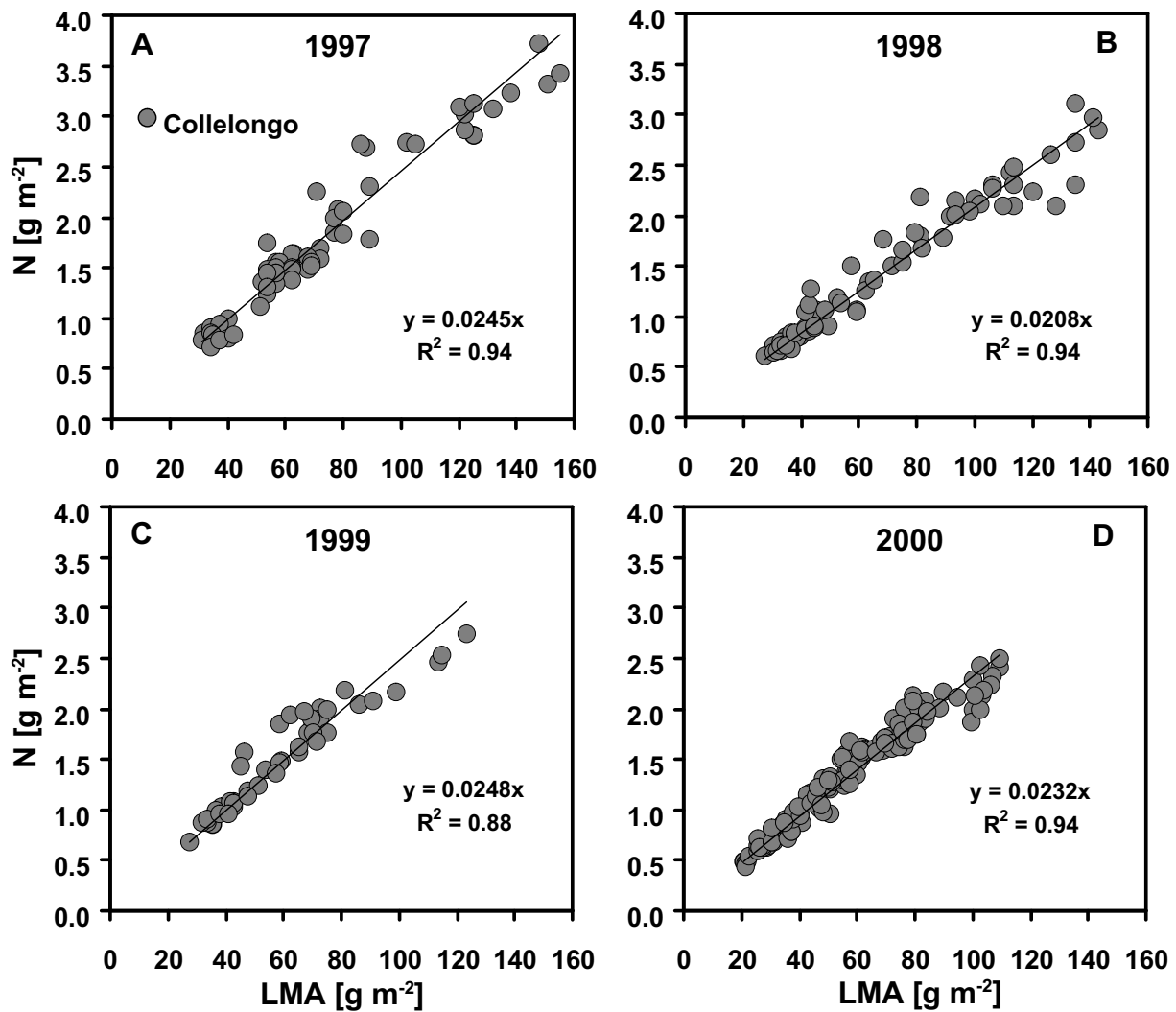


Abb. 3.43: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a [g N m^{-2}]) und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum eines adulten Buchenbestandes in Collelongo (Italien, $41^{\circ}52'N$, $13^{\circ}38'O$, 1560 m über NN) in den Jahren 1997 bis 2000.

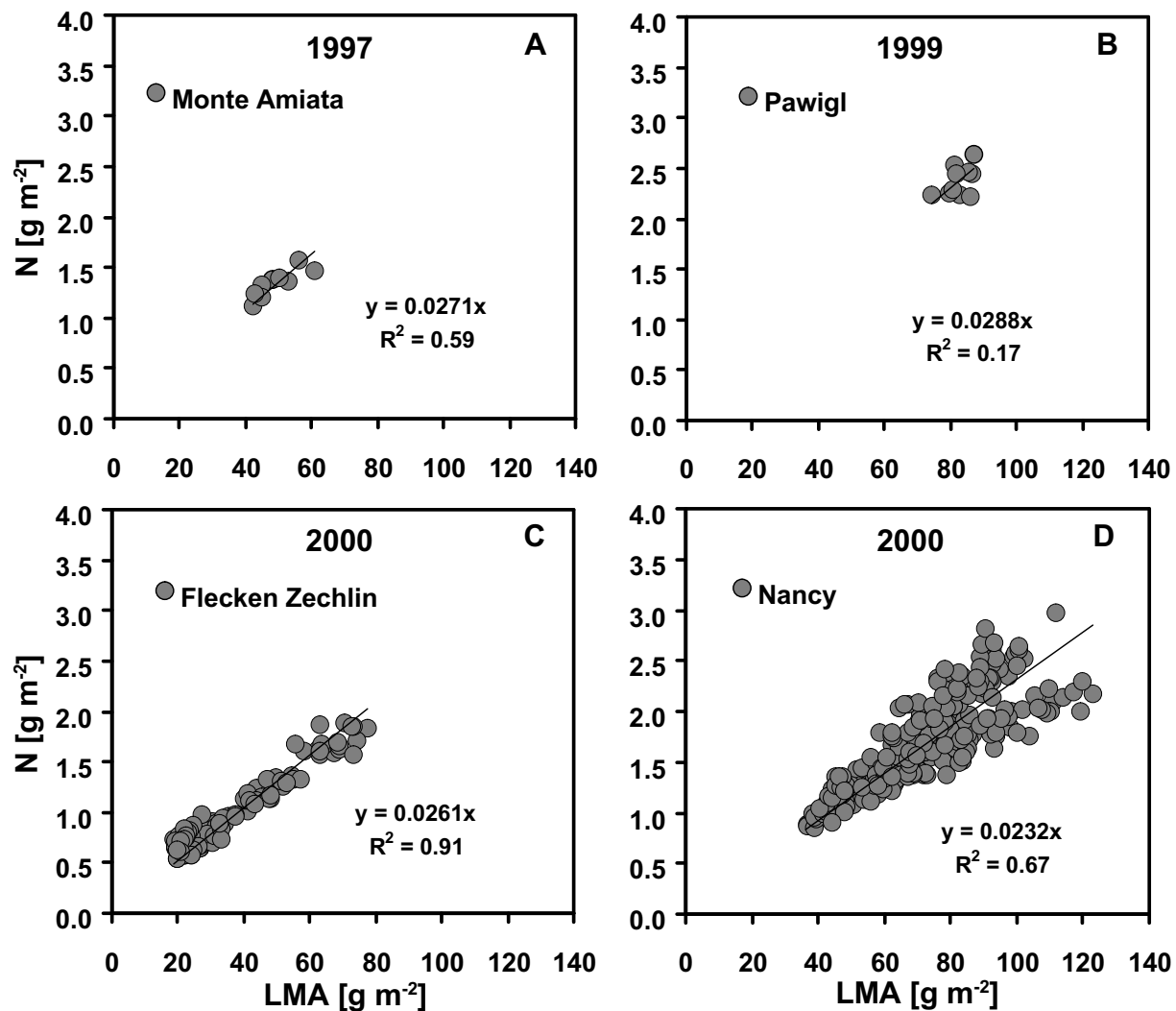


Abb. 3.44: Beziehung zwischen Blattstickstoff (N_a) [g N m^{-2}] und LMA [g TM m^{-2}] auf der Basis der Flächeneinheit im Kronenraum eines adulten Buchenbestandes in (A) Flecken-Zechlin (Brandenburg, $53^{\circ}10'N$, $12^{\circ}46'O$, 50 m über NN) und in (B) Nancy (Frankreich, $48^{\circ}50'N$, $6^{\circ}20'O$, 300 mm über NN) im Jahr 2000. Messungen an Einzelblättern von adulten Buchenbeständen wurden für die Standorte (C) Pawigl (Italien, $42^{\circ}37'N$, $11^{\circ}10'O$, 1400 mm über NN) im Jahr 1997 und für (D) Monte Amiata (Italien, $42.50^{\circ}N$, $11^{\circ}50'O$, 1600 m über NN) für das Jahr 1999 durchgeführt.

3.6 Phänologische Entwicklung der Buche

3.6.1 Austrieb und Blattentfaltung juveniler Buchenbestände

Der zeitliche Verlauf des Austriebes bzw. der Blattentfaltung in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ wurde anhand des Phänologischen Entwicklungsindex (PEI) für die Jahre 1992 bis 1998 grafisch dargestellt und mittels einer mathematischen Funktion (siehe Kap. 2.9.1) nachvollzogen (Abb. 3.45, Abb. 3.46). Für jedes Jahr wurde der Zeitpunkt a) für den Beginn des Austriebes b) des mittleren Austriebsgeschehens (PEI-Wert = 50%) und c) der vollständigen Blattentfaltung berechnet. Es konnten deutliche Zusammenhänge zwischen der phänologischen Entwicklung und dem Temperaturverlauf aufgezeigt werden (Tab. 3.13). Die erhöhte CO₂-Konzentration beeinflusste das Austriebsgeschehen bei der Buche weder positiv noch negativ.

Tab. 3.13: Phänologische Maßzahlen (Tag im Jahr) zum Beginn des Austriebes, zum Zeitpunkt des mittleren Phänologischen Index (PEI=50%) und zur vollständigen Blattentfaltung in juvenilen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach mehrjährigem Wachstum unter 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in Berlin-Dahlem. Angegeben sind die mittleren winterlichen Bodentemperaturen von November bis Mai (0-10 cm Bodentiefe) in den Beständen von 1992 bis 1998.

Jahr	Austriebs- beginn [Tag im Jahr]		PEI=50% [Tag im Jahr]		vollst. Blattentfaltung [Tag im Jahr]		Dauer des Austriebes [Tage]		T _{Boden} (Nov.-Mai) [°C]
	350	700	350	700	350	700	350	700	
1992	115	114	120	120	129	129	14	15	6.7
1993	113	113	116	117	123	123	10	10	6.9
1994	-	-	119	119	-	-	-	-	6.4
1995	114	114	119	120	128	129	14	15	6.6
1996	119	117	124	123	134	132	15	15	3.9
1997	120	119	124	122	130	129	11	10	5.3
1998	114	113	118	117	123	125	9	11	7.2
mittel	116±3	115±2	120±3	120±2	128±4	128±3	12±3	13±3	6.0±1.1

Von 1992-1998 variierten die Zeitpunkte für den Austriebsbeginn um 6 bis 7 Tage. Der früheste Austriebstermin wurde 1993 in den Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ am 113. Tag im Jahr (22. April) beobachtet und der späteste Termin 1996 am 119. (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) bzw. 117. (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) Tag im Jahr (28. bzw. 26. April).

Die Zeitpunkte für das mittlere Austriebsgeschehen variierten um 6 bis 8 Tage. Die frühesten Zeitpunkte wurden 1993 am 116. bzw. 117. Tag im Jahr (26. bzw. 27. April) beobachtet und die spätesten 1996 am 124. bzw. 123. Tag im Jahr (3. bzw. 2. Mai).

Die Zeitpunkte der vollständigen Blattentfaltung variierten um 9 bis 11 Tage. Sie fanden frühestens für beide CO₂-Konzentrationen am 123. Tag im Jahr (2. Mai) 1993 und spätestens am 132. (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) bzw. am 134. (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) Tag im Jahr (11. bzw. 13. Mai)

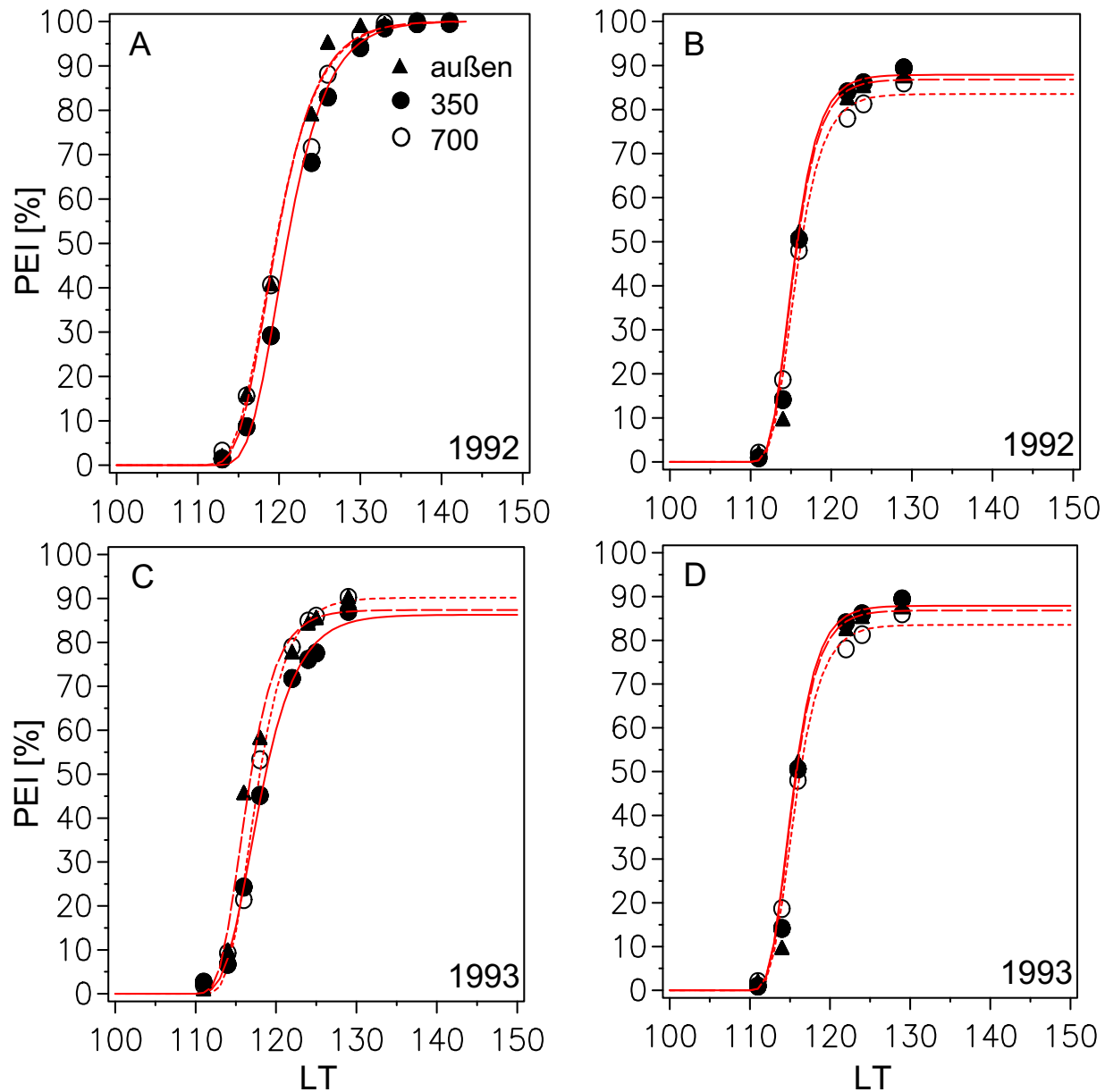


Abb. 3.45: Phänologischer Entwicklungindex (PEI) [%] des Knospenaustriebes und der Blättentfaltung der juvenilen Buchen bei 350 (durchgezogene Linie), 700 (kurz gestrichelte Linie) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und im Freiland (außen, lang gestrichelte Linie) in der Versuchsreihe 1991-1993 (A,B und C,D sind Parallelversuche) am Standort Berlin-Dahlem.

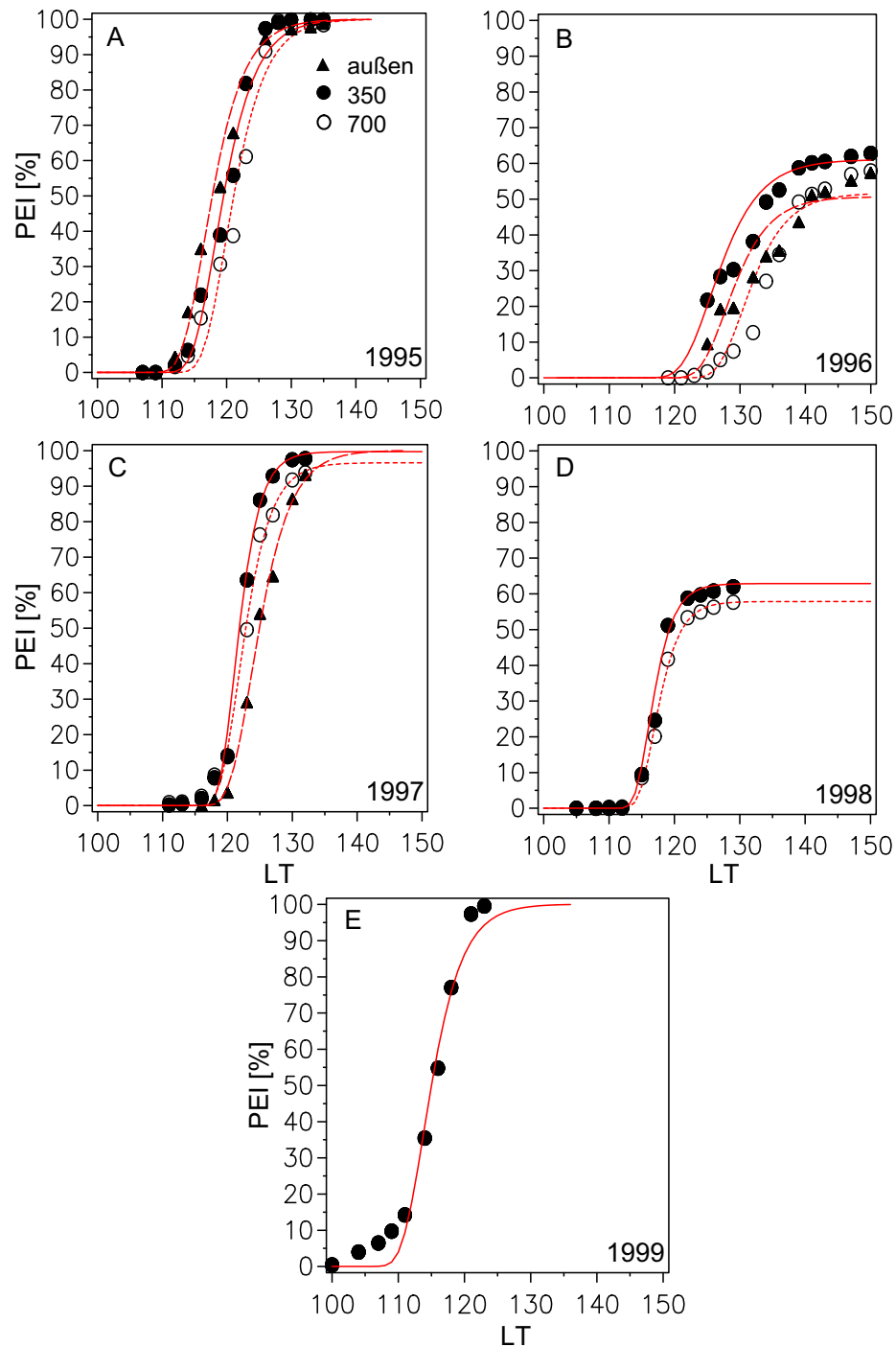


Abb. 3.46: Phänologischer Entwicklungsindex (PEI) [%] des Knospenaustriebes und der Blattentfaltung der juvenilen Buchen bei 350 (durchgezogene Linie), 700 (kurz gestrichelte Linie) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und im Freiland (außen, lang gestrichelte Linie) in der Versuchsreihe 1994-1999 am Standort Berlin-Dahlem.

1996 statt. In den Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 waren die Zeiträume zwischen dem Beginn des Austriebs und der vollständigen Blattentfaltung nahezu identisch. Im Mittel betrug dieser Zeitraum 12 Tage bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und 13 Tage bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Der Austriebstermin war in einem hohen Maße von dem winterlichen Temperaturverlauf des Zeitraumes November bis Mai vor Beginn des Austriebs abhängig (Abb. 3.47). Eine enge Korrelation ($R^2=0.8$) der mittleren Austriebszeitpunkte (PEI- Wert = 50%) konnte mit Hilfe der mittleren Bodentemperaturen (0-10 cm Bodentiefe) von November bis Mai erzielt werden. Die lineare Regressionsgleichung ($y=-2.1 \cdot T_{\text{Boden}}(\text{Nov.-Mai})+132.7$, $R^2=0.8$) macht deutlich, dass bei einem Temperaturanstieg um 1°C der Austrieb (Tag im Jahr) um 2 Tage früher zu erwarten ist, was eine Verlängerung der Vegetationsperiode um 2 Tage je 1°C Temperaturanstieg zur Folge hat.

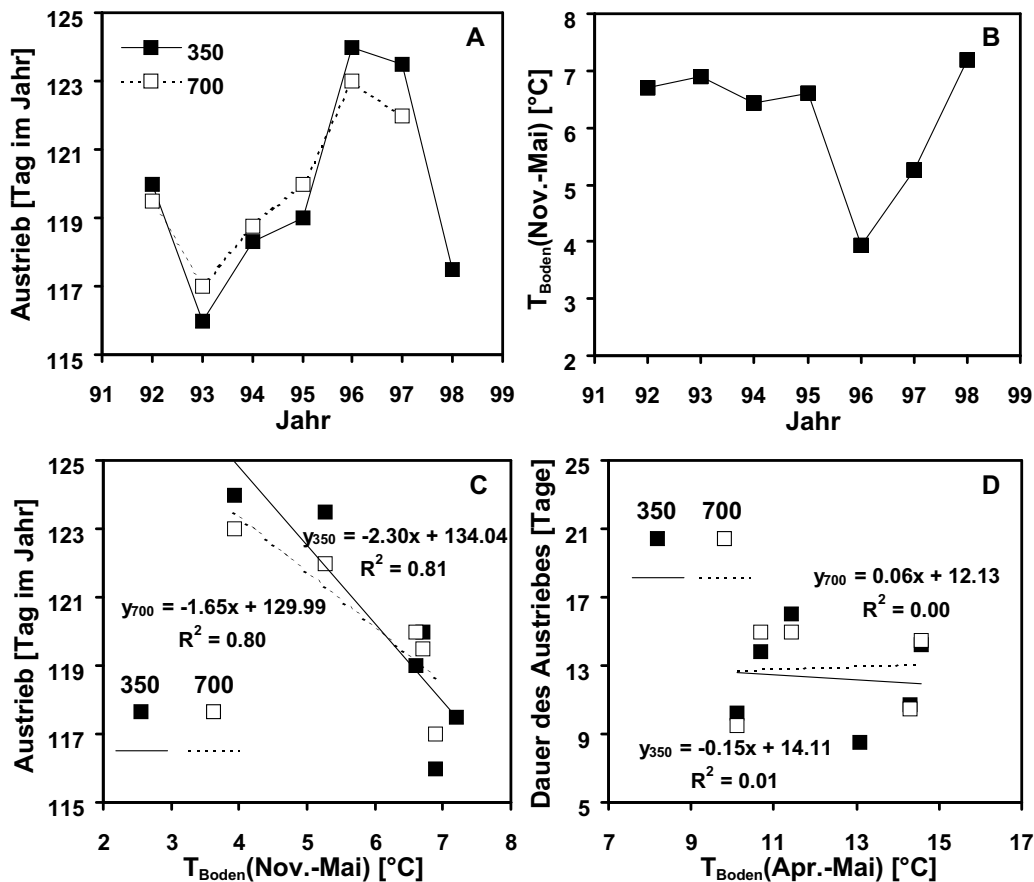


Abb. 3.47: Variation des Austriebstermins (A) und der mittleren Bodentemperatur (B) von 1992 bis 1998, die Abhängigkeit des Austriebstermines der Buche (*Fagus sylvatica* L.) von der Temperatur (C) und die Beziehung zwischen der Dauer des Austriebs und der Temperatur. Angegeben sind die mittleren winterlichen Bodentemperaturen (0-10 cm Bodentiefe) von November bis Mai und die Temperaturen von April bis Mai in den Beständen von 1992 bis 1998.

3.6.2 Blattfall der Buche

Die Variabilität des Laubfalles in juvenilen Buchenbeständen wurde anhand der Eintrittsdaten des Beginns des Laubfalles mit Hilfe einer logistischen Funktion beschrieben. Wie aus Abb. 3.48 hervorgeht, variiert der Beginn des Laubfalles von Jahr zu Jahr um maximal 26 Tage (350) und 23 Tage (700). Der Verlauf des Laubfalles war in den juvenilen Buchenbeständen für beide CO₂-Konzentrationen nahezu identisch (Tab. 3.14). Der mittlere Zeitpunkt für den Beginn des Laubfalles wurde auf den 295. Tag im Jahr bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und auf 296. Tag im Jahr bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ datiert. Die Spannweite von Beginn bis zum vollständigem Laubfall betrug über den gesamten Versuchszeitraum im Mittel 27 Tage (350) bzw. 23 Tage (700).

Tab. 3.14: Zeitpunkte des Laubfalles (Tag im Jahr), Länge der Vegetationsperiode (Zeitraum zwischen Austrieb, Phänologischer Index: PEI=50%, und Beginn des Laubfalles) und mittlere Bodentemperatur (0-10 cm Tiefe) von Mai bis September in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ von 1992 bis 1999.

Jahr	Laubfallbeginn [Tag im Jahr]		Vegetationsperiode [Tage] PEI=50% - Laubfallbeginn		T _{Boden} (Mai-Sept.) [°C]
	350	700	350	700	
1992	301	304	181	185	19.3
1993	-	-	-	-	15.7
1994	297	294	178	175	17.7
1995	-	-	-	-	15.9
1996	293	296	169	173	16.0
1997	305	304	182	182	17.2
1998	279	281	162	164	15.4
1999	296	292	176	172	18.4
mittel	295±9	295±9	174±8	175±8	16.9±1.4

Die Beziehung zwischen dem Beginn des Laubfalles und der Temperatur wurde anhand der mittleren Bodentemperaturen (0-10 cm) von Mai bis September (Abb. 3.49) hergestellt. Während die mittlere Bodentemperatur im September (nicht dargestellt) nur wenig ausschlaggebend für den Termin des Laubfalles ($R^2 < 0.2$) war, zeigte die mittlere Bodentemperatur über die gesamte Vegetationsperiode eine etwas engere Beziehung (350: $R^2 = 0.37$, 700: $R^2 = 0.48$) hierfür. Anhand der Bodentemperatur (0-10 cm) von Mai bis September konnte bis zu 48% der Variation des zeitlichen Ablaufs des Laubfalles erklärt werden. Je höher die mittlere Temperatur innerhalb der Vegetationsperiode (Mai-September) lag, desto später begann der Laubfall. Eine Erhöhung der mittleren Temperatur um 1 °C während der Vegetationsperiode führte zu einer Verschiebung des Laubfalles um 3.5 (350) bzw. um 4.2 (700) Tage.

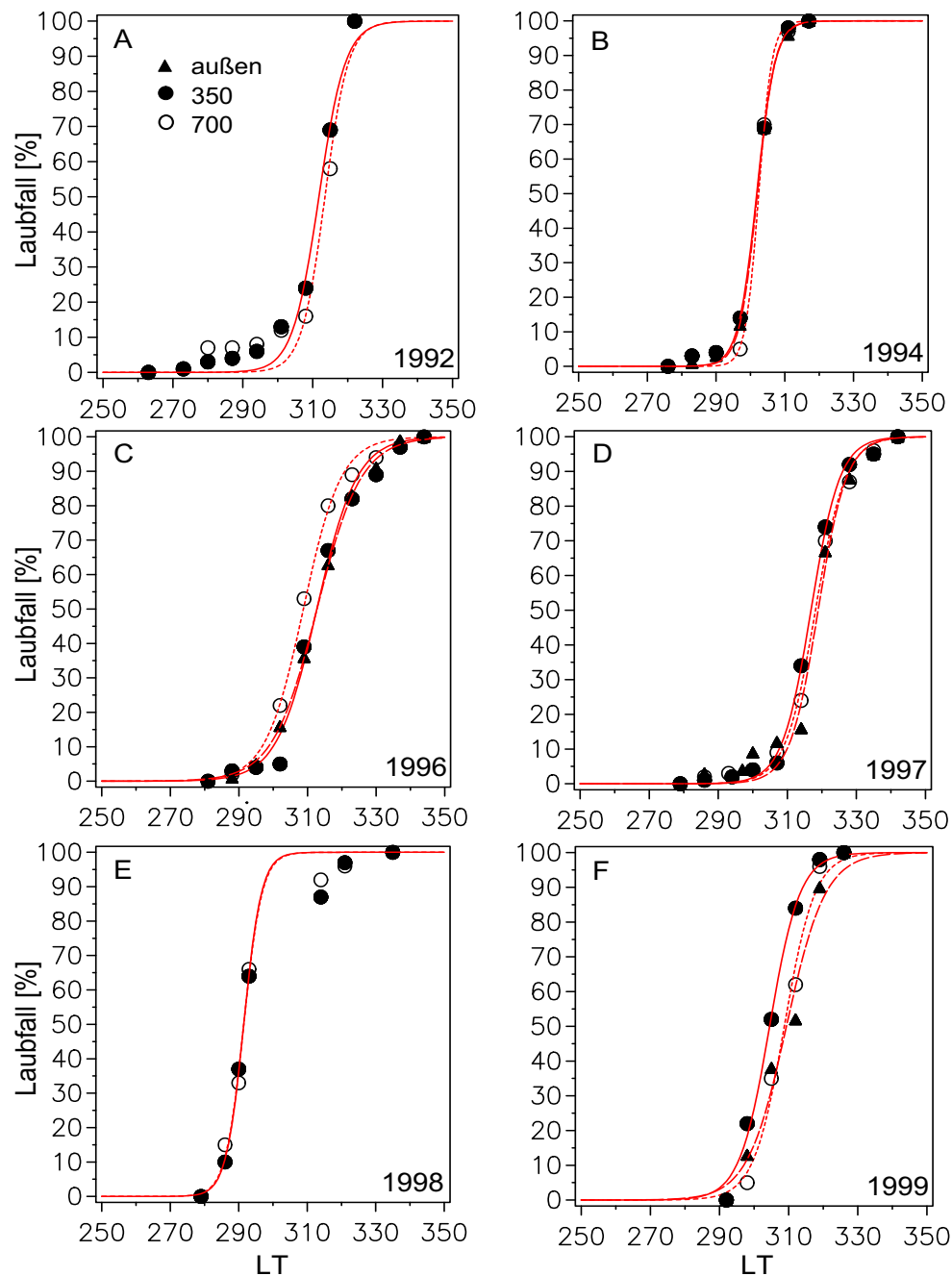


Abb. 3.48: Variabilität des Laubfalles in juvenilen Buchenbeständen bei 350 (durchgezogene Linie), 700 (kurz gestrichelte Linie) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und im Freiland (außen, lang gestrichelte Linie) in den Versuchsreihen 1991-1993 (A), 1994 - 1999 (B-E) und 1997 - 2000 (F). Dargestellt sind die prozentualen Anteile der bis zum Jahresende gefallenen Laubmassen am Tag des Jahres (Tag im Jahr, LT), an dessen Verlauf eine logistische Funktion angepasst wurde.

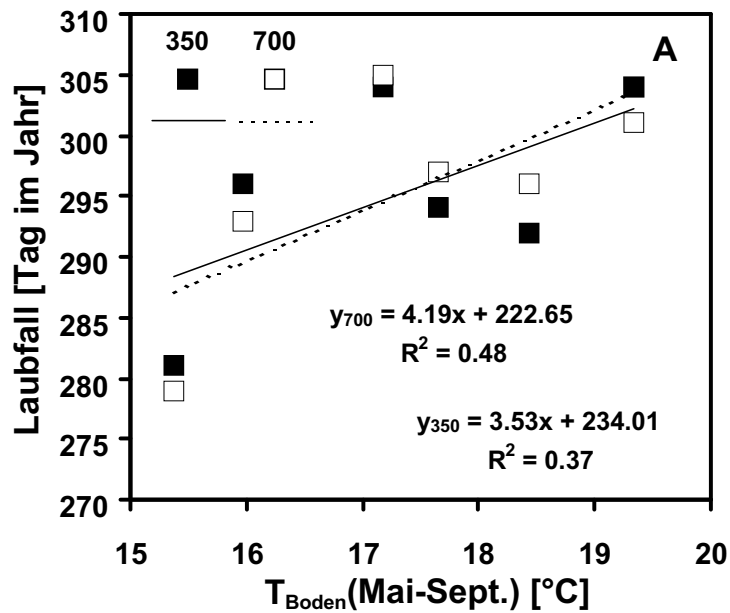


Abb. 3.49: Beziehung zwischen dem Zeitpunkt [Tag im Jahr] des Laubfalles (Beginn des Laubfalles) und der mittleren Bodentemperatur [C°] (0-10 cm Tiefe) innerhalb der Vegetationsperiode von Mai bis September in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Die Daten stammen aus allen Versuchsreihen von 1992 bis 1999.

3.6.3 Länge der Vegetationsperiode juveniler Buchenbestände

Die Länge der Vegetationsperiode, die aus dem Zeitraum zwischen Blattaustrieb (PEI=50%) und herbstlichem Laubfall (Beginn) bestimmt wurde, betrug im Mittel ($n=6$) 174 ± 8 Tage bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und 175 ± 8 Tage bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Tab. 3.14). Sie war für beide CO_2 -Konzentrationen gleich lang.

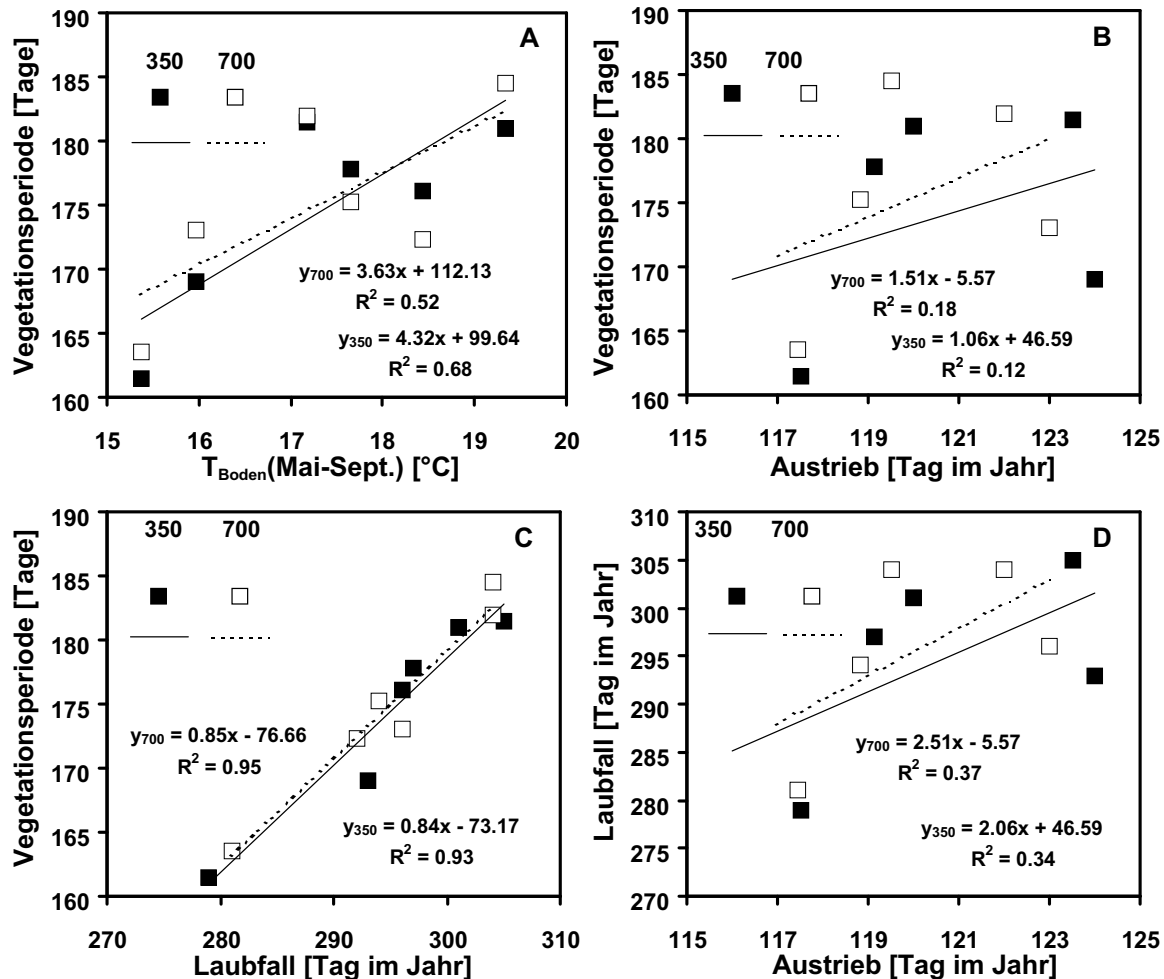


Abb. 3.50: Beziehung zwischen Länge der Vegetationsperiode (Dauer zwischen dem Austriebszeitpunkt, PEI=50% und Beginn des Laubfalles) [Tage] und (A) der mittleren Bodentemperatur (0-10 cm Tiefe) von Mai bis September [$^{\circ}\text{C}$], (B) dem Austriebszeitpunkt [Tag im Jahr], (C) dem Zeitpunkt des Laubfallbeginns [Tag im Jahr] und (D) Beziehung zwischen den Zeitpunkten des Austriebs [Tag im Jahr] und des Laubfalles [Tag im Jahr] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ von 1992 bis 1998.

Ein Zusammenhang zwischen den Zeitpunkten des Austriebs und des Laubfalles eines jeden Jahres bestand. In den Jahren, in denen der Blattaustrieb früh erfolgte, konnte ebenfalls ein

früher Termin für den Beginn des Laubfalles festgestellt werden (Abb. 3.50 D). Es zeigte sich, dass für die Dauer der Vegetationsperiode nicht nur der Blattaustriebstermin, sondern auch der Zeitpunkt für den Beginn des Laubfalles entscheidend war. Während die Länge der Vegetationsperiode nicht sehr eng mit dem Austriebstermin korreliert war (Abb. 3.50 B) wies die Länge der Vegetationsperiode eine hohe Korrelation mit dem Zeitpunkt des Laubfalles auf (Abb. 3.50 C, $R^2 > 0.9$). Weiterhin wurde eine enge Beziehung zwischen der Dauer der Vegetationsperiode und der mittleren Temperatur nachgewiesen. Mit steigender Bodentemperatur um 1°C verlängerte sich die Vegetationsperiode um 3.6 Tage (350) bzw. um 4.4 Tage (700). Diese Abhängigkeit befand sich somit in der gleichen Größenordnung wie die Temperaturabhängigkeit des Laubfalltermines (Abb. 3.50 A).

3.7 Ergebnisse der Chemischen Analysen

3.7.1 Kohlenstoffgehalte in den Blättern juveniler und adulter Buchen

Die Kohlenstoffgehalte der Blätter, die sowohl auf die Blattmasse (C_m) [$\text{mg g}^{-1} \text{ TM}$] als auch auf die Blattfläche (C_A) [g m^{-2}] bezogen wurden, sind für die juvenilen Buchenbestände bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ aus drei Versuchsreihen von 1992 bis 1999 und für die adulten Buchenbestände von 1997 bis 2000 in Tab. 3.15 zusammengefasst.

In den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ waren die Kohlenstoffgehalte der Blätter in allen Versuchsreihen nahezu gleich groß. Die C_m -Gehalte [$\text{mg C g}^{-1} \text{ TM}$] wiesen zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen keine signifikanten Unterschiede auf ($0.06 < P < 0.85$, TTest). Eine Ausnahme bildeten die Kohlenstoffgehalte der Buchenblätter bei erhöhter CO_2 -Konzentration aus dem sechsten Jahr der Versuchsreihe 1994-1999. Hier fielen die C_m -Gehalte signifikant niedriger aus als die C_m -Gehalte des Kontrollbestandes bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die C_m -Gehalte der Buchenblätter, die über alle Versuchsjahre gemittelt wurden (Tab. 3.15), betrugen 472 ± 15 bzw. $470 \pm 1.5 \text{ mg C g}^{-1} \text{ TM}$ bei 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$.

Auch die mittleren C_A -Gehalte [g C m^{-2}] wiesen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gehalten bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ auf. Eine Ausnahme bildeten die Ergebnisse in den Jahren 1992 und 1996. In beiden Jahren waren die C_A -Gehalte bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ im Vergleich zu $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ größer. Die mittleren C_A -Gehalte über den gesamten Versuchszeitraum von 1992-1999 betrugen 20.7 ± 5.9 bzw. $22.4 \pm 5.8 \text{ g C m}^{-2}$ bei 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$.

Die Kohlenstoffgehalte der Blätter aus juvenilen Buchenbeständen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und Blättern des 100-jährigen Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin-Dahlem waren gleich groß. Zwischen den C_m -Gehalten waren in allen Versuchsjahren keine signifikanten Unterschiede nachweisbar ($P > 0.14$, TTest). Auch die C_A -Gehalte wiesen nur im Jahr 1997 signifikante Unterschiede auf und waren in den Versuchsjahren 1998 und 1999 zwischen den juvenilen und adulten Buchenbeständen gleich groß. Die mittleren C_m -Gehalte in den Buchenblättern des adulten Buchenbestandes in Berlin-Dahlem betrugen $480 \pm 13 \text{ mg C g}^{-1}$ und die mittleren C_A -Gehalte lagen bei $22.4 \pm 10 \text{ g C m}^{-2}$. Auch der adulte Buchenbestand in Flecken-Zechlin wies mit $477 \pm 12 \text{ mg C g}^{-1}$ bzw. $18.1 \pm 7.8 \text{ g C m}^{-2}$ vergleichbare C_m - bzw. C_A -Gehalte auf (Tab.

Tab. 3.15: Kohlenstoffgehalte von Buchenblättern, bezogen auf die Einheit Blattmasse (C_m) [mg C g^{-1} TM] und auf die Einheit Blattfläche (C_A) [g C m^{-2}] aus den juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den drei Versuchsreihen 1991 bis 1999 und aus den adulten Buchenbeständen in Berlin (Botanischer Garten Berlin-Dahlem), in Collelongo (Italien), in Flecken-Zechlin (Brandenburg) und in Nancy (Frankreich) von 1997 bis 2000. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n) sowie das Signifikanzniveau (P, TTest).

Jahr	CO ₂	C _m [mg C g ⁻¹ TM]				C _A [g C m ⁻²]			
		$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
Versuchsreihe 1991-1993									
1992	350	483.4	±14.0	13	0.059	23.5	± 3.4	13	0.013
	700	492.8	± 9.2	12		28.2	± 5.0	12	
1993	350	447.1	±25.0	24	0.849	22.9	± 6.0	24	0.197
	700	445.9	±21.7	30		25.3	± 7.8	31	
Versuchsreihe 1994-1999									
1994	350	461.0	±19.7	16	0.821	23.1	± 6.6	16	0.916
	700	462.5	±18.2	18		23.3	± 4.8	18	
1995	350	473.7	±20.6	43	0.204	17.3	± 6.3	43	0.349
	700	468.9	±13.1	42		18.5	± 5.6	42	
1996	350	457.8	± 9.7	14	0.676	20.3	± 3.1	14	0.039
	700	459.7	±14.3	16		23.8	± 5.5	16	
1997	350	478.7	±11.1	18	0.476	17.2	± 5.6	18	0.880
	700	481.3	± 9.8	16		17.5	± 5.9	16	
1998	350	478.1	±10.5	5	0.339	19.5	± 5.6	5	0.417
	700	470.0	±17.4	7		17.0	± 3.7	7	
1999	350	480.5	±10.8	28	0.000	21.0	± 8.6	28	0.174
	700	462.0	± 8.2	22		23.7	± 5.0	22	
Versuchsreihe 1997-2000									
1999	350	486.6	± 9.7	50	0.201	21.4	± 7.5	50	0.071
	700	482.9	±19.7	64		24.1	± 8.5	64	
Adulte Buchenbestände 1997-2000									
1997	Berlin	483.6	±18.4	91	0.139	21.6	± 8.0	91	0.009
1998	Berlin	479.3	±13.6	60	0.827	24.8	±13.7	60	0.115
1999	Berlin	482.5	±10.4	90	0.377	23.1	±10.6	90	0.308
2000	Berlin	474.4	± 8.2	121		20.3	± 7.5	121	
1997	Collelongo	489.4	±15.2	60	0.039	35.7	±17.0	60	0.000
1998	Collelongo	486.3	±20.8	68	0.025	34.2	±17.8	68	0.001
1999	Collelongo	482.1	± 7.5	45	0.769	28.9	±11.1	45	0.004
2000	Collelongo	478.4	±11.8	124	0.002	27.6	±11.9	124	0.000
2000	F.-Zechlin	477.2	±12.5	105	0.048	18.1	± 7.8	105	0.036
2000	Nancy	484.6	±13.6	298	0.000	34.8	± 9.4	298	0.000

3.15).

Im Vergleich waren die mittleren C_m -Gehalte aus den adulten Buchenbeständen in Italien (Collelongo) und Frankreich (Nancy) von 1997 bis 2000 zu den C_m -Gehalten des adulten Bestandes in Berlin mit $484 \pm 14 \text{ mg C g}^{-1} \text{ TM}$ (Collelongo) und $485 \pm 14 \text{ mg C g}^{-1} \text{ TM}$ (Nancy) nur unwesentlich höher. Dagegen waren die C_A -Gehalte in Collelongo und Nancy im Vergleich zu Berlin deutlich größer. Hier waren die C_A -Gehalte mit $31.6 \pm 14.5 \text{ g C m}^{-2}$ (Collelongo) und mit $34.8 \pm 9.4 \text{ g C m}^{-2}$ in allen Untersuchungsjahren signifikant größer.

Bei der Betrachtung der Kohlenstoffgehalte der Buchenblätter muss beachtet werden, dass die C-Gehalte der Buchenblätter beider Bezugsgrößen in verschiedenen Schichten des Kronenraumes in Abhängigkeit vom relativen Lichtgenuss variierten.

3.7.2 Kohlenstoffgehalte im Stamm, Ast und Wurzeln juveniler Buchen

Die Ergebnisse der chemischen Analysen der Pflanzensubstanz juveniler Buchen aus der Versuchsreihe 1991-1993 wiesen hinsichtlich der CO_2 -Konzentration keine signifikanten Unterschiede in den Kohlenstoffgehalten auf. Die mittleren prozentualen Kohlenstoffanteile an der Pflanzentrockenmasse betrugen $46.1 \pm 1.3\%$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und $46.3 \pm 1.2\%$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$.

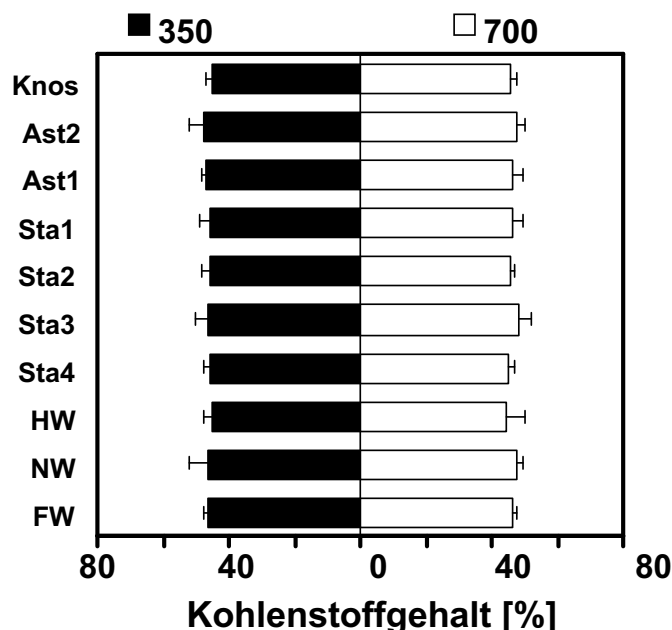


Abb. 3.51: Prozentuale Kohlenstoffgehalte (C) [%] in verschiedenen Organen (Knospen: Knos; Ästen 1. Ordnung und 2. Ordnung: Ast1, Ast2; ein-, zwei-, drei- und vierjährige Stammsegmente: Sta1, Sta2, Sta3, Sta4; sowie in Haupt-, Neben- und Feinwurzeln: HW, NW, FW) der Buche nach drei-jährigem Wachstum bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ in der Versuchsreihe 1991-1993. Angegeben sind die Medianwerte $n=6$ und die Variationsbreite.

In der Versuchsreihe 1994-1999 waren die Kohlenstoffgehalte des Buchenholzes nach sechsjähriger CO₂-Begasung bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ebenfalls nicht signifikant verschieden ($P > 0.7$, $n=12$, TTest). Die prozentualen Kohlenstoffgehalte betrugen $46.6 \pm 2.3\%$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und $46.8 \pm 1.4\%$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

3.7.3 Stickstoffgehalte in den Blättern juveniler und adulter Buchen

Die Stickstoffgehalte, die sowohl auf die Blattmasse (N_m) [mg N g^{-1} TM] als auch auf die Blattfläche (N_a) [g N m^{-2}] bezogen wurden, sind für die juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ aus drei Versuchsreihen von 1992 bis 1999 und für die adulten Buchenbestände von 1997 bis 2000 in Tab. 3.16 zusammengefasst.

In den juvenilen Buchenbeständen waren die Stickstoffgehalte (N_m) der Blätter bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ gegenüber den N_m -Gehalten bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in allen Versuchsreihen erniedrigt. Die N_m -Gehalte wiesen zwischen den CO₂-Wachstumskonzentrationen signifikante Unterschiede auf ($P < 0.05$, TTest). In den Jahren 1997 und 1998 (Versuchsreihe 1994-1999) und im Jahr 1999 (Versuchsreihe 1997-2000) waren die N_m -Gehalte der Buchenblätter bei erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber der Kontrolle bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ geringer, jedoch waren diese Unterschiede nicht signifikant. Diese Unterschiede lassen sich nicht durch den Verdünnungseffekt aufgrund der erhöhten TNC-Gehalte in den Blättern, die unter erhöhter CO₂-Konzentration gewachsen waren, erklären (vgl. Kapitel 3.7.7.1). Die Stickstoffgehalte (N_m) der Buchenblätter in den juvenilen Beständen, die über alle Versuchsjahre gemittelt wurden, betrugen 22.5 ± 2.7 bzw. 19.8 ± 2.5 mg N g^{-1} TM bei 350 bzw. 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Somit fielen die mittleren N_m -Gehalte in den Blättern bei erhöhter CO₂-Konzentration um 12% ab.

Im Gegensatz dazu waren die mittleren N_a -Gehalte [g N m^{-2}] bei den CO₂-Wachstumskonzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nicht signifikant verschieden ($P > 0.16$, TTest). Eine Ausnahme bildeten die Ergebnisse in den Jahren 1999. Während der sechsten Vegetationsperiode in der Versuchsreihe 1994-1999 fielen die Stickstoffgehalte der Blätter bei erhöhter CO₂-Konzentration stark ab. Zu diesem Zeitpunkt wiesen die Blätter bei erhöhter CO₂-Konzentration deutliche Mangelercheinungen (Gelbfärbung) auf. Auch die erhöhten Werte des C/N-Verhältnisses zeigten deutliche Veränderungen, die auf einen Stickstoffmangel in den Blättern hinwiesen (Tab. 3.18). Die N_a -Gehalte, die über den gesamten Versuchszeitraum von 1992-1999 gemittelt wurden, betrugen 0.96 ± 0.26 bzw. 0.92 ± 0.22 g N m^{-2} bei 350 bzw. 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

Im Vergleich zu den Stickstoffgehalten der Blätter aus juvenilen Buchenbeständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ waren die N-Gehalte in den Blättern des 100-jährigen Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin-Dahlem gleich groß. Zwischen den N_m -Gehalten in den Versuchsjahren 1998 und 1999 wurden keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen ($P > 0.49$, TTest). Nur im Jahr 1997 waren N_m -Gehalte in den Blättern des adulten Buchenbestandes im Vergleich zum juvenilen Bestand signifikant geringer. Dagegen waren die N_a -Gehalte zwischen den juvenilen und adulten Buchenbeständen in allen Jahren gleich groß.

Die mittleren Stickstoffgehalte (N_m) der Buchenblätter des adulten Buchenbestandes in Berlin-Dahlem betrugen 21.8 ± 2.4 mg N g^{-1} TM und die mittleren N_a -Gehalte lagen bei 0.99 ± 0.40 g N m^{-2} . Der adulte Buchenbestand in Flecken-Zechlin hatte mit 27.1 ± 3.4 mg N g^{-1} TM höhere

Tab. 3.16: Stickstoffgehalte von Buchenblättern, bezogen auf die Einheit Blattmasse (N_m) [mg N g^{-1} TM] und auf die Einheit Blattfläche (N_a) [g N m^{-2}] aus den juvenilen Buchenbeständen aus den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den drei Versuchsreihen 1991 bis 1999 und aus den adulten Buchenbeständen in Berlin (Botanischer Garten Berlin-Dahlem), in Collelongo (Italien), in Flecken-Zechlin (Brandenburg) und in Nancy (Frankreich) von 1997 bis 2000.

Jahr	CO ₂	N _m [mg N g ⁻¹ TM]				N _a [g N m ⁻²]			
		$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
Versuchsreihe 1991-1993									
1992	350	21.7	±1.9	13	0.505	1.05	±0.14	13	0.254
	700	19.9	±2.5	12		1.12	±0.15	12	
1993	350	19.5	±1.9	34	0.000	0.95	±0.20	32	0.894
	700	17.8	±2.1	43		0.94	±0.29	43	
Versuchsreihe 1994-1999									
1994	350	20.4	±2.5	16	0.003	1.02	±0.29	16	0.161
	700	17.9	±2.0	18		0.90	±0.17	18	
1995	350	23.0	±2.8	43	0.000	0.82	±0.25	43	0.731
	700	20.6	±2.6	42		0.80	±0.22	42	
1996	350	24.6	±2.0	14	0.027	1.10	±0.23	14	0.329
	700	23.0	±1.9	16		1.19	±0.29	16	
1997	350	26.4	±3.6	18	0.136	0.92	±0.24	18	0.554
	700	24.5	±3.5	16		0.87	±0.26	16	
1998	350	20.4	±4.0	5	0.331	0.85	±0.36	5	0.306
	700	18.4	±1.3	7		0.66	±0.12	7	
1999	350	22.4	±2.4	28	0.000	0.97	±0.36	28	0.000
	700	12.9	±2.5	22		0.65	±0.15	22	
Versuchsreihe 1997-2000									
1999	350	23.5	±3.2	50	0.635	1.00	±0.26	50	0.030
	700	23.2	±4.1	64		1.12	±0.31	64	
Adulte Buchenbestände 1997-2000									
1997	Berlin	22.4	±1.8	91	0.000	1.01	±0.39	91	0.247
1998	Berlin	19.0	±3.6	60	0.493	0.91	±0.39	60	0.740
1999	Berlin	22.1	±2.1	90	0.510	1.06	±0.49	90	0.293
2000	Berlin	23.8	±1.9	121		1.00	±0.32	121	
1997	Collelongo	24.8	±2.7	60	0.000	1.79	±0.80	60	0.000
1998	Collelongo	21.4	±2.2	68	0.000	1.47	±0.70	68	0.000
1999	Collelongo	25.7	±2.6	45	0.000	1.52	±0.51	45	0.000
2000	Collelongo	23.7	±2.0	124	0.682	1.35	±0.53	124	0.000
2000	F.-Zechlin	27.1	±3.4	105	0.000	1.01	±0.39	95	0.786
2000	Nancy	23.7	±3.1	298	0.555	1.68	±0.43	298	0.000

N_m -Gehalte in den Blättern als der adulte Buchenbestand in Berlin-Dahlem. Jedoch waren die N_a -Gehalte mit $1.01 \pm 0.39 \text{ g N m}^{-2}$ wiederum vergleichbar.

Die Stickstoffgehalte (N_m) der Blätter aus den adulten Buchenbeständen in Italien (Collelongo) und Frankreich (Nancy) waren im Vergleich zu den N_m -Gehalten des adulten Bestandes in Berlin mit 23.9 ± 2.4 (Collelongo) $\text{mg N g}^{-1} \text{ TM}$ und 23.7 ± 3.1 (Nancy) $\text{mg N g}^{-1} \text{ TM}$ nur unwesentlich größer. Dagegen waren die N_a -Gehalte der Buchenblätter in Collelongo und Nancy im Vergleich zu Berlin deutlich höher. Sie stiegen signifikant auf Werte von $1.53 \pm 0.64 \text{ g N m}^{-2}$ (Collelongo) und auf $1.68 \pm 0.94 \text{ g N m}^{-2}$ (Nancy) an.

Bei der Betrachtung der Stickstoffgehalte der Buchenblätter muss beachtet werden, dass die N-Gehalte der Buchenblätter beider Bezugsgrößen in verschiedenen Schichten des Kronenraumes in Abhängigkeit vom relativen Lichtgenuss variierten (vgl. Kap. 3.5.7).

3.7.4 Stickstoffgehalte im Stamm, Ast und Wurzeln juveniler Buchen

Die prozentualen Stickstoffgehalte wiesen in allen Versuchsreihen signifikante Unterschiede zwischen den CO_2 -Begasungsstufen auf (Abb. 3.52 A).

In der Versuchsreihe 1991-1993 lagen die Stickstoffgehalte in den Fein-, Neben- und Hauptwurzeln, sowie im drei-, zwei- und einjährigen Stammabschnitt bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ signifikant niedriger als bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. In den Ästen, Knospen und in dem ältesten Stammabschnitt (Sta 4) war kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden CO_2 -Konzentrationen nachweisbar, jedoch lagen die prozentualen Stickstoffgehalte in den Kontrollpflanzen tendenziell höher. Die höchsten Stickstoffkonzentrationen waren bei beiden CO_2 -Konzentrationen in den Knospen und in den Feinwurzeln zu finden. Die Kontrollpflanzen, gewachsen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$, zeigten einen mittleren prozentualen Stickstoffgehalt von 0.72% (ohne Blätter), die bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ gewachsenen von 0.54%.

Die Pflanzenorgane, die einen signifikanten Unterschied im prozentualen Stickstoffgehalt aufwiesen, zeigten diesen signifikanten Unterschied auch im C/N-Verhältnis (Abb. 3.52, B). Nur lag der Wert bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ signifikant höher als bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die übrigen Organe (Knospen, Äste und der vierte Stammabschnitt) zeigten dagegen keinen signifikanten Unterschied. Die höchsten C/N-Werte waren mit 97 bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ bzw. 135 bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ in den ältesten Teilen des Stammes zu finden, die niedrigsten C/N-Werte mit 38 bzw. 33 in den Knospen.

In der Versuchsreihe 1994-1999 waren die Stickstoffgehalte im Holz (basaler Stammabschnitt) nach sechsjährigem Wachstum bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ gegenüber den Werten bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ signifikant geringer ($P < 0.02$, $n=12$, TTest). Die Werte betrugen $0.63 \pm 0.16 \%$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ und $0.49 \pm 0.07 \%$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die C/N-Verhältnisse waren signifikant verschieden ($P < 0.03$, $n=12$; TTest) und wiesen Werte von 79 ± 21 bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ und 96 ± 13 bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ auf.

Der Gesamtstickstoffgehalt (Tab. 3.17) in den Pflanzen und somit die Aufnahme des Stickstoffes war während des Wachstums bei 700 gegenüber $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ deutlich höher. Der Gesamtstickstoffgehalt in den Blättern entsprach in etwa jeweils dem Gesamt-N-Gehalt in den Feinwurzeln. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration nahm somit der N-Gehalt in den Feinwurzeln deutlich zu. Insgesamt nahmen die Pflanzen bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ im Mittel 504 mg und die

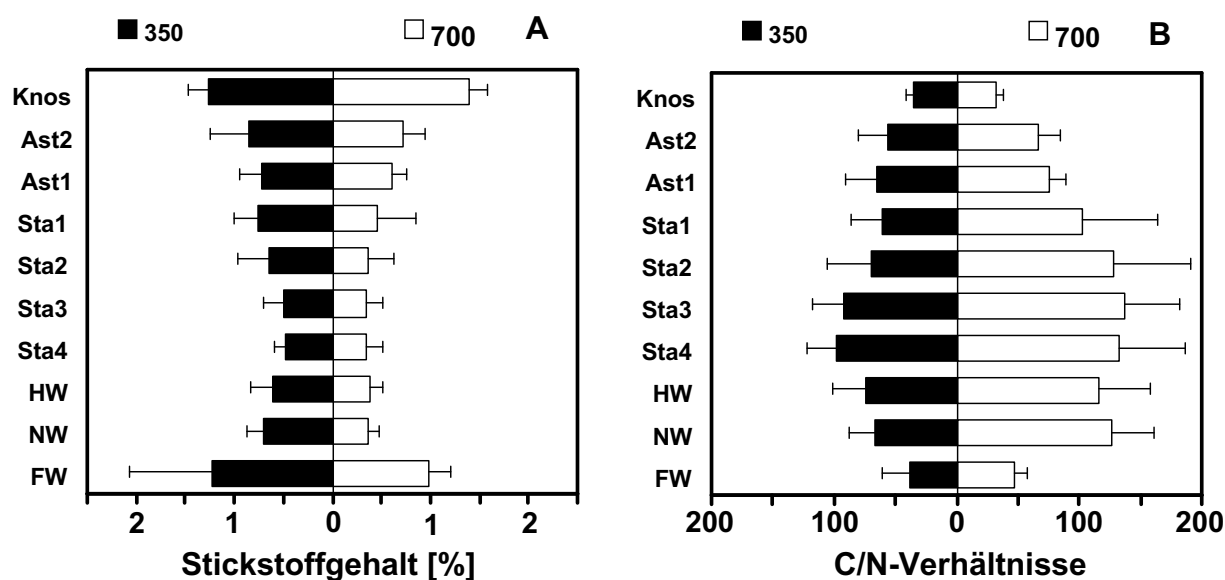


Abb. 3.52: Prozentualer Stickstoffgehalt (N) [%] B: Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis (C/N) in verschiedenen Organen (Knospen: Knos, Äste 1. und 2. Ordnung: Ast1 bzw. Ast2, ein- bis vierjährige Stammsegmente: Sta1 bis Sta4, Hauptwurzel: HW, Grobwurzeln ($\varnothing > 2\text{mm}$): FW, Feinwurzeln ($\varnothing < 2\text{mm}$): FW) der Buche nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993.

Tab. 3.17: Prozentualer [%] und gesamter [mg] Stickstoffgehalt (N) und die Trockenmasse (TM) [g] der verschiedenen Pflanzenorgane juveniler Buchen nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 (S1-S3: Blätter der jeweiligen Kronenschicht).

	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$		
	TM [g]	N [mg]	N [%]	TM [g]	N [mg]	N [%]
S1	0.07	1.12	1.60	1.20	20.83	1.73
S2	2.21	42.66	1.93	4.08	73.44	1.80
S3	2.24	45.21	2.02	2.35	42.37	1.80
Knospen	1.29	16.32	1.27	2.15	30.07	1.40
Äste	3.63	26.76	0.74	6.35	39.73	0.63
Stamm	12.81	64.75	0.51	26.48	96.08	0.36
Grobwurzeln ($\varnothing > 2\text{mm}$)	13.61	83.26	0.61	21.06	80.04	0.38
Feinwurzeln ($\varnothing < 2\text{mm}$)	6.65	81.00	1.22	12.25	121.55	0.99
Gesamtmasse	42.51	361.08	0.85	75.93	504.11	0.66

Kontrollpflanzen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ 361 mg Stickstoff pro Pflanze auf. Der zusätzliche Stickstoffbedarf der Pflanzen bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ lag somit bei 40%.

3.7.5 C/N-Verhältnis in den Blättern juveniler und adulter Buchen

Die Verhältnisse zwischen den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalten (C/N) in den Buchenblättern sind für die juvenilen Buchenbestände bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ aus drei Versuchsreihen von 1992 bis 1999 und für die adulten Buchenbestände von 1997 bis 2000 in Tab. 3.18 zusammengefasst.

In den juvenilen Buchenbeständen waren die C/N-Werte der Blätter bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber denen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den Versuchsreihen 1991-1993 und 1994-1999 größer und wiesen zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen signifikante Unterschiede auf. In den Jahren 1997 und 1998 (Versuchsreihe 1994-1999) waren die C/N-Werte der Buchenblätter bei erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber der Kontrolle bei $350 \text{ mmol mol}^{-1} \text{CO}_2$ zwar größer, jedoch waren diese Unterschiede aufgrund der zu geringen Probenanzahl nicht signifikant. In der sechsten Vegetationsperiode (Jahr 1999) dieser Versuchsreihe stiegen die C/N-Werte der Blätter bei erhöhter CO_2 -Konzentration sehr deutlich an. Zu diesem Zeitpunkt wiesen die Blätter bei erhöhter CO_2 -Konzentration deutliche Mangelercheinungen (Gelbfärbung) auf. In der Versuchsreihe 1997-2000 waren die C/N-Werte der Buchenblätter bei erhöhter CO_2 -Konzentration gegenüber der Kontrolle bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der dritten Vegetationsperiode nicht verschieden.

Die C/N-Werte der Buchenblätter aus juvenilen Beständen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ waren nahezu gleich groß wie die C/N-Werte in den Blättern des 100-jährigen Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin-Dahlem. Zwischen den C/N-Werten in den Versuchsjahren 1998 und 1999 wurden keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen ($P > 0.39$, TTest). Nur im Jahr 1997 waren die C/N-Werte in den Blättern des adulten Buchenbestandes im Vergleich zum juvenilen Bestand signifikant größer. Die C/N-Werte in den Blättern der adulten Buchenbestände verschiedener Standorte (Tab. 3.18, Collelongo (Italien), Nancy (Frankreich) und Flecken-Zechlin) waren im Vergleich zu den C/N-Werten in den Blättern des adulten Buchenbestandes im Botanischen Garten Berlin-Dahlem signifikant verschieden.

Tab. 3.18: C/N-Verhältnisse der Buchenblätter aus den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den drei Versuchsreihen 1991 bis 1999 und aus den adulten Buchenbeständen in Berlin (Botanischer Garten Berlin-Dahlem), in Collelongo (Italien), in Flecken-Zechlin (Brandenburg) und in Nancy (Frankreich) von 1997 bis 2000. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n) sowie das Signifikanzniveau (P, TTest, 350 gegenüber 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 bzw. juvenil gegenüber und adult in Berlin bzw. adult Berlin gegenüber adult verschiedener Standorte).

Jahr	CO ₂	C/N			
		$\bar{x}$	SD	n	P
Versuchsreihe 1991-1993					
1992	350	22	±2	13	0.017
	700	25	±3	12	
1993	350	23	±2	24	0.025
	700	25	±4	30	
Versuchsreihe 1994-1999					
1994	350	23	±3	16	0.003
	700	26	±3	18	
1995	350	21	±3	43	0.000
	700	23	±3	42	
1996	350	19	±1	14	0.021
	700	20	±2	16	
1997	350	18	±3	18	0.139
	700	20	±3	16	
1998	350	24	±5	5	0.606
	700	26	±2	7	
1999	350	22	±2	28	0.000
	700	37	±8	22	
Versuchsreihe 1997-2000					
1999	350	21	±4	50	0.596
	700	21	±3	64	
Adulte Buchenbestände 1997-2000					
1997	Berlin	22	±2	91	0.000
1998	Berlin	26	±5	60	0.495
1999	Berlin	22	±2	90	0.394
2000	Berlin	20	±2	121	
1997	Collelongo	20	±2	60	0.000
1998	Collelongo	23	±2	68	0.000
1999	Collelongo	19	±2	45	0.000
2000	Collelongo	20	±2	124	0.194
2000	F.-Zechlin	18	±2	105	0.000
2000	Nancy	21	±3	298	0.000

3.7.6 Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte der Laubstreu

In den Versuchsjahren 1996-1999 wurde die Resorption des Blattstickstoffes während der Herbstverfärbung anhand vergleichender Messungen der C- und N-Gehalte in den grünen Blättern und in der Laubstreu untersucht (Abb. 3.53, Abb. 3.54).

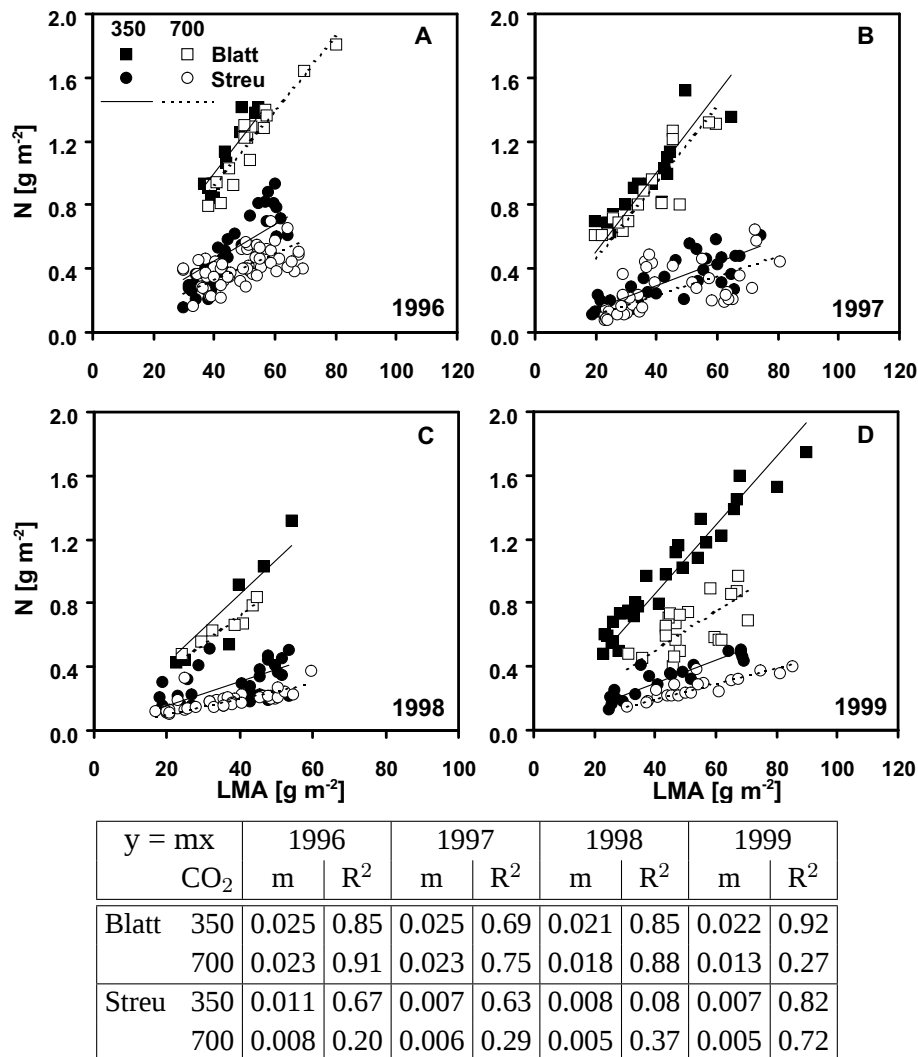
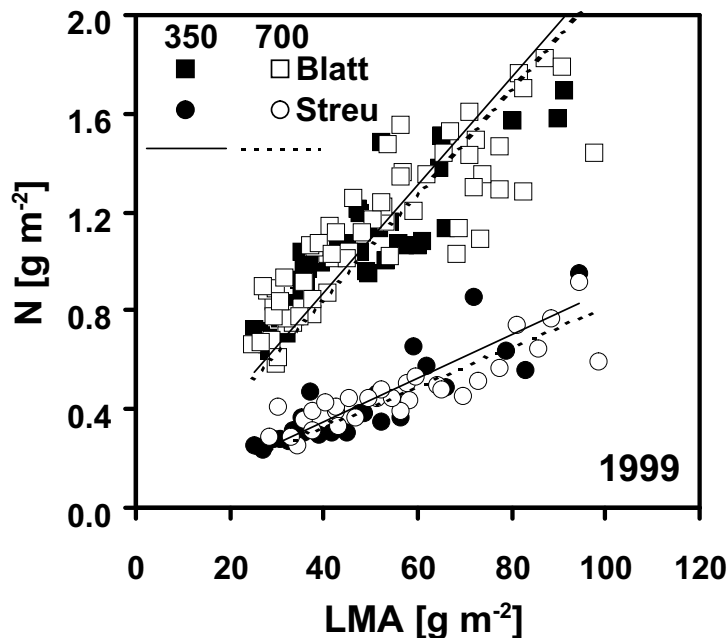


Abb. 3.53: Beziehung zwischen Gesamtstickstoffgehalt (N_a) [g m^{-2}] und LMA [g m^{-2}] der Buchenblätter vor und nach der herbstlichen Laubfärbung in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1994-1999. Angegeben sind die Steigungen (m) der linearen Regression für die grünen Blätter (Blatt) und die Laubstreu (Streu) bei 350/700 für 1996 bis 1999.

Dazu wurden Blätter aus verschiedenen Kronenschichten der juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 analysiert. In dem Versuchsjahr 1999 wurden dieselben Blätter vor und nach der Laubverfärbung beprobt. Die Stickstoffgehalte in den verfärbten Blättern entsprachen durchschnittlich $37 \pm 7\%$ (350) bzw. $33 \pm 6\%$ (700) des N-Gehaltes der grünen Blätter,

d.h. von dem Gesamtstickstoff der grünen Blätter wurden zwischen 73% (350) und 77% (700) vor dem Blattfall transloziert. Es wurden identische Werte der N-Translokation für die Sonnen- und Schattenblätter nachgewiesen (Abb. 3.53, Abb. 3.54). Auch die Blätter des Buchenbestandes nach sechsjähriger CO₂-Begasung, die aufgrund des Stickstoffmangels eine Gelbfärbung aufwiesen, zeigten gleich große N-Translokationswerte von 72% vom Gesamtblattstickstoffgehalt (Abb. 3.53, D).



y = mx		1999	
		m	R ²
Blatt	350	0.022	0.60
	700	0.021	0.53
Streu	350	0.009	0.77
	700	0.008	0.71

Abb. 3.54: Beziehung zwischen Gesamtstickstoffgehalt (N_a) [g m^{-2}] und LMA [g m^{-2}] von Buchenblättern vor und nach der herbstlichen Laubfärbung in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1997-2000. Die grünen Blätter verblieben nach der ersten Probenentnahme (Ende August) an der Pflanze und wurden nach der Laubfärbung (November) ein zweites Mal beprobt. Angegeben sind die Steigungen (m) der linearen Regression für die grünen Blätter (Blatt) und die Laubstreu (Streu) bei 350/700 für 1999.

In allen Versuchsreihen waren die N-Gehalte der grünen Blätter bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ geringer als im Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. In der Laubstreu setzte sich dieser CO₂-Effekt fort. Die N-Gehalte der Blattstreu bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ waren im Vergleich zu

350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ signifikant niedriger. Durchschnittlich wurden bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ 21% weniger N pro Streumasse (Tab. 3.19) und bis zu 17% weniger N pro Blattfläche (Tab. 3.20) nachgewiesen.

Tab. 3.19: Kohlenstoff- (C_m) [g C g⁻¹ TM] und Stickstoffgehalte (N_m) [mg N g⁻¹ TM] pro Blattmasseineinheit und C/N- Verhältnisse der herbstlichen Laubstreu in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ während der Versuchsreihe 1994-1999 und 1997-2000.

Jahr	CO ₂	Kohlenstoff				Stickstoff				C/N			
		C_m [mg C g ⁻¹ TM]				N_m [mg N g ⁻¹ TM]							
		$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
Versuchsreihe 1994-1999													
1996	350	465.5	±16.5	36		10.6	±2.8	36		48	±14	36	
	700	468.1	±22.1	60	0.259	8.6	±2.0	60	0.000	57	±14	60	0.001
	außen	481.2	±16.1	41		10.3	±1.6	41		48	±7	41	
1997	350	463.7	±15.0	30		7.4	±2.0	30		68	±21	30	
	700	469.8	±15.2	39	0.052	6.3	±2.9	39	0.028	88	±34	39	0.002
	außen	477.5	±14.5	30		9.0	±3.6	30		65	±36	30	
1998	350	469.0	±17.4	27		8.5	±3.3	27		63	±23	27	
	700	474.1	±19.8	40	0.137	5.4	±1.6	40	0.000	92	±18	40	0.000
	außen	497.6	±16.5	33		9.4	±1.5	33		54	±8	33	
1999	350	462.1	±9.0	20		7.5	±1.4	20		63	±10	20	
	700	458.5	±11.9	20	0.144	5.1	±0.7	20	0.000	92	±13	20	0.000
Versuchsreihe 1997-2000													
1999	350	477.3	±8.8	25		8.8	±1.6	25		56	±10	25	
	700	477.2	±19.2	31	0.490	8.6	±1.5	31	0.331	57	±10	31	0.371

Demgegenüber waren die Kohlenstoffgehalte in der Laubstreu unverändert. Die braunen Blätter hatten bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ bezogen auf die Masse identische Kohlenstoffgehalte (Tab. 3.19). In Bezug auf die Blattfläche konnten bis zu 19% erhöhte Kohlenstoffgehalte bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auftreten, diese waren jedoch nicht signifikant von den Gehalten bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ verschieden (Tab. 3.20).

Aufgrund des unveränderten Kohlenstoff- und des niedrigeren Stickstoffgehaltes wiesen die braunen Blätter bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ signifikant höhere C/N-Verhältnisse auf. Die C/N-Verhältnisse nahmen im Mittel (alle Versuchsjahre 1996-1999) während der herbstlichen Laubfärbung von 21±3 (350) bzw. 25±4 (700) auf Werte von 60±16 (350) und 77±18 (700) zu (Abb. 3.55, Tab. 3.19).

Tab. 3.20: Kohlenstoff- (C_A) [g C m^{-2}] und Stickstoffgehalte (N_a) [g N m^{-2}] pro Blattflächeneinheit der herbstlichen Laubstreu in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 während der Versuchsreihe 1994-1999 und 1997-2000.

Jahr	CO ₂	Kohlenstoff				Stickstoff			
		C _A [g C m ⁻²]				N _a [g N m ⁻²]			
		$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
Versuchsreihe 1994-1999									
1996	350	20.9	± 5.02	36	0.033	0.49	±0.22	36	0.023
	700	22.9	± 5.16	60		0.41	±0.10	60	
	außen	19.6	± 4.15	41		0.42	±0.11	41	
1997	350	20.9	± 7.94	30	0.492	0.33	±0.15	30	0.037
	700	20.9	± 8.69	40		0.27	±0.14	40	
	außen	23.7	± 9.43	30		0.49	±0.31	30	
1998	350	17.8	± 5.42	27	0.284	0.31	±0.11	27	0.000
	700	17.0	± 5.82	40		0.19	±0.06	40	
	außen	21.5	± 7.38	33		0.41	±0.17	33	
1999	350	20.5	± 7.45	20	0.0441	0.33	±0.12	20	0.026
	700	24.6	± 7.24	20		0.27	±0.07	20	
Versuchsreihe 1997-2000									
1999	350	23.2	± 9.40	25	0.091	0.42	±0.19	25	0.168
	700	26.6	± 8.9	31		0.47	±0.15	31	

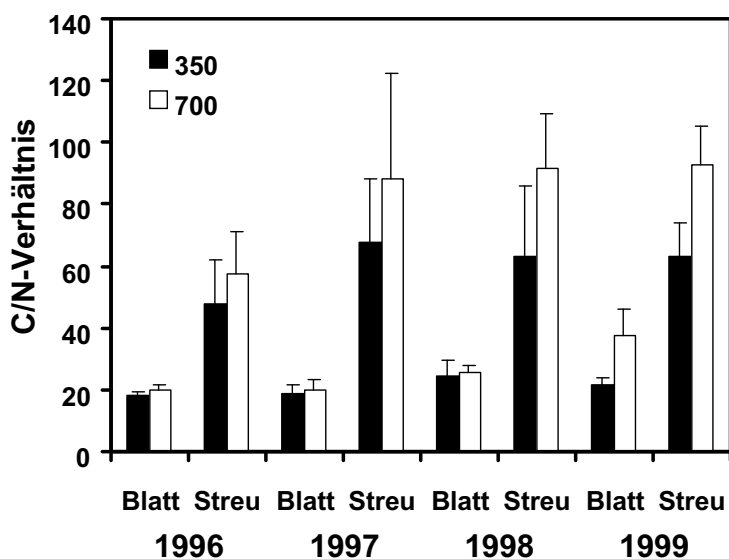


Abb. 3.55: Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnisse (C/N-Verhältnisse) von Buchenblättern vor und nach der herbstlichen Laubfärbung in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 während der sechsjährigen Versuchsreihe von 1994-1999.

3.7.7 TNC-Gehalte

3.7.7.1 TNC-Gehalte in den Blättern (Quellen-Organe)

In den Versuchsreihen 1991-1993 und 1994-1999 wurden die Konzentrationen der nicht-strukturell gebundenen Kohlenhydrate (TNC) in den Buchenblättern bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 untersucht. Teilergebnisse z.B. über den diurnalen Verlauf der löslichen Kohlenhydratkonzentrationen in Buchenblättern unter erhöhter CO_2 -Konzentration sind bei Lenz, Forstreuter & Overdieck (1995) und Köln, Forstreuter & Overdieck (1997) publiziert.

Tab. 3.21: TNC-Gehalte bezogen auf die Trockenmasse [mg g^{-1} TM] von Buchenblättern (Schatten- und Sonnenblätter) in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Vegetationsperiode 1995 und 1997 (29. Juni 1995 und 18. Juli 1997) in der Versuchsreihe 1994-1999. Angegeben sind Mittelwerte ($\bar{x}$) der Glucose-, Fructose-, Saccharose-, Stärkegehalte [mg g^{-1} TM], sowie LMA [g m^{-2}], Standardabweichung (SD) und Anzahl (n) der geernteten Blätter. Signifikanzniveau (P, TTest) 350 gegenüber 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 .

		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$				
		$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n	ΔCO_2	P
1995									
Glucose	[mg g ⁻¹ TM]	22.0	± 9.4	56	22.7	±10.6	54	1.03	0.711
Fructose	[mg g ⁻¹ TM]	20.7	± 9.4	56	19.9	± 8.5	54	0.96	0.626
Saccharose	[mg g ⁻¹ TM]	17.1	±11.4	56	24.2	±16.0	54	1.42	0.008
Stärke	[mg g ⁻¹ TM]	6.3	± 5.3	56	19.0	±11.8	54	3.01	0.000
TNC	[mg g ⁻¹ TM]	66.4	±13.2	56	85.8	±13.7	54	1.30	0.000
LMA	[g m ⁻²]	34	± 8	56	40	±11	54	1.19	0.001
1997									
Glucose	[mg g ⁻¹ TM]	10.5	± 4.3	20	14.0	± 3.4	31	1.32	0.005
Fructose	[mg g ⁻¹ TM]	8.9	± 4.9	20	10.1	± 3.5	31	1.13	0.363
Saccharose	[mg g ⁻¹ TM]	19.2	± 11.4	19	22.0	±12.0	31	1.15	0.403
Stärke	[mg g ⁻¹ TM]	2.3	± 2.3	20	5.1	±3.6	31	2.25	0.001
TNC	[mg g ⁻¹ TM]	38.0	± 14.7	21	51.2	±15.7	31	1.35	0.004
LMA	[g m ⁻²]	46	± 7	21	45	±14	32	0.97	0.625

Die TNC-Gehalte bezogen auf die Trockenmasse nahmen in den Buchenblättern bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 gegenüber den Gehalten bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 signifikant um 30% (1995) bzw. 35% (1997) zu (Tab. 3.21). Dabei stiegen die prozentualen Massenanteile der TNC an den Gesamtblattmassen von 6.6% bei 350 auf 8.6% bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 bzw. 3.8% bei 350 auf 5.1% bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den Vegetationsperioden 1995 bzw. 1997.

Die Stärkegehalte in den Blättern waren abhängig von der CO_2 -Konzentration. Die Stärkegehalte in den Schatten- und Sonnenblättern waren bei den mit 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 begasten Buchen signifikant höher als bei den mit 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 begasten Pflanzen. Die Saccharosegehalte der Schattenblätter wiesen keine Unterschiede zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen auf, jedoch waren die Saccharosegehalte der Sonnenblätter bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2

höher. Die D-Glucose- und D-Fructosegehalte wiesen keine signifikanten Unterschiede zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen auf (Tab. 3.21).

Die TNC-Gehalte bezogen auf die Blattfläche nahmen in Buchenblättern bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber den Gehalten bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ signifikant um etwa 45% zu. Generell stiegen die TNC-Gehalte im Kronenraum der juvenilen Buchenbestände von Schattenblättern zu Sonnenblättern an (Abb. 3.56). Die Zunahmen der TNC-Gehalte waren mit steigenden LMA-Werten (Blattmasse pro Blattflächeneinheit) in den Blättern bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ größer als in den Blättern bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

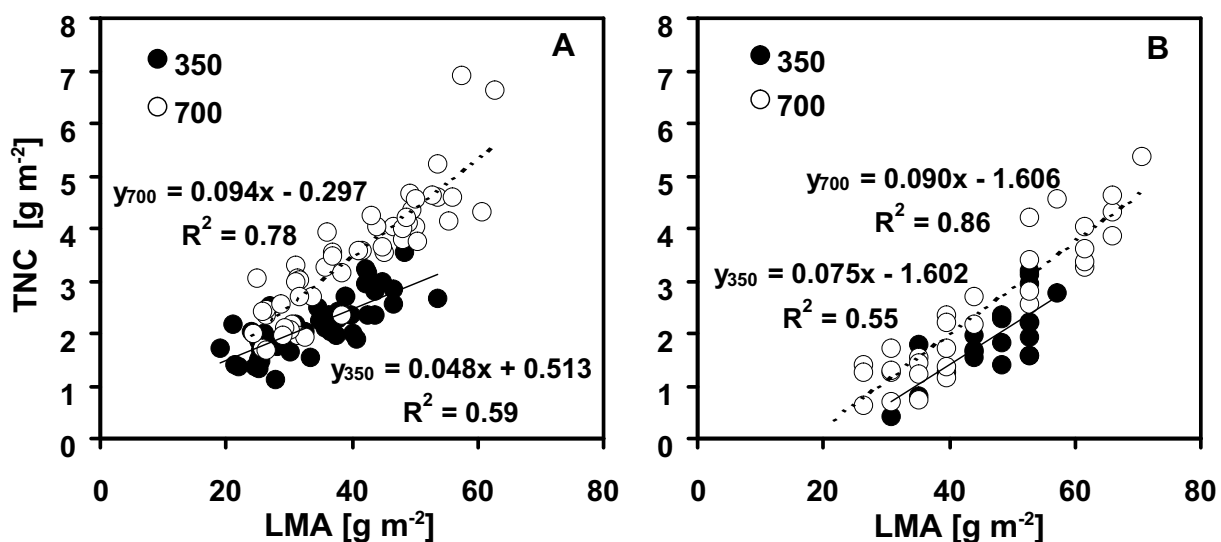


Abb. 3.56: TNC-Gehalte bezogen auf die Blattfläche [g m^{-2}] von Buchenblättern (Schatten- und Sonnenblätter) in Abhängigkeit vom LMA [g m^{-2}] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Vegetationsperiode 1995 (29.Juni 1995 und 18.Juli 1997) in der Versuchsreihe 1994-1999.

In der Vegetationsperiode 1997 und 1998 wurden die TNC-Gehalte von Buchenblättern aus dem Kronenraum adulter Buchenbestände bestimmt, um diese mit den Gehalten von juvenilen Beständen vergleichen zu können. Hierzu wurden Blätter aus verschiedenen Kronenschichten in adulten Buchenbeständen des Botanischen Garten Berlins, sowie Blätter des Buchenbestandes in Collelongo (Italien) analysiert. Die mittleren TNC-Gehalte in den Blättern der adulten Bestände betrugen 2.6% bis 6.5% der Gesamtblattmasse und lagen damit im Bereich der für die juvenilen Buchenbestände gemessenen Werte. Die TNC-Gehalte stiegen vom Kronenansatz bis zur Kronenspitze signifikant an, wobei sich die Einzelkomponenten der Analysen (Glucose, Fructose, Saccharose, Stärke) unterschieden (Tab. 3.22). Auch die TNC-Gehalte der Einzelkomponenten lagen für adulte und juvenile Buchenbestände im gleichen Bereich.

Die TNC-Gehalte der adulten Buchenbestände bezogen auf die Blattfläche wiesen, wie auch für die juvenilen Bestände gezeigt, eine deutliche Abhängigkeit zu den LMA-Werten auf ($R^2 > 0.89$).

Tab. 3.22: TNC-Gehalte bezogen auf die Trockenmasse [mg g^{-1} TM] von Buchenblättern ($n=10$) in verschiedenen Kronenschichten (Höhe im Bestand) in adulten Buchenbeständen im Botanischen Garten Berlin-Dahlem (Probenentnahme: August 1997, August 1998) und in Collelongo (Italien, Probenentnahme: 16. Juli 1997 und 21. Juli 1998) in der Vegetationsperiode 1997 und 1998. Angegeben sind Mittelwerte ($\bar{x}$) der Glucose-, Fructose-, Saccharose-, Stärkegehalte [mg g^{-1} TM] sowie LMA [g m^{-2}]), Standardabweichung (SD).

Höhe [m]	LMA [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD		Glucose [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD		Fructose [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD		Saccharose [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD		Stärke [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD		TNC [mg g ⁻¹ TM] $\bar{x}$ SD	
Berlin 1997 (August)												
2	26	± 1	15.8	± 2.4	16.4	± 3.8	17.9	± 2.9	4.4	± 0.9	54.5	± 2.3
5	30	± 3	17.4	± 1.4	17.1	± 2.1	14.2	± 2.5	2.6	± 1.2	51.3	± 3.4
8	29	± 1	16.7	± 6.5	22.0	± 3.0	15.5	± 5.8	3.4	± 1.0	57.6	± 2.0
11	30	± 1	15.1	± 5.8	21.9	± 6.1	26.1	± 2.1	4.0	± 1.3	67.0	± 5.1
15	34	± 4	13.6	± 4.6	16.2	± 4.5	29.6	± 6.9	6.6	± 0.9	66.0	± 9.3
20	44	± 3	9.7	± 3.4	9.3	± 3.3	41.9	± 10.4	6.0	± 3.7	66.8	± 11.3
23	49	± 4	12.0	± 1.8	10.0	± 5.3	33.5	± 7.6	5.8	± 1.5	61.3	± 11.4
25	69	± 3	14.1	± 2.8	14.0	± 3.1	36.3	± 5.7	5.0	± 2.7	69.3	± 5.4
Mittel	39	± 15	14.3	± 2.5	15.9	± 4.7	26.9	± 10.3	4.7	± 1.4	61.7	± 6.6
Collelongo 1997 (Juli)												
4	26	± 3	3.8	± 0.9	4.1	± 0.7	20.4	± 10.7	1.3	± 0.4	29.6	± 10.8
14	38	± 5	3.0	± 1.3	3.0	± 1.4	24.1	± 5.5	1.5	± 0.6	31.8	± 5.3
16	48	± 4	2.7	± 0.9	2.5	± 0.8	34.2	± 7.1	2.8	± 2.7	42.2	± 10.7
18	55	± 7	2.5	± 1.0	2.4	± 1.1	37.1	± 6.4	2.6	± 0.8	44.5	± 5.3
19	71	± 12	2.7	± 0.8	2.6	± 0.7	48.5	± 9.1	6.1	± 3.1	60.0	± 9.4
21	110	± 8	2.9	± 1.3	2.0	± 1.2	56.6	± 4.6	5.9	± 2.5	67.4	± 4.8
Mittel	58	± 30	3.0	± 0.5	2.8	± 0.7	36.8	± 13.9	3.4	± 2.1	45.9	± 15.1
Berlin 1998 (August)												
4	27	± 2	15.1	± 4.6	15.5	± 3.2	25.4	± 5.7	1.9	± 0.9	57.8	± 8.0
8	28	± 1	19.0	± 4.8	18.4	± 4.5	28.7	± 6.8	1.5	± 1.6	67.5	± 4.9
13	35	± 6	23.8	± 7.3	19.6	± 6.5	22.1	± 6.3	5.7	± 1.3	71.2	± 11.9
18	42	± 7	11.1	± 8.3	19.6	± 10.1	28.9	± 8.3	6.5	± 1.6	66.1	± 6.1
20	58	± 8	20.8	± 12.1	19.8	± 7.7	20.5	± 13.8	6.4	± 1.3	67.5	± 9.2
22	98	± 12	8.8	± 5.6	16.2	± 9.1	28.2	± 10.8	7.6	± 2.8	59.5	± 10.9
Mittel	48	± 27	16.4	± 5.8	18.2	± 1.9	25.6	± 3.6	4.9	± 2.6	64.9	± 5.2
Collelongo 1998 (Juli)												
2	29	± 2	4.9	± 1.7	5.3	± 1.6	13.7	± 6.4	1.6	± 1.7	25.5	± 3.7
4	32	± 4	7.2	± 2.8	6.8	± 3.5	7.5	± 8.2	0.3	± 2.1	21.9	± 4.0
14	42	± 5	7.4	± 2.6	7.4	± 2.7	7.4	± 8.7	0.2	± 0.3	22.4	± 5.3
16	48	± 10	8.1	± 2.7	7.8	± 2.4	8.5	± 5.7	0.2	± 0.2	24.6	± 2.0
18	81	± 8	8.3	± 3.0	7.0	± 3.4	13.0	± 9.3	0.5	± 0.6	28.8	± 5.8
19	79	± 13	9.0	± 2.7	8.1	± 3.0	13.2	± 8.2	0.4	± 0.8	30.7	± 4.7
21	112	± 10	5.2	± 1.6	4.1	± 1.1	20.7	± 6.9	1.0	± 0.3	31.0	± 5.4
Mittel	61	± 31	7.2	± 1.6	6.6	± 1.4	12.0	± 4.7	0.6	± 0.5	26.4	± 3.8

Mit zunehmendem LMA stiegen die TNC-Gehalte signifikant an. Die Steigungen der Regressionsgeraden waren mit denen vergleichbar, die auch in den juvenilen Buchenbeständen ermittelt wurden (Abb. 3.57).

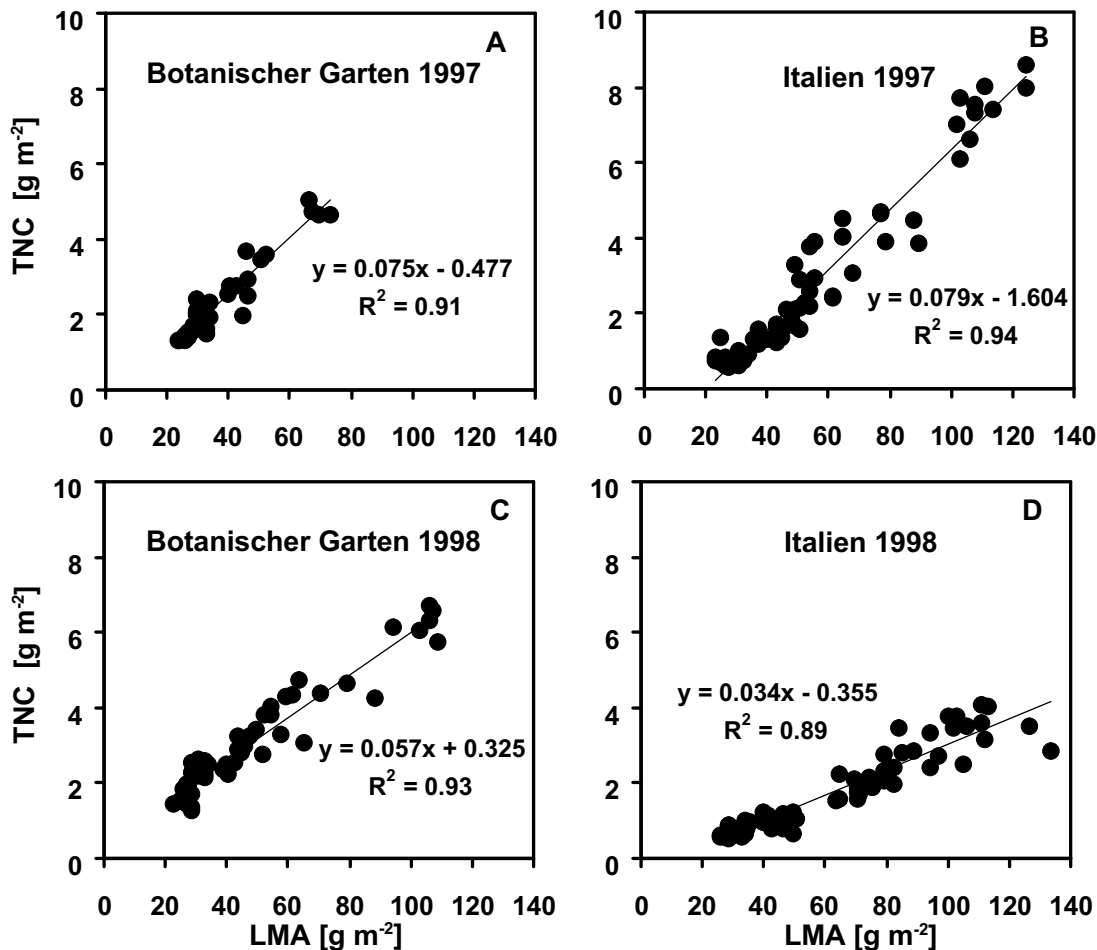


Abb. 3.57: TNC-Gehalte bezogen auf die Blattfläche [g m⁻²] von Buchenblättern in Abhängigkeit vom LMA [g m⁻²] im Kronenraum adulter Buchenbestände im Botanischen Garten Berlin-Dahlem (A und C: Probenentnahme: 20. August 1997 und 23. August 1998) und in Collelongo (Italien, B und D: Probenentnahme: 16. Juli 1997 und 21. Juli 1998) in der Vegetationsperiode 1997 und 1998 in der Versuchsreihe 1994-1999.

3.7.7.2 TNC im Stamm, Ast und Wurzeln (Senken-Organen)

Zum Zeitpunkt der Abschlussernte der Versuchsreihe 1991-1993 unterschieden sich die D-Glucose- und D-Fructosekonzentrationen in den verschiedenen Organen kaum. Die Saccharosekonzentrationen waren in den Wurzeln am höchsten und im Stamm am niedrigsten. Die höchsten

Stärkekonzentrationen wurden vor allem im Stamm und den Haupt- und Nebenwurzeln nachgewiesen, wobei der Stamm als starke Assimilatsenke diente und den remobilisierbaren Kohlenhydratspeicher bildete (Abb. 3.58).

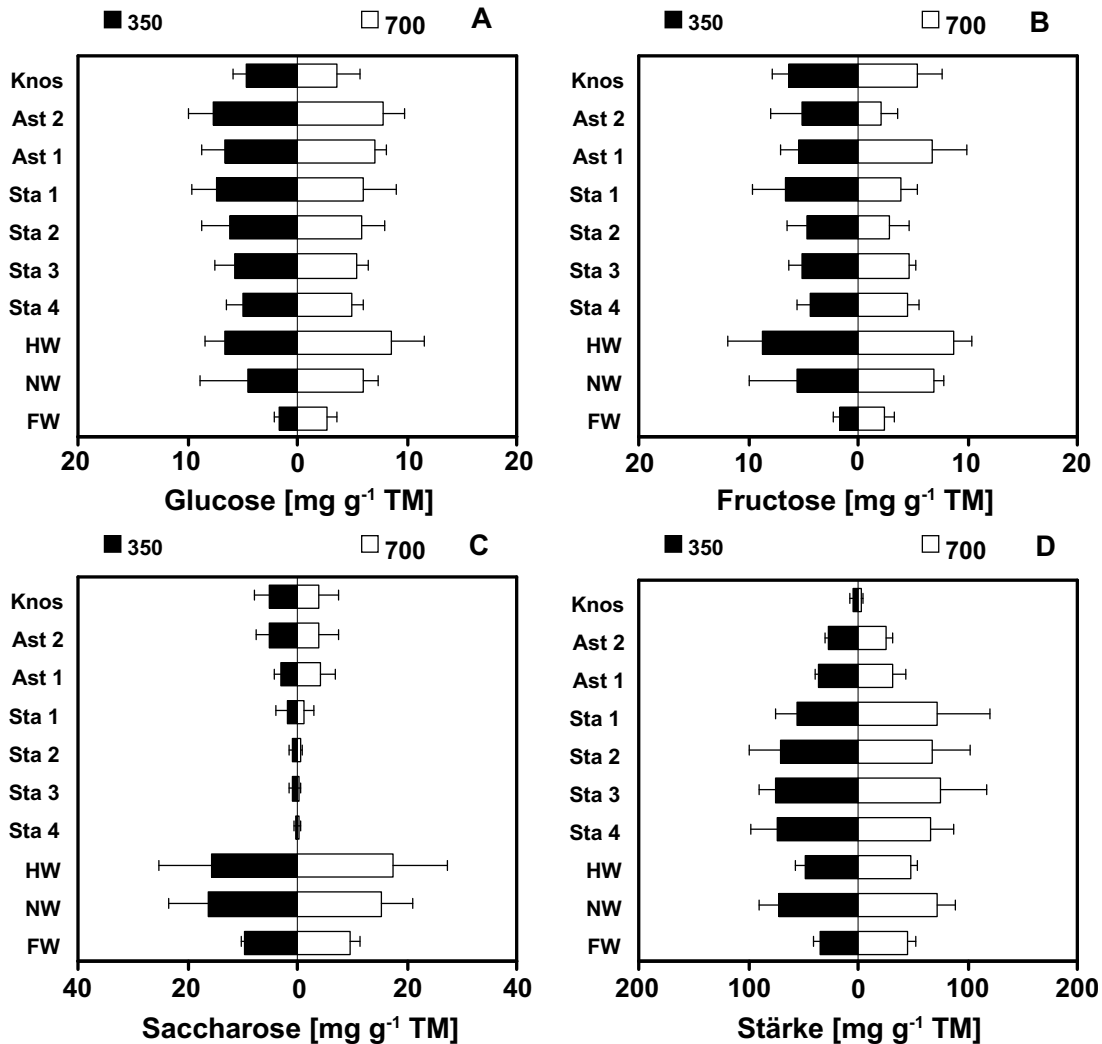


Abb. 3.58: Nicht-strukturegebundene lösliche Kohlenhydrate (D-Glucose, D-Fructose, Saccharose und Stärke) in verschiedenen Organen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ zum Zeitpunkt der Abschlussernte (23.9.93) der Versuchsreihe 1991-1993. Angaben sind die Mittelwerte (n=6) und Standardabweichung.

Die Konzentration der nicht-strukturegebundenen Kohlenhydrate (TNC) war unabhängig von der CO₂-Konzentration. Die TNC-Gehalte glichen im Verteilungsmuster denen der Stärke (Abb. 3.59). In den Feinwurzeln lagen die TNC-Konzentrationen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ mit 60 mg g⁻¹ Trockenmasse signifikant höher als bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (48 mg g⁻¹ TM). In den

Knospen dagegen war die TNC-Konzentration bei erhöhten CO_2 -Bedingungen signifikant niedriger. In den übrigen Organen waren die TNC-Gehalte zwischen den Pflanzen, die einer erhöhten CO_2 -Konzentration ausgesetzt waren und den Kontrollpflanzen nicht signifikant verschieden.

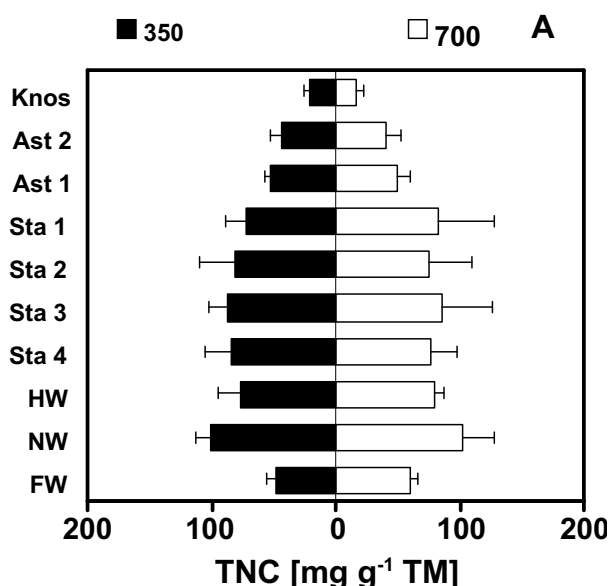


Abb. 3.59: Nicht-strukturgebundene lösliche Kohlenhydrate (D-Glucose, D-Fructose, Saccharose und Stärke) in verschiedenen Organen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ zum Zeitpunkt der Abschlussernte (23.9.93) der Versuchsreihe 1991-1993. Angegeben sind die Mittelwerte ($n=6$) und Standardabweichung.

Betrachtet man nun die absoluten Massen an nichtstrukturgebundenen Kohlenhydraten in den Pflanzenorganen (ohne Blätter) so lagen diese in den bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ begasten Pflanzen mit 5145 mg um 82% höher als bei den Kontrollpflanzen (2824 mg). Proportional mit der Phytomasse stiegen die TNC-Gehalte in den Pflanzen an. Die prozentualen TNC-Gehalte bezogen auf die Trockenmasse (TM) betrugen in den Pflanzen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ 7.4% der TM und in den Pflanzen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ 7.5% der TM.

Die prozentualen TNC-Gehalte innerhalb der verschiedenen Pflanzenorgane (ohne Blätter) lagen zwischen 2 und 9% und sind neben weiteren Inhaltstoffen in Tab. 3.23 zusammengestellt.

3.7.8 Ligningehalte

Von verschiedenen Pflanzenteilen der juvenilen Buchen der Versuchsreihe 1991-1993 wurde der Ligningehalt nach verschiedenen Extraktionsverfahren bestimmt. Die Ligningehalte in den Blättern und Wurzeln unterschieden sich in den CO_2 -Begasungsstufen nicht signifikant. Dagegen konnte in den Sprossachsen eine signifikante Abnahme des Ligningehaltes nach Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration festgestellt werden.

Tab. 3.23: Pflanzenmasse (Trockenmasse, TM) [g], prozentualer Kohlenstoffgehalt (C) [%], Stickstoffgehalt (N) [%] und TNC-Gehalt (total non- structural carbohydrate) [%] in verschiedenen Organen (Blätter aus verschiedenen Schichten des Kronenraumes: S1 (oben) S2 (mitten) S3 (unten), Knospen, Äste, Stamm, Wurzeln (Feinwurzeln $\varnothing < 2\text{mm}$, Grobwurzel $\varnothing > 2\text{mm}$)) von *Fagus sylvatica* L. nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 zum Zeitpunkt der Abschlussernte (23.9.93) der Versuchsreihe 1991-1993.

350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$					700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			
TM	C	N	TNC		TM	C	N	TNC
[g]	[%]	[%]	[%]		[%]	[%]	[%]	[%]
Blätter								
0.07	42.2	1.6	12.9	S1	1.2	44.5	1.7	16.4
2.21	43.0	1.9	11.8	S2	4.1	42.8	1.8	9.6
2.24	43.5	2.0	10.7	S3	2.4	43.2	1.8	9.0
1.3	45.3	1.3	2.1	Knospen	2.2	45.9	1.4	1.6
3.6	47.1	0.7	5.1	Äste	6.4	46.5	0.6	4.8
12.8	45.9	0.5	8.4	Stamm	26.5	46.0	0.4	8.0
Wurzeln								
13.6	45.2	0.6	8.1	$\varnothing > 2\text{mm}$	21.1	45.5	0.4	8.6
6.7	46.1	1.2	4.8	$\varnothing < 2\text{mm}$	12.3	46.1	1.0	6.0

Tab. 3.24: Zusammensetzung von Buchenholz (*Fagus sylvatica* L.) nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 . Angegeben sind die löslichen Kohlenhydrate nach saurer Hydrolyse, die Ligningehalte (Rückstand) nach saurer Hydrolyse und der Mineralstoffgehalt nach trockener Veraschung in % der Trockenmasse.

Inhaltstoffe (Angaben in %TM)	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	P (TTest)
Galactose	1.09±0.28	1.01±0.09	n.s.
Glucose	38.08±0.46	41.14±1.16	$\alpha < 0.01$
Mannose	0.53±0.09	0.72±0.14	$\alpha < 0.12$
Arabiose	1.11±0.08	0.86±0.28	n.s.
Xylose	14.13±0.75	14.80±1.45	n.s.
Rhamnose	0.58±0.17	0.45±0.03	n.s.
Hydrolyse-Rückstand (Lignin)	21.61±0.72	20.50±0.58	$\alpha < 0.10$
Asche (Mineralstoffe)	2.07±0.33	1.95±0.24	n.s.

Es konnte eine enge Beziehung zwischen den Lignin- und Stickstoffgehalten in den verschiedenen Organen der Buche nachgewiesen werden (Blaschke, Forstreuter et al. 2002). Danach sinken die Ligningehalte mit steigenden Stickstoffgehalten in der Pflanze und wiesen auf die enge Beziehung zum Nährstoffangebot bzw. Stickstoffmetabolismus hin.

In Hinblick auf die Untersuchungen zur saisonalen Ligninsynthese in Buchenblättern, die bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 heranwuchsen, sei auf die Publikationen (Blaschke 1998, Blaschke, Forstreuter et al. 2002) verwiesen.

3.7.9 Freie lösliche N-Verbindungen

Die Analyse der freien löslichen N-Verbindungen (Nitrat, freie lösliche Aminoverbindungen) im Xylem- und Phloemsaft von Sprossachsen und Blättern der Buche aus der Versuchsreihe 1994-1999 wurden durch Frau S. Ferolla und Herrn A. Gessler von der AG Baumphysiologie, Prof. Rennenberg, Freiburg, durchgeführt. Die Analyse der freien, löslichen Aminoverbindungen ergab, dass vor allem Arginin (Arg), Glutamin (Gln), Asparagin (Asn) und Asparaginsäure (Asp) im Xylemsaft vertreten waren. Erhöhtes CO_2 führte allgemein zu einer Abnahme der Arg- und Asp-Gehalte. Die Untersuchung des Phloemsaftes ergab einen Anstieg der relativen Asn- und Asp-Gehalte bei erhöhter CO_2 -Konzentration, was durch einen verstärkten Xylem-Phloem-Transfer zu erklären ist (Ferolla 1996).

In den Sonnenblättern war der in den freien, löslichen Aminosäuren gebundene Gesamt-N-Gehalt bei erhöhter CO_2 -Konzentration um 6% reduziert. In den Schattenblättern war der Gesamt-Amino-Amid-N-Gehalt bei erhöhter CO_2 -Konzentration um 11% geringer als in der Kontrolle bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 . In den Blättern war Glutamin (Gln) die wichtigste Aminosäure, was einen Hinweis auf die Nitrat-Reduktion gibt. Der Nitratgehalt der Buchenblätter lag in allen Analysen unterhalb der Nachweisgrenze des Ionenchromatographen.

3.8 Streuabbau

Für den dreijährigen Streuabbauversuch in einem juvenilen Buchenbestand auf dem Institutsge-lände Berlin-Dahlem wurde die Laubstreu aus den Versuchsjahren 1991-1997 als Mischprobe getrennt nach CO_2 -Konzentration während des Wachstums eingesetzt. Vor Versuchsbeginn und im ersten Versuchsjahr wurde das Ausgangsmaterial auf den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt hin untersucht.

Das Ausgangsmaterial unterschied sich im Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt signifikant. Das C/N-Verhältnis betrug 39 ± 9 für die 350-Streu-Variante und 45 ± 6 für die 700-Streu-Variante (Tab. 3.25). Der Massenverlust der Streu betrug im ersten Jahr 28% (350) und 25% (700). Im ersten Jahr nahm der Stickstoffgehalt des Probenmaterials signifikant zu. Der Kohlenstoffgehalt dagegen nahm im Trend ab, so daß die C/N-Verhältnisse der Reststreu auf geringere Werte als zu Versuchsbeginn anstiegen. Jedoch waren die C/N-Verhältnisse in der Reststreu der 700-Streu-Variante stets signifikant höher als bei der 350-Streu-Variante.

Zum Versuchsende nach dreijährigem Streuabbau waren bei der 350 Streu-Variante noch 62 % bzw. bei der 700 CO_2 -Variante noch 79 % der Einwaage der Buchenstreu vorhanden (Abb.

Tab. 3.25: Chemische Zusammensetzung (Stickstoff (N) [%], Kohlenstoff (C) [%] und C/N-Verhältnis) der Laubstreu von Buchenblättern im ersten Jahr des Abbaubversuches. Angeben sind Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl der Proben (n) und das Signifikanzniveau (P, TTest).

	CO ₂	Mai 1998				Juli 1998				November 1998			
		$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
N [%]	350	1.3	±0.2	12	0.05	1.4	±0.3	12	0.05	1.5	±0.2	12	0.29
	700	1.1	±0.2	12		1.2	±0.2	12		1.5	±0.2	12	
C [%]	350	47.8	±2.4	12	0.02	46.4	±1.9	12	0.49	44.8	±4.4	12	0.05
	700	49.7	±1.7	12		46.4	±1.9	12		47.4	±2.6	12	
C/N-Verhältnis	350	39	± 9	12	0.04	34	±6	12	0.04	30	± 4	12	0.05
	700	45	± 6	12		38	±5	12		33	± 5	12	

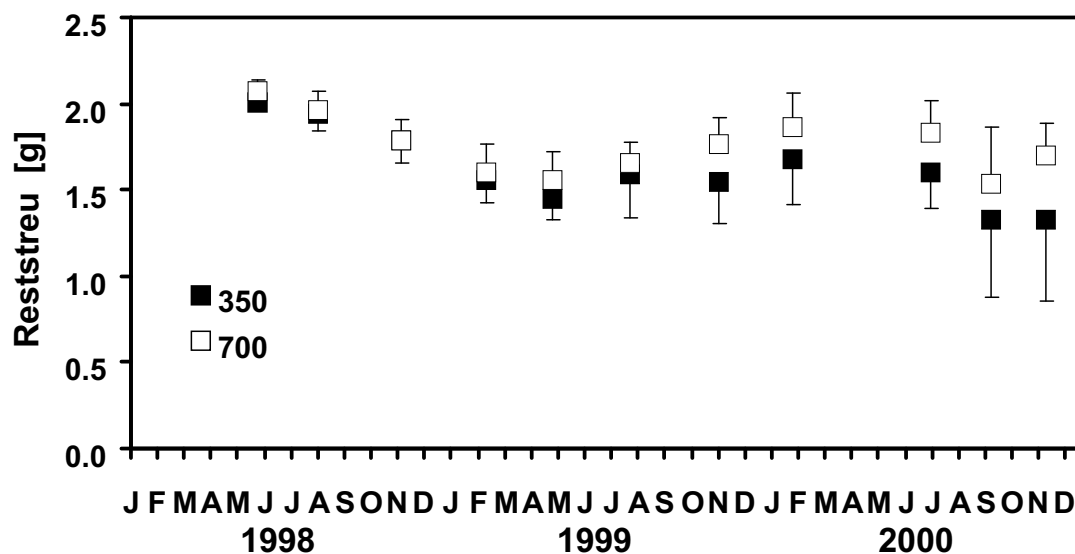


Abb. 3.60: Streuabbau von Buchenblättern (*Fagus sylvatica* L.) nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ über 3 Jahre. Für jede CO₂-Wachstumskonzentration wurde die Reststreu [g] in den Streuabbaukontainern (Ausgangsmaterial 2.15 g, n=12) an vier Terminen im Jahr bestimmt.

3.60).

3.9 Gaswechsellmessungen

In der vorliegenden Arbeit wurden CO₂/H₂O-Gaswechsellmessungen sowohl auf der Blattebene als auch auf der Bestandesebene durchgeführt. Für die Messungen bei den verschiedenen CO₂-Wachstumskonzentrationen wurden Buchenblätter aus unterschiedlichen Kronenschichten der juvenilen Bestände ausgewählt. An den Blättern wurden Abhängigkeitskurven des CO₂/H₂O-Gaswechsels bei variierenden abiotischen Umweltbedingungen von Licht, Temperatur, CO₂, VPD und Bodenwassergehalt gemessen. Mit Hilfe verschiedener Modellansätze wurden aus diesen Messreihen Parameter zur Beschreibung der Abhängigkeiten des CO₂/H₂O-Gaswechsels gewonnen. Die Variabilität der verschiedenen Gaswechsellparameter wurde in Beziehung zu der Variabilität der biotischen Faktoren (z.B. Blattstickstoffgehalt, LMA) gebracht, um daraus wiederum bestandescharakteristische Parameter für den Kronenraum zu gewinnen. Mit Hilfe eines mechanistischen Modellansatzes wurden die ökophysiologischen Teilprozesse des CO₂/H₂O-Gaswechsels für die Buchenbestände anhand dieser Parameter simuliert und mit den Bestandesmessungen verglichen.

3.9.1 Nettphotosyntheseraten

Die Nettphotosyntheseraten (A_n) der Buchenblätter in den juvenilen Buchenbeständen, die bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ aufwuchsen, wiesen in jeder Messreihe eine hohe Variabilität auf. Die lichtgesättigte Nettphotosyntheserate war unter erhöhter CO₂-Konzentration in allen Messreihen und allen Versuchsreihen signifikant gesteigert (Tab. 3.26, $P < 0.001$). In den Messreihen 1994 bis 1997 betrugen die mittleren Nettphotosyntheseraten (A_{n350}) bei der CO₂-Messkonzentration von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in den Beständen der CO₂-Wachstumskonzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 5.0 ± 1.9 (350) bzw. 4.6 ± 2.1 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei der Messkonzentration von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ wurden Nettphotosyntheseraten (A_n) von 7.7 ± 3.2 (350) bzw. 7.8 ± 3.3 (700) bestimmt. Die mittlere Zunahme in den Messreihen 1994 bis 1997 (A_{n350}/A_{n700}) lag zwischen 54% (350) und 80% (700). Sowohl die Nettphotosyntheseraten A_{n350} als auch A_{n700} waren zwischen den CO₂-Wachstumskonzentrationen nicht signifikant verschieden ($P > 0.16$). Die Steigerungsraten der Einzelblätter, die bei erhöhter CO₂-Konzentration aufwuchsen, waren bei den A_{n350} und A_{n700} dagegen in allen Messreihen im Trend größer. In den Messreihen 1995, 1997 und auch im gesamten Mittel von 1994 bis 1997 waren die Steigerungsraten der Nettphotosynthese signifikant größer. Hier fiel A_{n350} bei erhöhter CO₂-Wachstumskonzentration deutlich geringer aus, jedoch war kein einheitlicher Trend in den A_n -Werte zwischen den CO₂-Wachstumskonzentrationen zu beobachten. Auch die Blattleitfähigkeiten wiesen auf keinen klaren Trend einer Akklimatisation der Buchenblätter nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration hin.

Die Nettphotosyntheseraten (A_n) der Blätter des adulten Buchenbestandes waren im Vergleich zu den A_n -Werten der juvenilen Bestände signifikant größer (Messreihe 1998, Tab. 3.26, $P < 0.03$). Die Steigerungsraten zwischen A_{n350} und A_{n700} des adulten Bestandes waren jedoch

nur im Trend niedriger und wiesen keine signifikanten Unterschiede zu denen in den juvenilen Beständen auf.

Tab. 3.26: Nettophotosyntheseraten [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern bei 350 (A_{n350}) und 700 (A_{n700}) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, sowie der CO_2 -bedingte Anstieg der A_n (A_{n700}/A_{n350}) bei der CO_2 -Wachstumskonzentration [CO_2] 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ in den juvenilen Buchenbeständen der Versuchsreihe 1994-1999 und in einem adulten Buchenbestand (Botanischer Garten Berlin). Die Messreihen 1994 bis 1997 wurden mit dem CMS-400, die Messreihe 1998 mit dem HCM-1000 durchgeführt. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n), sowie das Signifikanzniveau (P, TTest) zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen der Einzelblattmessungen, die bei PPFD>1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, VPD=1.4 kPa und T=25°C durchgeführt wurden.

CO ₂	Jahr	n	A _{n350} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]			A _{n700} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]			A _{n700} /A _{n350}			A _{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	5.8 ±2.2			8.8 ±3.8			1.51 ±0.14			11.6 ±5.6		
700	1994	12	5.4 ±1.6		0.97	8.4 ±2.2		0.73	1.51 ±0.11		0.96	10.2 ±2.5		0.43
350	1995	25	4.1 ±1.6			6.6 ±2.8			1.58 ±0.23			8.6 ±4.1		
700	1995	24	3.6 ±2.0		0.30	6.2 ±3.0		0.69	1.94 ±0.35		<0.001	9.5 ±5.8		0.54
350	1996	9	6.2 ±1.3			9.4 ±2.0			1.52 ±0.17			12.7 ±2.9		
700	1996	10	6.6 ±1.4		0.55	11.0 ±2.6		0.16	1.66 ±0.21		0.14	15.3 ±5.4		0.22
350	1997	14	5.0 ±2.0			7.4 ±3.1			1.48 ±0.16			8.4 ±3.7		
700	1997	15	4.2 ±2.0		0.30	7.8 ±3.3		0.73	1.88 ±0.34		<0.001	7.6 ±3.5		0.52
350	1994-1997	60	5.0 ±1.9			7.7 ±3.2			1.54 ±0.19			9.8 ±4.5		
700	1994-1997	61	4.6 ±2.1		0.31	7.8 ±3.3		0.76	1.80 ±0.34		<0.001	10.1 ±5.3		0.71
350	1998	5	3.8 ±1.6			7.0 ±2.8			1.91 ±0.25			12.6 ±6.7		
700	1998	7	2.8 ±0.9		0.19	5.9 ±1.0		0.99	2.26 ±0.60		0.26	10.0 ±2.8		0.80
adult	1998	13	6.3 ±1.9		0.02	11.0 ±2.9		0.03	1.72 ±0.13		0.06	16.4 ±5.2		0.07

Auch nach fünfjährigem Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen die Buchenblätter keine 'down-regulation' der Nettophotosyntheseraten in einzelnen Blatttypen auf. Anhand der Gaswechselformen konnte nachgewiesen werden, dass alle Blätter ihre physiologische Reaktionsfähigkeit auf eine veränderte CO_2 -Konzentration gleichermaßen beibehalten und die Nettophotosynthese kurzfristig sowie langfristig steigern können. Eine modifikative Anpassung der Nettophotosyntheseraten auf eine erhöhte CO_2 -Konzentration konnte anhand von Gaswechselformen auf Blattebene nicht nachgewiesen werden.

3.9.1.1 Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)

Im lichtabhängigen Prozess der Photosynthese wird die Strahlung als primäre Energiequelle in chemische Energie gebunden und zur Fixierung und Reduktion des Kohlendioxids eingesetzt. Die Strahlungseffizienz dieses Prozesses wird als Quantenertrag bzw. Quantenwirksamkeit der Photosynthese angegeben und drückt aus, wieviel Mol Kohlendioxid pro Mol absorbierter Lichtquanten umgesetzt wird. In der vorliegenden Untersuchung wurde die Lichtabhängigkeit der

Nettphotosynthese (A_n) gemessen und die Parameter α und θ der Lichtmodelle von Smith (Gleichung (2.39)) und Farquhar (Gleichung (2.40)) bestimmt.

Beide Modelle beschreiben die Abhängigkeit der Nettphotosynthese (A_n) von der Strahlung (PPFD) als Sättigungsfunktion. Aus den A_n /PPFD-Kurven bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 von 1992 und 1993, den A_n /PPFD-Kurven bei 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 von 1997 und bei 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 von 1998 wurden die Parameter α und θ gewonnen. Die mit Hilfe der nichtlinearen Regressionsanalyse ermittelten Parameter beider Lichtmodelle sind in Tab. 3.27 zusammengefasst.

Tab. 3.27: Parameter α bzw. θ der beiden Lichtmodelle nach Smith (Gleichung (2.36)) und Farquhar (Gleichung (2.37)) bei verschiedenen CO_2 -Messkonzentrationen (CO_2 -Mes) nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in den Versuchsreihen 1991-1993 und 1997-1999. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n), die Lichtkompensationspunkte (LK) [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$] sowie das Signifikanzniveau (P, TTest) zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen der Einzelblattmessungen.

Jahr	CO ₂ -W CO ₂ -Mes [$\mu\text{mol mol}^{-1}$]		Smith-Modell			Farquhar-Modell			LK SD P			n
			α	SD	P	θ	SD	P				
1992	350	350	0.24	± 0.07	0.14	0.61	± 0.48	0.04	12	± 1	0.00	14
	700	700	0.29	± 0.06		0.91	± 0.14		10	± 0		12
1993	350	350	0.26	± 0.07	0.76	0.63	± 0.50	0.59	12	± 1	0.00	12
	700	700	0.27	± 0.08		0.74	± 0.27		10	± 0		5
1997	350	1508	0.15	± 0.05	0.10	-0.19	± 0.74	0.15	16	± 7	0.33	10
	700	1508	0.11	± 0.06		-0.63	± 0.62		13	± 7		11
1998	350	2000	0.25	± 0.08	0.45	0.73	± 0.48	0.82	20	± 14	0.86	4
	700	2000	0.21	± 0.05		0.68	± 0.20		18	± 4		7
gesamt	350		0.22	± 0.07	0.99	0.45	± 0.55	0.25	15	± 6	0.50	
gesamt	700		0.22	± 0.06		0.42	± 0.31		13	± 3		

In Abb. 3.61 sind alle gemessenen Lichtkurven mit den Regressionskurven des Smith-Modells dargestellt. Die Nettphotosynthese stieg zunächst proportional mit zunehmender PPFD an. Im unteren Strahlungsbereich ist die Regeneration von RuBP der limitierende Faktor der Photosynthese. In diesem Bereich wird nicht genug ATP und NADPH aus der Elektronentransportkette (Lichtreaktion) gebildet (Küppers 1999, Küppers & Häder 2001). Am Lichtkompensationspunkt (LK) wird die respiratorische CO_2 -Abgabe durch die photosynthetische CO_2 -Aufnahme kompensiert. In den Messreihen 1992 und 1993, die mit dem CMS-Gaswechsellmessgerät bei der jeweiligen CO_2 -Wachstumskonzentration gemessen wurden, lagen die Lichtkompensationspunkte (LK) bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 jeweils bei $12 \pm 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD) und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 jeweils bei $10 \pm 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD). Die Lichtkompensationspunkte waren unter erhöhter CO_2 -Messkonzentration signifikant erniedrigt (Tab. 3.27). In der Messreihe 1997, die für beide CO_2 -Wachstumskonzentrationen bei einer CO_2 -Messkonzentration von 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 durchgeführt wurden, lagen die LK-Werte bei $16 \pm 7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD) für die

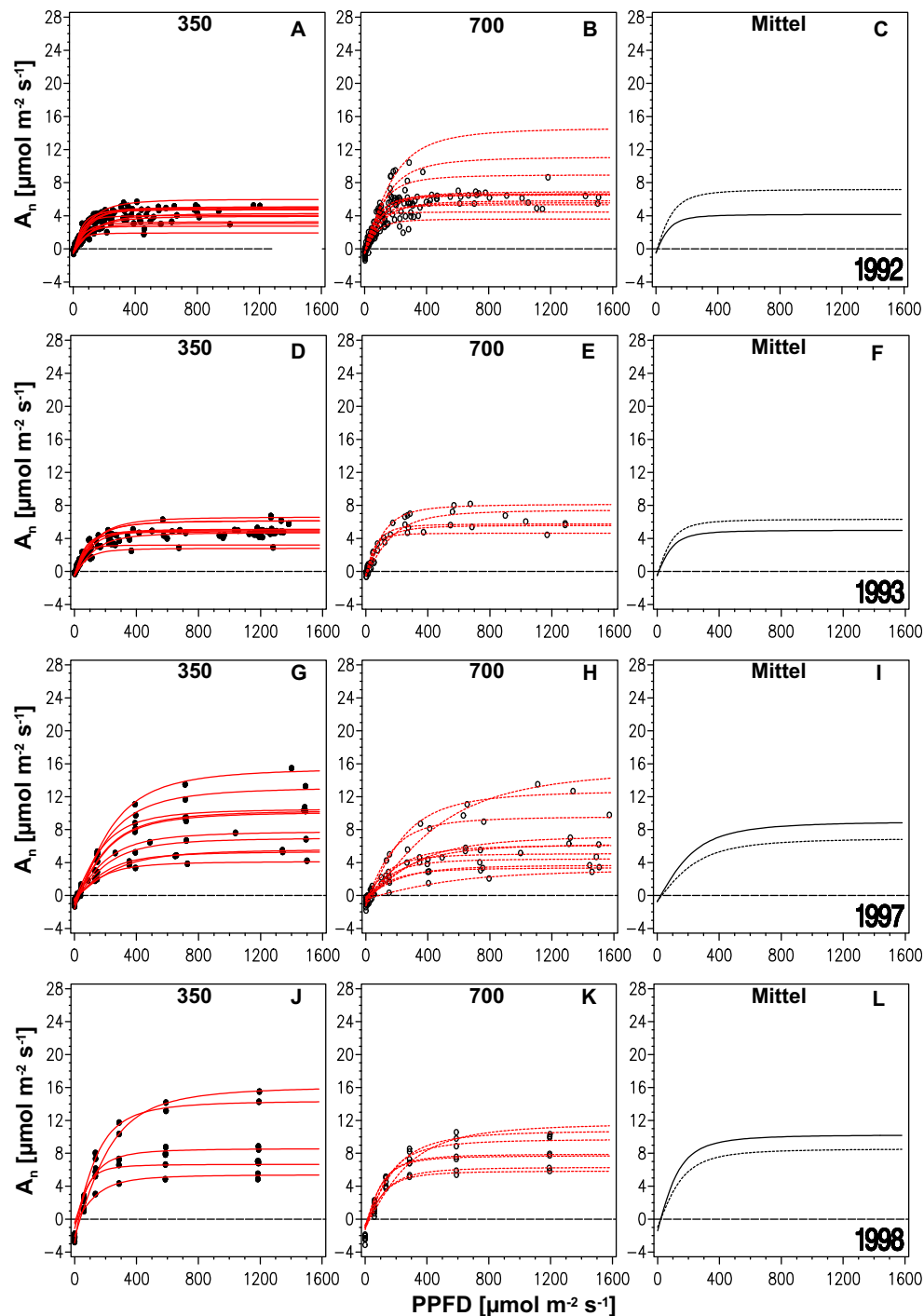


Abb. 3.61: Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von der Photonenflussdichte (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] im photosynthetisch aktiven Wellenlängenbereich des Lichtes (PAR: 400-700 nm) von Buchenblättern bei 350 (A,D), 700 (B,E), 1500 (G,H) und 2000 (J,K) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1991-1993 und 1994-1999. Dargestellt sind die Regressionskurven des Smith-Modelles.

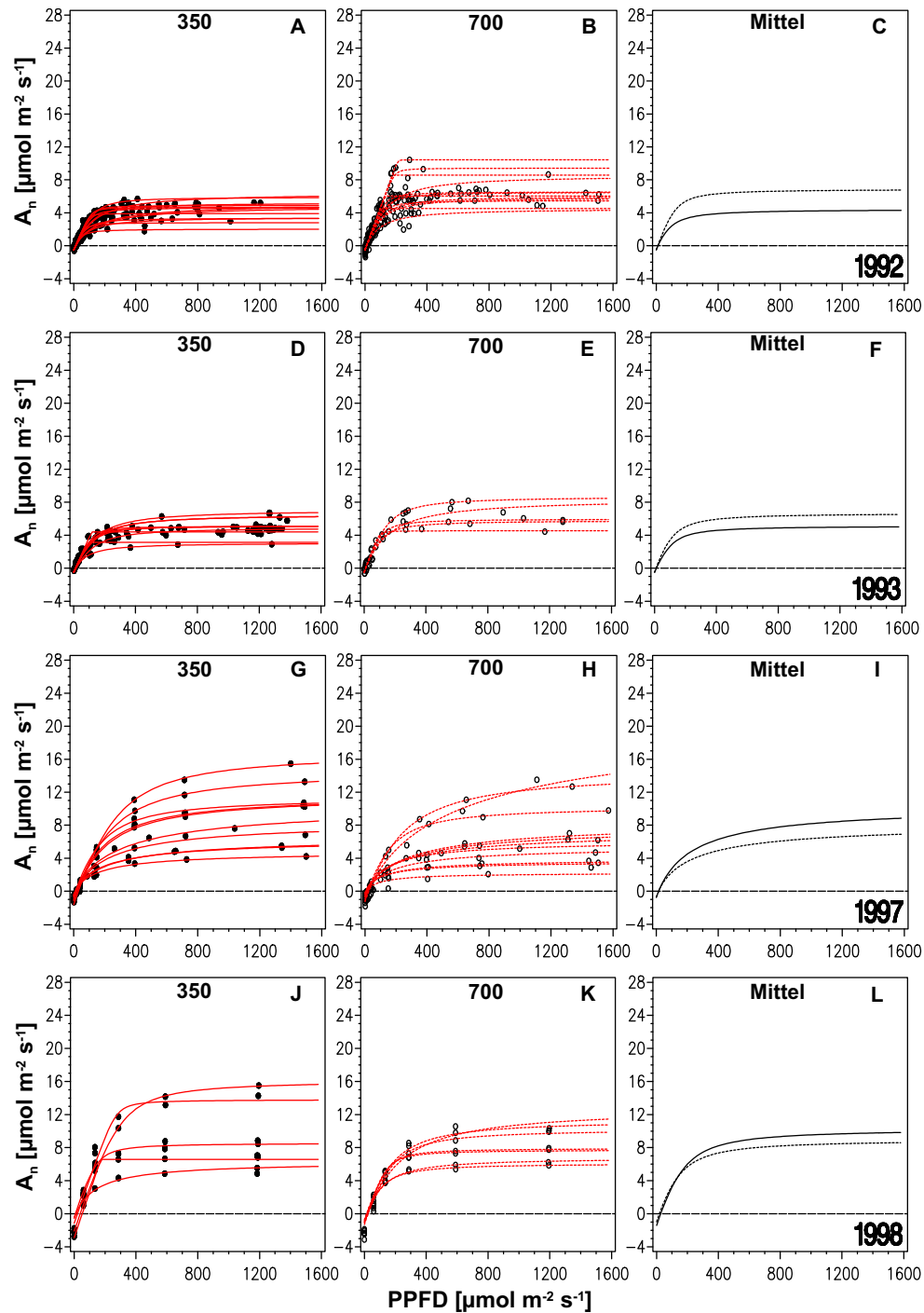


Abb. 3.62: Abhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von der Photonenflussdichte (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] im photosynthetisch aktiven Wellenlängenbereich des Lichtes (PAR: 400-700 nm) von Buchenblättern bei 350 (A,D), 700 (B,E), 1500 (G,H) und 2000 (J,K) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 und 1994-1999. Dargestellt sind die Regressionskurven des Farquhar-Modelles.

CO₂-Wachstumskonzentration 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und bei $13 \pm 7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für die CO₂-Wachstumskonzentration 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. In der Messreihe 1998, die abweichend von den vorherigen Messreihen mit dem HCM-Gaswechsellmessgerät bei einer CO₂-Messkonzentration von 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ durchgeführt wurde, betrugen die LK-Werte $20 \pm 14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für die CO₂-Wachstumskonzentration 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und $18 \pm 4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für die CO₂-Wachstumskonzentration 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Es wurden bei gleicher CO₂-Messkonzentration keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen.

Durch eine Erhöhung der PPFD stieg die Nettophotosyntheserate proportional an. Der lineare Anstieg der Lichtkurve ($\Delta A_n / \Delta \text{PPFD}$), der der Quantenausbeute der Photosynthese für das eingestrahlt Licht entspricht, wies mit zunehmender atmosphärischer CO₂-Konzentration höhere Steigungen auf (Abb. 3.63). Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nahm die Quantenausbeute gegenüber 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ von 0.0285 auf 0.0374 $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PPFD}$ um 31% zu. Bei 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ stieg die Quantenausbeute gegenüber 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auf 0.0431 $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PPFD}$ um 51%. Bei der höchsten CO₂-Messkonzentration von 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ stieg die Quantenausbeute gegenüber 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auf 0.0445 $\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PPFD}$ um 56% (Abb. 3.63).

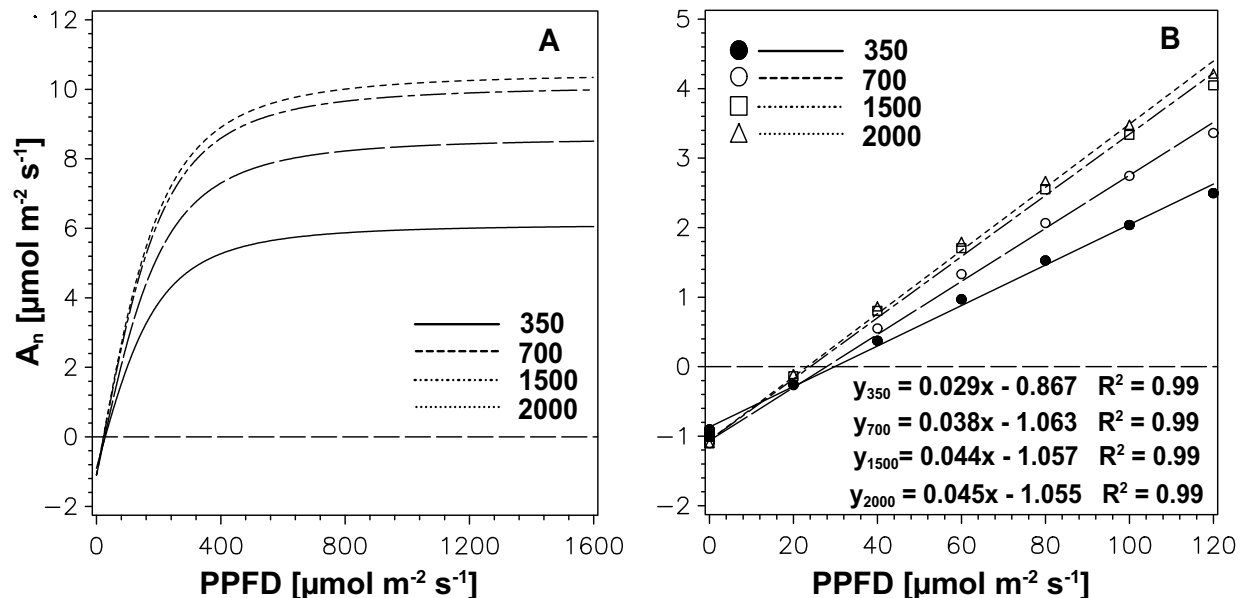


Abb. 3.63: Lichtkurven der Nettophotosynthese (A_n) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] (A) und linearer Anstieg der Lichtkurven (B) bei CO₂-Konzentrationen von 350, 700, 1500 und 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Die Modellfunktionen nach Smith wurden aus den Daten der Messreihen 1992 bis 1997 gewonnen, α : 0.22, $\Gamma^* = 43.1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂, $C_i/C_a = 0.66$, $J_{max} = 47.7(350), 51.0(700) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (vgl. Tab. 3.27).

Bis zu PPFD-Werten von 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreichte die Nettophotosynthese mit 5.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂), 7.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂), 9.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) und 9.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) etwa 90% der maximalen Photosyntheseleistung (A_{max}) und ging bei höheren Strahlungswerten in die Sättigung über.

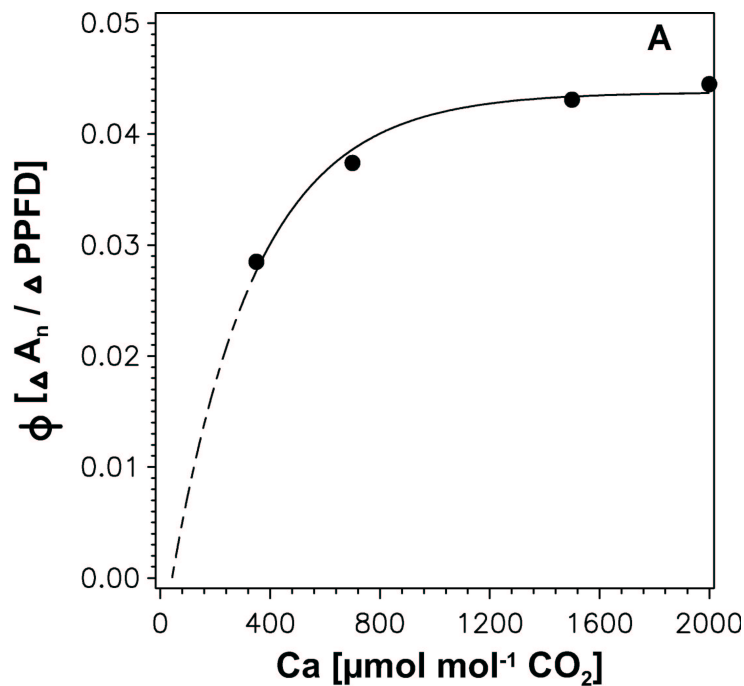


Abb. 3.64: Quantenausbeute der Nettophotosynthese ($\Delta A_n / \Delta \text{PPFD}$) [$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{PPFD}$], bezogen auf die eingestrahlte PPFD, berechnet aus dem linearen Anstieg der Lichtkurven in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration.

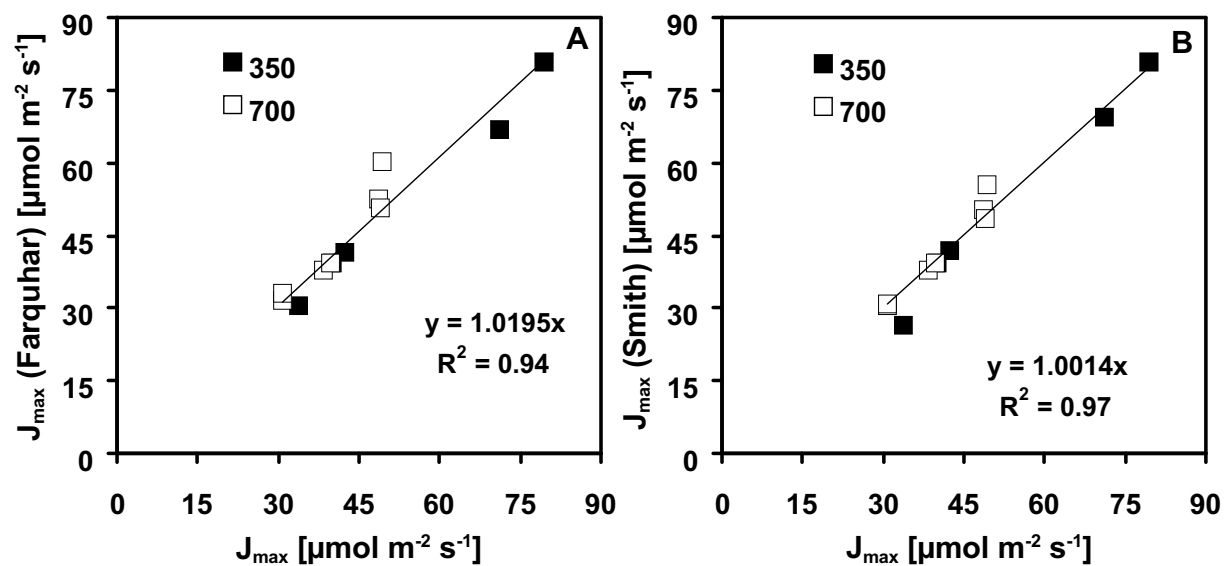


Abb. 3.65: Vergleichende Darstellung der J_{max} -Werte aus den beiden Lichtmodellen (Smith: A, Farquhar: B) mit den J_{max} -Werten, die unabhängig aus den A_n/C_i -Kurven ermittelt wurden.

Im Sättigungsbereich war die Nettophotosynthese bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 41%, bei 1500 um 65% und bei $2000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 71% gesteigert.

Die aus den Regressionen resultierenden Parameter α aus dem Smith Modell und θ aus dem Farquhar Modell wiesen zwischen den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ keine signifikanten Unterschiede auf (Tab. 3.27, $P > 0.27$). Daher wurde ein Wert für α von 0.22/0.22 (350/700) und für θ von 0.45/0.42 (350/700) angenommen.

Für die Messreihe 1998 wurden die verschiedenen Methoden zur Bestimmung des Photosyntheseparameters J_{max} einerseits über die Lichtabhängigkeit von A_n (Lichtkurven) bei nahezu CO_2 -Sättigung (CO_2 : $2000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) und andererseits über die CO_2 -Abhängigkeit bei Lichtsättigung ($\text{PPFD} > 1400 \mu\text{mol mol}^{-1}$) gegenübergestellt (Abb. 3.65). Die in der Messreihe 1998 ermittelten J_{max} -Werte aus den beiden Lichtmodellen bei $2000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ wiesen keine signifikanten Unterschiede zu den unabhängig aus den A_n/C_i -Kurven ermittelten Werten auf ($P > 0.86$). Die J_{max} Werte aus dem Smith-Modell (Abb. 3.65 A) und aus dem Farquhar-Modell (Abb. 3.65 B) waren identisch. Die Steigungen der linearen Regressionen wiesen für die J_{max} -Werte aus beiden Modellen Werte von 1.0 auf ($R^2 > 0.97$).

3.9.1.2 CO_2 -Abhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)

Von 1994 bis 1998 wurden CO_2 -Abhängigkeitskurven der Nettophotosyntheseraten bei Lichtsättigung an Buchenblättern gemessen und die A_n/C_i -Kurven aufgestellt (Abb. 3.66 und 3.67). Aus diesen A_n/C_i -Kurven, bei denen das Verhalten der Stomata bei variierenden CO_2 -Konzentrationen bereits berücksichtigt ist, wurden die wesentlichen Parameter der Photosynthese (V_{cmax} , J_{max}) nach dem Farquhar-Modell (Kap. 2.14) gewonnen. Diese beiden Parameter beinhalten die maximale Carboxylierungsrate der RuBisCO (V_{cmax}), die im niedrigen C_i -Bereich die Photosynthese limitiert, und die potentielle Elektronentransportrate (J_{max}), die im hohen C_i -Bereich die Regeneration von RuBP begrenzt, indem ATP und NADPH_2 aus der Lichtreaktion nicht ausreichend nachgeliefert werden und somit die maximale Photosynthese (A_{max}) bestimmten. Die bei Licht- und CO_2 -Sättigung gemessene maximale Photosyntheserate (A_{max}) spiegelt somit die Photosynthese-Kapazität eines Buchenblattes wider.

Der RuBisCO limitierte Ast der A_n/C_i -Kurve wurde durch die Gleichung (2.34) und der RuBP-Regenerations-limitierte Ast der A_n/C_i -Kurve durch die Gleichung (2.35) beschrieben. In Abb. 3.66 sind die limitierenden Bereiche dieser beiden Funktionen als durchgezogene und die nicht-limitierenden Bereiche als gestrichelte Linie dargestellt. Der Schnittpunkt beider Funktionen ergibt sich aus der simultanen Regression der beiden Teilfunktionen nach der in Kap. 2.14 besprochenen Methode und lag zwischen einer C_i von 200 und $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Die große Variabilität der A_n/C_i -Kurven bei den einzelnen CO_2 -Wachstumskonzentrationen spiegelte die Unterschiede in den Photosynthesekapazitäten (A_{max}) der Buchenblätter im gesamten Kronenraum der juvenilen Bestände wider. Auch nach CO_2 -Langzeitbegasung waren die Nettophotosyntheseraten (A_n) in Buchenblättern bei erhöhten CO_2 -Konzentrationen gegenüber denen bei normaler atmosphärischer CO_2 -Konzentration deutlich gesteigert.

In allen Messreihen waren die mittleren maximalen Nettophotosyntheseraten (A_{max}) zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen nicht signifikant verschieden ($P > 0.22$, TTest). Die gemittelten Photosynthesekapazitäten der gemessenen Buchenblätter lag zwischen 8.4 und 12.7

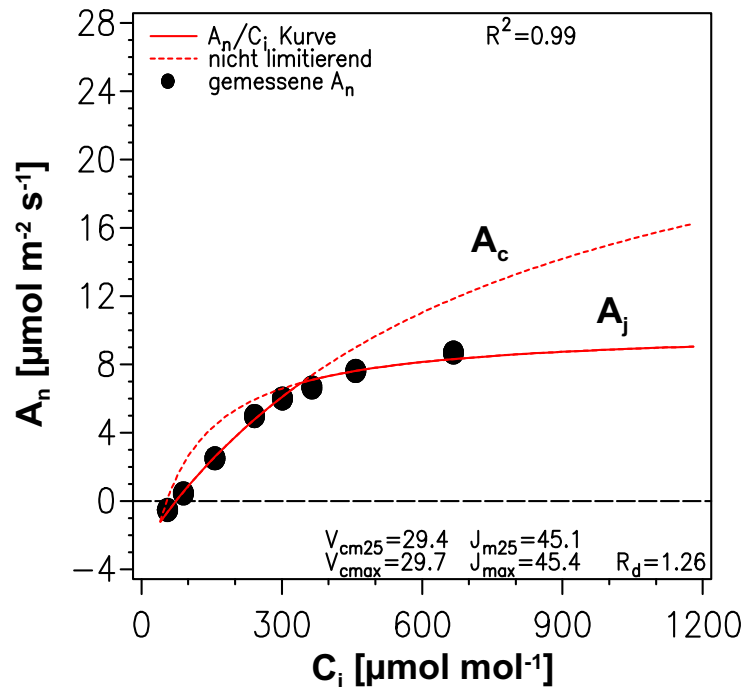


Abb. 3.66: A_n/C_i -Kurve mit den beiden Teilfunktionen A_c (Gleichung (2.34)) und A_j (Gleichung (2.35)).

$\mu\text{mol mol}^{-1}$ bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und zwischen 7.6 und $15.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Tab. 3.28). Es wurden maximale Nettophotosyntheseraten (A_{max}) bei Licht- und CO_2 -Sättigung von $23.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) und von $27.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) in den Buchenblättern der juvenilen Bestände gemessen. Die maximale Nettophotosyntheserate, die im adulten Buchenbestand gemessen wurde, betrug $27.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und lag somit im gleichen Bereich wie die in den juvenilen Beständen.

Die aus den gemessenen A_n/C_i -Kurven abgeleiteten Photosyntheseparameter $V_{c\text{max}}$, J_{max} streuten in den juvenilen Buchenbeständen aller Messreihen gleichermaßen. $V_{c\text{max}}$ variierte bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ von der Schatten- zur Sonnenkrone von 10.6 bis $64.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und von 9.2 bis $56.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um einen Faktor von 6.1 . J_{max} variierte von 17.2 bis $94.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ und von 15.5 bis $94.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um annähernd den gleichen Faktor wie die $V_{c\text{max}}$ -Werte. Die Mittelwerte sind in Tab. 3.29 zusammengefasst. In der Messreihe 1996 erreichten $V_{c\text{max}}$ mit 37.5 ± 6.8 (350) und 38.7 ± 8.9 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und J_{max} mit 57.8 ± 11.6 (350) und 63.6 ± 16.9 (700) die höchsten Werte. In dieser Messreihe waren auch die mittleren Gesamtstickstoffgehalte bezogen auf die Blattflächeneinheit (N_a [g m^{-2}]) der Buchenblätter am höchsten (Tab. 3.29). In der Messreihe 1998 fielen die $V_{c\text{max}}$ - und J_{max} -Werte der Blätter in den juvenilen Buchenbeständen deutlich geringer aus als in dem adulten Buchenbestand. Diese Unterschiede ließen sich auf die unterschiedlichen Stickstoffgehalte in den Buchenblättern zurückführen.

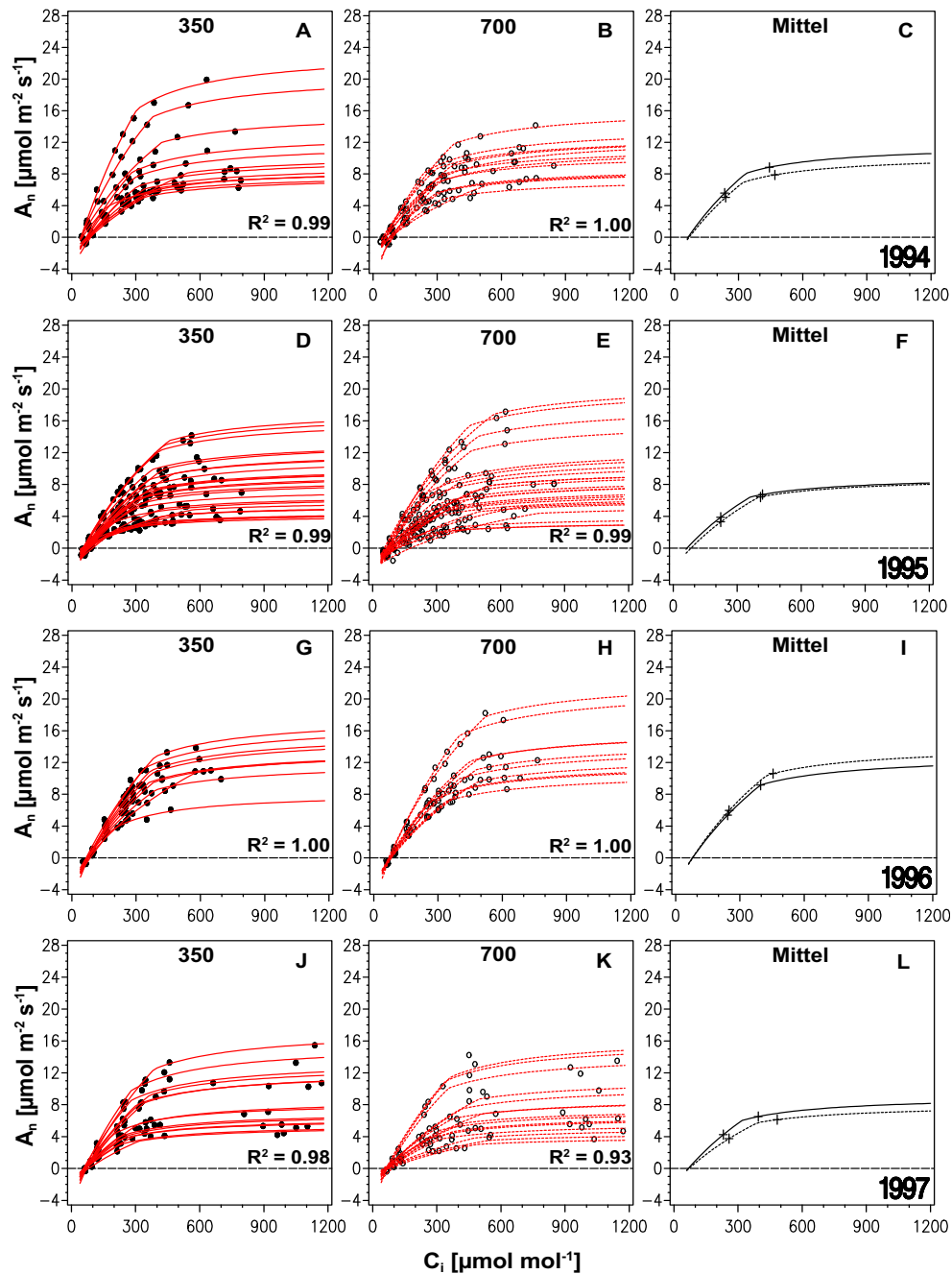


Abb. 3.67: Nettophotosyntheseraten (A_n) bei Lichtsättigung ($\text{PPFD} > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in Abhängigkeit von der blattinternen CO_2 -Konzentration (C_i), gemessen an Buchenblättern in den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Versuchsreihe 1994-1999 aus den Messjahren 1994 (A-C), 1995 (D-F), 1996 (G-I) und 1997 (J-L). Einzelmessungen und Regressionsmodelle bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (A,D,G,J) und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (B,E,H,K) CO_2 -Wachstumskonzentration. Medianwerte der Regressionsmodelle (C, F, I, L). + kennzeichnen die C_i -Konzentration bei der jeweiligen atmosphärischen Wachstumskonzentration (350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$). Messbedingungen: $T = 25^\circ\text{C}$, $\text{VPD} = 1.4 \text{ kPa}$.

Tab. 3.28: Photosynthesekapazität (A_{max}) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern bei Licht- und CO_2 -Sättigung in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und in einem adulten Buchenbestand (Botanischer Garten Berlin-Dahlem). Die Messungen wurden bei $\text{PPFD} > 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{cuv} = 25^\circ\text{C}$, $\text{VPD} = 1.4 \text{ kPa}$, $C_a > 1500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ durchgeführt. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n), die Min- und Maxwerte.

CO ₂ [$\mu\text{mol mol}^{-1}$]	Jahr	n	A_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]				
			$\bar{x}$	SD	P	min	max
350	1994	12	11.6	±5.6	0.43	6.3	23.1
700	1994	12	10.2	±2.5		6.9	15.6
350	1995	25	8.6	±4.1	0.54	2.7	18.7
700	1995	24	9.5	±5.8		2.6	26.0
350	1996	9	12.7	±2.9	0.22	5.9	15.6
700	1996	10	15.3	±5.4		9.5	27.0
350	1997	14	8.4	±3.7	0.52	4.3	16.0
700	1997	15	7.6	±3.5		3.3	13.9
350 (gesamt)	1994-1997	60	9.8	±4.5	0.71	2.7	23.1
700 (gesamt)	1994-1997	61	10.1	±5.3		2.6	27.0
350	1998	5	12.6	±6.7	0.80	7.0	23.1
700	1998	7	10.0	±2.8		6.6	14.4
adult	1998	13	16.4	±5.2	0.07	9.8	27.4

Tab. 3.29: Photosyntheseparameter ($V_{c\ max}$, J_{max}), Blattatmungsraten (R_i) [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$] sowie die Blattstickstoffgehalte (N_a) [g m^{-2}] und die auf den Blattstickstoffgehalt von 1 g N m^{-2} normierten $V_{c\ max}$ (normiert)- bzw. J_{max} (normiert)-Werte von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{ CO}_2$ in den Messreihen 1994-1998 und im adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem in der Messreihe 1998. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD), die Anzahl (n) und das Signifikanzniveau (P) für den TTest zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen sowie zwischen den juvenilen und adulten Beständen.

CO ₂	Jahr	n	V _{c max} [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]			J _{max} [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]			R _i [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	34.7	±12.8	0.67	50.9	±19.4	0.43	0.9	±0.6	0.80
700	1994	12	32.8	± 8.7		45.9	± 9.7		1.0	±0.6	
350	1995	25	25.5	± 8.9	0.91	39.4	±16.3	0.78	0.7	±0.4	<0.001
700	1995	24	25.8	±10.8		40.8	±19.1		1.2	±0.4	
350	1996	9	37.5	± 6.8	0.75	57.8	±11.6	0.40	1.5	±0.4	0.23
700	1996	10	38.7	± 8.9		63.6	±16.9		1.7	±0.3	
350	1997	14	28.8	±10.0	0.14	39.6	±16.4	0.47	0.8	±0.3	0.67
700	1997	15	22.8	±11.2		35.1	±16.4		0.7	±0.4	
350	1994-1997	60	29.9	±10.6	0.50	44.5	±17.5	0.92	0.9	±0.5	0.02
700	1994-1997	61	28.5	±11.5		44.1	±18.7		1.1	±0.5	
350	1998	5	20.7	± 7.8	0.12	46.6	±17.6	0.20	1.0	±0.6	0.87
700	1998	7	15.5	± 2.2		36.3	± 8.1		1.0	±0.2	
adult	1998	13	30.9	± 8.7	0.04	70.8	±17.8	0.02	1.0	±0.5	0.83

CO ₂	Jahr	n	N _a [g m^{-2}]			V _{c max} (normiert) [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]			J _{max} (normiert) [$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	1.03	±0.32	0.12	33.8	± 5.0	0.17	49.4	± 7.6	0.15
700	1994	12	0.87	±0.14		37.5	± 7.4		54.3	± 8.4	
350	1995	25	0.86	±0.24	0.47	29.7	± 5.1	0.11	46.7	± 9.6	0.04
700	1995	24	0.81	±0.25		32.3	± 5.9		52.3	± 8.8	
350	1996	9	1.11	±0.24	0.68	34.3	± 4.3	0.57	52.2	± 7.9	0.71
700	1996	10	1.16	±0.27		33.0	± 5.1		53.7	± 9.2	
350	1997	14	0.89	±0.20	0.59	31.9	± 8.4	0.14	45.2	±12.4	0.83
700	1997	15	0.84	±0.24		28.0	± 5.2		44.4	± 7.2	
350	1994-1997	60	0.94	±0.26	0.28	31.7	± 6.1	0.57	47.7	± 9.8	0.06
700	1994-1997	61	0.89	±0.26		32.4	± 6.6		51.0	± 9.1	
350	1998	5	0.85	±0.36	0.21	24.6	± 5.7	0.40	53.8	±11.6	0.64
700	1998	7	0.67	±0.12		26.8	± 3.0		56.4	± 6.8	
adult	1998	13	1.11	±0.28	0.12	27.7	± 6.1	0.34	64.4	± 9.7	0.07

Im Vergleich zu den juvenilen Buchenbeständen variierte im adulten Buchenbestand V_{cmax} von 20.1 bis 43.9 und J_{max} von 44.9 bis 95.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Im adulten Buchenbestand deckten sich die höchsten Werte annähernd mit denen in den juvenilen Beständen, jedoch sanken V_{cmax} und J_{max} in der Schattenkrone nicht so tief ab wie in den juvenilen Beständen. Dies kann vermutlich durch den geringeren LAI-Wert und die geringeren Blattdichten im adulten Buchenbestand erklärt werden.

Es wurden in keiner Messreihe signifikante Unterschiede in den V_{cmax} und J_{max} -Werten zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen festgestellt (V_{cmax} $P > 0.12$, J_{max} $P > 0.20$).

Das Verhältnis von J_{max} zu V_{cmax} blieb von einer erhöhten CO_2 -Konzentration unbeeinflusst. Die linearen Regressionen der Beziehung von J_{max} zu V_{cmax} waren in allen Messreihen annähernd identisch und unterschieden sich nicht in ihrer Steigung ($P < 0.001$) und ihrem Schnittpunkt ($P < 0.001$). Die Regression aller Werte aus den Messreihen 1994 bis 1997 ergab eine Steigung von 0.63 (350) und 0.66 (700) und einen y-Schnittpunkt der annähernd bei 0 lag (Abb. 3.68).

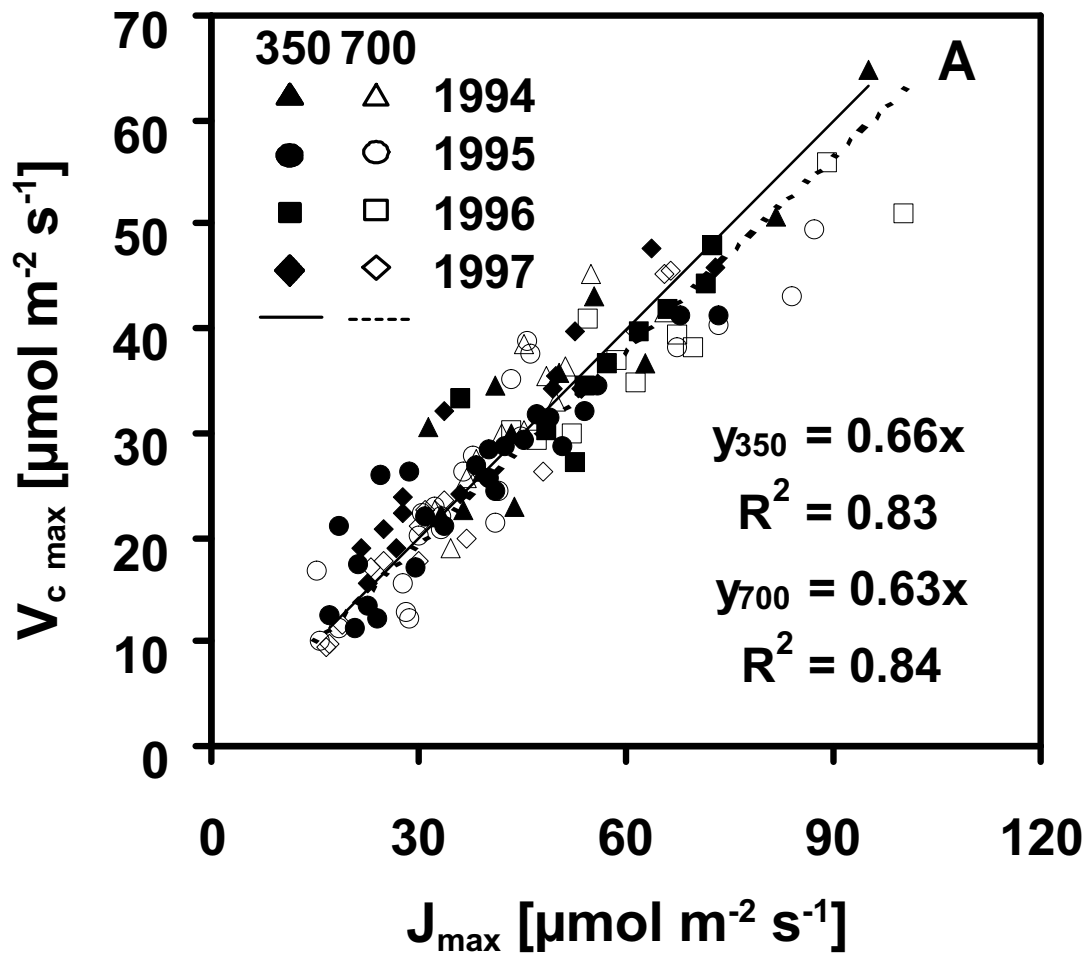


Abb. 3.68: Beziehung zwischen $J_{\max}$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] und $V_{c \max}$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in den Messreihen von 1994 bis 1997. Die linearen Regressionsfunktionen wurden getrennt für die Werte bei der CO₂-Wachstumskonzentration bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ angepasst.

3.9.1.3 Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese (A_n)

Die Temperatur ist neben der Strahlung und der CO_2 -Konzentration ein wichtiger Umweltfaktor, der einen starken Einfluss auf die Nettophotosynthese (A_n) ausübt. Abb. 3.69 zeigt die Temperaturabhängigkeit der lichtgesättigten Nettophotosyntheserate (A_n) bei sechs verschiedenen CO_2 -Konzentrationen. A_n stieg mit zunehmender Temperatur bis zu einer Optimumtemperatur (T_{opt}) an und nahm dann mit steigender Temperatur wieder ab. Bei der atmosphärischen CO_2 -Konzentration (C_a) von $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nahm A_n um 0.85 (350) bzw. 1.75 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ zu, wenn die Blatttemperatur (T_{Blatt}) von 20°C auf 30°C anstieg. Das entsprach einer Zunahme um 15% (350) bzw. 47% (700). Unter höherer C_a stieg A_n deutlich steiler an. Bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ betrug die A_n -Zunahme unter den gleichen Temperaturbedingungen 2.85 (350) bzw. 3.41 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dies entsprach einem Anstieg der Nettophotosyntheseraten um 42% bzw. 76% bei den CO_2 -Wachstumskonzentrationen von 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

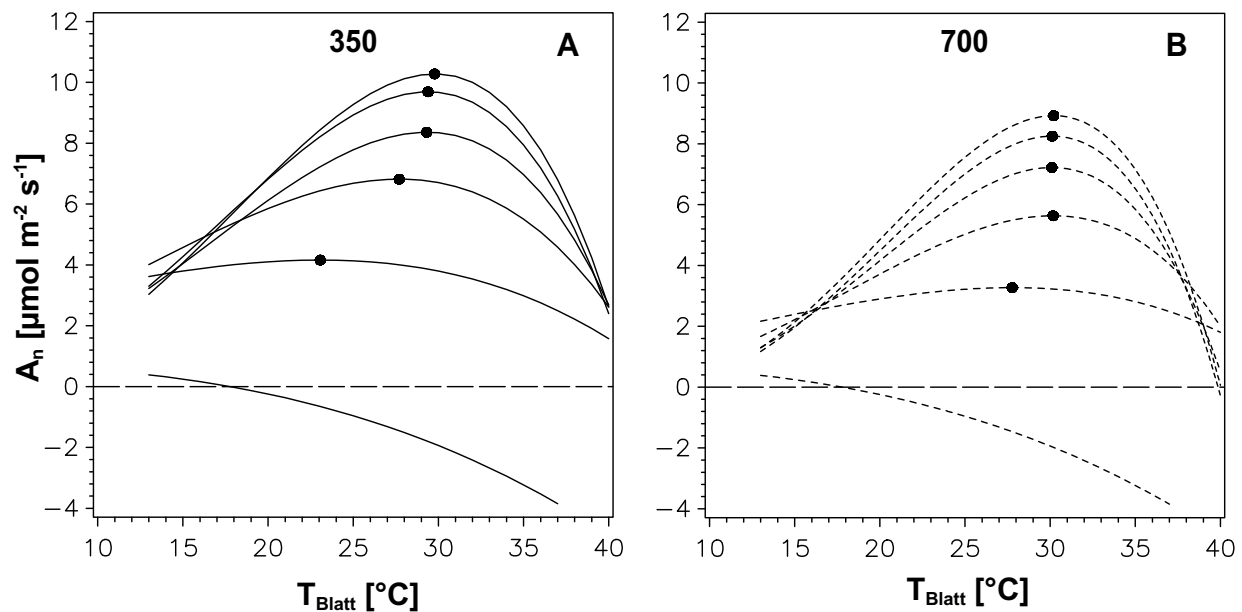


Abb. 3.69: Temperaturabhängigkeit (T_{Blatt}) [$^\circ\text{C}$] der Nettophotosynthese (A_n) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ bei sechs verschiedenen CO_2 -Messkonzentrationen (100, 200, 350, 500, 700 und $1000 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$). Die Regressionsgeraden wurden aus Daten der Blattmessungen ($n=8$) des Messzeitraumes (8.8. bis 27.8.1995) in der Versuchsreihe 1994-1999 gewonnen, • kennzeichnet die Optimumtemperatur (publiziert bei Strasse-meyer & Forstreuter et al. 1997, Strasse-meyer & Forstreuter 1997).

Die Temperatur wirkte sich bei erhöhter CO_2 -Konzentration stärker auf die Nettophotosynthese aus als bei niedriger CO_2 -Konzentration. Somit war der CO_2 -Effekt bei höheren Temperaturen größer als bei niedrigeren Temperaturen. Bei 20°C nahm A_n zwischen C_a von 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 17% (350) bzw. 21% (700) zu und bei 30°C betrug die Zunahme bei gleicher CO_2 -Erhöhung 44% (350) bzw. 45% (700). Dies ließ sich durch eine Erhöhung

der Oxygenierungsrate unter erhöhter Temperatur erklären. Die Oxygenierungsrate wird einerseits durch veränderte Löslichkeit von CO_2 und O_2 zugunsten von O_2 (Jordan & Ogren 1984, Long 1991) und andererseits durch eine Abnahme der Affinität von RubisCO für CO_2 verursacht. Demnach nahm der Anteil der Photorespiration mit steigender Temperatur zu. Unter hohen CO_2 -Konzentrationen wurde die Photorespiration kompetitiv durch CO_2 gehemmt und A_n wurde stärker durch eine Temperaturveränderung beeinflusst als unter niedriger CO_2 -Konzentration.

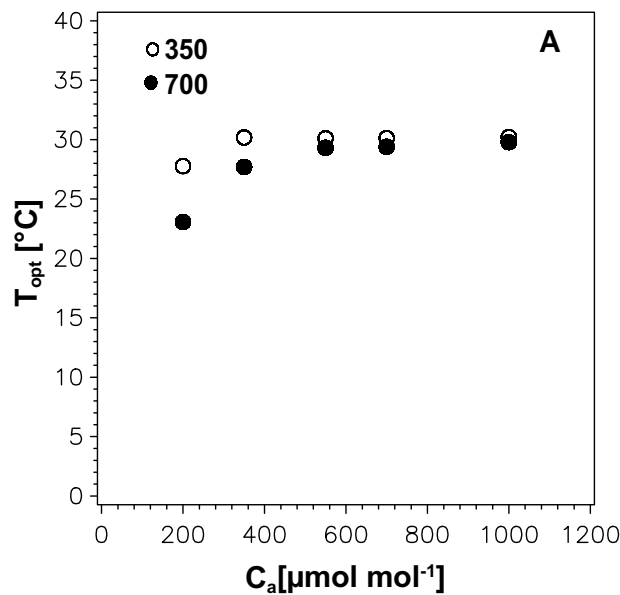


Abb. 3.70: Abhängigkeit des Temperaturoptimums (T_{opt}) [$^{\circ}\text{C}$] der Nettophotosynthese (A_n) von der atmosphärischen CO_2 -Konzentration in Buchenblättern nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 .

Die nichtlineare Regression der Optimumsfunktion (Gleichung (2.45)) ergab die folgenden Werte für die Optimumstemperatur (T_{opt}), die Assimilationsrate bei T_{opt} (A_{opt}) und den unteren Temperaturkompensationspunkt (T_{min} , Abb. 3.69). Bei erhöhter CO_2 -Konzentration stieg T_{opt} an. Bei einer Verdoppelung der CO_2 -Konzentration von 350 auf 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 stieg T_{opt} von 27.7 $^{\circ}\text{C}$ auf 29.5 $^{\circ}\text{C}$ bei der Wachstumskonzentration von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und von 29.1 $^{\circ}\text{C}$ auf 30.2 $^{\circ}\text{C}$ bei einer Wachstumskonzentration von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 an. In Abb. 3.70 ist T_{opt} in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration dargestellt. T_{opt} stieg mit zunehmender CO_2 -Konzentration bei beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen und erreichte den höchsten Wert mit 30 $^{\circ}\text{C}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 für die CO_2 -Wachstumskonzentration von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 und bei 500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 für die CO_2 -Wachstumskonzentration von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 .

3.9.2 Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} , J_{max})

Die Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} : maximale Carboxylierungsrate und J_{max} : Elektronentransportrate bei Lichtsättigung) wurde anhand von Optimumsfunktionen beschrieben (Gl. (2.42 bzw. 2.43)). Die Regressionsmodelle sind in Abb. 3.71 dargestellt. Durch die nicht-lineare Regression der beiden Optimumsfunktionen an die Messdaten wurden die Parameter (H_d , H_a , S und k_T bzw. H_d , H_a , T_{opt} und $k_{T_{opt}}$) gewonnen. Für die vorliegende Regressionsanalyse wurde der Parameter H_d auf einen Wert von 250 kJ mol^{-1} begrenzt. Diese Vorgehensweise und weitere Regressionsanalysen mit Exponentialfunktionen wurden ausführlich bei Strasse Meyer (2001) behandelt. Zwischen den beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen konnten weder für V_{cmax} noch für J_{max} signifikante Unterschiede in den Parametern der Temperaturabhängigkeit festgestellt werden ($P < 0.001$). Die Optimumstemperatur von V_{cmax} lag bei 33.2°C bzw. 34.4°C bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Für J_{max} wurden Optimumstemperaturen von 31.1°C (350) und 31.0°C (700) ermittelt.

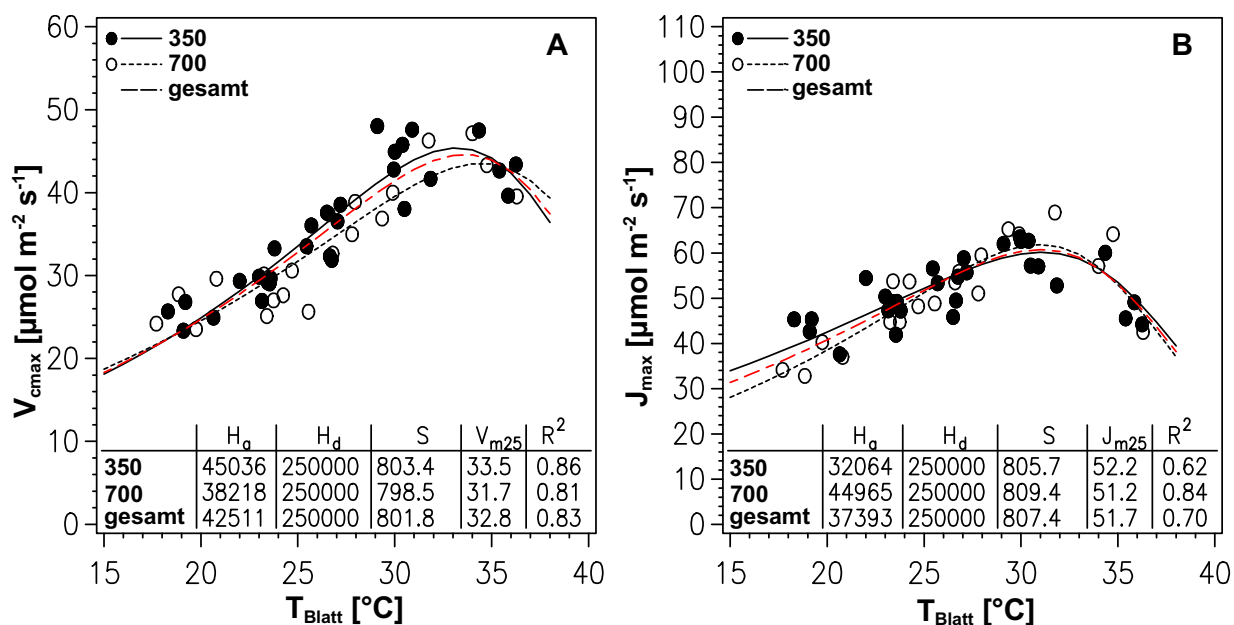


Abb. 3.71: Temperaturabhängigkeit (T_{Blatt}) [$^\circ\text{C}$] von V_{cmax} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] (A) und J_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] (B) in Buchenblättern juveniler Bestände nach Wachstum bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Versuchsreihe 1994-1999. Die Daten wurden aus den A_n/C_i -Kurven bei fünf Temperaturstufen ($17, 21, 25, 29$ und 36°C , $\text{PPFD} > 1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\text{ALVPD} = 1.4 \text{ kPa}$) vom 8.8. bis 27.8. in der Messreihe 1995 gewonnen.

3.9.3 Stickstoffabhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} , J_{max})

Mit Hilfe des physiologischen Photosynthesemodell nach Farquhar & von Caemmerer (1980) wurden aus den A_n/C_i -Kurven die Photosyntheseparameter V_{cmax} (maximale Carboxylierungs-

rate) und J_{max} (Elektronentransportrate bei Lichtsättigung) gewonnen (Strassemeyer & Forstreuter 1997). Die gemessenen Gaswechsellparameter wurden in Abhängigkeit vom Blattstickstoffgehalt (N_a) betrachtet, um so die Variabilität der Photosyntheseparameter im Kronenraum der Buchenbestände zu erfassen.

Die große Variabilität der A_n/C_i -Kurven (Abb. 3.67) bei den einzelnen CO_2 -Wachstums-konzentrationen spiegelte die unterschiedlichen Photosynthesekapazitäten (A_{max}) der Buchenblätter im gesamten Kronenraum der juvenilen Bestände wider. Die V_{cmax} - und J_{max} -Werte der verschiedenen Blattypten korrelierten eng mit den Blattstickstoffgehalten (N_a , $R^2 > 0.66$, Abb. 3.72). Die Regressionsmodelle der fünf Messreihen von 1994 bis 1998 wiesen für V_{cmax} und N_a weder zwischen den beiden CO_2 -Wachstums-konzentrationen noch zwischen den verschiedenen Messjahren signifikante Unterschiede auf. Die Regressionsmodelle für J_{max} und N_a zeigten mit Ausnahme der Messreihe 1995 ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den Blättern der beiden CO_2 -Wachstums-konzentrationen und in den verschiedenen Messreihen (Tab. 3.30).

Die Steigungen der Regressionsgeraden der Photosyntheseparameter V_{cmax} und J_{max} zum Blattstickstoffgehalt (N_a) waren weder zwischen den Messreihen noch zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen signifikant verschieden. Auch die Schnittpunkte der Regressionsgeraden unterschieden sich nur in der Messreihe 1995.

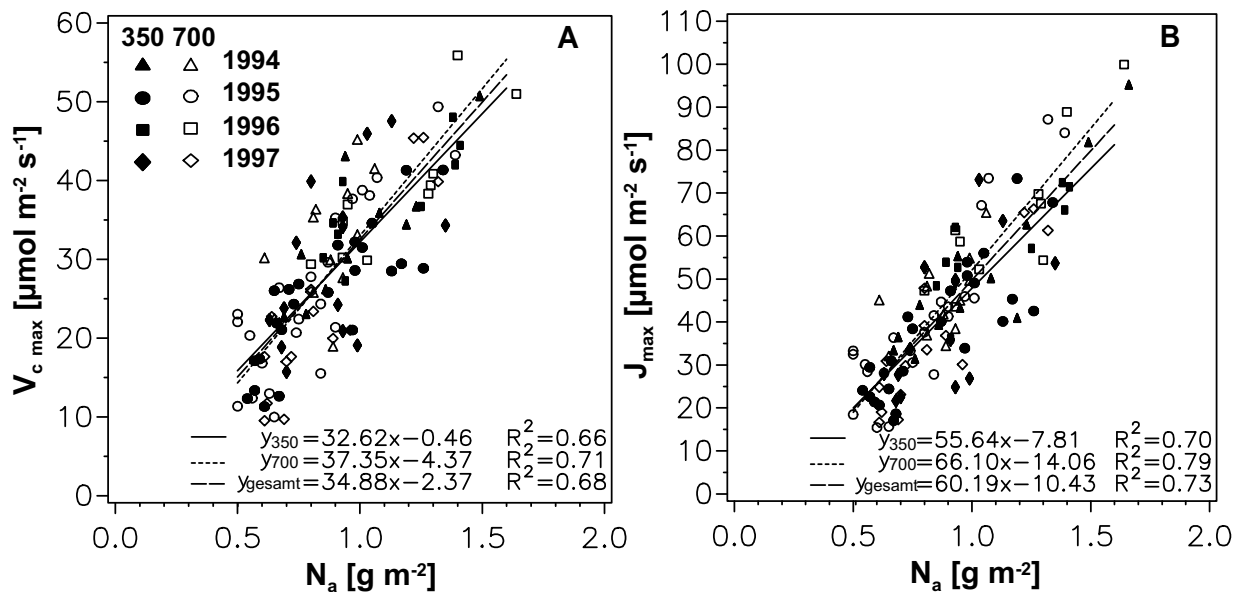


Abb. 3.72: Abhängigkeit der Photosyntheseparameter (V_{cmax} und J_{max}) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] vom Blattstickstoffgehalt (N_a) [g N m^{-2}] in Buchenblättern aus den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Versuchsreihe 1994-1999.

Die Effizienz des Photosyntheseapparates in Bezug auf die Stickstoffnutzung blieb bei allen untersuchten Blättern gleich groß. Eine langfristig erhöhte CO_2 -Konzentration hatte keine Auswirkung auf die N_a -Beziehungen von V_{cmax} bzw. J_{max} . Auch zwischen den verschiedenen Versuchsjahren blieb diese Beziehung gültig. Demnach kann die aufgestellte Stickstoff-

Tab. 3.30: Statistische Analyse der Regressionsgeraden, der Steigungen und der Schnittpunkte der V_{cmax} bzw. J_{max} und N_a -Beziehung zwischen den beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen in den einzelnen Messreihen von 1994 bis 1998. Angegeben ist das Signifikanzniveau (P), getestet zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen (F-Test, Riedwyl 1980).

Jahr	V_{cmax} vs N_a			J_{max} vs N_a		
	Gerade	Steigung	Schnittpunkt	Gerade	Steigung	Schnittpunkt
1994	0.549	0.654	0.312	0.484	0.359	0.437
1995	0.101	0.136	0.125	0.024	0.082	0.035
1996	0.802	0.514	0.988	0.313	0.242	0.332
1997	0.153	0.229	0.127	0.819	0.604	0.721
1998	0.272	0.164	0.448	0.816	0.985	0.511
1994-1997	0.536	0.290	0.728	0.050	0.117	0.061

Abhängigkeit der Photosyntheseparameter für die Buche (*Fagus sylvatica* L.) als artspezifische Abhängigkeit betrachtet werden.

Die V_{cmax} - und J_{max} -Werte der Blätter des adulten Buchenbestandes belegen diese Aussage. Sie waren zunächst signifikant verschieden von den Werten, die in den juvenilen Beständen gemessen wurden. Berücksichtigt man die unterschiedlichen N_a -Gehalte und bezieht alle Werte auf einen einheitlichen N_a -Gehalt, so waren keine signifikanten Unterschiede mehr nachweisbar. Bei einem Stickstoffgehalt von 1 g N m^{-2} lag der V_{cmax} im Bereich zwischen 24.6 ± 5.7 und $37.5 \pm 7.4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und der J_{max} im Bereich zwischen 44.4 ± 0.2 und $64.4 \pm 9.7 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tab. 3.29).

Die juvenilen Buchen zeigten keine Akklimatisation des Photosyntheseapparates ('down'- oder 'up'-regulation) auf der Blattebene an die veränderte atmosphärische CO_2 -Konzentration. Eine 'down-regulation' des Photosyntheseapparates bei erhöhter CO_2 -Konzentration aufgrund einer Verlagerung des Stickstoffes in andere Stoffwechselwege innerhalb des Blattes konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Zunahme oder aber Abnahme der V_{cmax} - und J_{max} -Werte in den Blättern des Kronenraumes war proportional mit der Veränderung der Blattstickstoffgehalte (N_a) verknüpft. Die Photosyntheseleistung des Kronenraumes in Buchenbeständen ist somit eng an die Allokation des Stickstoffes gebunden.

3.10 Stomatäre Leitfähigkeit (g_s)

Die Abhängigkeiten der stomatären Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] von den verschiedenen Umweltfaktoren, wie Photonenflussdichte (PPFD), atmosphärische CO_2 -Konzentration (C_a), Wasserdampfdruckdefizit (ALVPD) oder Bodenwassergehalt (θ_b) bei den langfristig angebotenen CO_2 -Wachstumskonzentrationen wurden mit Hilfe von Gaswechsellmessungen in den Messreihen 1992 bis 1998 der Versuchsreihen 1991-1993 und 1994-1999 untersucht. Um die Variabilität der stomatären Leitfähigkeit in den verschiedenen Blatttypen zu erfassen, wurde neben der Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit von den abiotischen Faktoren die modifikative Adaptati-

on der Blätter als biotischer Faktor berücksichtigt. Die Parameter für g_s wurden anhand von zwei häufig angewandten Modell-Ansätzen, dem Jarvis-Modell und dem Ball-Berry-Leuning-Modell bestimmt. Das von Jarvis (1976) entwickelte Modell basiert auf der spezifischen Reaktion der Stomata auf variierende Umweltbedingungen und berücksichtigt die einzelnen Umweltfaktoren zunächst getrennt, die dann wiederum in einem multiplikativen Ansatz verknüpft werden. Das Ball-Berry-Modell (Ball et al. 1987) basiert auf der empirischen Korrelation zwischen der stomatären Leitfähigkeit und der Kombination von abiotischen und biotischen Faktoren und wurde von Leuning et al. (1995) erweitert.

In der vorliegenden Arbeit beziehen sich alle angegebenen Werte von g_s auf die stomatäre Leitfähigkeit für CO_2 ($g_{s\text{CO}_2}$). Diese Werte können mit dem Faktor 1.56 in die Leitfähigkeit für Wasserdampf ($g_{s\text{H}_2\text{O}}$) umgerechnet werden (siehe 2.13.5).

3.10.1 Das Jarvis-Prinzip

3.10.1.1 Lichtabhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit

Die Lichtabhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit (g_s) wurde anhand der A_n /PPFD-Kurven für die CO_2 -Konzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Messreihe 1992 und 1993 untersucht. Die stomatäre Öffnungsweite variierte mit den vorherrschenden Strahlungsbedingungen. Der Verlauf der stomatären Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der Strahlung konnte als Sättigungsfunktion beschrieben werden. Bei niedrigen PPFD-Werten sank g_s stark ab. Besonders im Bereich des Lichtkompensationspunktes reagierten die Stomata sensibel und g_s nahm stark zu. Bei Lichtintensitäten von 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ waren bei beiden CO_2 -Konzentrationen bereits 95% der maximalen stomatären Leitfähigkeit erreicht (Abb. 3.73). Bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ betrug der Sättigungswert 49.1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die Variationsbreite von g_s lag zwischen 28.1 und 80.7 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ war g_s bei Lichtsättigung um 28% geringer und erreichte Werte von 35.2 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die Variationsbreite lag zwischen 17.1 und 63.4 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

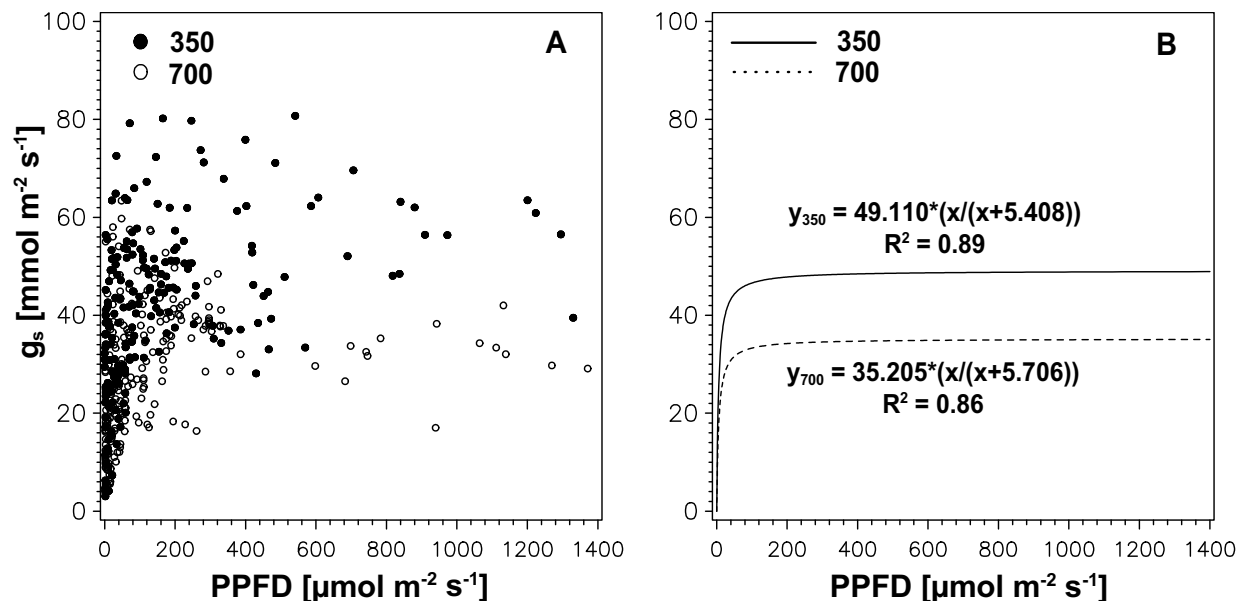


Abb. 3.73: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [mmol m⁻² s⁻¹] in Abhängigkeit von der einfallenden Strahlung (PPFD) [μmol m⁻² s⁻¹] von Buchenblättern (*Fagus sylvatica* L.) nach Wachstum bei 350 (geschlossene Symbole) und 700 (offene Symbole) μmol mol⁻¹ CO₂, (Messbedingungen: $T_{\text{Blatt}}=20^\circ\text{C}$, VPD= 0.8 ± 0.2 bis 0.9 ± 0.2 kPa).

3.10.1.2 CO₂-Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit

Die stomatäre Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der CO₂-Konzentration wurde anhand der A_n/C_i -Kurven bzw. g_s/C_a -Kurven aus den Messreihen 1994 bis 1998 in der Versuchsreihe 1994-1999 untersucht (Abb. 3.74). Die stomatäre Leitfähigkeit sank mit steigender CO₂-Konzentration signifikant.

Die physiologische Reaktionsfähigkeit der Stomata von Buchenblättern auf eine veränderte CO₂-Konzentration blieb bei den CO₂-Wachstumskonzentrationen von 350 und 700 μmol mol⁻¹ gleichermaßen erhalten. In dem juvenilen Bestand bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ betrug die mittlere CO₂-bedingte Abnahme (1994-1997) von g_s zwischen den Messkonzentrationen 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ 37%. In dem Bestand, der bei erhöhter CO₂-Konzentration herangewachsen war, fiel diese CO₂-bedingte Abnahme der stomatären Leitfähigkeit geringer aus. Zwischen 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ war g_s hier um 27% verringert. Auch nach fünfjährigem Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration war die CO₂-bedingte Abnahme der stomatären Leitfähigkeit im Vergleich zu den Werten innerhalb der ersten Wachstumsperiode gleich groß.

Die CO₂-bedingte Abnahme von g_s im adulten Buchenbestand entsprach mit 35% dem Wert, der in den juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ bestimmt wurde.

Bei gleicher CO₂-Messkonzentration von 350 μmol mol⁻¹ CO₂ waren die g_s -Werte der Bestände unterschiedlicher CO₂-Wachstumskonzentration (350 oder 700) in keiner Messreihe signifikant verschieden. Sie betrugen 48 ± 19 mmol m⁻² s⁻¹ (350) und 48 ± 24 mmol m⁻² s⁻¹

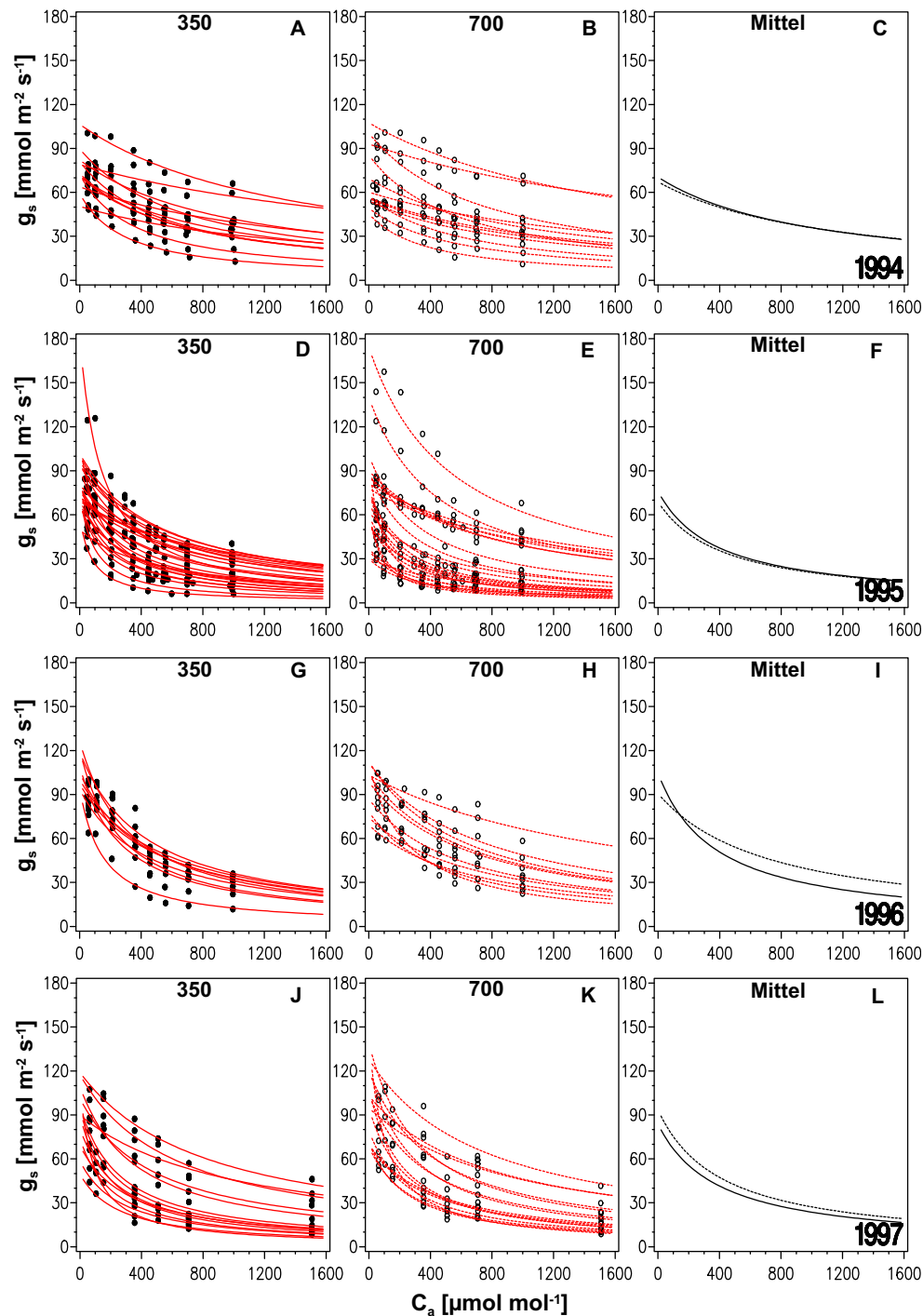


Abb. 3.74: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration (C_a) [$\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2]. Die Messreihen 1994 bis 1997 wurden mit dem Miniküvetten-System (CMS-400, Messbedingungen: PPFD>1400, T_{cuv} =25 °C, VPD= 1.4 kPa) durchgeführt.

(700) (Tab. 3.31, $P > 0.37$). Die g_s -Werte waren in den Beständen (350 und 700) bei der Messkonzentration von $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den ersten beiden Versuchsjahren gleich groß, im dritten und vierten Versuchsjahr waren sie im Bestand bei erhöhter CO_2 -Wachstumskonzentration größer (Tab. 3.31, 1996, 1997). In der Messreihe 1998 waren die g_s -Werte zwischen den juvenilen Beständen und dem adulten Bestand wiederum gleich groß.

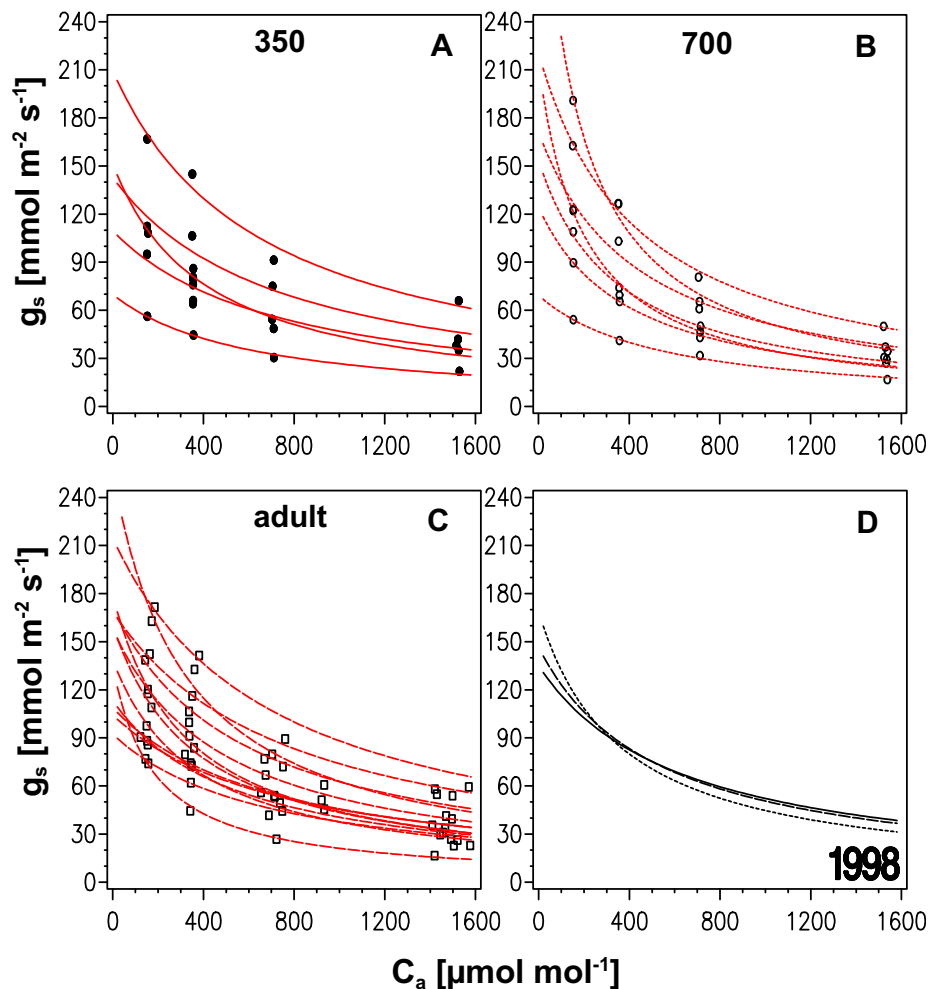


Abb. 3.75: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von der CO_2 -Konzentration (C_a) [$\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (A, B) und in einem adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem (C). Die Messreihen 1998 wurden mit dem tragbaren Photosynthesesystem (HCM-1000, Messbedingungen: PPFD $> 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{cuv}} = 25^\circ \text{C}$, VPD = 1.0 kPa) durchgeführt.

Bei der interzellulären CO_2 -Konzentration (C_i) ergab sich ein vergleichbares Bild. In beiden Beständen (350 und 700) waren die C_i -Werte bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ Messkonzentration in den ersten drei Jahren gleich groß (Tab. 3.32). Im vierten Jahr dagegen waren bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ -Messkonzentration höhere C_i -Werte in dem Bestand bei erhöhter CO_2 -Wachstumskonzentration

(700) im Vergleich zum Kontrollbestand (350) zu verzeichnen. Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 -Messkonzentration waren die C_i -Werte in beiden Beständen (350 und 700) im ersten und zweiten Versuchsjahr gleich groß, während signifikante Unterschiede zwischen den Beständen im dritten und vierten Versuchsjahr auftraten, da die C_i -Werte in den Blättern des Bestandes bei erhöhter CO_2 -Wachstumskonzentration (700) größer waren.

Tab. 3.31: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-2}$ CO_2 in den Messreihen 1994 bis 1998 und im adulten Buchenbestand des Botanischen Gartens Berlin-Dahlem in der Messreihe 1998. Die Messungen wurden bei PPFD >1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{Blatt}}=25^\circ\text{C}$, VPD=1.4 kPa (1994-1997), 1.0 kPa (1998) durchgeführt. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD) und das Signifikanzniveau (P) für den TTest zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen.

CO ₂	Jahr	n	g_s 350 [$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]			g_s 700 [$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	55.1 ± 17.2	0.83		38.6 ± 14.1	0.64	
700	1994	12	53.2 ± 20.8			41.7 ± 16.2		
350	1995	25	42.5 ± 17.1	0.51		25.8 ± 10.9	0.97	
700	1995	24	38.2 ± 27.2			25.9 ± 16.0		
350	1996	9	57.0 ± 14.6	0.37		33.0 ± 8.9	0.03	
700	1996	10	63.6 ± 16.9			49.2 ± 18.7		
350	1997	14	45.6 ± 22.4	0.62		26.7 ± 14.9	0.04	
700	1997	15	49.6 ± 21.2			39.1 ± 16.2		
350	1994-1997	60	47.9 ± 18.7	0.95		29.7 ± 13.1	0.03	
700	1994-1997	61	48.1 ± 24.4			36.1 ± 18.4		
350	1998	5	83.2 ± 37.8	0.90		60.0 ± 23.6	0.62	
700	1998	7	86.6 ± 32.7			54.0 ± 16.2		
adult	1998	13	89.6 ± 27.1	0.98		57.4 ± 17.7	0.98	

In diesem Bestand (700) war bei gleicher stomatärer Leitfähigkeit (g_s) ein erhöhter C_i -Wert einhergehend mit einer im Trend geringeren Nettophotosyntheserate ($A_{n\ 350}$) bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 -Messkonzentration zu verzeichnen. Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 -Messkonzentration war in diesem Bestand (700) bei erhöhter stomatärer Leitfähigkeit ($g_{s\ 700}$) und erhöhtem C_i -Wert die Nettophotosyntheserate ($A_{n\ 700}$) gegenüber den Werten des Kontrollbestandes (350) gleich groß. Die Unterschiede in den C_i -Werten beruhen demnach nicht auf den Veränderungen in der stomatären Leitfähigkeit, sondern deuten auf Veränderungen des Photosyntheseapparates bzw. der Photosyntheseparameter hin. Die Photosyntheseparameter waren im Bestand (700) bei erhöhter CO_2 -Messkonzentration im Vergleich zum Kontrollbestand (350) zwar geringer, jedoch waren diese Unterschiede nicht signifikant (vgl. Tab. 3.29).

Tab. 3.32: Interzelluläre CO_2 -Konzentration (C_i) [$\mu\text{mol mol}^{-1} CO_2$], und das Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration (C_i/C_a) von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} CO_2$ in der Messreihe 1994 bis 1998 und aus einem adulten Buchenbestand (Botanischer Garten Berlin-Dahlem) in der Messreihe 1998 bei einer CO_2 -Messkonzentration von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} CO_2$. Die Messungen wurden bei PPFD >1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{Blatt}}=25^\circ\text{C}$, VPD=1.4 kPa (1994-1997), 1.0 kPa (1998) durchgeführt. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Standardabweichung (SD) und das Signifikanzniveau (P) für den TTest zwischen den CO_2 -Wachstumsbedingungen.

CO_2	Jahr	n	$C_{i\ 350}$			$C_{i\ 700}$			$C_i/C_{a\ 350}$			$C_i/C_{a\ 700}$		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	235	±26	0.64	444	±73	0.32	0.67	±0.07	0.90	0.63	±0.10	0.33
700	1994	12	240	±22		470	±43		0.67	±0.06		0.67	±0.06	
350	1995	25	222	±30	0.96	419	±59	0.64	0.67	±0.10	0.77	0.60	±0.09	0.72
700	1995	24	223	±38		409	±41		0.66	±0.11		0.59	±0.12	
350	1996	9	242	±15	0.32	397	±51	0.04	0.67	±0.04	0.28	0.56	±0.07	0.07
700	1996	10	250	±17		454	±59		0.70	±0.06		0.63	±0.07	
350	1997	14	231	±15	<0.01	395	±45	<0.001	0.65	±0.04	<0.01	0.56	±0.06	<0.001
700	1997	15	258	±25		482	±53		0.73	±0.07		0.68	±0.08	
350	1994-1997	60	230	±25	0.18	415	±59	0.01	0.67	±0.07	0.18	0.59	±0.09	0.01
700	1994-1997	61	239	±32		447	±73		0.69	±0.09		0.63	±0.10	
350	1998	5	300	±21	0.40	570	±30	0.88	0.85	±0.06	0.39	0.81	±0.04	0.85
700	1998	7	315	±22		583	±22		0.89	±0.01		0.82	±0.03	
adult	1998	13	270	±24	<0.01	509	±62	0.01	0.77	±0.05	0.01	0.70	±0.06	0.001

3.10.1.3 ALVPD-Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit

In der Messreihe 1997 wurde die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit (g_s) von der ALVPD (air to leaf vapour pressure deficit) im Bereich von 1.2 bis 3.1 kPa an den Buchenblättern anhand von A_n/C_i -Kurven (C_a : 105, 355, 706, 1507 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) gemessen. In den juvenilen Buchenbeständen, die langfristig bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ heranwuchsen, wurden die Messungen bei Lichtsättigung (PPFD > 1100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und einer Blattoberflächentemperatur von 25°C durchgeführt.

Die stomatäre Leitfähigkeit nahm mit steigender ALVPD signifikant ab ($P < 0.01$, ANOVA). Die Reaktion der stomatären Leitfähigkeit bei den verschiedenen CO_2 -Konzentrationen war unterschiedlich stark. Die Steigungen der Regressionsgeraden [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$] der Beziehung g_s und ALVPD wurden als Indikator für die Sensitivität der Leitfähigkeit bei den verschiedenen CO_2 -Konzentrationen herangezogen. Die Buchenblätter reagierten bei niedriger CO_2 -Konzentration stärker auf ALVPD als bei hoher CO_2 -Konzentration (Abb. 3.76). Während die Steigung der Regressionsgeraden bei einer C_a von 105 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ -11.2 (350) bzw. -14.2 (700) $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$ betrug, so lag sie bei einer C_a von 1507 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nur bei -1.8 (350) bzw. -5.2 (700) $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$. Mit Zunahme der ALVPD von 1.4 auf 2.4 kPa fiel die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) gemittelt über alle CO_2 -Konzentrationen um $21 \pm 5\%$ im Bestand bei 350 und um $23 \pm 6\%$ im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Die Steigungen der Regressionsgeraden waren für den Bestand bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich zum Kontrollbestand zwar größer, jedoch deuten die prozentualen Werte für beide Wachstumskonzentrationen gleich große Abnahmen der stomatären Leitfähigkeit mit zunehmender ALVPD an. Die Abnahme der stomatären Leitfähigkeit betrug zwischen 13 und 30%.

3.10.1.4 Stomatäre Leitfähigkeit und Bodenwassergehalt

In der Messreihe 1998 wurden A_n/C_i -Kurven und Einzelmessungen der Nettophotosynthese (A_n) und Transpiration (E) mehrmals an denselben Buchenblättern bei abnehmendem Bodenwassergehalt über einen Zeitraum von 25 Tagen durchgeführt. Die stomatären Leitfähigkeiten (g_s) der Buchenblätter waren im Bereich des Bodenwassergehaltes über 15 Vol.% nicht beeinträchtigt (Abb. 3.77, A). Bei diesem Bodenwassergehalt wies die Bodensaugspannung (Ψ) einen pF-Wert von 2.0 (10 kPa) auf. Mit abnehmenden Bodenwassergehalten auf etwa 10 Vol.% (pF=3.16, 145 kPa) nahm die stomatäre Leitfähigkeit um 20% ab. Bei einem Bodenwassergehalt von 7.5 Vol.% (pF= 6, 10.6MPa) reagierten die Stomata deutlich, da nun die stomatäre Leitfähigkeit auf 50% des Maximalwertes herabgesetzt war. Ab einem Bodenwassergehalt von 6 Vol.% kam es zum vollständigen Schließen der Stomata.

Aus den Messreihen der stomatären Leitfähigkeiten aller Buchenblätter wurde eine allgemeine Abhängigkeitskurve zum Bodenwassergehalt (θ_b) erstellt. Die maximalen g_s -Werte wurden auf 100% gesetzt, um den relativen Verlauf der Stomatareaktion bei abnehmenden Bodenwassergehalten zu erhalten (Abb. 3.77; B).

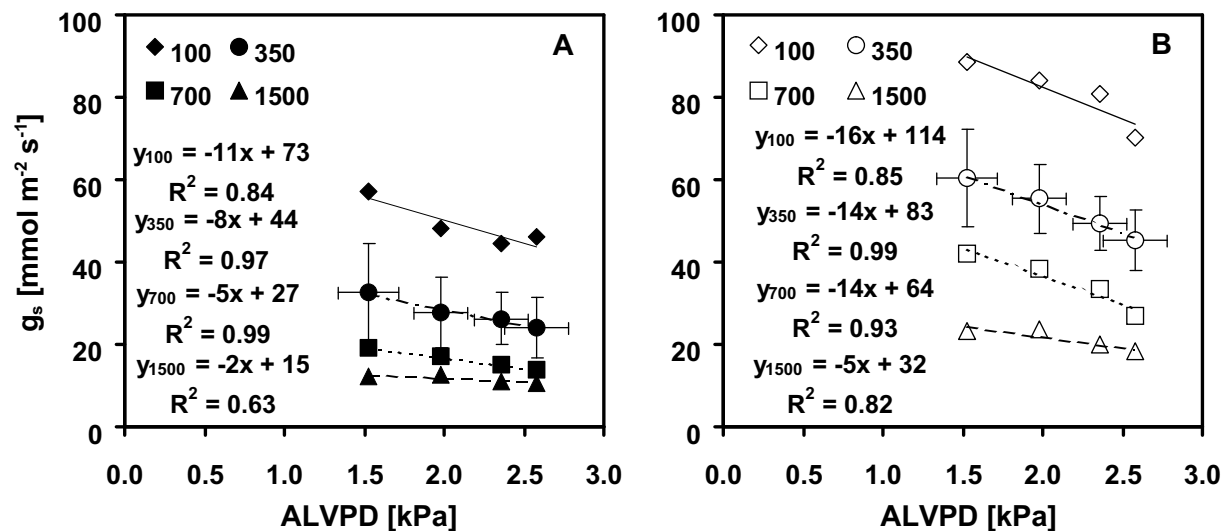


Abb. 3.76: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von ALVPD [kPa] von Buchenblättern in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Messreihe 1997 (Versuchsreihe 1994-1999). Angegeben sind die Mittelwerte (350: $n=6$ und 700: $n=8$) bei den vier CO₂-Messkonzentrationen von 100, 350, 700 und 1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Messbedingungen: $T_{\text{cuv}} = 25^\circ\text{C}$, PPFD > 1100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

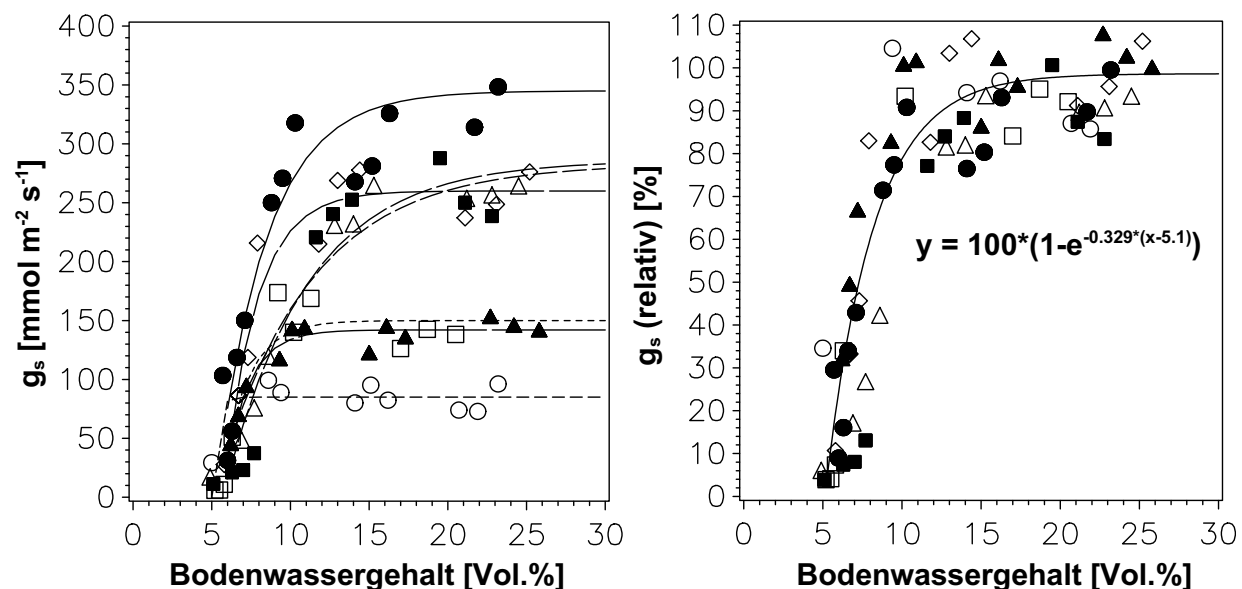


Abb. 3.77: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) von Buchenblättern ($n=7$) in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt (θ_b [Vol.%]) während eines Austrocknungsversuches im Phytotron über 25 Tage (A: gemessene g_s -Werte, B: relative g_s -Werte, Maximalwert=100%). Die Blattmessungen wurden mit dem tragbaren Gaswechsellmessgerät (HCM-1000, Walz) bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂, PPFD > 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T = 25^\circ\text{C}$, ALVPD = 1.3 kPa durchgeführt.

3.10.1.5 Stomatäre Leitfähigkeit und Blattstickstoffgehalt

Die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) der Buchenblätter nahm mit steigendem Stickstoffgehalt (N_a) signifikant zu ($P < 0.001$). Die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit (g_s) von N_a bei einer CO_2 -Messkonzentrationen von 350 (Abb. 3.78, A) und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ (Abb. 3.78, B) und der $g_{s\text{ref}}$ -Wert, berechnet aus dem Jarvis-Modell (vgl. Kapitel 2.14.4.1) für die stomatäre Leitfähigkeit, wiesen auf diesen Zusammenhang hin. Zwischen den stomatären Leitfähigkeiten der Buchenblätter beider CO_2 -Wachstumskonzentrationen konnten keine signifikanten Unterschiede ermittelt werden. Mit steigendem N_a -Gehalt um 0.1 g N m^{-2} nahm die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) um 5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) und um 3-4 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) zu.

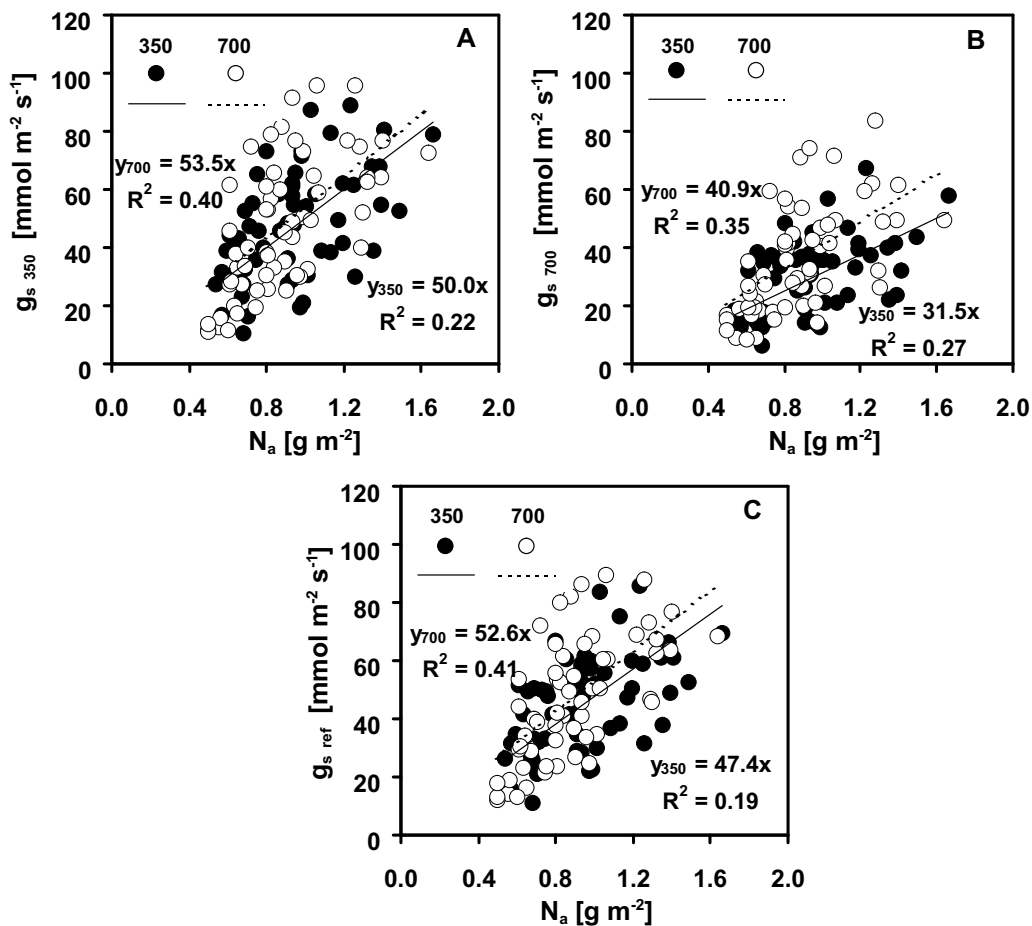


Abb. 3.78: Stomatäre Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt (N_a) [g m^{-2}] von Buchenblättern ($n=60$) aus den juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Dargestellt sind die g_s -Werte für die CO_2 -Messkonzentrationen 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und die aus dem Jarvis-Modell (g_s vs. C_a vgl. Kapitel 2.14.4.1) der stomatären Leitfähigkeiten berechneten $g_{s\text{ref}}$ -Werte (C) für die Messreihen 1994-1997 (Steigung der Regressionsgeraden: $P < 0.001$).

3.10.2 Das Ball-Berry-Leuning- Prinzip

Entsprechend dem Ball-Berry Modell wurden die Parameter der Steigungen (g_1) der linearen Beziehung des Ball-Berry-Koeffizienten und der stomatären Leitfähigkeit (g_s) bestimmt. In Abb. 3.79-3.80 sind die linearen Beziehungen von g_s zum Ball-Berry- bzw. zum Ball-Berry-Leuning-Koeffizienten dargestellt. Die daraus resultierenden Parameter g_0 (Schnittpunkt mit der Y-Achse) und g_1 (Steigung der Regressionsgeraden) variierten zwischen den Buchenblättern eines Bestandes und zwischen den einzelnen Messreihen erheblich. Die Regressionen der Einzelblätter wiesen dagegen sehr hohe Regressionskoeffizienten auf ($R^2 > 0.84$).

In den ersten drei Messreihen 1994 bis 1997 waren die Steigungen und auch die Schnittpunkte der Regressionsgeraden des Ball-Berry-Koeffizienten bzw. des Ball-Berry-Leuning-Koeffizienten und der stomatären Leitfähigkeit (g_s) zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen gleich groß (Tab. 3.33, $P > 0.29$, TTest). Während die Schnittpunkte der Regressionsgeraden in der vierten Messreihe 1997 gleich waren, wurde unter erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich zum Kontrollbestand eine signifikant höhere Steigung der Regressionsgeraden nachgewiesen ($P > 0.01$, TTest). Diese Unterschiede waren in der fünften Messperiode nicht mehr nachweisbar. Im Vergleich der Parameter des Ball-Berry- und des Ball-Berry-Leuning-Modells, die hier an Buchenblättern juveniler Bestände und an Blättern des adulten Bestandes gewonnen wurden, waren die Steigungen der Regressionsgeraden des Ball-Berry-Leuning-Modells nur im Trend niedriger (g_1 , $P < 0.05$ Tab. 3.33). Die Parameter waren zwischen den Blättern der juvenilen und des adulten Bestandes nicht signifikant verschieden.

Tab. 3.33: Parameter des Ball-Berry-Modells und des nach Leuning erweiterten Modells für Buchenblätter in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstums bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in der Versuchsreihe 1994-1999. Angegeben sind die Steigungen (g_1) und der Schnittpunkt der Y-Achse (g_0) der Geraden der linearen Beziehung der stomatären Leitfähigkeit (g_s) zum Ball-Berry-Koeffizienten. Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl der gemessenen Blätter (n) und das Signifikanzniveau (P, TTest zwischen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$).

CO ₂	Jahr	n	Ball-Berry Modell					
			g ₀			g ₁		
			[$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$]					
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	16.2	±13.6	0.67	4.3	± 1.7	0.56
700	1994	12	18.7	±15.8		3.9	± 1.7	
350	1995	25	-0.9	±11.2	0.85	6.1	± 2.9	0.95
700	1995	24	-0.3	±11.1		6.0	± 2.4	
350	1996	9	-6.5	± 8.1	0.41	6.9	± 1.3	0.29
700	1996	10	-1.7	±15.3		6.3	± 1.2	
350	1997	14	6.6	± 8.8	0.99	5.5	± 1.0	0.01
700	1997	15	6.6	±10.2		7.4	± 2.4	
350	1994-1997	60	3.4	±13.0	0.55	5.7	± 2.3	0.52
700	1994-1997	61	4.9	±14.5		6.0	± 2.4	
350	1998	5	10.8	± 9.8	0.07	11.9	± 3.0	0.50
700	1998	7	-1.6	± 8.4		14.6	± 3.9	
adult	1998	13	-0.5	±14.3	0.18	8.6	± 2.0	0.05

CO ₂	Jahr	n	Leuning Modell					
			g ₀			g ₁		
			$\bar{x}$	SD	P	$\bar{x}$	SD	P
350	1994	12	16.24	±13.49	0.67	3.5	±1.3	0.53
700	1994	12	18.87	±16.13		3.1	±1.5	
350	1995	25	-2.12	±11.55	0.65	5.1	±2.8	0.78
700	1995	24	-0.78	± 8.63		4.9	±1.8	
350	1996	9	-7.41	± 7.32	0.46	4.7	±0.7	0.81
700	1996	10	-3.05	±15.96		4.6	±0.9	
350	1997	14	6.58	± 8.94	0.93	3.7	±0.6	0.01
700	1997	15	6.92	±10.16		5.0	±1.7	
350	1994-1997	60	2.79	±13.39	0.47	4.4	±2.0	0.70
700	1994-1997	61	4.61	±14.21		4.5	±1.7	
350	1998	5	13.20	± 7.10	0.05	6.5	±0.9	0.64
700	1998	7	0.80	± 7.70		9.7	±2.8	
adult	1998	13	-1.13	±14.32	0.08	6.5	±1.7	0.15

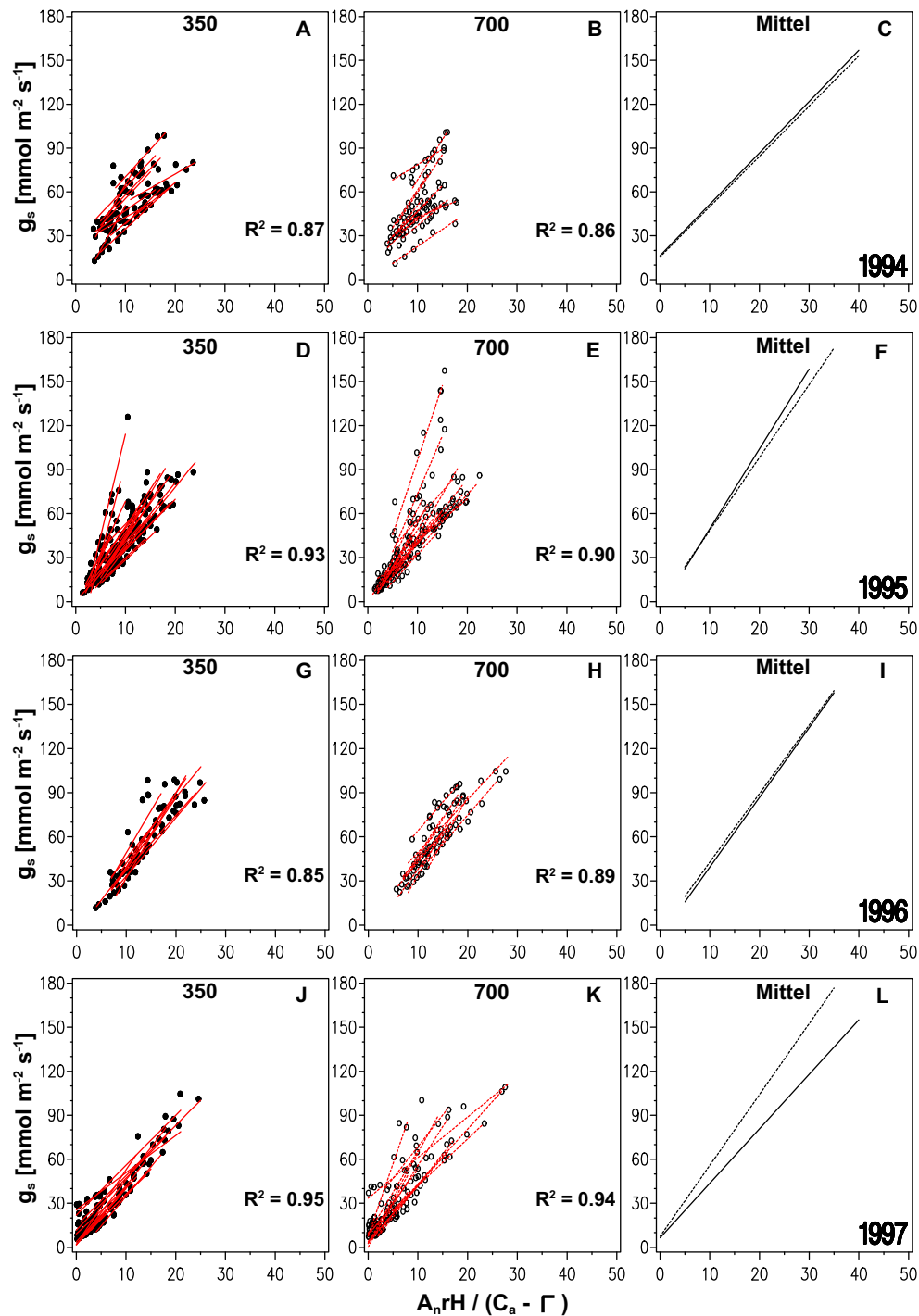


Abb. 3.79: Lineare Beziehung von Ball-Berry-Koeffizienten ($A_n rH / (C_a - \Gamma)$ Ball-Berry-Modell) und stomatärer Leitfähigkeit (g_s) [mmol m⁻² s⁻¹] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 (A,D,G,J) und 700 (B,E,H,K) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in den Messreihen 1994 bis 1997 der Versuchsreihe 1994-1999. In C,F,I,L sind die Mittelkurven der einzelnen Regressionen dargestellt.

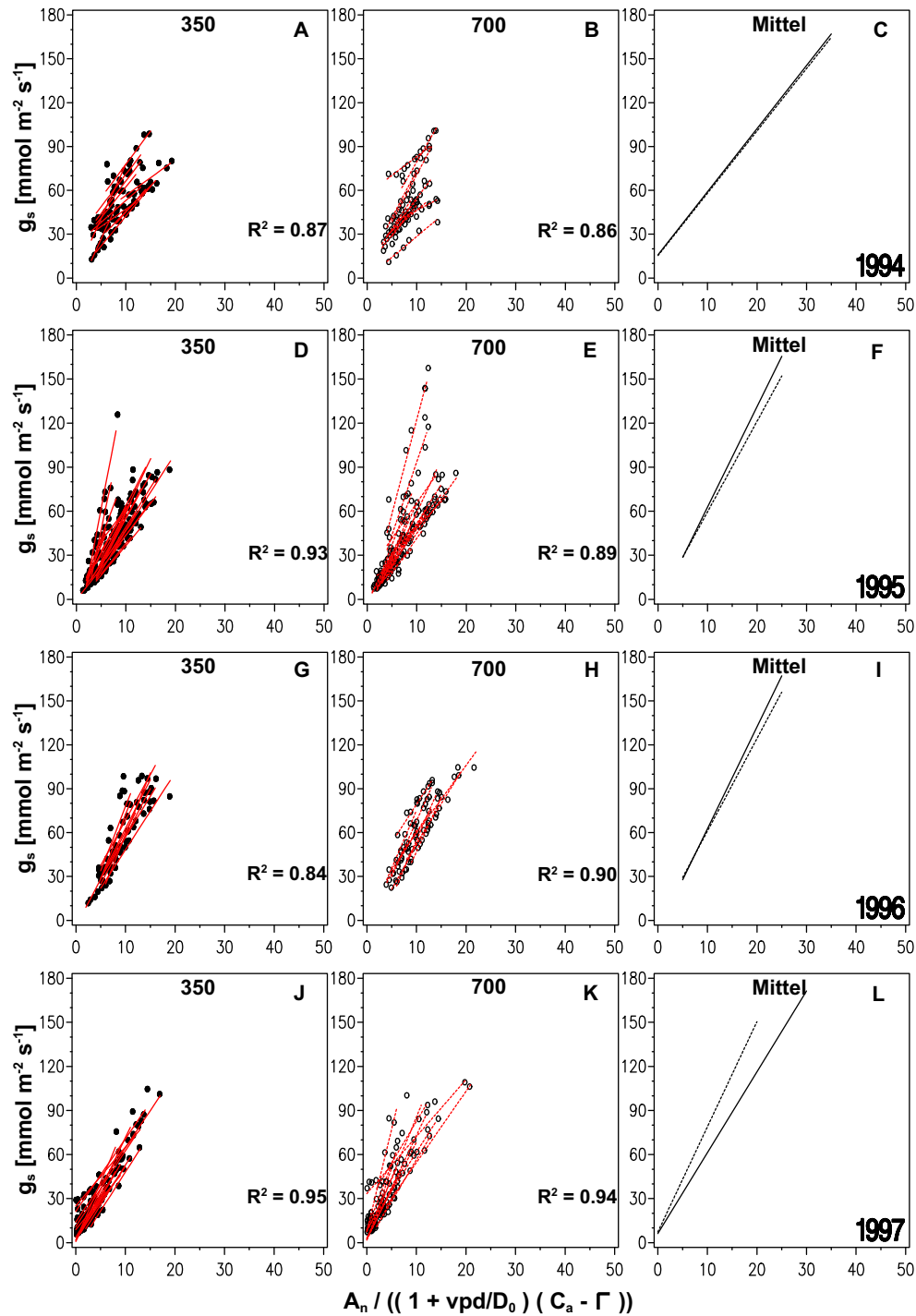


Abb. 3.80: Lineare Beziehung von Ball-Berry-Leuning-Koeffizienten ($A_n/((1+\text{VPD}/D_0)(C_a-\Gamma))$) und stomatärer Leitfähigkeit (g_s) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] von Buchenblättern in juvenilen Beständen nach Wachstum bei 350 (A,D,G,J) und 700 (B,E,H,K) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den Messreihen 1994 bis 1997 der Versuchsreihe 1994-1999. In C,F,I,L sind die Mittelkurven der einzelnen Regressionen.

3.11 Temperaturabhängigkeit der Blattatmung (R_d)

Die Dunkelatmung der Buchenblätter (R_d) wies gegenüber der Temperatur einen zu erwartenden exponentiellen Zusammenhang auf (Abb. 3.81). Aus den Respirationsraten wurde zwischen 10 und 20 °C ein Temperaturkoeffizient (Q_{10}) von 2.3 ermittelt. Sowohl die mittleren Respirationsraten, die im zweiten Begasungsjahr gemessen wurden, als auch die R_d des dritten Begasungsjahres, wiesen keine signifikanten Unterschiede zwischen den CO_2 -Konzentrationen auf (Tab. 3.34, $P > 0.67$). Auch waren die R_d -Werte der Jahre untereinander nicht signifikant verschieden ($P > 0.10$). Die Blattatmungsraten wiesen eine geringe Beziehung zu den Blattstickstoffgehalten ($R < 0.1$) und den Saccharosekonzentrationen ($R < 0.3$) in den Blättern auf.

Tab. 3.34: Blattatmung (Dunkelatmung, R_d) bei 20°C bezogen auf Fläche, Frischmasse (FM) und Trockenmasse (TM) von Buchenblättern aus juvenilen Buchenbeständen nach zwei- und dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Angegeben sind Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD), Anzahl (n) und das Signifikanzniveau (P, TTest zwischen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$).

			Blattatmung (Dunkelatmung R _d)						
			350 μmol mol ⁻¹			700 μmol mol ⁻¹			
Jahr	Bezugsgröße	Einheit	$\bar{x}$	SD	n	$\bar{x}$	SD	n	P
1992	Fläche	[μmol m ⁻² s ⁻¹]	0.32	±0.16	13	0.33	±0.19	12	0.70
	Frischmasse	[μmol kg ⁻¹ FM s ⁻¹]	3.13	±1.49	13	3.27	±2.44	12	0.77
	Trockenmasse	[μmol kg ⁻¹ TM s ⁻¹]	6.78	±4.06	13	5.91	±3.33	12	0.67
1993	Fläche	[μmol m ⁻² s ⁻¹]	0.23	±0.10	13	0.22	±0.08	7	0.93
	Frischmasse	[μmol kg ⁻¹ FM s ⁻¹]	2.28	±0.99	13	2.16	±0.84	7	0.77
	Trockenmasse	[μmol kg ⁻¹ TM s ⁻¹]	4.63	±1.68	13	5.01	±1.75	7	0.65

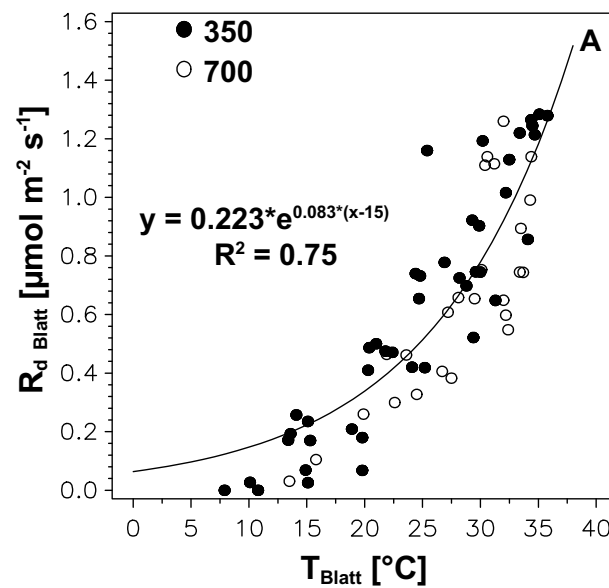


Abb. 3.81: Blattatmung (Dunkelatmung, R_d) [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] in Abhängigkeit von der Blattemperatur (T_{Blatt}) [$^{\circ}\text{C}$] von Buchenblättern (*Fagus sylvatica* L.) in juvenilen Beständen nach zwei- und dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ (Messreihe 1992 und 1993).

3.12 Temperaturabhängigkeit der Stamatmung

Die Stamatmungsraten, die in einem Phytotronversuch bei sieben verschiedenen Temperaturen gemessen wurden, sind in Abb. 3.82 dargestellt. Es konnte eine generelle Temperaturabhängigkeit der Stamatmungsraten ermittelt werden. Bei 15 °C betrug die Stamatmung ($R_{d\text{ Stamm}}$) $0.355 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TM s}^{-1}$. Der mittlere Q_{10} -Wert der Stamatmungsraten im Temperaturbereich von 10 bis 20 °C lag bei 1.75.

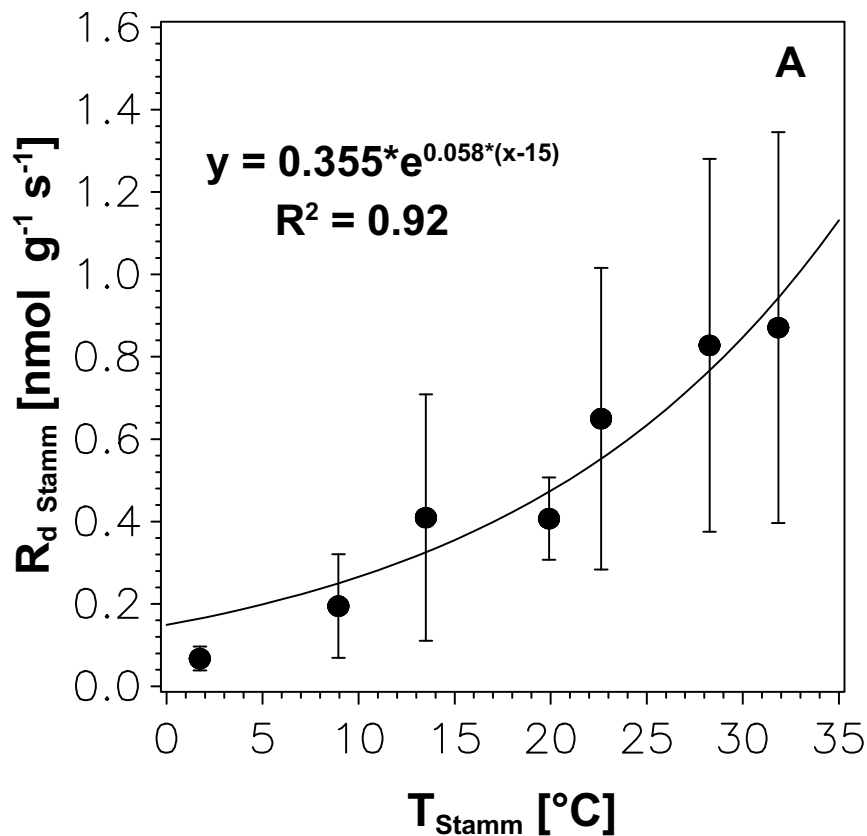


Abb. 3.82: Stamatmungsraten ($R_{d\text{ Stamm}}$) [$\text{nmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$] von basalen Stammsegmenten juveniler Buchen ($n=9$) in Abhängigkeit von der Temperatur (T_{Stamm}) [$^{\circ}\text{C}$]. Die Messungen wurden bei sieben Temperaturstufen in einem Phytotronversuch vom 15. bis 25. Juni 1999 durchgeführt. Angegeben sind die Mittelwerte und die Standardabweichungen.

Die Atmungsraten von basalen Stammsegmenten der Buchen, die bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ in der Versuchsreihe 1997-2000 aufwuchsen, wurden an vier Zeitpunkten und zwar vor dem Blattaustrieb in der Ruhephase (19.-21. April), während des Blattaustriebes (29. April - 4. Mai), während der Wachstumsphase (18.-20. Mai) und in der Mitte der Vegetationsperiode (9.-14. Juli 1999) gemessen. Die Stamatmungsraten bei den jeweiligen Temperaturen und auch die auf 15 °C bezogenen Atmungsraten (Tab. 3.35) waren zwischen den CO_2 -Wachstumskonzentrationen gleich groß. Im zeitlichen Verlauf jedoch stiegen die Atmungsraten von 0.180 (350) bzw.

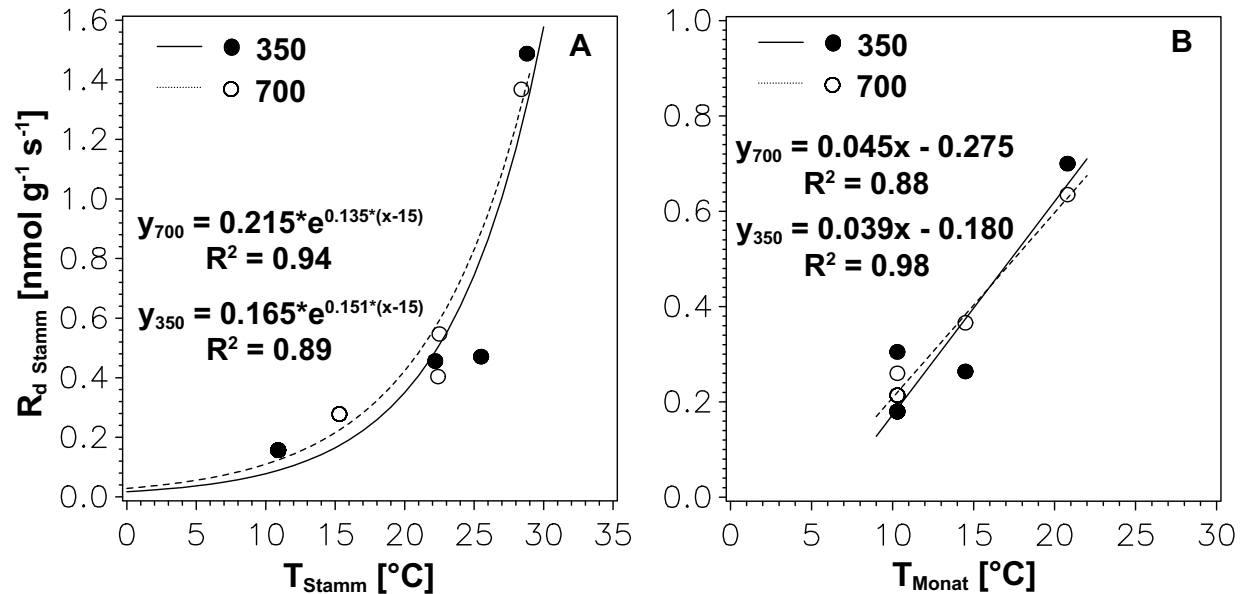


Abb. 3.83: Stamatmungsraten ($R_{d\text{ Stamm}}$) [$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$] von juvenilen Buchen in Abhängigkeit von der Temperatur nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1997-2000. A: $R_{d\text{ Stamm}}$ in Beziehung zur Stammtemperatur (T_{Stamm}) [$^{\circ}\text{C}$] während der vier Messzeiträume von April bis Juli 1999, B: $R_{d\text{ Stamm}}$ bei 15°C, die aufgrund der Temperaturabhängigkeit der Stamatmung (Abb. 3.82, $Q_{10}=1.75$) berechnet wurde, in Beziehung zur Monatsmitteltemperatur (T_{Monat}) [$^{\circ}\text{C}$] des jeweiligen Messmonats.

Tab. 3.35: Stamatmungsraten ($R_{d\text{ Stamm}}$) [$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$] bezogen auf die Trockenmasse von juvenilen Buchen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1997-2000. Für die Messzeiträume (April-Juli 1999) sind die Mittelwerte ($\bar{x}$) und Standardabweichung (SD) der Stamatmungsraten ($R_{d\text{ Stamm}}$) für die Stammtemperaturen (T_{Stamm}), sowie die Stamatmungsraten bei 15°C, die aus der Temperaturabhängigkeit der Stamatmung mit einem $Q_{10}=1.75$ berechnet wurden, sowie die Monatsmitteltemperatur (T_{Monat}) und der mittlere Stammdurchmesser ($\emptyset$) angegeben (Signifikanzniveau (P), TTest).

Zeitraum	CO_2	T_{Monat} [$^{\circ}\text{C}$]	T_{Stamm} [$^{\circ}\text{C}$]	$\emptyset$ [mm]	$R_{d\text{ Stamm}}$ [$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$]				$R_{d\text{ Stamm}}$ (bei 15°C) [$\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$]			
					$\bar{x}$	SD	n	P	$\bar{x}$	SD	n	P
19.4-21.4	350	10.3	10.9	9.7	0.157	0.09	9	0.01	0.180	0.12	9	0.47
	700	10.3	15.3	11.9	0.278	0.15	24		0.214	0.12	24	
25.4-4.5	350	10.3	22.2	9.6	0.456	0.21	6	0.63	0.305	0.14	6	0.53
	700	10.3	22.4	11.7	0.404	0.20	10		0.260	0.12	10	
18.4-20.4	350	14.5	25.5	11.0	0.471	0.12	10	0.34	0.264	0.08	10	0.12
	700	14.5	22.5	9.5	0.547	0.16	6		0.366	0.13	6	
9.7-14.7	350	20.8	28.8	11.0	1.488	0.42	6	0.58	0.700	0.19	6	0.52
	700	20.8	28.4	12.7	1.368	0.39	10		0.635	0.19	10	

0.214 (700) nmol g^{-1} (Trockenmasse) s^{-1} im April auf R_d -Werte von 0.700 (350) bzw. 0.635 (700) $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ im Juli und waren innerhalb der Wachstumsphase etwa dreimal so hoch wie in der Ruhephase. Die Stammatmungsraten wiesen eine enge Beziehung zur Stammtemperatur des jeweiligen Messzeitpunktes auf (Abb. 3.83, A). Dieser exponentielle Zusammenhang wies einen Q_{10} -Wert von 3.85 (350) bzw. 4.01 (700) auf. Jedoch muss bei dieser Betrachtung zum einen berücksichtigt werden, dass die Atmungsraten bei den niedrigen Temperaturen nur die sogenannte Erhaltungsatmung in der Ruhephase widerspiegeln (April) und demnach niedriger ausfallen als innerhalb der Wachstumsphase und zum anderen, dass die Atmungsraten bei höheren Temperaturen die Wachstumsatmung einschließen (Juli). Zum Vergleich der vier Messzeiträume wurde daher der $R_{d, \text{Stamm}}$ bei 15°C mit Hilfe der oben beschriebenen Temperaturabhängigkeit (Pytotronversuch, Abb. 3.82) mit einem Q_{10} -Wert von 1.75 berechnet. Die R_d -Werte nahmen von April bis Juli proportional mit den Monatsmitteltemperaturen zu (Abb. 3.83, B). Dieser lineare Zusammenhang deutet auf eine Akklimatisation der Stammatmungsraten, sowie der Anpassung der gesamten Wachstumsdynamik der juvenilen Buchen an die jeweiligen Temperaturen hin. Die Stammatmungsarten nahmen bei einer Temperaturerhöhung von 1°C um 0.04 (350) bzw. 0.05 (700) $\text{nmol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ zu.

3.13 Bodenatmung in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse

Im September 1999 wurden Messungen der Bodenatmung mit einer speziellen Bodenatmungskammer (LICOR 6400, LICOR) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den juvenilen Buchenbeständen der Versuchsreihen 1994-1999 und 1997-2000 durchgeführt. Die mittleren Bodenatmungsraten stiegen von $3.1 \pm 0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ auf $4.2 \pm 1.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ aufgrund der größeren Feinwurzelmasse signifikant um 34% an (TTEST, $P < 0.03$). Die mittleren Feinwurzelmassen (FWM) lagen bei $367 \pm 110 \text{ g m}^{-2}$ (350) und $842 \pm 210 \text{ g m}^{-2}$ (700) und waren um 129 % gesteigert.

Eine lineare Abhängigkeit der Bodenatmung von der Feinwurzelmasse wurde nachgewiesen (Abb. 3.84, $P > 0.001$). Die Bodenatmungsraten nahmen proportional zur Feinwurzelmasse zu. Die Steigungen der Regressionsgeraden betrugen 0.21 bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und 0.44 bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Aufgrund der geringen Anzahl der Messungen wurde jedoch eine gemeinsame Regressionsanalyse für die Messpunkte beider CO_2 -Konzentrationen durchgeführt. Aus dieser linearen Beziehung der Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse konnte bei einer Zunahme der Feinwurzelmasse um 1 g ein Anstieg der Atmungsrate von $2.7 \text{ nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ermittelt werden.

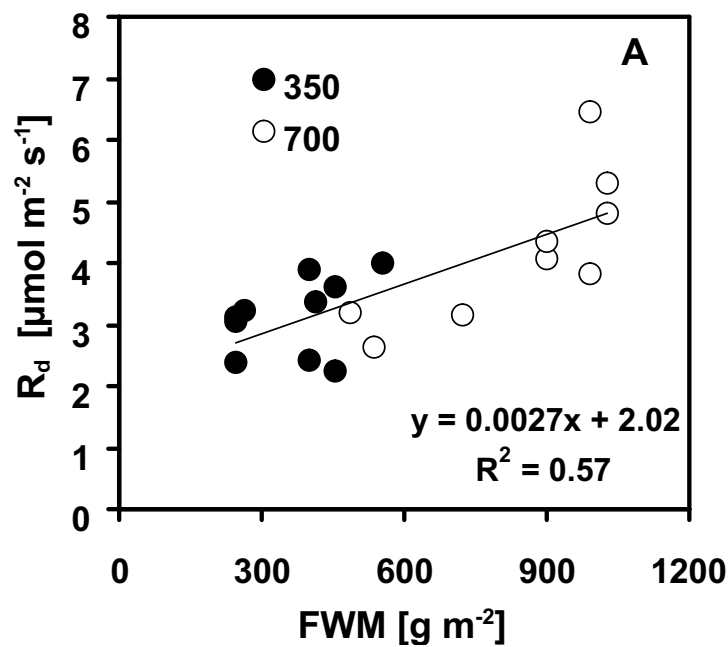


Abb. 3.84: Bodenatmungsraten ($R_{d \text{ Boden}}$) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von der Feinwurzelmasse (FWM $\varnothing < 2 \text{ mm}$) [g m^{-2}] in den juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 bei einer Bodentemperatur von 15.6 °C und Bodenfeuchte von 20 Vol. % in den Versuchsreihen 1994-1999 und 1997-2000 im September 1999.

3.14 Bestandesgaswechsel

3.14.1 CO₂-Gaswechselraten (NEF) der Modell-Ökosysteme

Die CO₂-Gaswechselraten (NEF, net ecosystem flux) der juvenilen Buchenbestände wurden kontinuierlich mit der Mikrokosmos-Technik gemessen. Teilergebnisse dieser Untersuchungen zu den CO₂-Gaswechselraten (NEF) der Modell-Ökosysteme bei erhöhter CO₂-Konzentration, die aus der ersten und zweiten Vegetationsperiode gewonnen wurden sind bei Forstreuter (1995) und Forstreuter (1998), Mousseau (1998) und Jarvis (1999) publiziert. Die CO₂-Gaswechselraten fielen in diesen beiden Messperioden bei erhöhter CO₂-Konzentration deutlich höher aus. Die Messreihen der NEF der Modell-Ökosysteme, der PPFD, der Luft- und Bodentemperaturen in den Expositions-kammern und im Freiland wurden als Halbstundenmittel (n=30) über die gesamte Vegetationsperiode erfasst (Abb. 3.85).

Auch in der dritten Vegetationsperiode nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ waren die CO₂-Gaswechselraten der Bestände bei erhöhter CO₂-Konzentration gegenüber den Kontrollbeständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ signifikant gesteigert (Abb. 3.86). In den Beständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ wurden mittlere NEF-Werte bei hoher Strahlung (PPFD=1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) von 29.6 bzw. 25.0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Teilversuch I und II Juli 1993) erreicht. Im Vergleich dazu lagen die mittleren NEF-Werte bei hoher Einstrahlung in den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ bei 14.0 bzw. 12.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die Steigerung bei erhöhter CO₂-Konzentration betrug demnach 111 bzw. 103 %. Besonders bei sehr hohen Lichtintensitäten waren die NEF in den Beständen bei erhöhter CO₂-Konzentration gesteigert, während sie bei PPFD <150-220 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in den Beständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ geringer als in den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ausfielen. Die Lichtsättigung der NEF wurde in den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ bei geringeren PPFD-Werten als im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ erreicht. Die Modellfunktionen der NEF (Tab. 3.36) wiesen Werte für den Lichtkompensationspunkt (LK_{Bestand}) der Bestände zwischen 128 und 188 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aus, wobei der Lichtkompensationspunkt der Bestände mit steigendem LAI signifikant abnahm (Abb. 3.88). Für die Modellfunktionen galt der folgende Zusammenhang:

$$NEF = a * \left(1 - e^{-b * (PPFD - LK_{\text{Bestand}})}\right) \quad (3.3)$$

In der Versuchsreihe 1994-1999 wurden für die juvenilen Buchenbestände vergleichbare NEF-Werte wie in der Versuchsreihe 1991-1993 ermittelt. Im ersten Jahr war die NEF (Juli 1994, Abb. 3.87) bei hohen Photonenflussdichten (PPFD: 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ gegenüber dem Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 105% gesteigert. Die NEF-Werte betrugen 7.0 (350) bzw. 14.4 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. In allen weiteren Versuchsjahren waren die NEF-Werte bei hohen PPFD-Werten im Bestand bei erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zum Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ signifikant gesteigert. Jedoch nahm die Steigerungsrate mit zunehmender Versuchsdauer ab. Im zweiten und dritten Versuchsjahr (1995 und 1996) waren die NEF bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 53% bzw. 83% gesteigert, während sie im vierten CO₂-Begasungsjahr (1997) bei hoher Photonenflussdichte (PPFD: 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) von 15.3 (350) auf 22.8 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ um 49% zunahm.

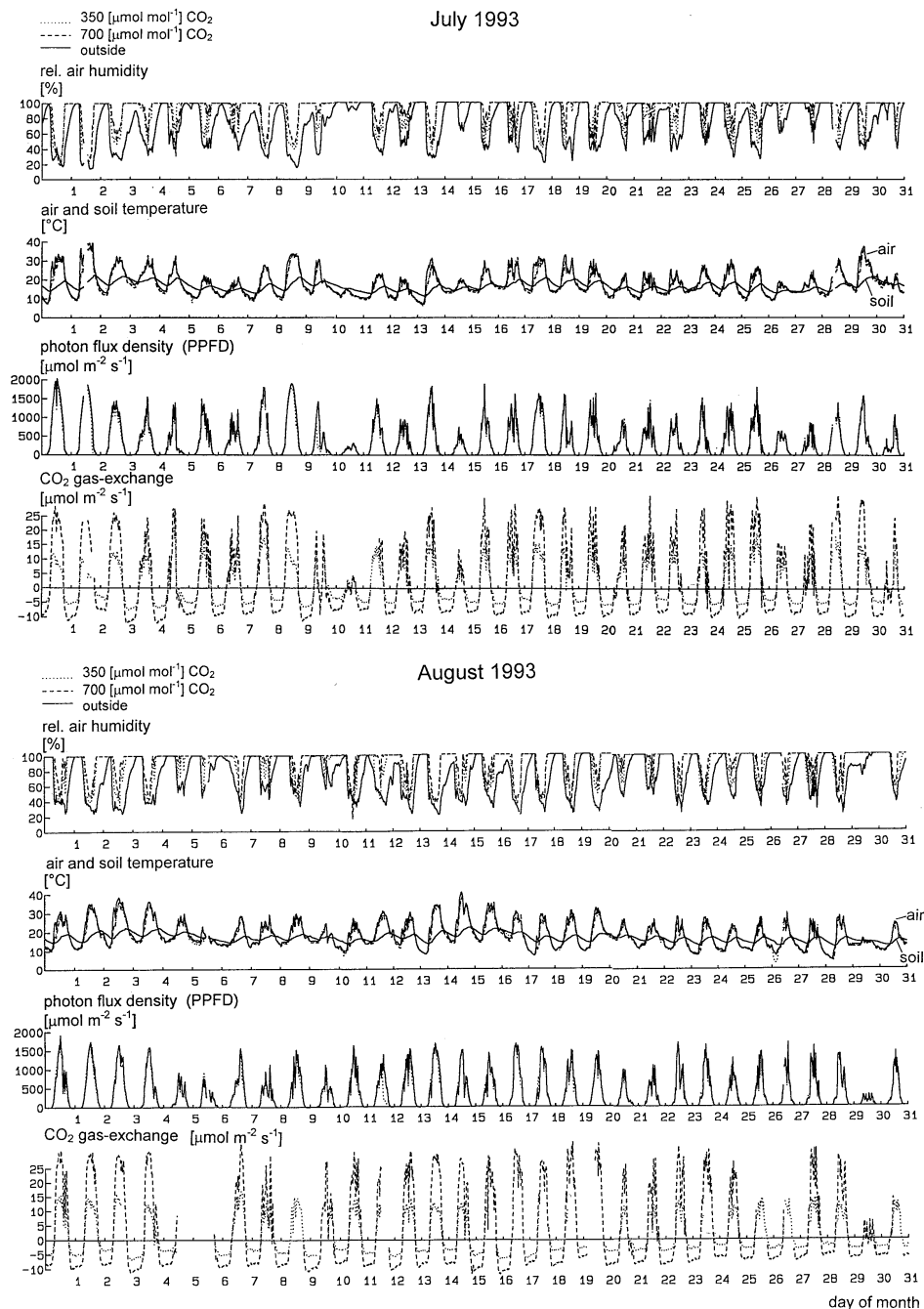


Abb. 3.85: Tagesgänge der relativen Luftfeuchtigkeit (rel. air humidity) [%] der Luft- und Bodentemperatur (air and soil temperature [°C]), der Photonenflussdichte (photon flux density, PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in den Expositionskammern (Mikrokosmen) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ und des Freilandes zusammen mit dem CO₂-Gaswechsel (NEF, net ecosystem flux) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] der beiden Modell-Ökosysteme, bestehend aus juvenilen Buchenbeständen einschließlich des Bodens, während der dritten Vegetationsperiode in der Versuchsreihe 1991-1993 (Juli-August 1993). Die Tagesgänge basieren auf den gemessenen Halbstundenmittelwerten.

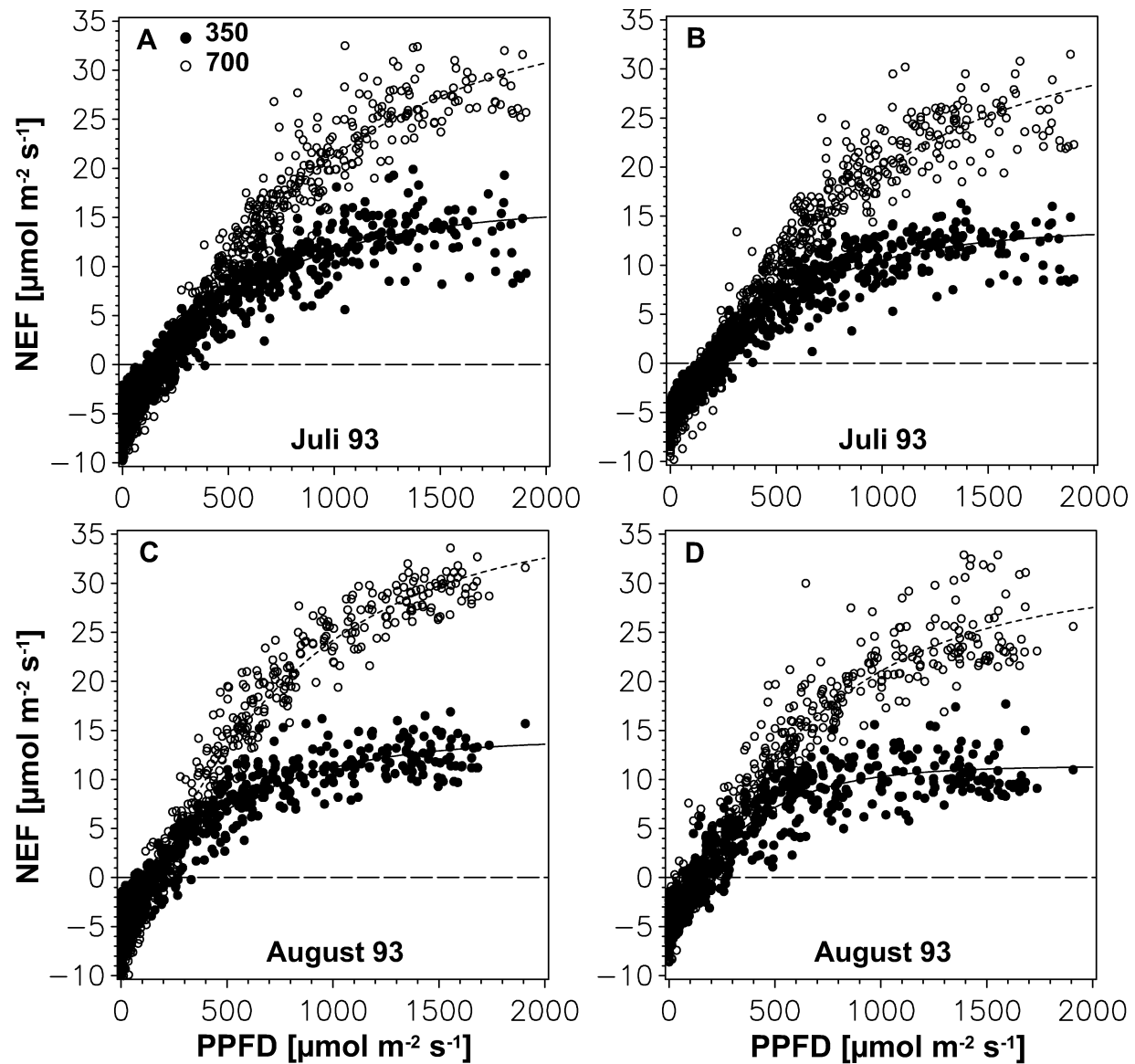


Abb. 3.86: Lichtkurven (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] des CO₂-Gaswechsels (NEF, net ecosystem flux) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] juveniler Buchenbestände in der dritten Vegetationsperiode (Juli und August 1993) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (A, C: Teilversuch I; B, D: Teilversuch II) in der Versuchsreihe 1991-1993.

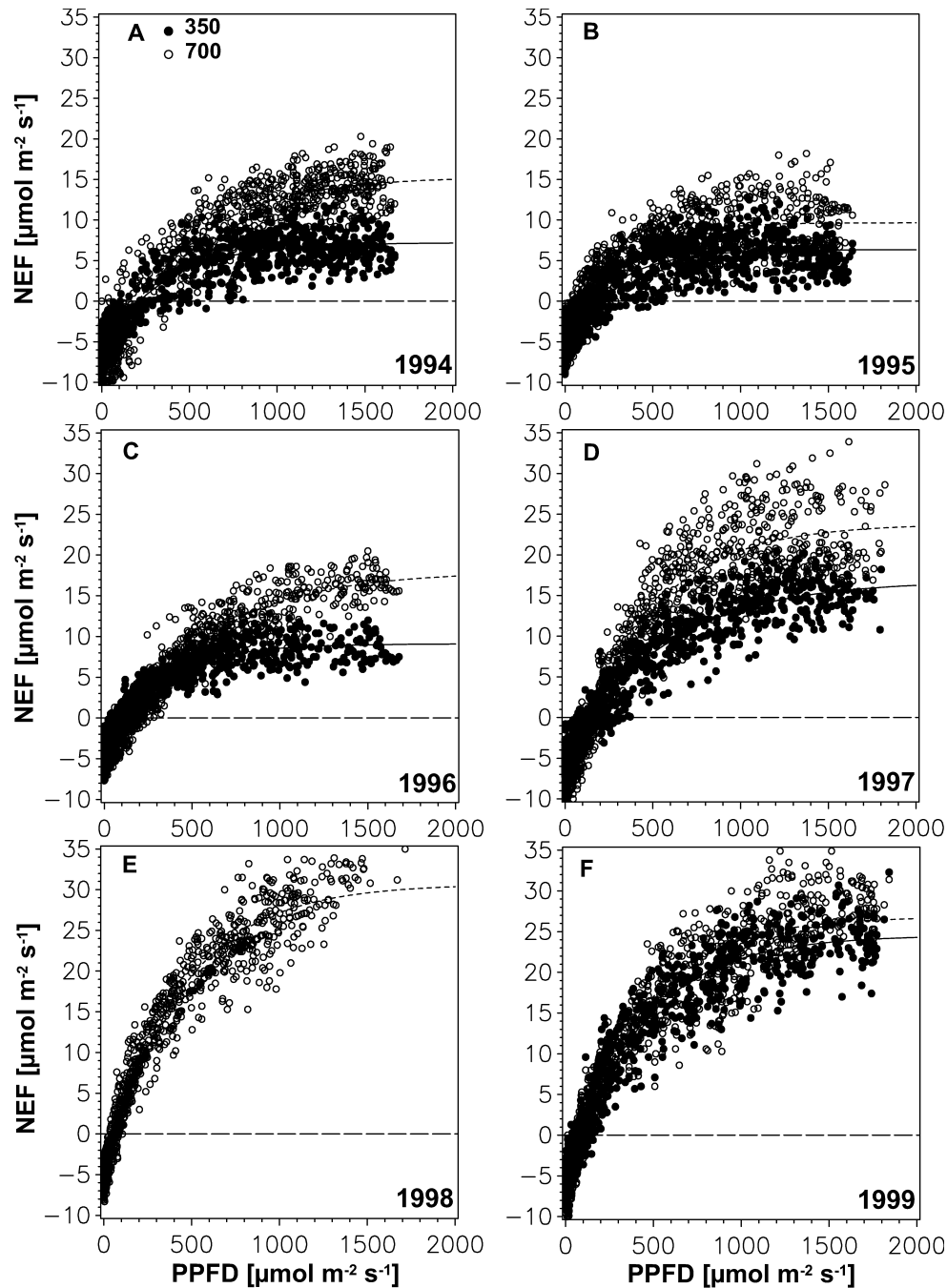


Abb. 3.87: Lichtkurven (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] des CO_2 -Gaswechsels (NEF, net ecosystem flux) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] juveniler Buchenbestände nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 jeweils für den Monat Juli in der Versuchsreihe 1994-1999. Dargestellt sind die Halbstundenwerte der NEF und die berechneten Modellfunktionen [$NEF = a * (1 - e^{-b*(PPFD - LK_{Bestand})})$].

Tab. 3.36: Modellfunktionen für NEF (net ecosystem flux) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit von der Photonflussdichte (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] für juvenile Buchenbestände in der Versuchsreihe 1991-1993 und 1994-1999, die aus den Halbstundenmesswerten der NEF mit Hilfe eines nichtlinearen Regressionsverfahrens (nlin-Prozedur, SAS Institute 1988) nach der Methode der kleinsten Summe der Abweichungsquadrate (Marquardt Least Square-Methode) berechnet wurden.

		350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$			700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$		
Jahr	Monat	<i>a</i>	<i>b</i>	$LK_{Bestand}$	<i>a</i>	<i>b</i>	$LK_{Bestand}$
Versuchsreihe 1991-1993 (Teilversuch I)							
1993	Juli	15.91	0.0016	163.9	35.24	0.0011	187.9
1993	August	14.03	0.0019	136.3	11.33	0.0028	138.7
Versuchsreihe 1991-1993 (Teilversuch II)							
1993	Juli	13.62	0.0018	185.1	32.55	0.0011	168.7
1993	August	11.33	0.0028	138.7	29.57	0.0014	128.1
Versuchsreihe 1994-1999							
1994	Juli	7.20	0.0029	214.8	15.34	0.0022	209.1
1995	Juli	6.36	0.0036	165.3	9.67	0.0036	116.2
1996	Juli	9.10	0.0031	100.2	18.01	0.0019	153.6
1997	Juli	16.83	0.0018	151.9	23.81	0.0023	139.4
1998	Juli	-	-	-	30.71	0.0023	70.1
1999	Juli	24.56	0.0024	93.3	26.83	0.0025	97.8

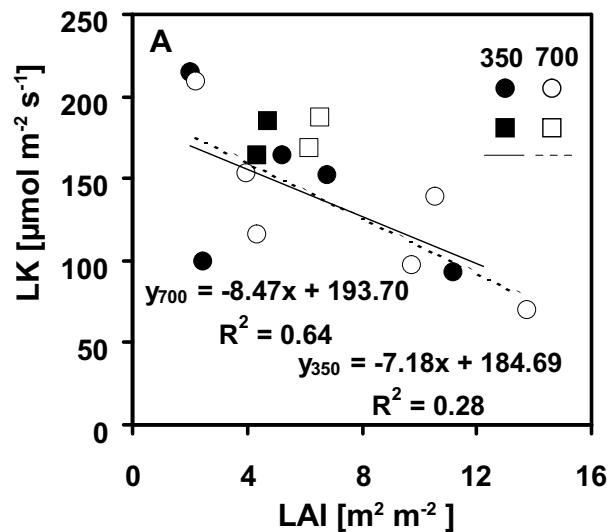


Abb. 3.88: Lichtkompensationspunkte ($LK_{Bestand}$) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] der NEF in Abhängigkeit vom Blattflächenindex (LAI) [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$] für die juvenilen Buchenbestände nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 . Die $LK_{Bestand}$ -Werte wurden jeweils aus den Juli-Messungen der NEF mit Hilfe der Modellfunktionen (Tab. 3.36, $y = a * (1 - e^{-b*(x-LK_{Bestand})})$) für die Jahre 1993 (Versuchsreihe 1991-1993) bis 1999 (Versuchsreihe 1994-1999) ermittelt.

Im sechsten Versuchsjahr (1999) betrugen die NEF-Werte 25.3 (350) und 26.0 (700) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und waren somit im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ nur noch um 9% höher (Abb. 3.87, F).

Die maximalen CO_2 -Gaswechselraten (NEF_{max}) stiegen proportional mit dem LAI der Bestände an. Bei einem Anstieg des LAI um 1 nahmen die NEF_{max} -Werte der Bestände um 1.79 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) bzw. 1.51 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) zu (Abb. 3.89). Die maximalen Gaswechselraten in den juvenilen Buchenbeständen bei einem LAI von 4.0 betrugen 9.56 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und 14.87 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Somit waren die NEF_{max} -Werte im Bestand bei gleichem LAI bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 53% gesteigert.

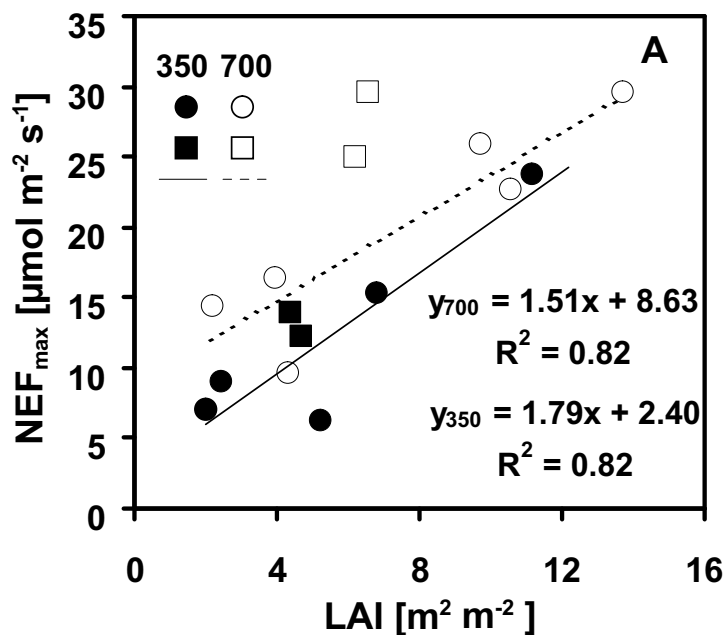


Abb. 3.89: Maximale CO_2 -Gaswechselraten (NEF_{max} , net ecosystem flux) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in Abhängigkeit vom Blattflächenindex (LAI) [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$]. Aufgetragen sind die NEF_{max} -Werte bei einer Photonenflussdichte (PPFD) von 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ jeweils für den Monat Juli von 1993 (□ Versuchsreihe 1991-1993) und von 1994 bis 1999 (○ Versuchsreihen 1994-1999).

Der lineare Anstieg der Lichtkurve ($\Delta \text{NEF} / \Delta \text{PPFD}$), der der Quantenausbeute der NEF (Φ_{Bestand}) für das eingestrahlte Licht entspricht, wurde für die Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ jeweils für den Monat Juli von 1993 bis 1999 bestimmt (Abb. 3.86 A,C, Abb. 3.87, A-F). Der mittlere Φ_{Bestand} -Wert war bezogen auf die Grundfläche in den juvenilen Buchenbeständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ signifikant um 43% gesteigert. Bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nahm die mittlere Quantennutzungseffizienz der Bestände von 0.034 auf 0.048 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{PPFD}$ zu. Mit zunehmendem LAI stieg die Quantennutzungseffizienz in den juvenilen Buchenbeständen

proportional an (Abb. 3.90). Bei einem LAI von 4.0 war die Quantennutzungseffizienz der Bestände bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ gegenüber $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ von 0.030 auf $0.041 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{PPFD}$ um 39% gesteigert.

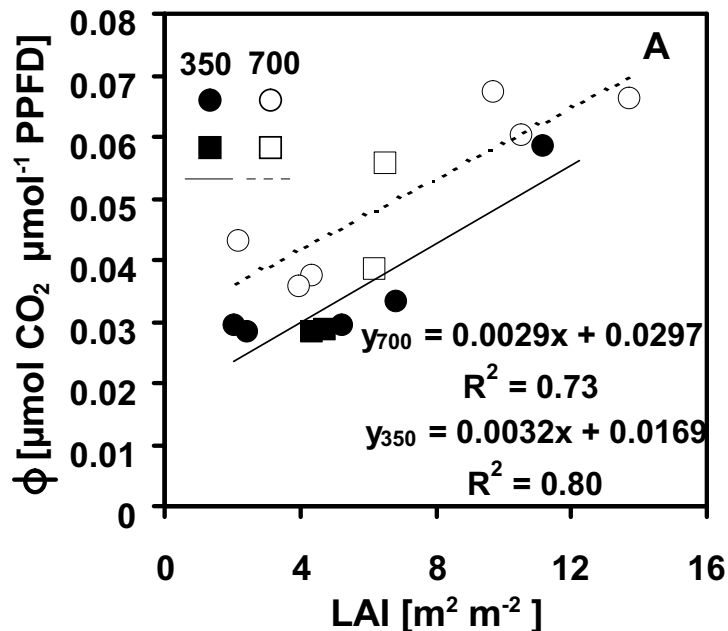


Abb. 3.90: Quantennutzungseffizienz (Φ_{Bestand}) [$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{PPFD}$], berechnet aus dem linearen Anstieg der Lichtkurve der NEF ($\Delta \text{NEF} / \Delta \text{PPFD}$), in Abhängigkeit vom LAI juveniler Buchenbestände nach Wachstum bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, berechnet jeweils für den Monat Juli von 1993 ($\square$ Versuchsreihe 1991-1993) und von 1994 bis 1999 ($\circ$ Versuchsreihe 1994-1999).

3.14.2 Atmungsraten der Modell-Ökosysteme

Die nächtlichen Atmungsraten (R_d) der juvenilen Buchenbestände (Modell-Ökosysteme) waren unter erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration aufgrund einer gesteigerten Phytomassenakkumulation signifikant gesteigert.

In der Versuchsreihe 1991 bis 1993 waren die Atmungsraten bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ bezogen auf die Grundfläche während der zweiten Vegetationsperiode (1992) um durchschnittlich 74% gesteigert. Die Temperaturabhängigkeit der Atmungsraten der juvenilen Buchenbestände wies für beide CO_2 -Konzentrationen zwischen 10 und 20°C einen Q_{10} -Wert von 2.1 auf. Die R_d -Werte bei einer Bodentemperatur von 15°C betrugen $2.82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und $4.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Im Jahresverlauf von August bis November nahmen die R_d -Werte entsprechend den sinkenden Bodentemperaturen ab (Abb. 3.91). In der dritten Vegetationsperiode (Juli 1993) dieser Versuchsreihe betrugen die Atmungsraten $4.35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) und $7.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) und wiesen eine Steigerung von 76% auf.

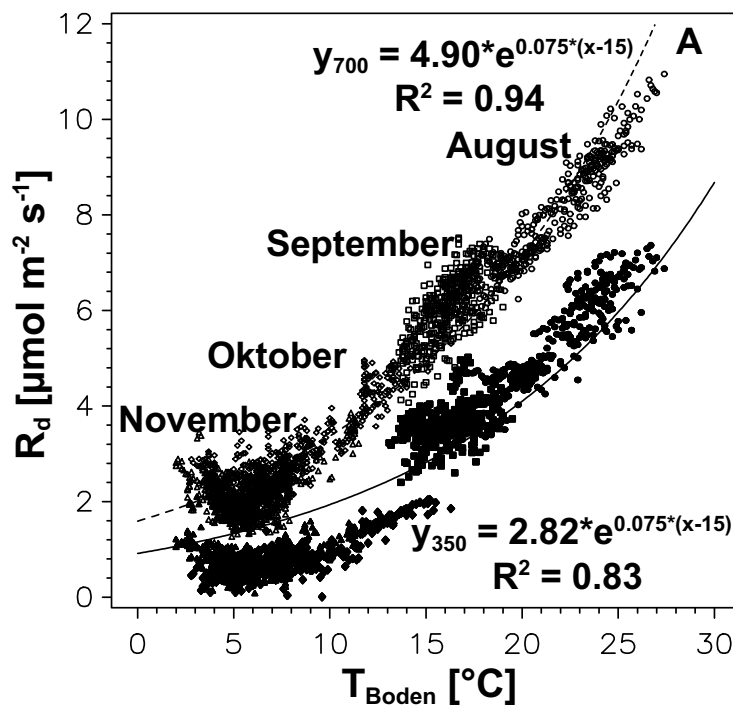


Abb. 3.91: CO₂-Atmungsraten [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] bezogen auf die Grundfläche in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (T_{Boden}) [$^{\circ}\text{C}$] in den juvenilen Buchenbeständen nach zweijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Jahr 1992. Dargestellt sind die Halbstundenmittelwerte der CO₂-Gaswechsellmessungen der Monate August bis November und die Modellfunktionen $y = b_0 * e^{(0.075 * (x-15))}$.

Am Ende der Versuchsreihe im September 1993 wurden die Atmungsraten der verschiedenen Kompartimente (Blatt, Spross, Boden) in den Modell-Ökosystemen gemessen. Dazu wurden die Buchenbestände sukzessiv geerntet. Zuerst wurden die Blätter aus den Beständen entfernt, danach wurden die Sprossteile etwa 2 cm oberhalb der Bodenoberfläche abgeschnitten und entnommen, sodass zuletzt nur der Boden mit den Wurzeln in den Expositionskammern verblieb. Die CO₂-Gaswechselraten der einzelnen Kompartimente der Bestände wurden jeweils für 2 bis 3 Tage gemessen. Aus den Differenzen der CO₂-Gaswechseldaten vor und nach der jeweiligen Teilernte (Blatt- bzw. Sprossanteile) wurden die Atmungsraten der Kompartimente (Blatt, Spross und Boden einschließlich Wurzeln) für die Modell-Ökosysteme berechnet. Für die Atmungsraten ($R_{d,gesamt}$) vor Beginn der Blattentnahme wurden die nächtlichen CO₂-Gaswechselraten (September 1993) der Buchenbestände herangezogen, die bei 15 °C Bodentemperatur 3.38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) und 5.30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) betrugen.

Die nächtlichen Atmungsraten aller Kompartimente in den juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ wiesen zwischen 10 °C und 20 °C Bodentemperatur einen Q₁₀ von 2.1 auf (Abb. 3.91). Die nächtlichen Atmungsraten ($R_{d,gesamt}$) des juvenilen Buchenbestandes waren bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich zum Kontrollbestand (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂) aufgrund der höheren Phytomassenakkumulation um 57% gesteigert. Die Blattatmung, die 11% (350) bzw. 12% (700) der Gesamtatmungsrate ausmachte, nahm im Bestand bei erhöhter CO₂-Konzentration um 63% zu. Die Atmungsrate der oberirdischen Sprossanteile ($R_{d,Spross}$) betrug 12% (350) bzw. 22% (700) der Gesamtatmung und stieg im Bestand bei erhöhter CO₂-Konzentration um 192% an. Der weit größte Anteil der Gesamtatmungsrate ($R_{d,gesamt}$) entfiel mit 77% (350) bzw. 66% (700) auf die Boden- und Wurzelatmung ($R_{d,Boden+Wurzeln}$). In den Modell-Ökosystemen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nahm die Boden- und Wurzelatmung um 34% zu. (Abb. 3.93). Nach dreijähriger CO₂-Begasung waren Boden- und Wurzelatmung im juvenilen Buchenbestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ mit 3.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ größer als die Gesamtatmung des Bestandes bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (3.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Die CO₂-Atmungsraten der Blatt-, Stamm- und Bodenatmung (vgl. Kap. 3.11-3.13) aus den Küvettenmessungen wurden mit Hilfe der Trockenmassenergebnisse aus der Abschlussernte für die Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ hochgerechnet (Abb. 3.93, B). Diese unabhängigen Messungen wiesen annähernd die gleichen CO₂-Atmungsraten wie die oben beschriebenen Messungen mit der Mikrokosmos-Technik auf. Sie bestätigten den großen Anteil der Boden- und Wurzelatmung an der Gesamtatmung und wiesen eine Zunahme der CO₂-Atmungsraten bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ gegenüber der Kontrolle (350) von 22% aus.

In der Versuchsreihe von 1994 -1999 waren die Atmungsraten bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ am Ende des fünften Versuchsjahres (Oktober 1998, Abb. 3.94) um 110% gesteigert, im sechsten Versuchsjahr waren die R_d -Werte besonders vor Beginn der Vegetationsperiode im April 1999 erhöht. Hier wurden um 276% höhere Atmungsraten in den Modell-Ökosystemen bei erhöhter CO₂-Konzentration im Vergleich zum Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nachgewiesen. Innerhalb der Vegetationsperiode im Juli 1999 stiegen die R_d -Werte auf 4.71 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350) und 6.05 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (700) an. Die Atmungsraten des juvenilen Bestandes bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ waren zu diesem Zeitpunkt lediglich um 28% gesteigert.

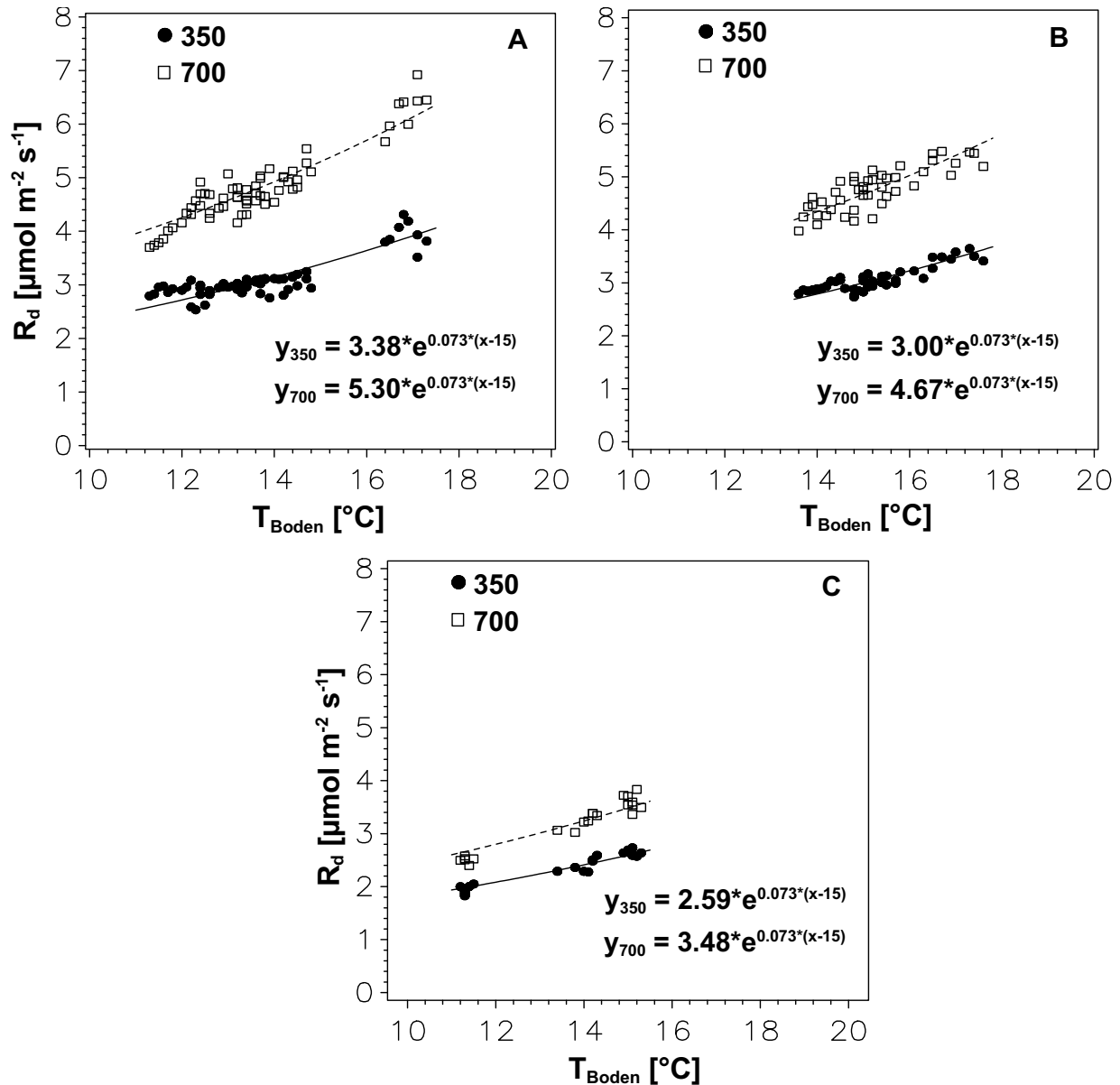


Abb. 3.92: CO₂-Atmungsraten [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] bezogen auf die Grundfläche in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (T_{Boden}) [$^{\circ}\text{C}$] in den juvenilen Buchenbeständen nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im September 1993. A: Bestandes-Atmungsdaten ($R_{d \text{ gesamt}}$) vor der Ernte, B: Atmungsdaten nach Entnahme der Blätter ($R_{d \text{ Spross+Boden}}$), C: Atmungsdaten nach Entnahme der Sprossanteile ($R_{d \text{ Boden+Wurzeln}}$). Dargestellt sind die Halbstundenmittelwerte der CO₂-Gaswechsellmessungen und die Modellfunktionen $y = b_0 \cdot e^{(0.073 \cdot (x-15))}$.

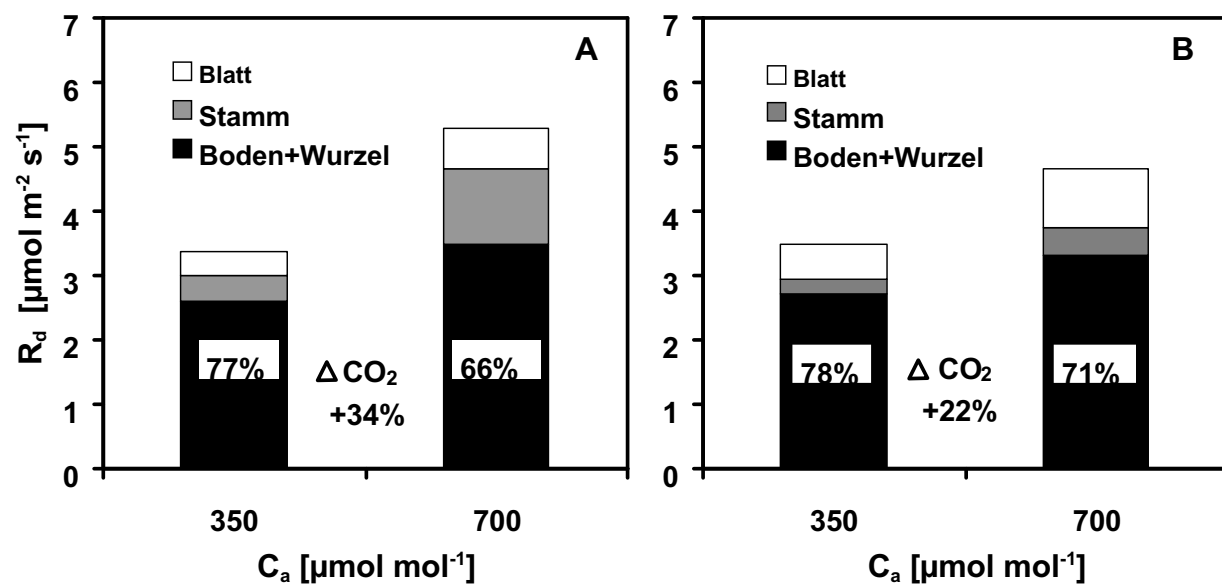


Abb. 3.93: CO₂-Atmungsdaten (R_d) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] bei 15°C bezogen auf die Grundfläche in juvenilen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L., $n=36$) nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ (C_a) in der Versuchsreihe 1991-1993. A: Atmungsdaten der einzelnen Kompartimente (Blatt, Stamm und Boden+Wurzeln) wurden mit der Mikrokosmos-Technik während der Abschlussernte im September 1993 ermittelt. B: Atmungsdaten der Kompartimente (Blatt, Stamm und Boden) aus den Küvettenmessungen wurden mit Hilfe der Trockenmasse aus der Abschlussernte hochgerechnet.

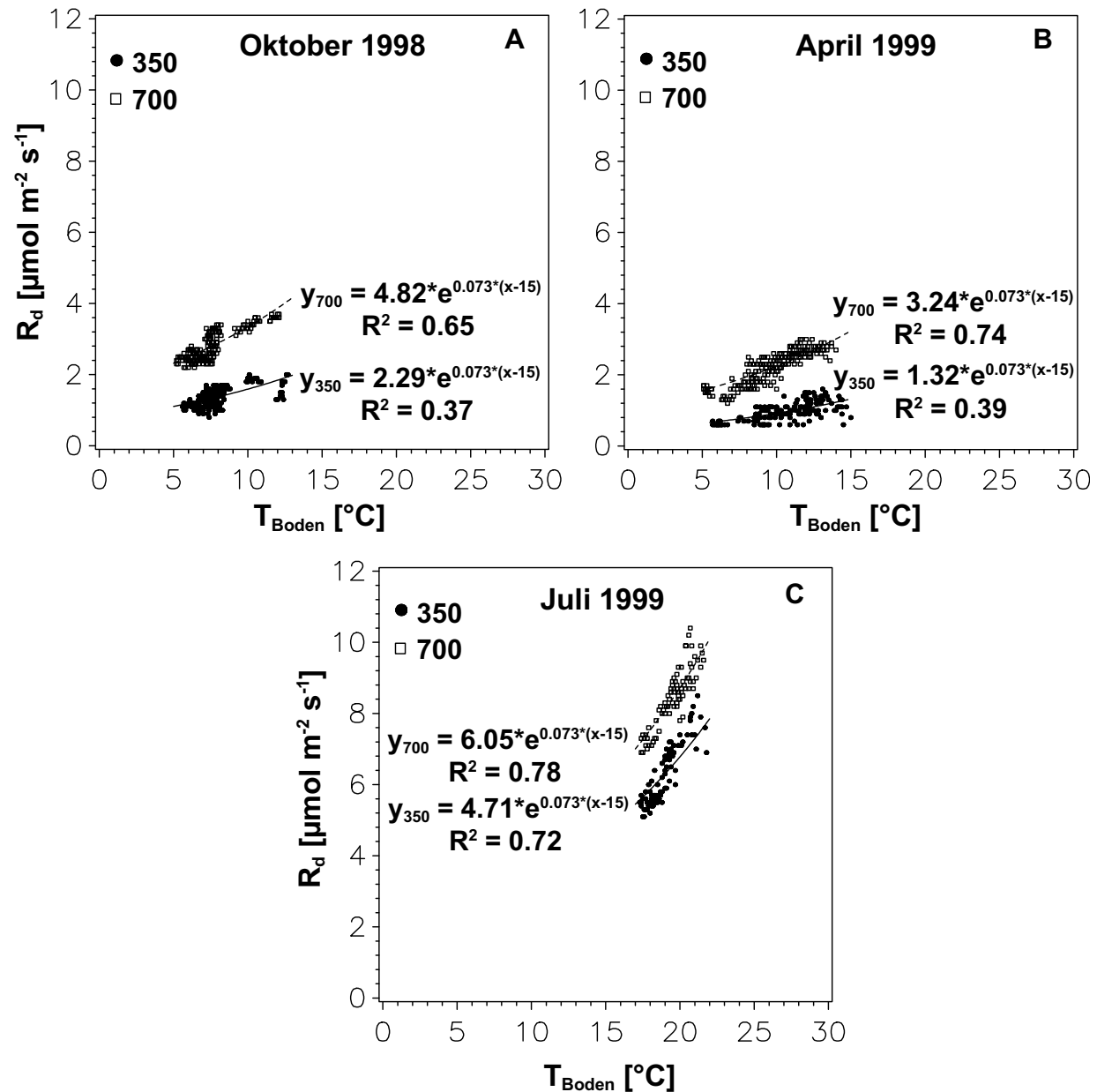


Abb. 3.94: Atmungsraten (R_d) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] bezogen auf die Grundfläche in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (T_{Boden}) [$^{\circ}\text{C}$] in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1994-1999 (A: Oktober 1998, B: April 1999 und C: Juli 1999). Dargestellt sind die Halbstundenmittelwerte der nächtlichen CO_2 -Gaswechsellmessungen und die Modellfunktionen $y=b_0 \cdot e^{(0.073 \cdot (x-15))}$.

3.15 Wasserhaushalt der Modell-Ökosysteme

3.15.1 Evapotranspiration der juvenilen Buchenbestände

Die täglichen Bestandes-Evapotranspirationsraten (ET) zeigten eine zeitliche Variabilität, die sowohl den veränderlichen Wetterbedingungen folgte, als auch den allgemeinen saisonalen Verlauf widerspiegelte (Abb. 3.95-3.99). Nach Beginn des Blattaustriebes stiegen die ET-Werte der Bestände rasch an und erreichten nachdem das Kronendach vollständig ausgebildet und die Blätter ausdifferenziert waren, bereits Ende Juni bis Mitte Juli die höchsten Evapotranspirationsraten. Nach Erreichen dieser Optimalphase sanken die Werte dem allgemeinen Witterungstrend folgend kontinuierlich ab.

In der Versuchsreihe 1991-1993 (Abb. 3.95 und 3.96) wurden maximale ET-Werte von 3.9 mm d⁻¹ (350 μmol mol⁻¹ CO₂, LAI: 1.9) und von 3.8 mm d⁻¹ (700 μmol mol⁻¹ CO₂, LAI: 2.0) in der ersten Vegetationsperiode erreicht. In der zweiten Vegetationsperiode wurden nahezu identische maximale ET-Raten wie in der 1. Vegetationsperiode von 3.9 mm d⁻¹ (350 μmol mol⁻¹ CO₂) und 3.6 mm d⁻¹ (700 μmol mol⁻¹ CO₂) ermittelt, obwohl die Bestände deutlich mehr transpirierende Blattfläche (350, LAI: 4.5 und 700, LAI: 6.1) ausgebildet hatten. Diese Werte deckten sich mit den Messungen in den Parallelbeständen, auch hier wurden maximale ET-Werte von 3.9 mm d⁻¹ (350, LAI: 4.5) und 3.7 mm d⁻¹ (700; LAI: 5.9) registriert. In der dritten Vegetationsperiode lagen die maximalen ET-Werte geringfügig unter denen des Vorjahres. Sie betrugen 3.8 mm d⁻¹ (350, LAI 4.4) und 3.3 mm d⁻¹ (700, LAI: 6.5) und in den Parallelbeständen 3.3 mm d⁻¹ (350, LAI: 4.7) bzw. 3.5 mm d⁻¹ (700, LAI: 6.2).

In der Versuchsreihe 1994-1999 (Abb. 3.97 und 3.98) erreichten die Bestände höhere Evapotranspirationsraten als in der ersten Versuchsreihe. Diese höheren ET-Werte könnten teilweise mit einer verbesserten Wasserversorgung der Bestände aufgrund einer stärkeren Durchwurzelung des Substrates und einer optimalen Wasserverfügbarkeit der Bestände begründet werden (vgl. Kap. 2.4.7). Bereits in der ersten Vegetationsperiode (Abb. 3.97) wurden sehr hohe maximale ET-Werte von 5.7 (350, LAI: 2.0) und 5.7 (700, LAI: 2.2) in beiden Buchenbeständen ermittelt. Die Gesamtblattflächen der Bestände waren gering und auch der Kronenschluss der Bestände war zu diesem Zeitpunkt noch nicht vollständig. In der zweiten Vegetationsperiode sanken die maximalen ET-Werte auf 4.5 mm d⁻¹ (350, LAI: 5.2) und auf 4.1 mm d⁻¹ (700, LAI: 4.3) und in der dritten und vierten Vegetationsperiode (Abb. 3.97-3.98) zeigten die Bestände vergleichbare Werte von 3.9 bzw. 4.2 mm d⁻¹ (350, LAI: 2.4 bzw. 6.8) und von 3.9 bzw. 4.5 mm d⁻¹ (700, LAI: 3.9 bzw. 10.5). Auch bei einem sehr hohen LAI in der fünften Vegetationsperiode steigerten die Bestände ihre maximalen ET-Werte nur geringfügig auf 4.5 mm d⁻¹ (350, LAI: 11.2) und auf 4.9 mm d⁻¹ (700, LAI: 13.7). In der sechsten Vegetationsperiode erreichte dagegen der Bestand bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ den höchsten ET-Werte von 6.8 mm d⁻¹ (LAI: 9.7). Der Bestand bei 700 μmol mol⁻¹ wies im Vergleich deutlich geringere ET-Werte von maximal 4.4 mm d⁻¹ (LAI: 8.7) auf.

In der Versuchsreihe 1997-2000 (Abb. 3.99) erreichten die Bestände maximale ET-Werte von 3.7 (350, LAI: 3.7) und 3.5 (700, LAI: 5.3) in der ersten Vegetationsperiode. In der zweiten und dritten Vegetationsperiode lagen die maximalen ET-Werte in den Beständen bei 3.6 mm d⁻¹ bzw. 4.0 mm d⁻¹ bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ (LAI 8.9 bzw. 9.7) und bei 700 μmol mol⁻¹ CO₂ bei 3.5

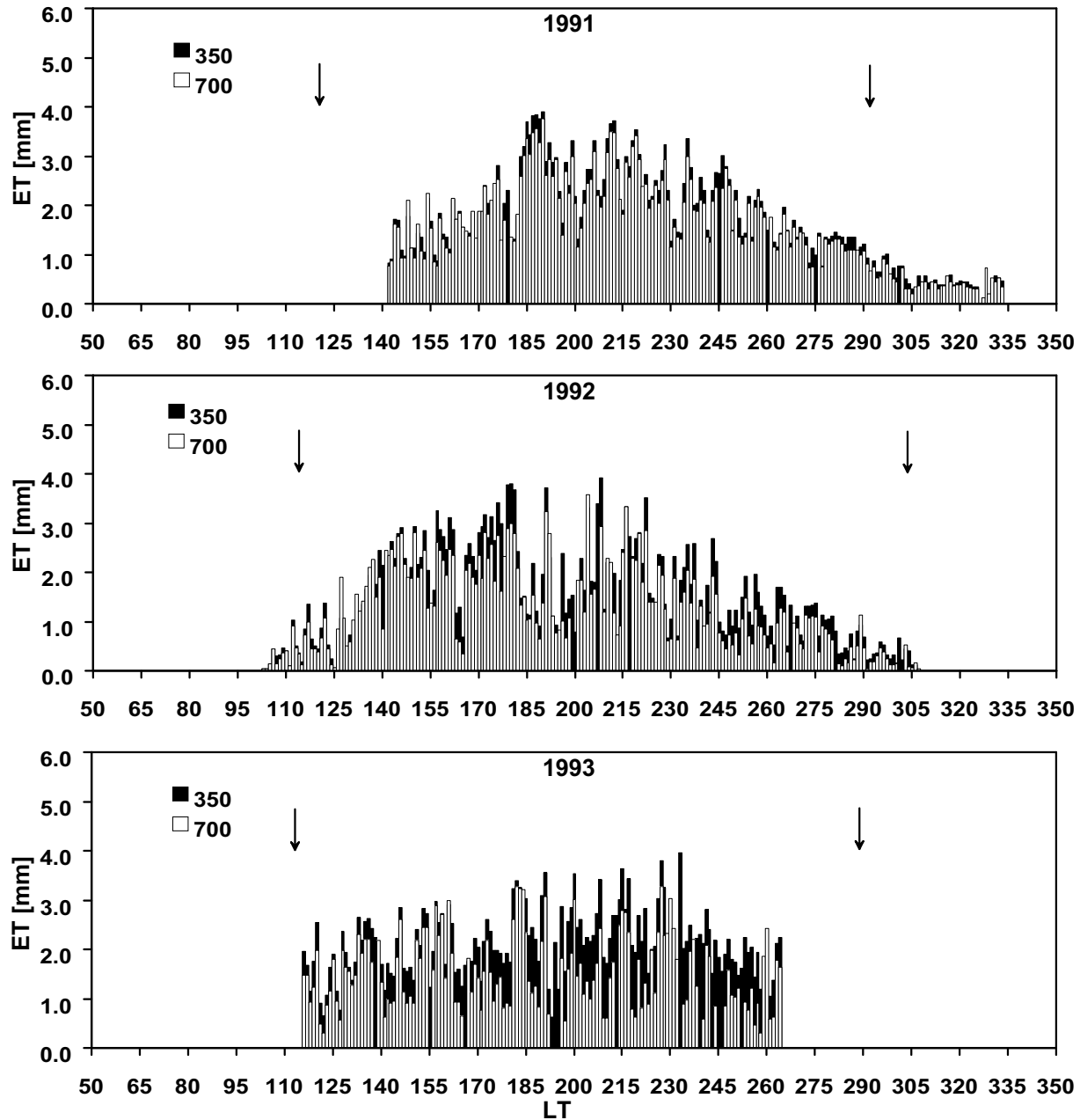


Abb. 3.95: Jahresverläufe der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993. Die Zeitpunkte von Beginn des Laubaustriebes und des Laubfalles sind durch einen Pfeil gekennzeichnet. Die Bestände wurden am Ende der dritten Vegetationsperiode 1993 geerntet.

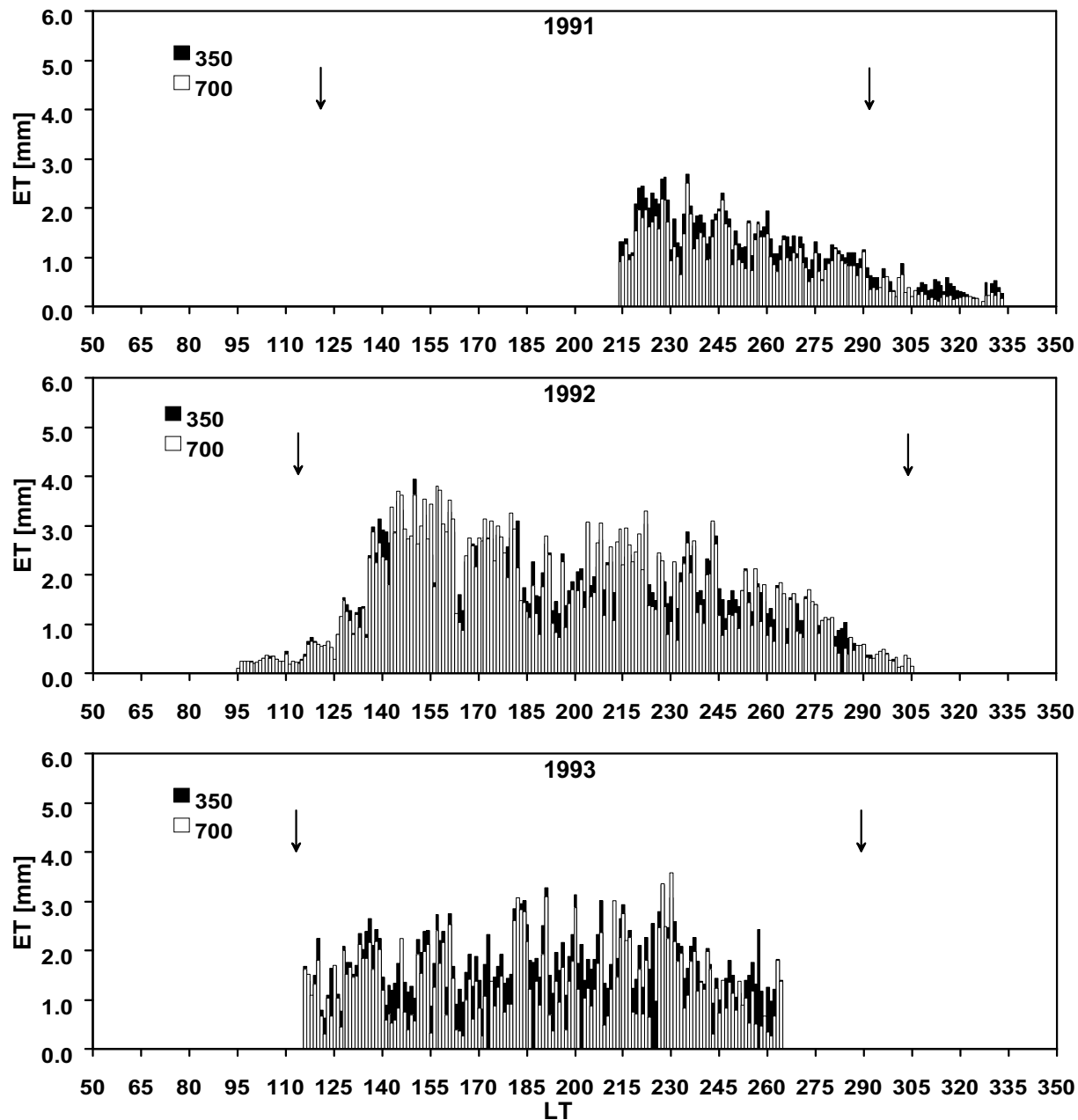


Abb. 3.96: Jahresverläufe der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 (Parallelversuch, Versuchsbeginn, Juli 1991). Die Zeitpunkte von Beginn des Laubaustriebes und des Laubfalles sind durch einen Pfeil gekennzeichnet. Die Bestände wurden am Ende der dritten Vegetationsperiode 1993 geerntet.

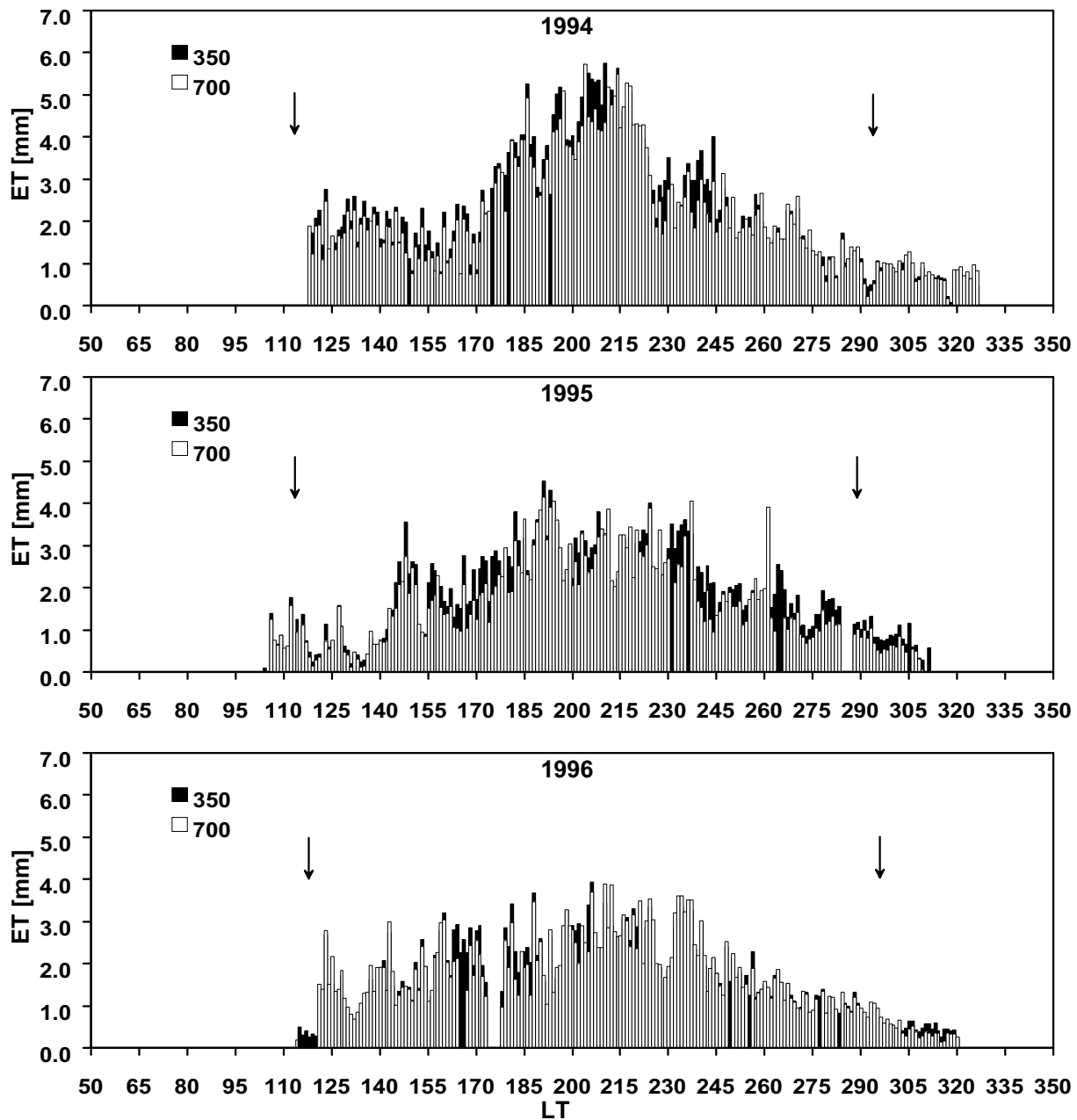


Abb. 3.97: Jahresverläufe (1994 bis 1996) der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1994-1999. Die Zeitpunkte von Beginn des Laubaustriebes und des Laubfalles sind durch einen Pfeil gekennzeichnet.

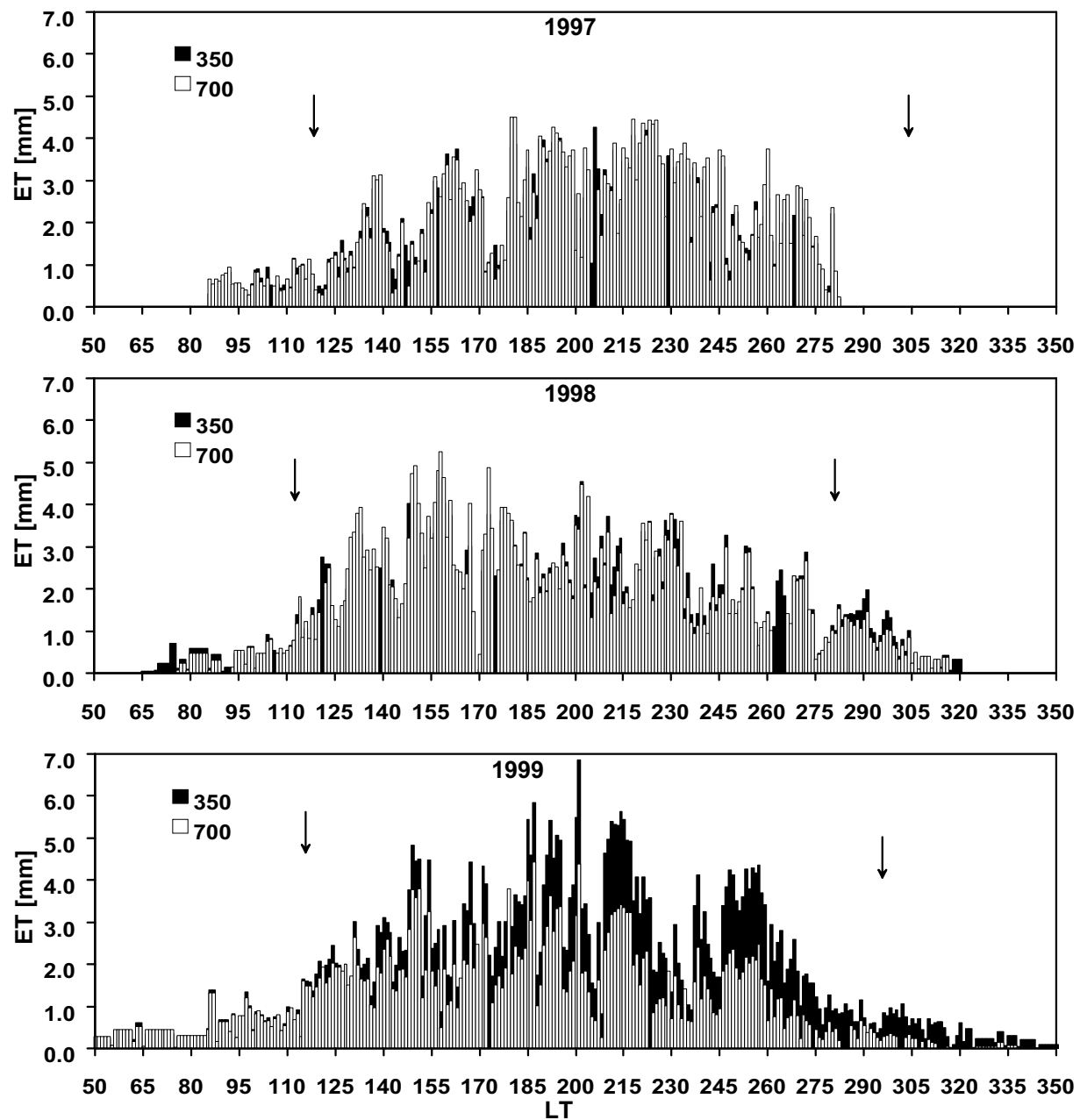


Abb. 3.98: Jahresverläufe (1997 bis 1999) der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1994-1999. Die Zeitpunkte von Beginn des Laubaustriebes und des Laubfalles sind durch einen Pfeil gekennzeichnet.

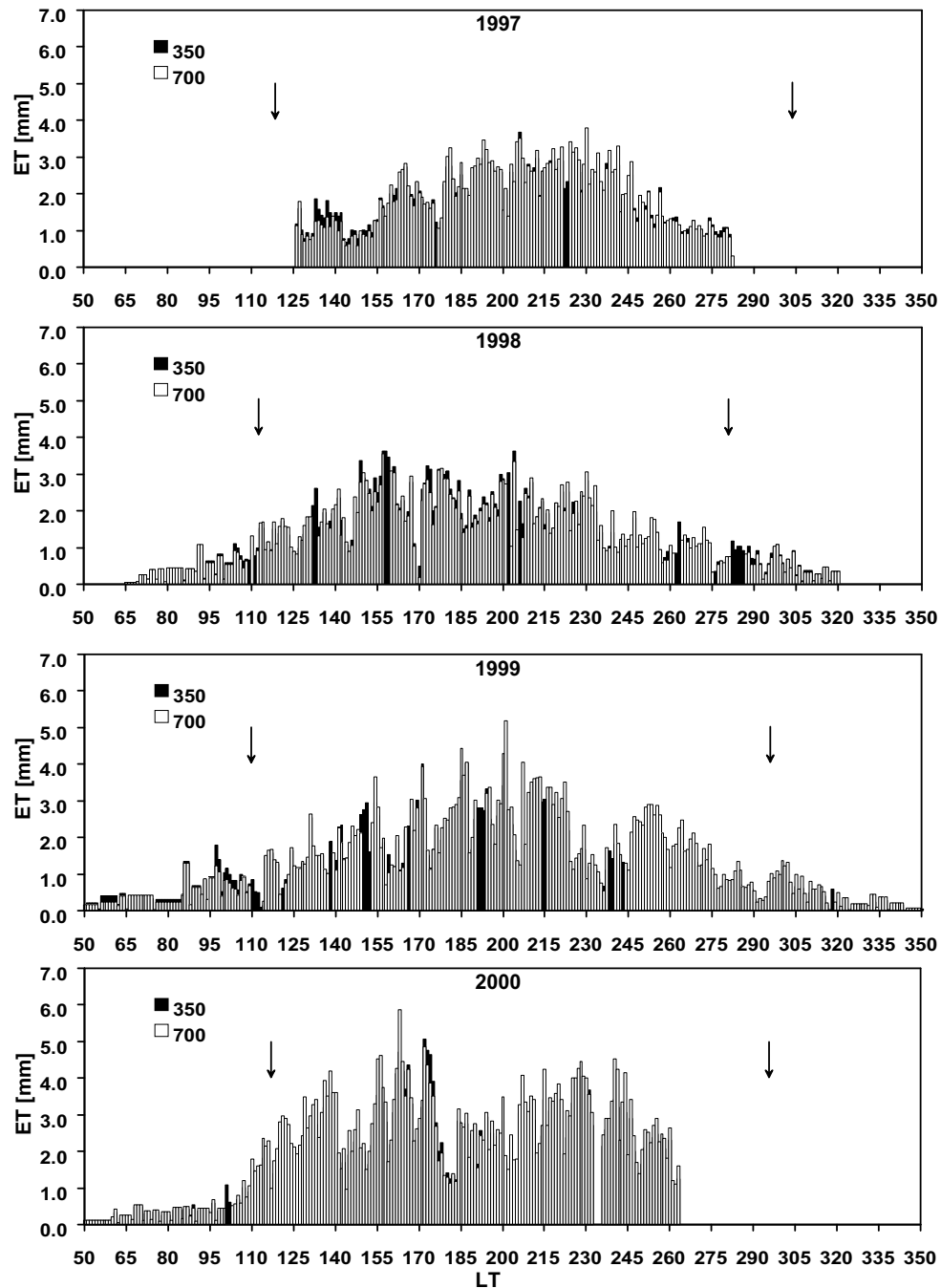


Abb. 3.99: Jahresverläufe der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1997-2000. Die Zeitpunkte von Beginn des Laubaustriebes und des Laubfalles sind durch einen Pfeil gekennzeichnet. Die Bestände wurde am Ende der vierten Vegetationsperiode (2000) geerntet.

mm d⁻¹ bzw. 4.4 mm d⁻¹ (LAI: 9.3, 8.7). In der vierten Vegetationsperiode betrug der höchste ET-Wert 5.1 mm d⁻¹ (350, LAI: 9.4) und 5.9 mm d⁻¹ (700, LAI: 15.4).

Den direkten Vergleich der täglichen ET der Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ zeigen Abb. 3.100-3.102. In der Versuchsreihe 1991-1993 (Abb. 3.100) waren die ET-Werte in den Beständen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ niedriger als in den Kontrollbeständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Besonders bei hohen ET-Werten wiesen die Bestände bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ die größten Abweichungen und die höchste potentielle Verringerung der ET im Vergleich zu den Kontrollbeständen auf. Jedoch nahm die ET bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ nicht generell ab, sondern trat bei unzureichender Wasserversorgung des Bestandes in Erscheinung.

In der ersten Vegetationsperiode war die ET bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um durchschnittlich 7% bzw. 19% (Parallelversuch) im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ herabgesetzt. Auch in der zweiten Vegetationsperiode waren die ET-Werte bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 17% bzw. 3% (Parallelversuch) niedriger und in der dritten Vegetationsperiode verringerte sich der Wasserverbrauch im Vergleich zum Kontrollbestand sogar um 28% bzw. 19% (Parallelversuch).

In der Versuchsreihe 1994-1999 (Abb. 3.101) wies der Bestand unter erhöhter CO₂-Konzentration in der ersten und zweiten Vegetationsperiode im Vergleich geringere ET-Werte bis zu 7% und 11% auf. In der dritten bis fünften Vegetationsperiode waren die ET-Werte bei beiden CO₂-Konzentrationen nahezu identisch oder waren sogar bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 6% bzw. 2% höher als im Bestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. In der sechsten Vegetationsperiode sank die ET bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich deutlich um durchschnittlich 37%, obwohl eine optimale Wasserversorgung gewährleistet war. Dieser CO₂-Effekt war anscheinend auf die schon erwähnte mangelnde Nährstoffverfügbarkeit bzw. Stickstoffversorgung des Kronenraumes des Bestandes zurückzuführen, da die Blätter eine deutliche Gelbfärbung aufwiesen und die N-Gehalte in den Blättern des Bestandes im Vergleich zum Kontrollbestand signifikant verringert waren (Abb. 3.39).

In der Versuchsreihe 1997-2000 (Abb. 3.102) wiesen die Bestände in der ersten Versuchshälfte einen nahezu ausgeglichenen Wasserhaushalt auf, während in der zweiten Hälfte unter erhöhter CO₂-Konzentration die ET höher war als in den Kontrollbeständen. In der ersten und zweiten Vegetationsperiode wies der Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ im Vergleich um 5% höhere bzw. gleich hohe ET-Werte auf. Diese waren in der dritten und vierten Vegetationsperiode bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 16% bzw. 14% höher als in der Kontrolle.

Für die drei Versuchsreihen wurden für den jeweiligen Jahresgang die Tageswerte der Evapotranspiration der juvenilen Buchenbestände aufsummiert. Durchschnittlich wurden bei der CO₂-Konzentration von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ Evapotranspirationswerte ermittelt, die um 16% (Versuchsreihe 1991-1993, Abb. 3.103) und um 8% (Versuchsreihe 1994-1999, Abb. 3.104) niedriger ausfielen. In der Versuchsreihe 1997-2000 (Abb. 3.105) wurde dagegen eine um 9% höhere Evapotranspirationsrate bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich zu dem Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ ermittelt.

In der Versuchsreihe 1991-1993 lagen die Evapotranspirationsraten bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ unter denen der Kontrollbestände (Abb. 3.103). In der ersten Vegetationsperiode 1991 fielen die Evapotranspirationswerte bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ um 7% niedriger aus, lagen dann in der zweiten Vegetationsperiode 1992 um 19% (3% Parallelbestand) niedriger und in der dritten Vegetationsperiode wurden sogar 30% (23% Parallelbestand) weniger Wasser verbraucht als in

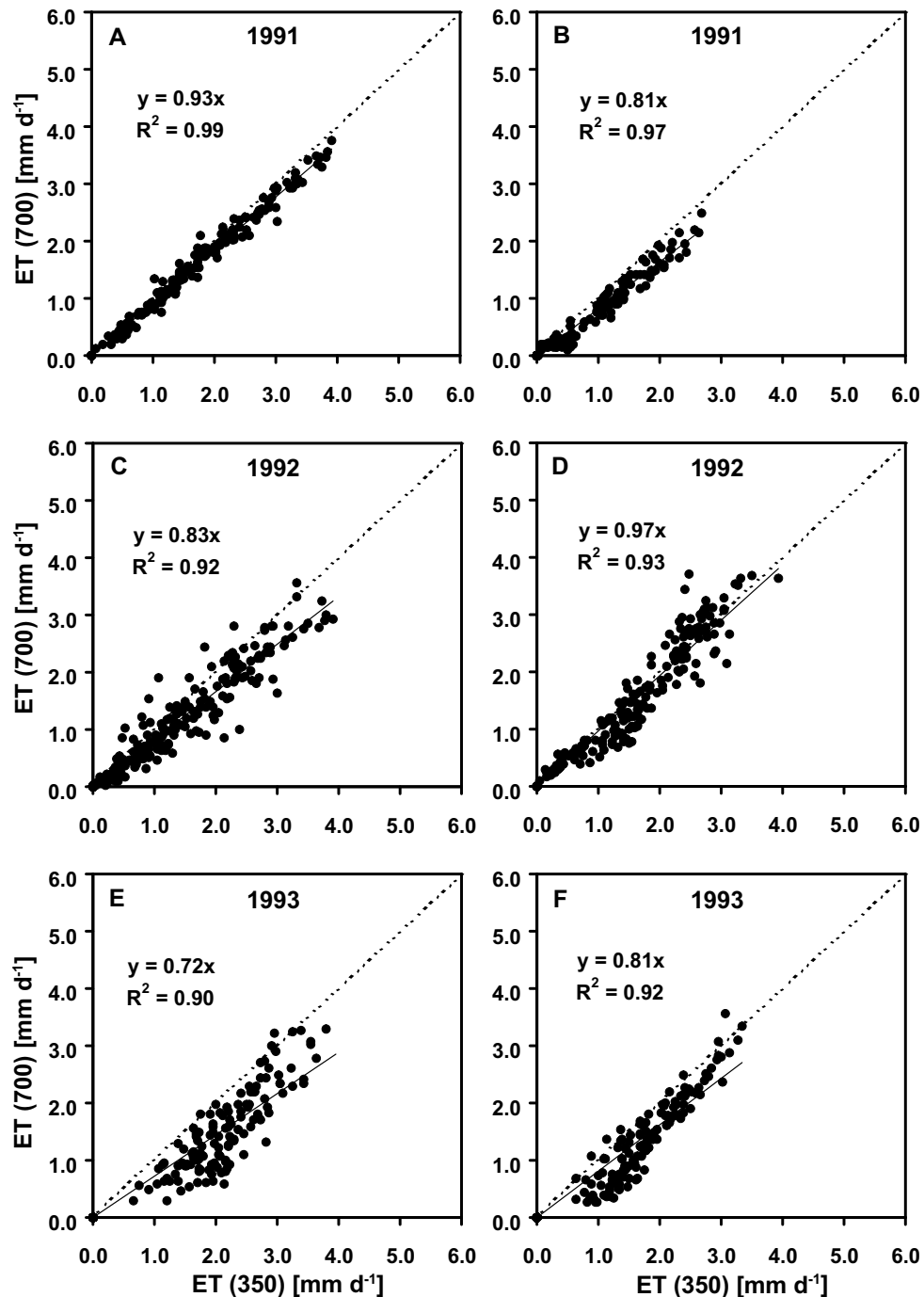


Abb. 3.100: Vergleich der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm d⁻¹] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ in der Versuchsreihe 1991-1993 (A, C, D und im Parallelversuch B, D, F).

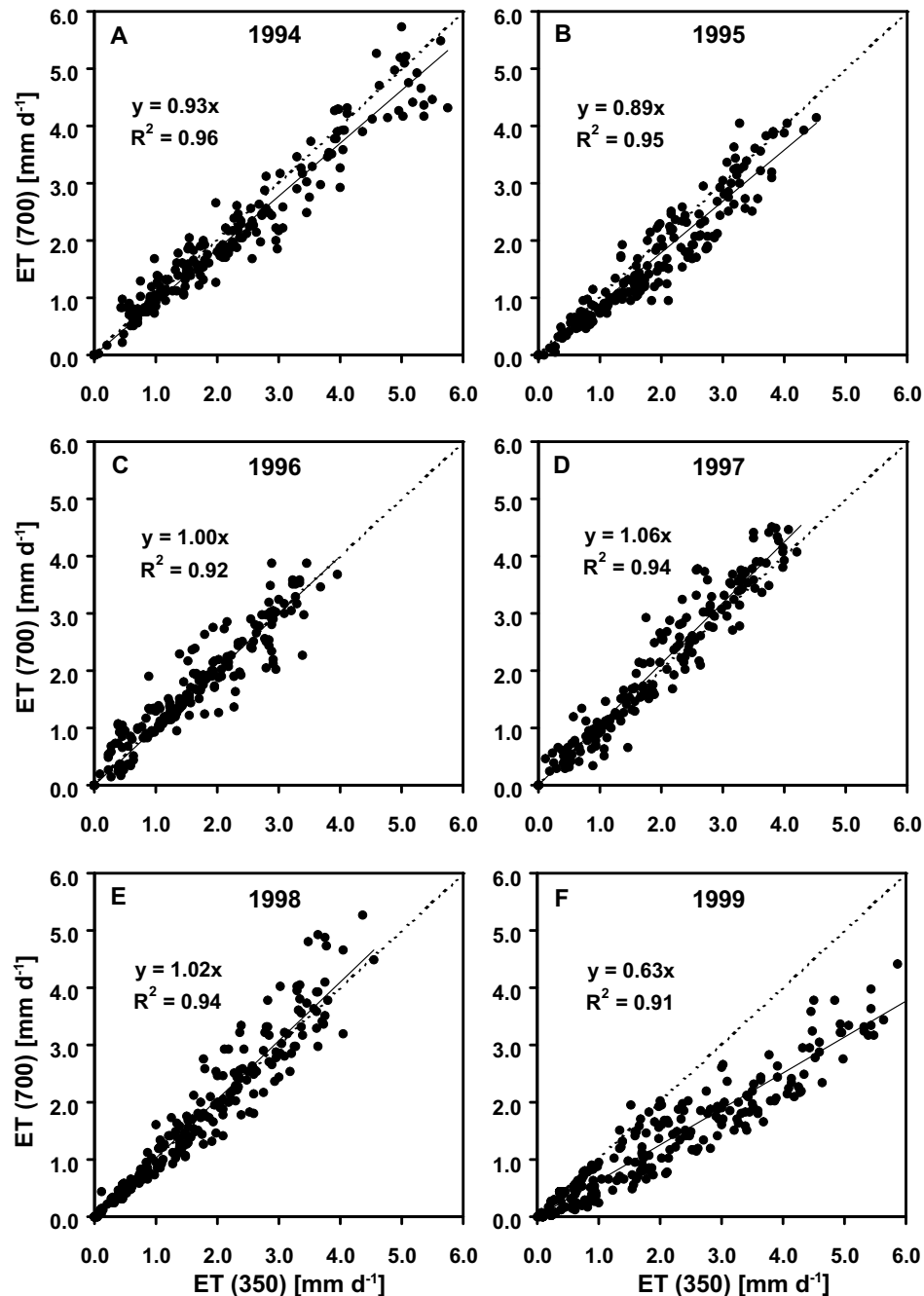


Abb. 3.101: Vergleich der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm d^{-1}] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in der Versuchsreihe 1994-1999 (A- F).

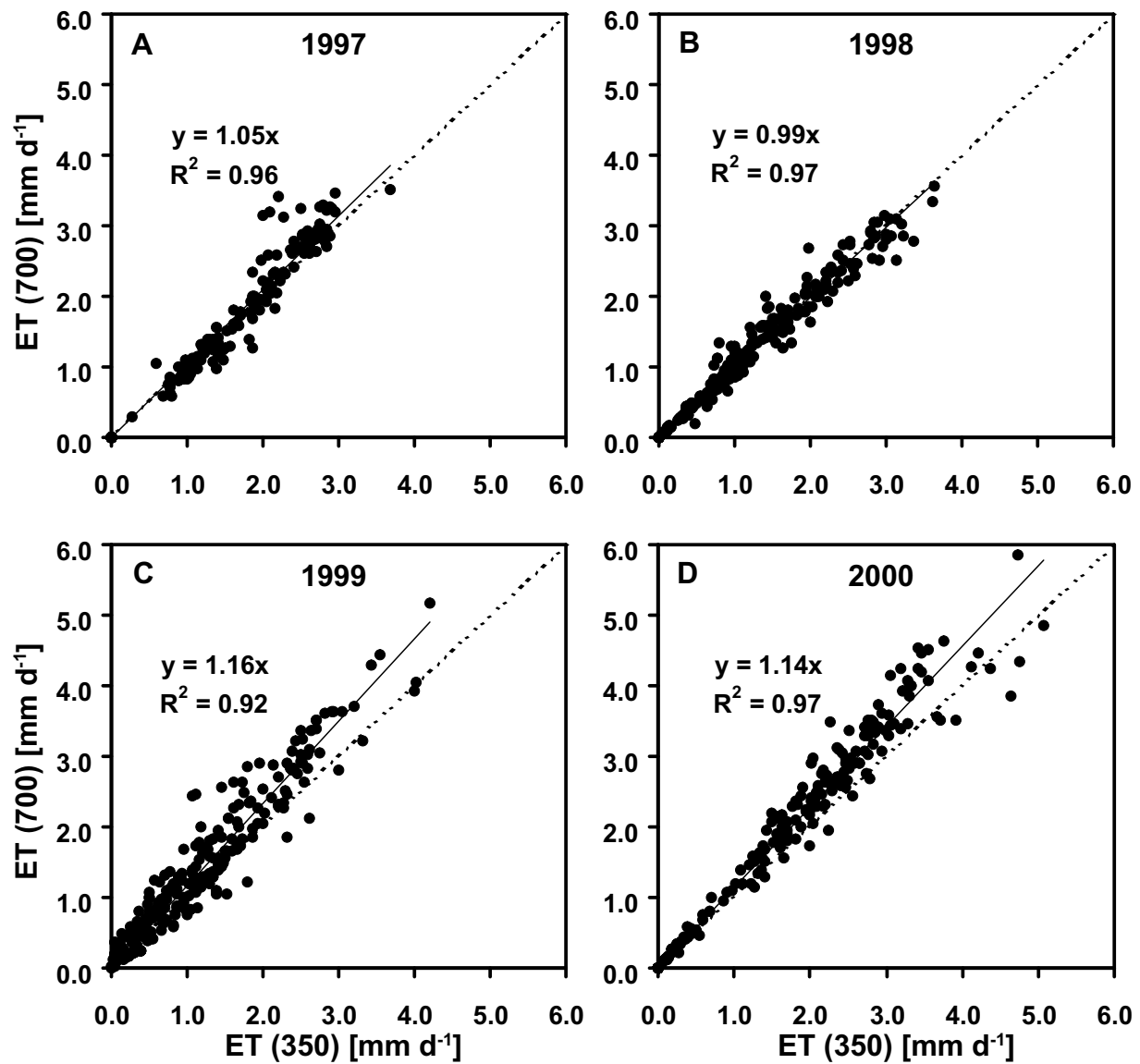


Abb. 3.102: Vergleich der täglichen Bestandesevapotranspiration (ET) [mm d⁻¹] in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in der Versuchsreihe 1997-2000 (A-D).

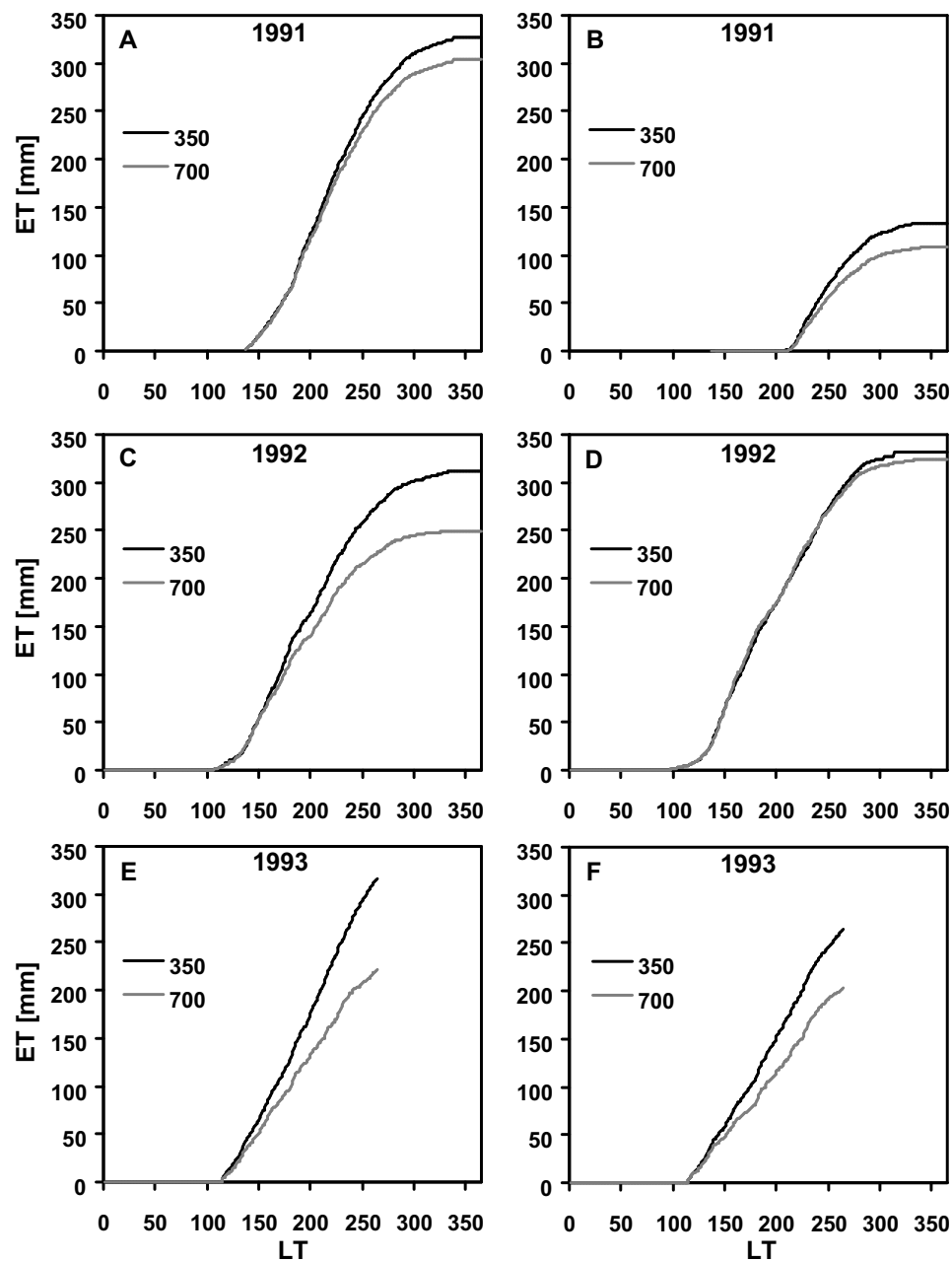


Abb. 3.103: Jährlich akkumulierte Tageswerte der Evapotranspiration (ET) [mm] (entspricht kg m^{-2}) der juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ während der Versuchsreihe 1991-1993 (A,C,E, Parallelversuch : B,D,F), LT: Tag im Jahr.

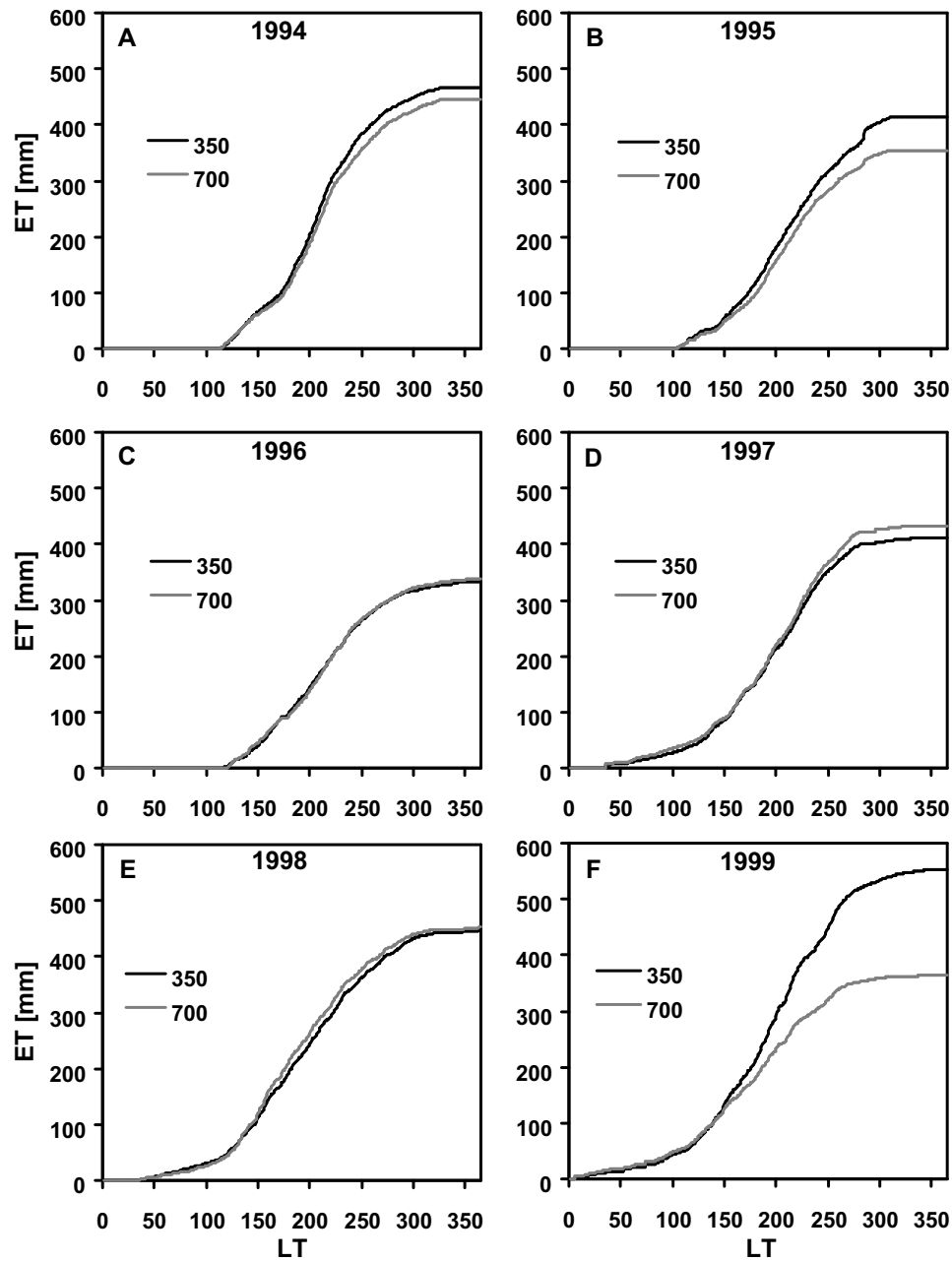


Abb. 3.104: Jährlich akkumulierte Tageswerte der Evapotranspiration (ET) [mm] (entspricht kg m^{-2}) der juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ während der Versuchsreihe 1994-1999, LT: Tag im Jahr.

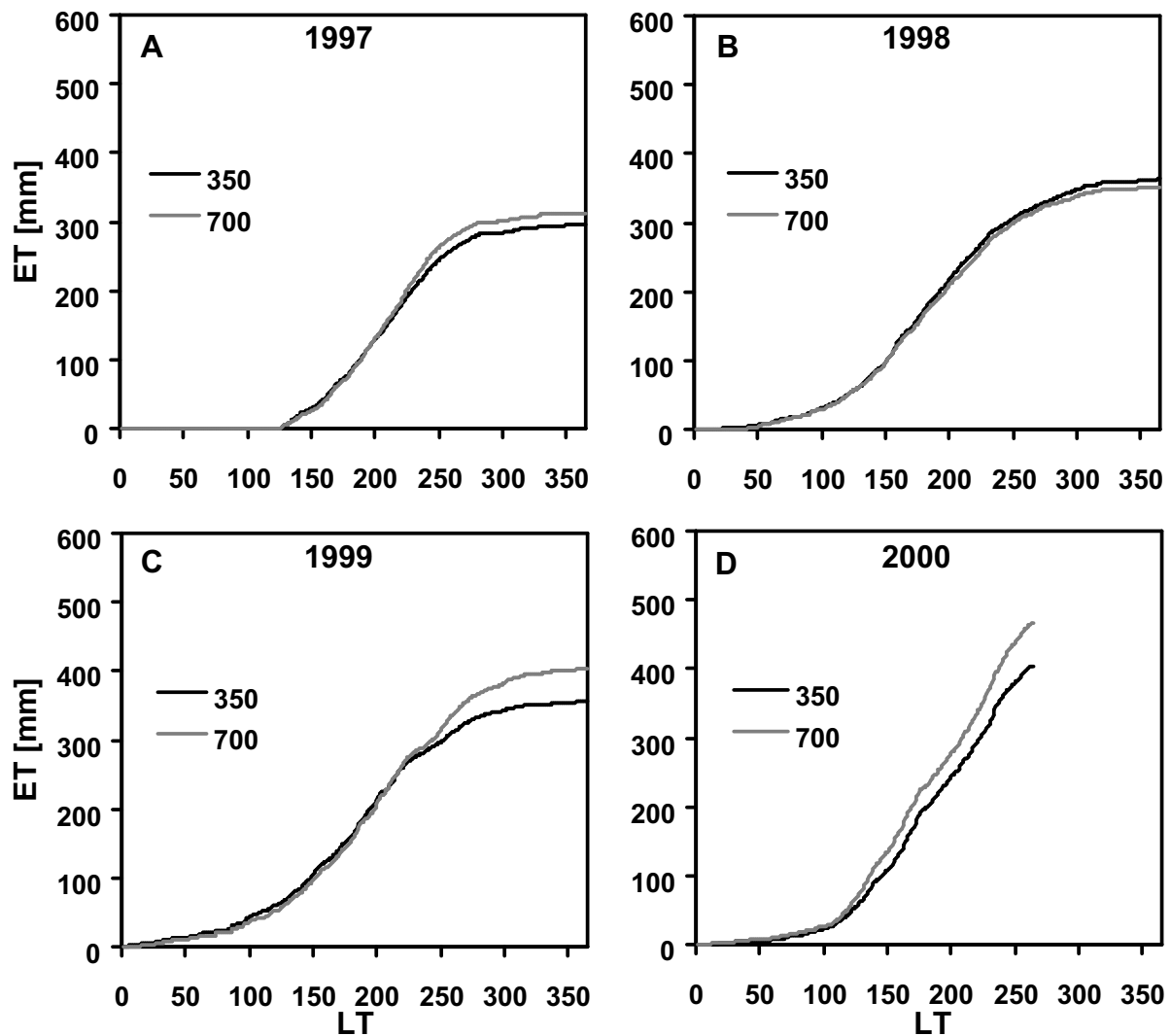


Abb. 3.105: Jährlich akkumulierte Tageswerte der Evapotranspiration (ET) [mm] (entspricht kg m^{-2}) der juvenilen Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 während der Versuchsreihe 1997-2000, LT: Tag im Jahr.

den Kontrollbeständen bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

In der Versuchsreihe 1994-1999 fielen die Evapotranspirationsraten bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in den ersten beiden Vegetationsperioden 1994 und 1995 ebenfalls unter die des Kontrollbestandes (Abb. 3.104). Von der dritten bis fünften Vegetationsperiode (1996-1998) jedoch wies dieser Bestand einen nahezu ausgeglichenen Wasserhaushalt auf. Der juvenile Buchenbestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ besaß sogar einen um 4% höheren Wasserverbrauch. Am Ende des Untersuchungszeitraumes in der sechsten Vegetationsperiode (1999) fielen jedoch die Evapotranspirationsraten bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ stark und nahmen um 37% ab.

In der Versuchsreihe 1997-2000 war die Evapotranspiration beider CO_2 -Konzentrationen in den ersten beiden Vegetationsperioden nahezu gleich (Abb. 3.105). In der ersten Vegetationsperiode 1997 wies der Bestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ einen um 6% höheren Wasserverbrauch im Vergleich zum Kontrollbestand auf, während in der zweiten Vegetationsperiode (1998) keine Unterschiede auftraten. In der dritten und vierten Vegetationsperiode (1999 bzw. 2000) stieg der Wasserverbrauch in dem Bestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ um 16% bzw. 15%.

In der Versuchsreihe 1991-1993 waren die mittleren Tageswerte der Evapotranspiration signifikant von $1.82 \pm 0.2 \text{ mm d}^{-1}$ ($350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) auf $1.52 \pm 0.2 \text{ mm d}^{-1}$ ($700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) verringert (Tab. 3.37). Sie stiegen in der Versuchsreihe 1994-1999 auf mittlere Werte von 2.19 ± 0.3 (350) bzw. 1.99 ± 0.3 (700) und sanken in der Versuchsreihe 1997-2000 auf Tageswerte von $1.76 \pm 0.2 \text{ mm d}^{-1}$ (350) bzw. 1.92 mm d^{-1} (700), obwohl während dieser Versuchsreihe die höchsten LAI-Werte in den Beständen zu verzeichnen waren.

In der Versuchsreihe 1991-1993 wurden pro Vegetationsperiode durchschnittlich $301 \pm 23 \text{ mm}$ ($350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) und $252 \pm 45 \text{ mm}$ ($700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) Wasser bei einem mittleren LAI der Bestände von 4.0 (350) bzw. 5.3 (700) verbraucht (Tab. 3.38). Dies entsprach einem Anteil von 51% (350) bzw. 44% (700) des mittleren Jahresniederschlages.

In der Versuchsreihe 1994-1999 nahmen die mittleren Werte der Evapotranspiration innerhalb der Vegetationsperiode auf $393 \pm 61 \text{ mm}$ (350) und $356 \pm 46 \text{ mm}$ (700) bei einem mittleren LAI von 6.6 (350) und 7.4 (700) zu. Der Anteil am Jahresniederschlag stieg auf 71% (350) bzw. 63%. In der Versuchsreihe 1997-2000 sank die durchschnittliche Evapotranspiration bei einem mittleren LAI von 8.3 (350) und 9.3 (700) auf Werte von $308 \pm 38 \text{ mm}$ (350) bzw. $336 \pm 59 \text{ mm}$ (700) und erreichte 59% (350) bzw. 65% (700) des Jahresniederschlages.

Die akkumulierten Evapotranspirationsraten in den einzelnen Vegetationsperioden wurden gegenüber dem mittleren LAI der Bestände aufgetragen (Abb. 3.106). Es konnte keine signifikante Steigerung (700: $P > 0.41$, 350: $P > 0.74$) der Evapotranspiration der Bestände mit steigendem LAI nachgewiesen werden. Die Evapotranspiration der Bestände bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ lag im Trend um 9% ($\text{LAI}=5$) unterhalb der ET-Werte bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Der Wasserhaushalt der Bestände war eng an den pflanzenverfügbaren Wasservorrat gebunden, der die Evapotranspiration auch bei stark zunehmenden LAI-Werten nur geringfügig steigerte.

Daher kann von einem starken Einfluss der Belaubungsdichte (LAI) auf das Bestandesklima ausgegangen werden. Bei großer Belaubungsdichte wurden die Evaporation von der Bodenoberfläche als auch die mittleren Transpirationsraten der Blätter herabgesetzt. Dieser Zusammenhang konnte anhand der mittleren Evapotranspiration pro Blattflächeneinheit und des LAI der Bestände als Maß für die Belaubungsdichte nachgewiesen werden (Abb. 3.107). Die Evapotranspirationsraten pro Blattflächeneinheit waren sehr eng an den LAI gekoppelt. Die Evapotranspirati-

Tab. 3.37: Evapotranspiration (ET) [mm d^{-1}], Blattflächenindex (LAI) [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$], Evapotranspiration pro Blattflächeneinheit (ET LAI^{-1}) [$\text{mm m}^{-2} \text{d}^{-1}$] und Bestandesleitfähigkeit (G_{Bestand}) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] juveniler Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in drei Versuchsreihen von 1991 bis 2000 am Standort Berlin-Dahlem. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD) und das Signifikanzniveau (P, TTest zwischen den Werten bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$).

	ET [mm d ⁻¹]						LAI [m ² m ⁻²]		ET LAI ⁻¹ [mm m ⁻² d ⁻¹]			G_Bestand [μmol m ⁻² s ⁻¹]	
Jahr	350	SD	700	SD	P	$\frac{700}{350}$	350	700	350	700	$\frac{700}{350}$	350	700
Versuchsreihe 1991-1993													
1991	1.95		1.82			0.93	1.9	2.0	1.02	0.90	0.89	654	579
1992	1.57		1.27			0.81	4.5	6.1	0.35	0.21	0.59	226	134
1993	2.11		1.48			0.70	4.4	6.5	0.49	0.23	0.47	312	146
1992	1.69		1.65			0.97	4.5	5.9	0.38	0.28	0.74	243	181
1993	1.76		1.35			0.77	4.7	6.2	0.37	0.22	0.59	241	141
Mittel	1.82	±0.2	1.52	±0.2	0.03	0.84	4.0	5.3	0.52	0.37	0.66	335	236
Versuchsreihe 1994-1999													
1994	2.45		2.32			0.95	2.0	2.2	1.22	1.07	0.88	785	687
1995	2.18		1.88			0.86	5.2	4.3	0.42	0.43	1.04	268	279
1996	1.75		1.77			1.01	2.4	3.9	0.72	0.45	0.63	461	288
1997	1.96		2.04			1.04	6.8	10.5	0.29	0.19	0.67	185	125
1998	2.23		2.31			1.04	12.2	13.7	0.18	0.17	0.93	117	109
1999	2.58		1.63			0.63	11.2	9.7	0.23	0.17	0.72	149	108
Mittel	2.19	±0.3	1.99	±0.3	0.14	0.92	6.6	7.4	0.51	0.41	0.81	327	266
Versuchsreihe 1997-2000													
1997	1.54		1.63			1.06	5.3	3.7	0.29	0.44	1.50	187	280
1998	1.75		1.73			0.99	8.9	9.3	0.20	0.19	0.94	127	120
1999	1.56		1.81			1.16	9.7	8.7	0.16	0.21	1.29	104	133
2000	2.04		2.35			1.15	9.4	15.4	0.27	0.19	0.70	170	119
Mittel	1.76	±0.2	1.92	±0.3	0.23	1.09	8.3	9.3	0.22	0.25	1.11	142	160

Tab. 3.38: Summe der Evapotranspiration (ET) [mm] pro Vegetationsperiode (VP) [Tage], Jahresniederschläge (N) [mm], Biomassenzuwachs (ΔB) [g Trockenmasse m⁻² Grundfläche a⁻¹] und Wassernutzungs-Effizienz (WUE) [g TM kg⁻¹ H₂O] juveniler Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in drei Versuchsreihen von 1991-2000. Angegeben sind die Mittelwerte ($\bar{x}$), Standardabweichung (SD) und das Signifikanzniveau (P, TTest zwischen den Werten bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂). Die Werte der Jahresniederschläge wurden der Berliner Wetterkarte entnommen.

Jahr	VP [Tage]	ET			N [mm]	ET von N [%]			ΔB [g TM m ⁻² a ⁻¹]	WUE		
		350±SD	700±SD	P		350	700	350±SD		700±SD	P	
Versuchsreihe 1991-1993												
1991	155	303	283		0.93	469.9	64	305	693	1.01	2.45	2.43
1992	190	299	242		0.81	595.9	50	41	540	1.81	3.30	1.83
1993	150	317	222		0.70	658.9	48	34	220	0.69	2.13	3.07
1992	190	322	313		0.97	595.9	54	53	474	1.47	1.52	1.03
1993	150	264	203		0.77	658.9	40	31	475	1.80	2.36	1.31
Mittel		301±23	252±45	0.03	0.84		51	44	403	1.36 ±0.5	2.35±0.6	0.02
Versuchsreihe 1994-1999												
1994	182	446	422		0.95	721.5	62	58	608	1.36	2.03	1.49
1995	176	383	331		0.86	599.5	64	55	267	0.70	1.10	1.58
1996	179	313	317		1.01	550.0	57	58	529	1.69	2.72	1.61
1997	186	365	380		1.04	499.6	73	76	361	0.89	2.34	2.36
1998	166	369	384		1.04	602.3	61	64	937	2.54	1.73	0.68
1999	186	480	303		0.63	438.6	110	69	597	1.24	2.78	2.23
Mittel		393±61	356±46	0.13	0.92		71	63	550	1.42±0.6	2.12±0.6	0.04
Versuchsreihe 1997-2000												
1997	186	286	303		1.06	499.6	57	61	693	2.4	3.8	1.59
1998	166	291	288		0.99	602.3	48	48	363	1.2	2.2	1.77
1999	186	290	336		1.16	438.6	66	77	410	1.4	3.0	2.09
2000	178	364	419		1.15	565.8	64	74	823	2.3	2.4	1.06
Mittel		308±38	336±59	0.22	1.09		59	65	572	1.84±0.6	2.85±0.7	0.04

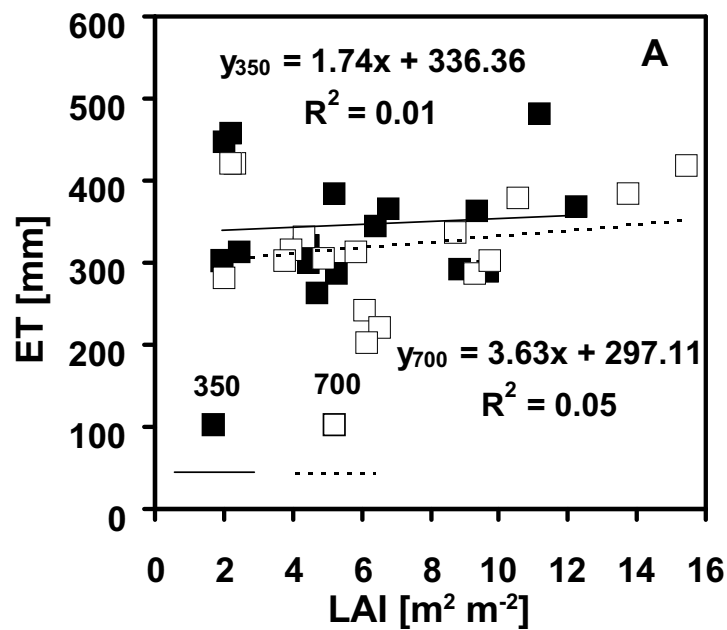


Abb. 3.106: Jährliche akkumulierte Evapotranspiration (ET) [mm] von juvenilen Buchenbeständen (n=17) innerhalb der gesamten Vegetationsperiode vom Blattaustrieb bis zum Laubfall in Abhängigkeit von der Belaubungsdichte (LAI) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Die Steigung der linearen Regression war nicht signifikant (350: $P > 0.41$, 700: $P > 0.74$).

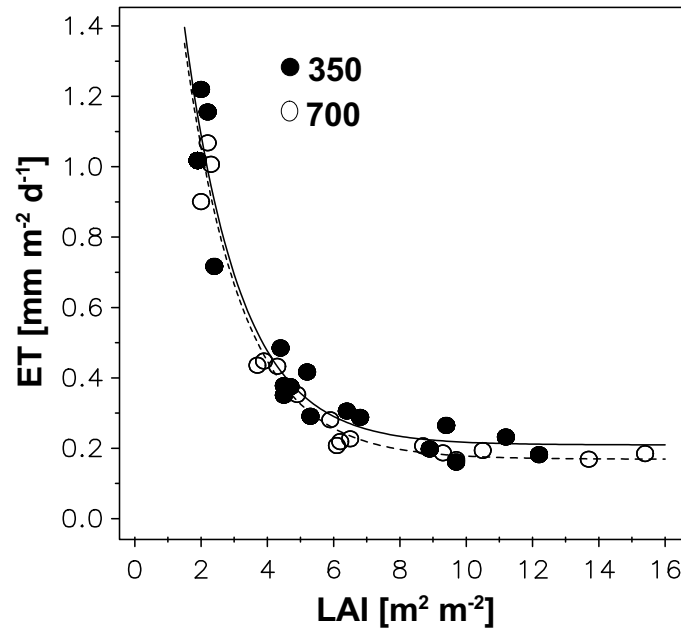


Abb. 3.107: Mittlere Evapotranspirationsraten (ET) pro Blattflächeneinheit und Tag [$\text{mm m}^{-2} \text{d}^{-1}$] in juvenilen Buchenbeständen ($n=17$) in Abhängigkeit von der Belaubungsdichte (LAI) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Daten aller Versuchsreihen von 1991 bis 2000.

onsraten nahmen mit steigender Belaubungsdichte stark ab und erreichten bei einem LAI von 6 nahezu die geringsten Werte von $0.2 \text{ mm d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ Blattfläche. Eine weitere Zunahme der Belaubungsdichte auf sehr hohe LAI-Werte bis zu 15 führte nur zu einer unwesentlichen Verringerung der Evapotranspirationsraten pro Blattflächeneinheit.

3.15.2 WUE der juvenilen Buchenbestände

Die Wassernutzungs-Effizienzen (WUE) der juvenilen Buchenbestände auf der Basis der Trockenmassenakkumulation [$\text{g TM kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$] stiegen signifikant unter erhöhter CO_2 -Konzentration in allen Versuchsreihen (Abb. 3.108). In der ersten Versuchsreihe 1991-1993 war die WUE um 94%, in der zweiten Versuchsreihe 1994-1999 um 66% und in der dritten Versuchsreihe um 63% gesteigert. Die mittleren Werte der WUE betrugen $1.51 \pm 0.6 \text{ g TM kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und $2.39 \text{ g TM kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und waren bei erhöhter CO_2 -Konzentration durchschnittlich um 74% gesteigert (Tab. 3.38, $P < 0.001$).

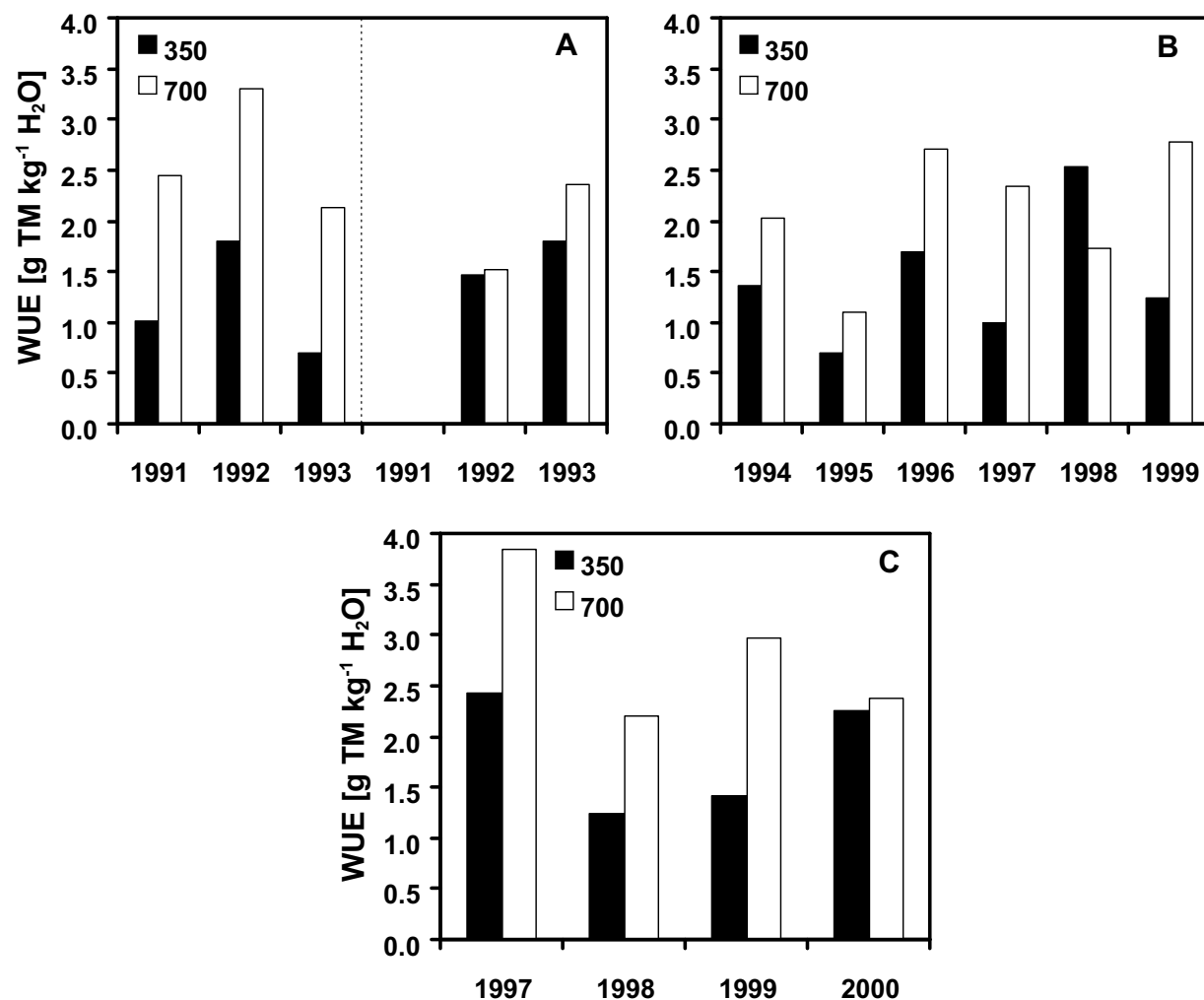


Abb. 3.108: Wassernutzungs-Effizienz (WUE) $[\text{g TM kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}]$ juveniler Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, berechnet aus der in der jeweiligen Vegetationsperiode akkumulierten Evapotranspiration $[\text{mm entspricht kg H}_2\text{O m}^{-2}]$ und des Bestandeszuwachses $[\text{g TM m}^{-2}]$ in den Versuchsreihen 1991-1993 (A), 1994-1999 (B) und 1997-2000 (C).

3.16 Simulationsläufe mit dem FORSTFLUX-Modell

Im parameterisierten FORSTFLUX-Modell für die Buche (*Fagus sylvatica* L.) wurden die Prozesse des CO₂/H₂O-Gaswechsels auf der Bestandesebene bei einer atmosphärischen CO₂-Konzentration von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auf dem Niveau von Halbstundenmittelwerten abgebildet (Abb. 3.109-3.110). Für die Simulationsläufe wurden die physiologischen Parametersätze aus den Versuchsreihen 1994-1999 und 1997-2000 angewendet. Diese Parametersätze des FORSTFLUX-Modells sind in Tab. A.5 zusammengestellt. Für die Validierung des FORSTFLUX-Modells wurden die Bestandes-Gaswechseldaten der Versuchsreihe 1991-1993 herangezogen. Somit war gewährleistet, dass die Parametersätze der Simulationsläufe und die gemessenen Gaswechselraten aus unabhängigen Versuchsreihen stammten.

Die simulierten Tagesgänge der Halbstundenwerte wiesen sowohl für die CO₂-Gaswechselraten (NEF, net ecosystem CO₂ flux), als auch für die H₂O-Austauschraten (ET) eine sehr gute Übereinstimmung mit den gemessenen Daten auf ($0.70 < R < 0.95$). Stärkere Abweichungen zwischen den simulierten und gemessenen Werten traten zu Zeitpunkten auf, bei denen Serviceleistungen an den Mikrokosmossystemen durchgeführt wurden (z.B. Gießen der Bestände, kurzes Öffnen der Kammern). Die kurzzeitigen starken Veränderungen der Bodenwassergehalte nach Gießereignissen wurden in den Modellläufen nicht berücksichtigt.

Die Variabilität der gemessenen NEF-Werte der Buchenbestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, die aufgrund der wechselnden Umweltfaktoren (PPFD, Temperatur, VPD, usw.) im Tagesgang auftraten, ließen sich zu 91 bis 95% aus den Simulationsläufen herleiten. Die Variabilität der Evapotranspirationsraten war im Vergleich zu den NEF-Werten höher. Hier waren etwa 70 bis 80% der Variabilität durch das Modell erklärbar. Die Gegenüberstellung der modellierten und gemessenen Gaswechselraten für den Messzeitraum Juli 1993 (Abb. 3.111) wies für die Bestände bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ sowohl bei den modellierten NEF-, wie auch den modellierten ET-Werten eine leichte Überschätzung von 3 bzw. 5% auf. Die modellierten Gaswechselraten der Bestände bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ wurden dagegen vom FORSTFLUX-Modell um bis zu 11% (NEF) und 7% (ET) unterschätzt.

Die Tagesbilanzen der CO₂/H₂O-Gaswechselraten (NEF bzw. ET) der juvenilen Buchenbestände wurden aus den 48 Halbstundenwerten gebildet. Die Bilanzen der NEF wiesen nicht an allen Tagen positive Werte auf, sondern an Tagen mit geringen Strahlungswerten waren auch negative NEF-Tagesbilanzen zu verzeichnen, und die Bestände waren somit CO₂-Quellen. Mit steigenden Einstrahlungssummen waren zunächst die Bestände bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich zu den Beständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ effektiver. Bei Strahlungssummen von PPFD > 16 bis 24 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ wies der Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ größere NEF-Werte als im Kontrollbestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ auf und akkumulierte im Vergleich mehr CO₂. In den Modellläufen waren hierfür leicht höhere Strahlungssummen mit PPFD > 27 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ erforderlich.

Die Quantennutzungs-Effizienzen der Bestände wurden aus den Steigungen der Regressionsgeraden für die Lichtabhängigkeiten der NEF ermittelt (Abb. 3.112). Sie waren in den Buchenbeständen bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ deutlich größer. Während bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ die NEF zwischen 5-6 mmol CO₂ pro mol eingestrahelter PPFD zunahm, lagen die Werte aus den Simulationsläufen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ mit 9 mmol CO₂ pro mol

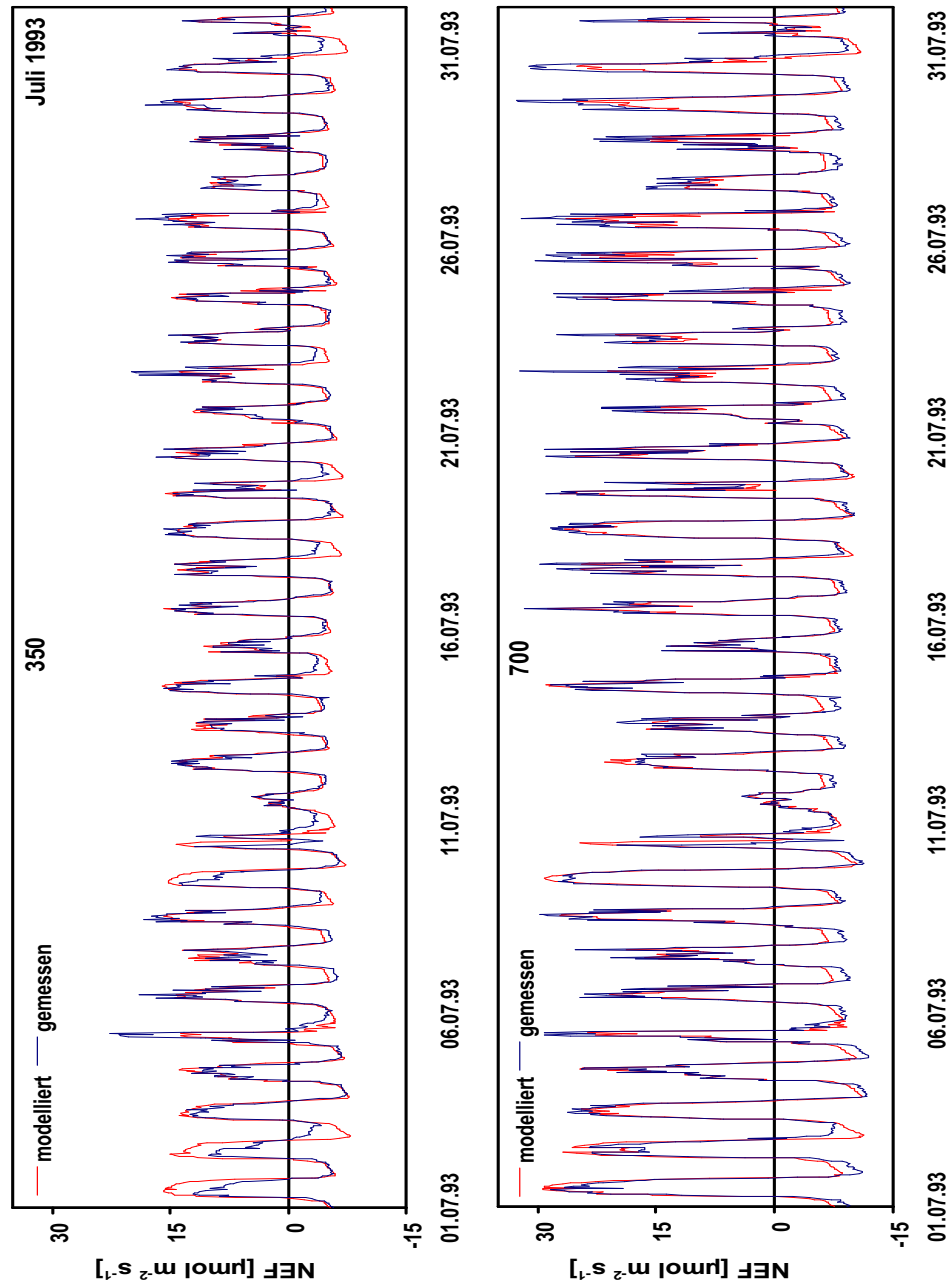


Abb. 3.109: Tagesgänge der simulierten und der gemessenen CO_2 -Gaswechselraten (NEF) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] der juvenilen Buchenbestände nach dreijährigem Wachstum bei 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 für den Monat Juli 1993 in der Versuchsreihe 1991-1993. Angegeben sind die gemessenen und modellierten Halbstundenwerte der NEF bezogen auf die Grundfläche.

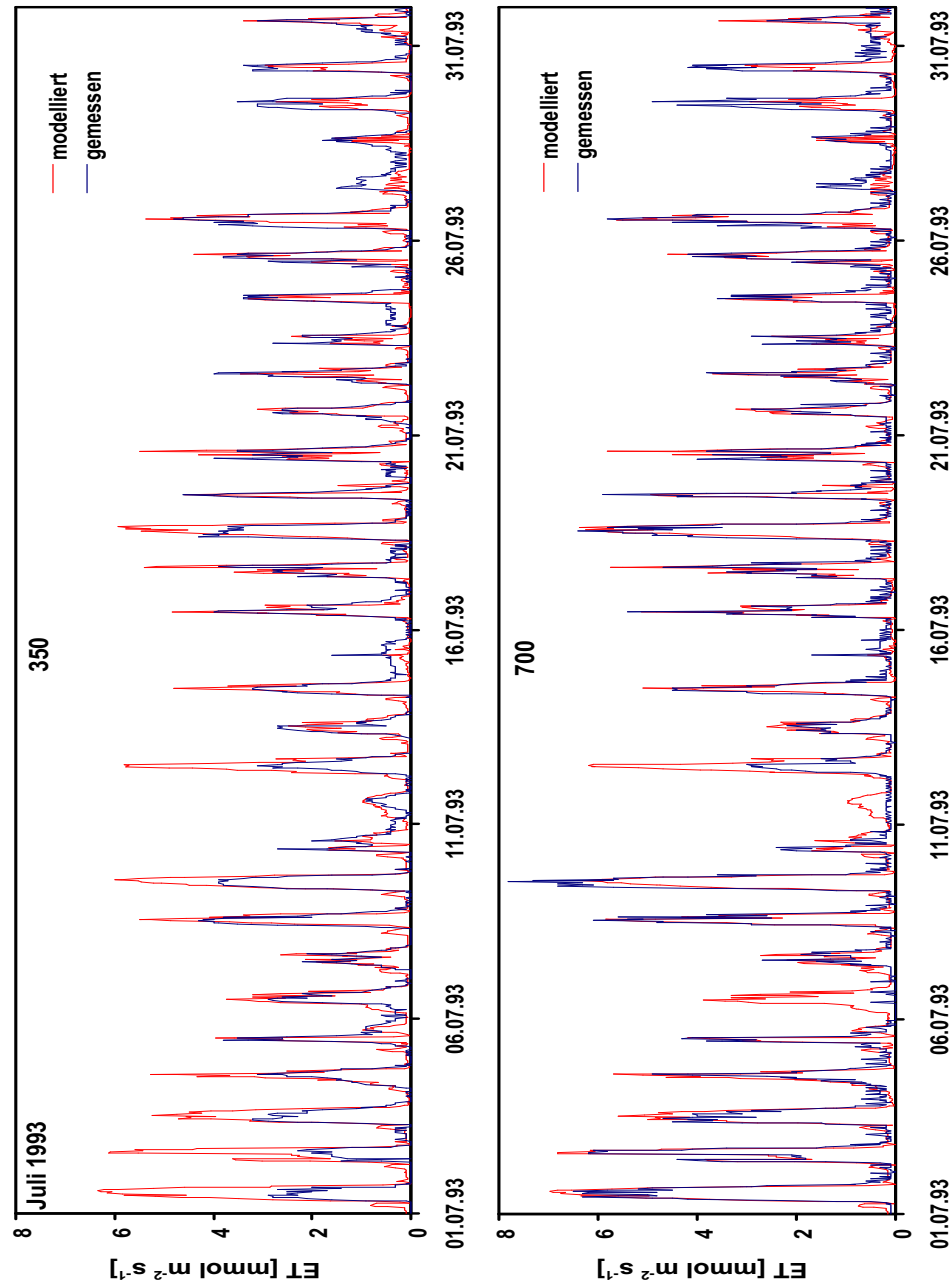


Abb. 3.110: Tagesgänge der simulierten und der gemessenen H₂O-Gaswechselraten (ET) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] der juvenilen Buchenbestände bei 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ für den Monat Juli 1993 in der Versuchsreihe 1991-1993. Angegeben sind die gemessenen und die modellierten Halbstundenwerte der ET bezogen auf die Grundfläche.

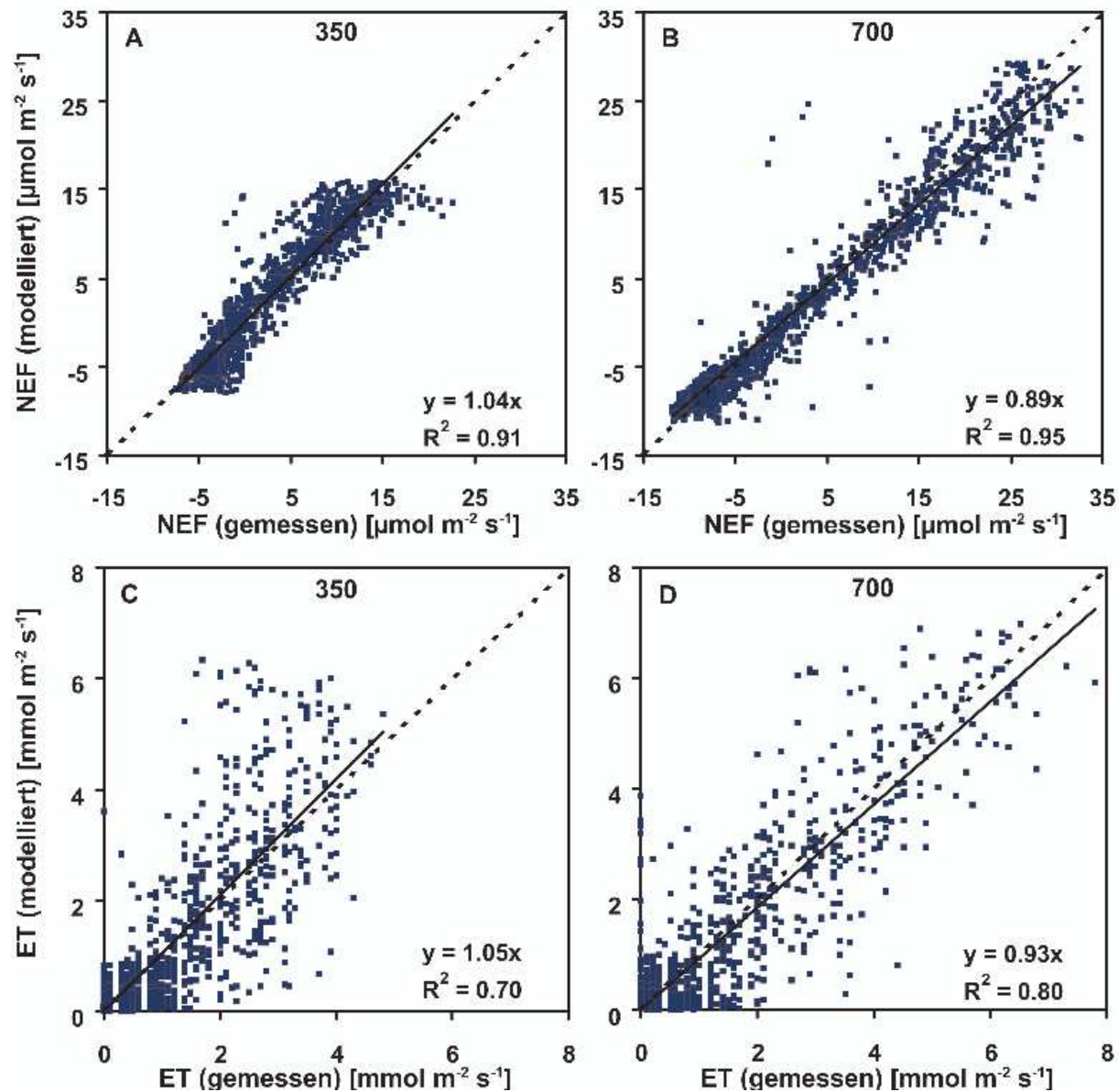


Abb. 3.111: Modellierte und gemessene CO₂-Gaswechselraten (NEF) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie Evapotranspirationsraten (ET) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in juvenilen Buchenbeständen nach dreijährigem Wachstum bei 350 (A,C: LAI 4.0) und 700 (B,D: LAI 6.3) $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Angegeben sind die Halbstundenwerte des CO₂/H₂O-Gaswechsels.

eingestrahler PPFD leicht höher. Die NEF stieg im Bestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ mit 16-17 mmol CO_2 pro mol eingestrahler PPFD gegenüber der geringeren CO_2 -Konzentration stärker an. Die Werte aus den Modellläufen bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ waren mit 16 bis 18 mmol CO_2 pro mol eingestrahler PPFD annähernd gleich groß wie bei den gemessenen Werten.

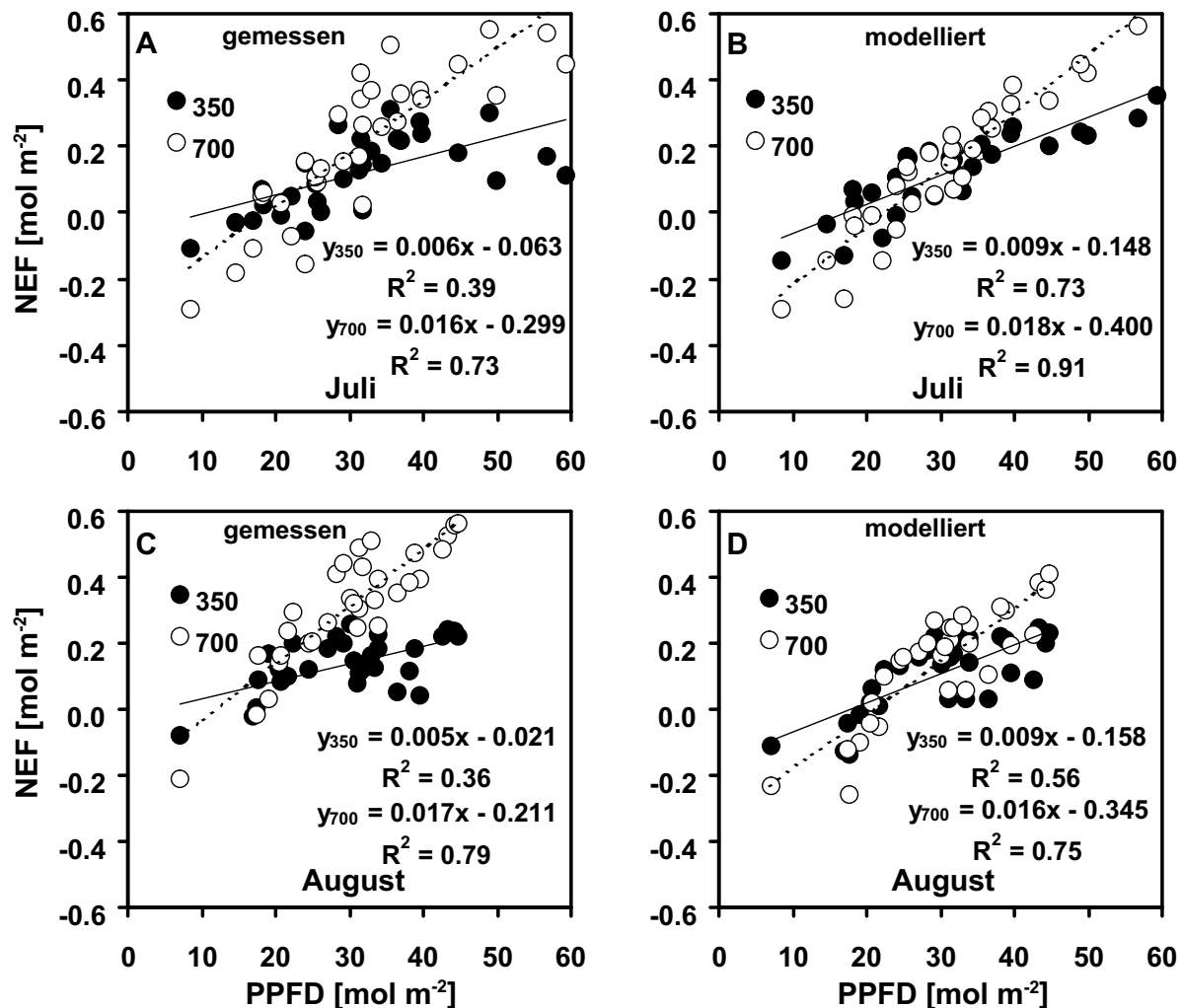


Abb. 3.112: Tagesbilanzen des CO_2 -Gaswechsels (NEF) [$\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$] in Abhängigkeit von den Einstrahlungssummen der Photonenflussdichte (PPFD) [$\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$] in juvenilen Buchenbeständen nach dreijährigem Wachstum bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. Dargestellt sind die Lichtabhängigkeiten der gemessenen (A,C) und der modellierten (B,D) NEF-Werte für Juli und August 1993.

Mit Hilfe des parameterisierten und validierten FORSTFLUX-Modells wurden sowohl die NEF, als auch die CO_2 -Flussraten getrennt für die Prozesse der Photosynthese, der Blatt-, Stamm- und Bodenatmung für die juvenilen Buchenbestände bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ im Jahresver-

lauf abgebildet. Abb. 3.113 zeigt den Jahresverlauf der täglichen CO_2 -Flussraten. Hieraus werden die Größenverhältnisse der CO_2 -Flussraten der Einzelkompartimente in den beiden Buchen-Modell-Systemen deutlich. Neben der Nettophotosyntheserate, die die einzige CO_2 -Senke im System darstellt, spielt die Bodenatmung als größte CO_2 -Quelle eine zentrale Rolle. Insbesondere vor dem Blattaustrieb stiegen die Bodenatmungsraten stark an und führten dazu, dass die Bestände zunächst als CO_2 -Quelle fungierten. Die Stamatmung und auch die im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode hinzukommende Blattatmung spielten nur eine untergeordnete Rolle. Erst nach der Ausdifferenzierung des Blätterdaches wurden die Buchenbestände aufgrund der hohen Nettophotosyntheseraten zu CO_2 -Netto-Senken.

Tab. 3.39: Monatliche Photonenflussdichte (PPFD) [$\text{mol m}^{-2}\text{Monat}^{-1}$], sowie monatliche modellierte CO_2 -Flussraten der Nettophotosynthese (A_n), der Blattatmung ($R_d \text{ Blatt}$), der Stamatmung ($R_d \text{ Stamm}$) und der Bodenatmung ($R_d \text{ Boden}$) [$\text{mol m}^{-2}\text{Monat}^{-1}$] in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 (A) und 700 (B) $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$. Die Parametersätze des FORSTFLUX-Modells sind in Tab. A.5 aufgelistet.

	ΣPPFD [mol m^{-2}]	T [°C]	A_n [mol m^{-2}]		$R_d \text{ Blatt}$ [mol m^{-2}]		$R_d \text{ Boden}$ [mol m^{-2}]		$R_d \text{ Stamm}$ [mol m^{-2}]	
			350	700	350	700	350	700	350	700
Jan	131.71	2.18	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.14	-0.19	-0.01	-0.02
Feb	184.76	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.12	-0.15	-0.01	-0.02
Mär	495.26	5.01	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.53	-0.71	-0.04	-0.08
Apr	867.38	13.06	2.62	4.47	-0.10	-0.18	-5.65	-7.59	-0.38	-0.74
Mai	1071.88	18.55	16.52	23.63	-0.76	-1.36	-10.48	-14.09	-0.69	-1.36
Jun	1062.41	18.38	17.46	24.26	-0.68	-1.19	-10.36	-13.92	-0.68	-1.35
Jul	975.50	18.58	17.03	23.18	-0.80	-1.38	-11.58	-15.56	-0.76	-1.49
Aug	927.69	18.38	16.01	22.02	-0.90	-1.54	-10.87	-14.60	-0.71	-1.40
Sep	478.98	13.81	9.78	11.66	-0.79	-1.35	-6.00	-8.06	-0.41	-0.81
Okt	320.33	9.27	6.63	7.42	-0.71	-1.22	-2.42	-3.25	-0.17	-0.34
Nov	88.91	0.58	1.05	1.33	-0.10	-0.24	-0.14	-0.19	-0.01	-0.02
Dez	61.07	3.92	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.15	-0.20	-0.01	-0.02
Σ	6665.90	10.20	87.10	117.98	-4.84	-8.46	-58.42	-78.50	-3.89	-7.67

Betrachtet man den Jahresverlauf der Nettophotosyntheseraten, so erreichten die juvenilen Buchenbestände im Monat Juni die höchsten CO_2 -Fixierungsraten (Abb. 3.114). Im Prozess der Bestandesphotosynthese wurden hier $17.5 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (350) bzw. $24.3 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (700) fixiert (Tab. 3.39). Im gleichen Monat wurden über die Prozesse der Atmung insgesamt 67% (350) bzw. 68% (700) der über die Nettophotosyntheseraten fixierten CO_2 -Mengen wiederum abgegeben, wobei die Bodenatmung mit 59% (350) bzw. 57% (700) und die Blattatmung bzw. Stamatmung zu gleichgroßen Anteilen beteiligt waren (Tab. 3.39). Im Monat Juli waren die Gesamtatmungsraten der Bestände am größten. Hier wurden insgesamt $13.1 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (350) bzw. $18.4 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (700) respiriert, während über die Nettophotosyntheseraten $17.0 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (350) und $23.2 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (700) fixiert wurden.

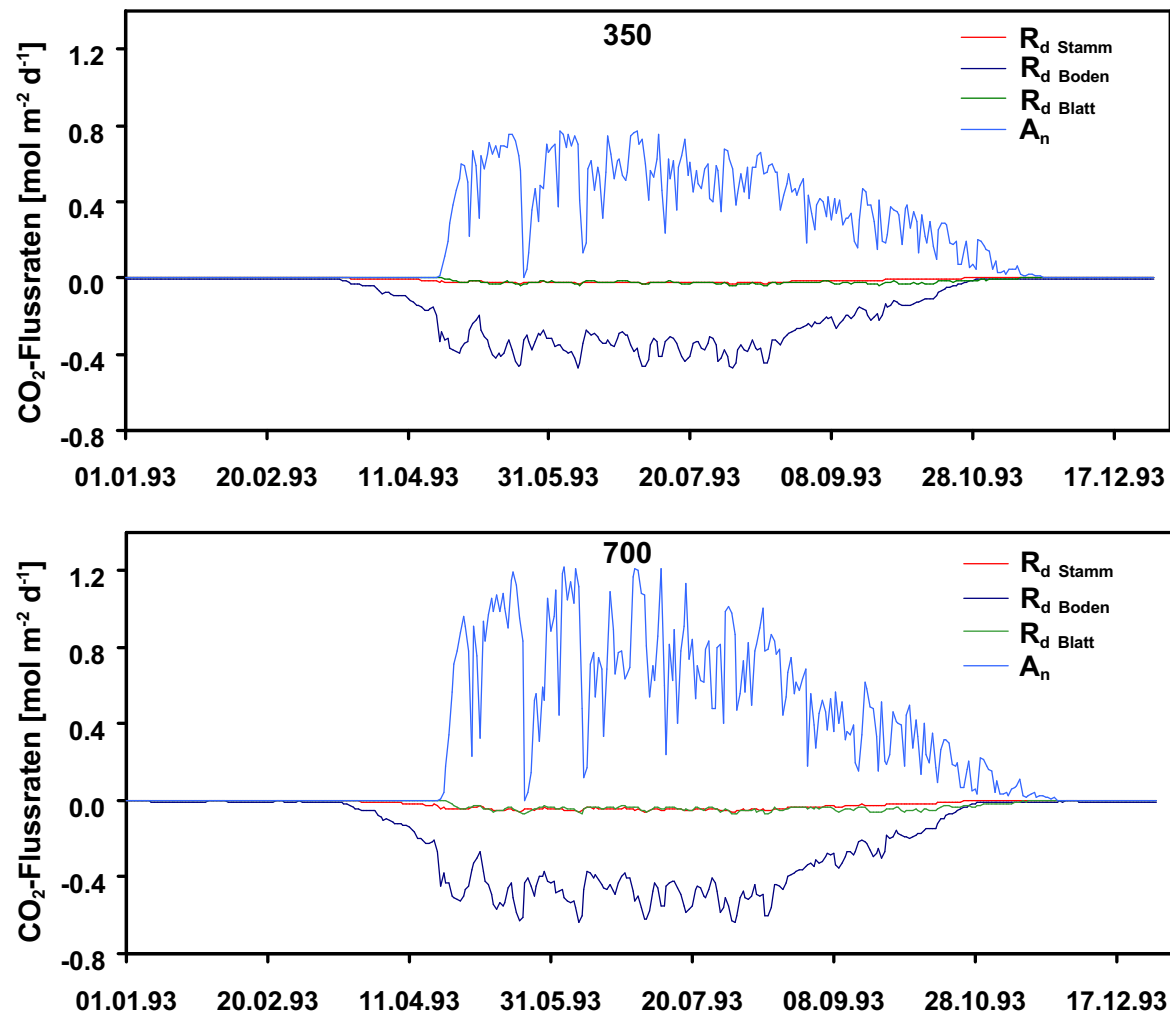


Abb. 3.113: Jahresverlauf der täglichen CO_2 -Flussraten [$\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$], getrennt in Nettophotosynthese (A_n), Blattatmung ($R_{d \text{ Blatt}}$), Stammatmung ($R_{d \text{ Stamm}}$) und Bodenatmung ($R_{d \text{ Boden}}$) in juvenilen Buchenbeständen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, die mit dem FORSTFLUX-Modell berechnet wurden. Die Parametersätze des FORSTFLUX-Modells sind in Tab. A.5 aufgelistet. Für den Modelllauf wurden die Halbstundenmittelwerte der Mikroklimavariablen (PPFD, Luft- und Bodentemperatur, VPD, Windgeschwindigkeit, etc.) angewendet, die am Standort der Versuchsanlage in Berlin-Dahlem im Jahr 1993 gemessen wurden.

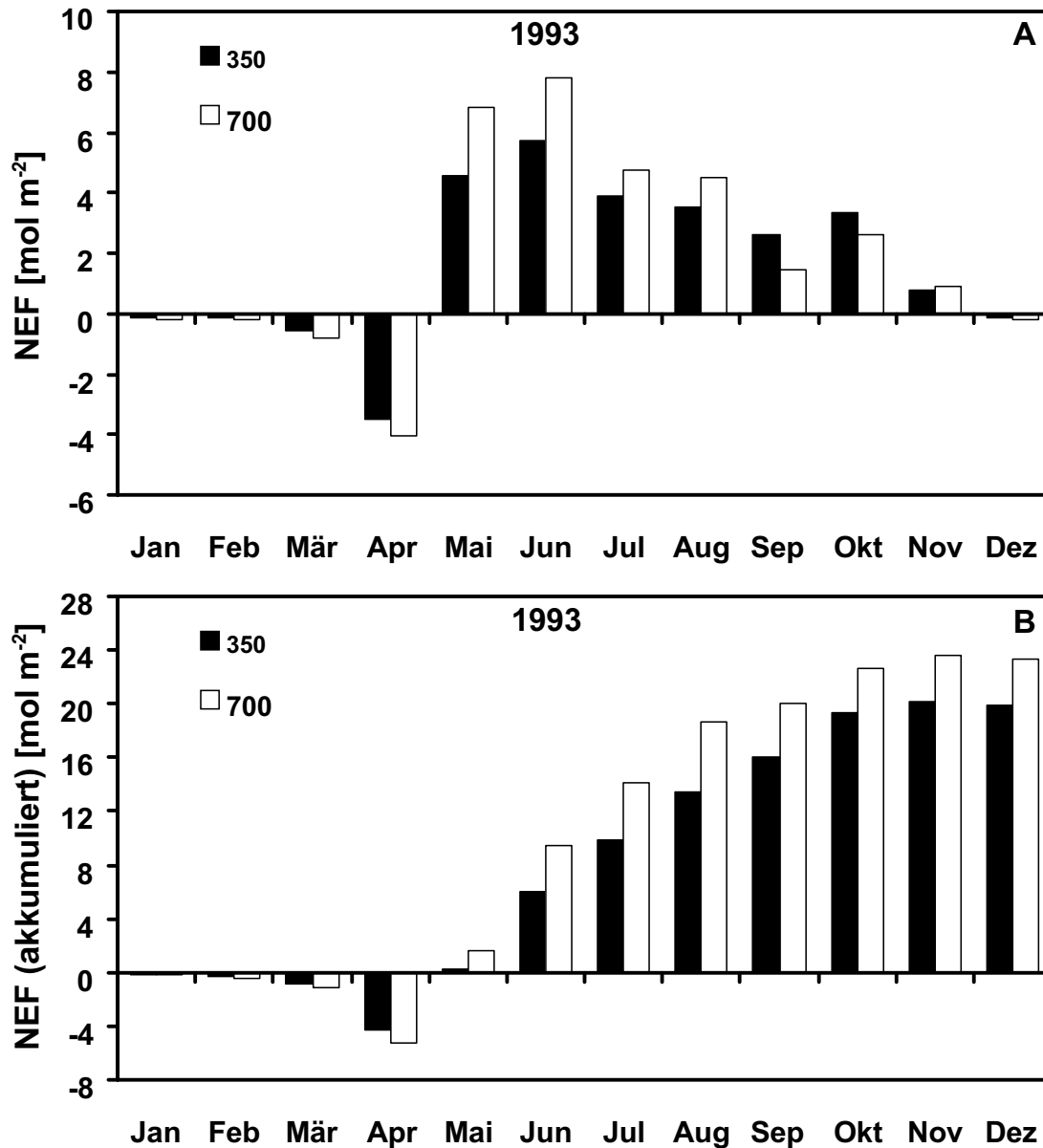


Abb. 3.114: Jahresverlauf des CO₂-Gaswechsels (NEF, net ecosystem CO₂ flux) [mol CO₂ m⁻²] in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂ berechnet mit dem FORSTFLUX-Modell. Die Parametersätze des FORSTFLUX-Modells sind in Tab. A.5 aufgelistet. A: monatliche NEF-Bilanzen, B: Jahresverlauf der akkumulierten NEF-Bilanzen.

Betrachtet man die eingestrahle PPFD und nur die im Prozess der Bestandesnettophotosynthese (Tab. 3.39) fixierten CO_2 -Mengen in den juvenilen Buchenbeständen von Mai bis Oktober, so wurden $0.0168 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ PPFD}$ bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und $0.0231 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ PPFD}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ fixiert. Dies entsprach einer Steigerung der Lichtausbeute im Prozess der Bestandesphotosynthese bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ im Vergleich zu $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ von 38%.

Aus der Bilanz der CO_2 -Gaswechselraten (NEF) wurde deutlich, dass zunächst zu Beginn der Vegetationsperiode die juvenilen Modell-Buchen-Ökosysteme als starke CO_2 -Quellen fungieren (Abb. 3.114). Im Monat April setzte der Bestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ im Vergleich zum Bestand bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ mit $-4.03 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ zu $-3.5 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ etwa 15% mehr CO_2 frei. In den Monaten Juni bis August, in denen die Bestände als starke CO_2 -Senken wirkten, wurden im Bestand bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ deutlich mehr CO_2 fixiert. Die NEF war bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ im Vergleich zu $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ durchschnittlich um 33% größer. In den Monaten September bis November fungierten die Bestände als CO_2 -Senken, jedoch nahm die Senkenstärke des Bestandes bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ stärker ab. Der Bestand bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ wies im Vergleich höhere NEF-Werte auf.

In der Jahresbilanz betrug die NEF der juvenilen Buchenbestände bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ 19.95 bzw. $23.35 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Tab. 3.39). Insgesamt wurden von den Modell-Buchen-Ökosystemen bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration langfristig 17% mehr CO_2 gebunden. Die Bestandesnettophotosynthese nahm in der Jahresbilanz im gleichen Maß wie die Bodenatmungsraten um 35% bzw. 34% zu. Die Blatt- und Stammatmungsraten, die insgesamt einen geringeren Anteil an der Gesamtbilanz ausmachten, nahmen bei erhöhter CO_2 -Konzentration zu. Die Blattatmung stieg um 75%, die Stammatmung sogar um 97% an.

Unter der Annahme, dass die Pflanzentrockenmasse annähernd 47% Kohlenstoff (Kap. 3.7.2) enthielt, wurden im Pflanzenbestand bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ zunächst über die Nettophotosyntheseraten 2281 g TM m^{-2} bzw. 3090 g TM m^{-2} gebunden. Abzüglich der Atmungsraten (Blatt, Stamm, Boden) verblieben in den Modell-Ökosystemen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ insgesamt 523 bzw. $612 \text{ g TM m}^{-2} \text{ a}^{-1}$.

In der Jahresbilanz betrug die simulierte Bestandestranspiration (ET) der juvenilen Buchenbestände bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ 294 mm a^{-1} bzw. 316 mm a^{-1} . Damit nahmen die ET-Werte bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration um etwa 8% zu (Tab. 3.40). Die Wassernutzungs-Effizienzen (WUE) der juvenilen Buchenbestände auf der Basis der simulierten Trockenmassenakkumulation [$\text{g TM kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$] betrugen 1.78 bzw. $1.93 \text{ g TM kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ bei 350 bzw. $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$. Die WUE war demnach nur um 9% gesteigert.

3.16.1 Simulationsläufe zur Temperatur- und Stickstoffsensitivität

Die Temperatur- und Stickstoffsensitivität der $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechselraten (NEF und ET) in den Buchen-Modell-Ökosystemen wurde mit Hilfe des FORSTFLUX-Modells bei den atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen von 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ abgebildet. Es wurden Simulationsläufe mit erhöhten Temperaturen ($+2^\circ\text{C}$ und $+4^\circ\text{C}$) durchgeführt, die aufgrund einer zukünftigen globalen Erwärmung als realistisch angesehen werden können. Dabei wurde eine gleichmäßige Temperaturerhöhung über das ganze Jahr vorausgesetzt. Eine Verschiebung der

phänologischen Parameter aufgrund der erhöhten Temperatur wurde zunächst nicht berücksichtigt. Für die Simulationsläufe bei erhöhter Stickstoffverfügbarkeit im Kronenraum der Bestände (+25% und + 50% höhere N-Konzentrationen) wurden realistische Stickstoffkonzentration im Blatt angenommen, die bei den vorliegenden Untersuchungen in den adulten Buchenbeständen in Collelongo (Italien) und Nancy (Frankreich) gemessen wurden und im Vergleich zum Untersuchungsstandort Berlin- Dahlem bei veränderten Klimabedingungen auftraten. Die Sensitivität wurde als prozentuale Abweichung von den ermittelten NEF bzw. ET-Werten der Referenzläufe für die juvenilen Buchenbestände nach dreijährigem Wachstum bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 angegeben (Tab. 3.40).

Aus den Ergebnissen der Simulationsläufe ließen sich die direkten Wirkungen der atmosphärischen CO_2 -Konzentrations-, der Temperatur- und der Stickstoffhöhung auf den Gaswechsel von Buchenbeständen bei unveränderter Bestandesstruktur ablesen (Tab. 3.40). Die alleinige Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration im Bestand bei 350 auf 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 führte aufgrund von Veränderungen auf der rein physiologischen Ebene zu einer Steigerung der Bestandes-Nettophotosyntheserate von 23%. In der CO_2 -Bilanz führte dieser kurzfristige CO_2 -Effekt bei annähernd gleichbleibenden Atmungsraten zu einer Verdoppelung der NEF (+ 103%). Im Gegensatz dazu führte der langfristige CO_2 -Effekt im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 aufgrund einer veränderten Bestandesstruktur zwar zu einer größeren Zunahme der Bestandes-Nettophotosyntheseraten (+35%), jedoch war dieser Gewinn mit stark zunehmender Blatt- und Stamatmung (+75% bzw. +95%) und einer Zunahme der Bodenatmung um 34% verbunden, sodass in der Bilanz die NEF um nur 17% anstieg.

Steigende Temperaturen allein um +2 bzw. +4°C haben in beiden Beständen nur einen geringen Einfluss auf die Bestandes-Nettophotosyntheseraten, jedoch nehmen die Atmungsraten in beiden Systemen bei 2°C Temperaturerhöhung zwischen 12 bis 16% und bei 4°C Temperaturerhöhung zwischen 26 und 49% zu, sodass die NEF in der Jahresbilanz deutlich um 58 bis 60% abnahm (+2°C). Bei einer Temperaturerhöhung um +4°C würden die Buchen-Modell-Ökosysteme in der Jahresbilanz sogar mehr CO_2 abgeben als aufnehmen und als starke CO_2 -Quellen wirken.

Der direkte kurzfristige CO_2 -Effekt führte aufgrund einer erhöhten CO_2 -Konzentration in Verbindung mit einer Temperaturerhöhung um 2°C zu einer Steigerung der Nettophotosynthese um 25%. Die Atmungsraten nahmen zwischen 12 und 19% zu, sodass die NEF in den Beständen, ohne die Änderung in der Bestandesstruktur zu berücksichtigen, aufgrund der Steigerung der rein physiologischen Prozesse in der Jahresbilanz auf 55% anstieg.

Eine um 25% erhöhte Stickstoffkonzentration im Kronenraum der Buchenbestände führte allein zu einer Steigerung der Nettophotosyntheseraten (A_n) in der Jahresbilanz zwischen 11-12%. Bei einer Zunahme der Stickstoffkonzentration um 50% erhöhten sich die A_n -Werte auf 17 bis 21% in der Jahresbilanz. Die Blattatmungsraten nahmen aufgrund einer veränderten Stickstoffkonzentration zwischen 3 und 9% zu. In der Jahresbilanz führte der Stickstoff-Effekt zu einer Steigerung der NEF-Werte. Die Größenordnung war im Bereich der direkten CO_2 -Wirkung auf die NEF und lag zwischen 45 und 61% (+25%N), sowie zwischen 73 bis 103%.

Die Simulationsläufe der NEF bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Temperatur, sowie erhöhter Stickstoffkonzentration im Kronenraum der Buchenbestände machten deutlich, dass sich die Effekte von CO_2 , Temperatur und Stickstoff nahezu additiv verhalten (Tab. 3.40). Während eine erhöhte CO_2 - und Stickstoffkonzentration in den Blättern besonders

Tab. 3.40: Simulation der Jahresbilanzen des CO₂/H₂O-Gaswechsels [mol CO₂ m⁻² a⁻¹ bzw. mm H₂O a⁻¹] mit dem FORSTFLUX-Modell bei veränderten Umweltbedingungen und die prozentualen Abweichungen vom Referenzlauf des Jahres 1993 in juvenilen Buchenbeständen nach Wachstum bei 350 und 700 μmol mol⁻¹ CO₂. +CO₂: Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration von 350 auf 700 μmol mol⁻¹ CO₂, T2+ und T4+: Temperaturerhöhung um 2°C bzw. 4°C, N+25 bzw. N+50: Anstieg der Blattstickstoffgehalte im Kronenraum um 25% bzw. 50%, A_n: Nettophotosynthese, R_{d Blatt}: Blattatmung bei Dunkelheit, R_{d Stamm}: Stammatmung, R_{d Boden}: Bodenatmung, NEF: CO₂-Gaswechselraten der Modell-Ökosysteme (net ecosystem CO₂ flux), ET: Evapotranspiration.

Kohlendioxid Temperatur Stickstoff			700/350	+CO ₂	T2+	T4+	+CO ₂ T2+	N+25	N+50	+CO ₂ T2+ N+25	+CO ₂ T2+ N+50
CO ₂ -Jahresbilanz											
A _n	350	87.10	35	23	-1	-3	25	11	17	38	48
[mol m ⁻² a ⁻¹]	700	117.98			1	0		12	21	12	20
R _{d Blatt}	350	4.84	75	-2	22	48	19	3	9	23	29
[mol m ⁻² a ⁻¹]	700	8.46			22	49		3	8	27	33
R _{d Stamm}	350	3.89	97	0	12	26	12	-	-	12	12
[mol m ⁻² a ⁻¹]	700	7.67			12	26		-	-	12	12
R _{d Boden}	350	58.42	34	0	16	34	16	-	-	16	16
[mol m ⁻² a ⁻¹]	700	78.50			16	34		-	-	16	16
NEF	350	19.95	17	103	-58	-131	55	45	73	113	153
[mol m ⁻² a ⁻¹]	700	23.35			-60	-139		61	102	-4	32
H ₂ O-Jahresbilanz											
ET	350	294	8	-20	11	22	-11	15	24	5	19
[mm a ⁻¹]	700	316			11	23		18	35	31	49

die Nettophotosyntheseraten beeinflussten, nahmen bei erhöhter Temperatur besonders die Atmungsraten zu. In Hinblick auf die NEF war die positive Wirkung der erhöhten Stickstoffkonzentration in der gleichen Größenordnung wie der negative Effekt der Temperatur. Somit könnten sich bei gleichzeitig steigender Temperatur und steigenden Stickstoffkonzentrationen die gegenläufigen Wirkungen kompensieren und einen langfristigen CO₂-Effekt auf die NEF begünstigen.

Hinsichtlich der Bestandesevapotranspirationsraten (ET) der Modell-Buchen-Ökosysteme wiesen die Simulationsläufe im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ im Vergleich zum Kontrollbestand leicht höhere Werte um 8% auf. Dieser langfristige CO₂ -Effekt berücksichtigt neben der rein physiologischen CO₂-Wirkung auf der Blattebene (-20%, Tab. 3.40) über die Regulation der Stomataöffnungsweiten ebenfalls die Auswirkungen aufgrund der veränderten Bestandesstruktur und die Zunahme des Blattflächenindex bei erhöhter CO₂-Konzentration.

Bei einer Zunahme der Temperatur stieg die Bestandesevapotranspiration der Modell-Buchen-Ökosysteme um 11% (+2°C) bzw. 23% (+4°C) an. Bei gleichzeitigem Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration und der Temperatur wies der Simulationslauf eine Verringerung der Bestandesevapotranspiration um -11% auf. Ein Anstieg der Blattstickstoffkonzentration im Kronenraum führt zu einer Zunahme der Bestandesevapotranspiration um 15% bis 18% (+25% N) bzw. um 24 bis 35% (+50% N). Der Anstieg aller drei Komponenten (CO₂, Temperatur, Stickstoff) macht eine Zunahme der Bestandesevapotranspirationsraten zwischen 5 und 49% wahrscheinlich. (Tab. 3.40).

Kapitel 4

Diskussion

Aufgrund der anthropogen verursachten Zunahme der atmosphärischen CO₂-Konzentration und weiterer daraus z.T. resultierenden globalen Umweltveränderungen sind Veränderungen der Stoffkreisläufe in Ökosystemen zu erwarten (Schlesinger 1997, Mooney et al. 1999, Morison & Lawlor 1999). Da biologische Systeme nicht als geschlossene, sondern als offene Systeme fungieren, die Energie und Materie mit der Umwelt austauschen, sind direkte und indirekte Auswirkungen auf verschiedenen Organisationsebenen wahrscheinlich (Strain 1985). Dazu gehören Auswirkungen der erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf primäre physiologisch-molekulare Reaktionen, Auswirkungen auf Wachstums- und Reproduktionsprozesse sowie auf Konkurrenzbeziehungen, ebenso wie Einflüsse auf Interaktionen mit anderen Organismen. Aber auch CO₂-Effekte auf evolutionssteuernde Prozesse bis hin zu Veränderungen auf der Ökosystemebene werden diskutiert (Ward & Strain 1999).

In der nachfolgenden Diskussion werden die von mir erzielten Untersuchungsergebnisse, die an juvenilen Buchenbeständen auf der Blatt-, Pflanzen- bis hin zur Bestandesebene bei atmosphärischer Konzentrationserhöhung bis zu einer Dauer von sechs Jahren erzielt wurden, im Kontext der aktuellen Literatur gegenübergestellt.

4.1 Wachstum

Mit Hilfe von CO₂-Begasungsexperimenten wurde als sichtbare Auswirkung eines erhöhten CO₂-Angebotes die Biomassenzunahme von Pflanzen erfasst. In 35 CO₂-Begasungsexperimenten war das Wachstum bei einer Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentration zwischen 20 und 120% gesteigert und nahm im Mittel um 40% zu (Eamus & Jarvis 1989). Eine Zusammenstellung von 84 Experimenten mit nahezu verdoppelter atmosphärischer CO₂-Konzentration wies eine mittlere Biomassenzunahme von 38% bei Nadelbäumen und 63% für Laubbäume auf (Ceulemans & Mousseau 1994), wobei die Ergebnisse der Biomassenzunahme unter erhöhter CO₂-Konzentration von -7 bis +290% variierten. Im ECOCRAFT-Projekt (Jarvis 1998) wurde in Langzeitexperimenten bei erhöhter CO₂-Konzentration bei Bäumen eine Steigerung der Biomasse zwischen 5 und 58% festgestellt (Lee et al. 1998). In einem einjährigen und fünfjährigem Topfversuch mit *Fagus sylvatica* unter erhöhter CO₂-Konzentration wurde eine Biomassensteige-

rung von 38% (El Kohen et al. 1993) und 32% (Lee et al. 1998) nachgewiesen. In einem dreijährigen Mikrokosmosversuch mit *Fagus sylvatica* betrug die Biomassenzunahme 106% (Saugier et al. 1999).

In meinen Versuchsreihen wurde das Wachstum der Buche (*Fagus sylvatica* L.) bei einer Verdoppelung der atmosphärischen CO₂-Konzentration zwischen 31% und 81% gefördert, wobei nach dreijähriger Versuchsdauer die höchste und nach sechsjähriger Dauer die niedrigste Biomassenzunahme zu verzeichnen war. Im Trend konnte anfangs ein starker CO₂-Effekt auf das Wachstum beobachtet werden, der sich im Laufe des Experimentes abschwächte.

Trotz der großen Anzahl der Experimente bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration und der damit verbundenen Vielzahl an Literaturangaben, bestehen große Lücken im Verständnis der wichtigen grundlegenden Prozesse, um das Wachstum ganzer Pflanzenbestände unter veränderten Umweltbedingungen zu beschreiben.

Aktuelle Auswertungen von 102 Experimenten über das Wachstum von Gehölzen bei erhöhter CO₂-Konzentration mit Hilfe der Meta-Analyse (systematische Analyse) belegen eine mittlere Zunahme der Biomasse von 29% (Curtis & Wang 1998).

Das Datenmaterial, das sich auf CO₂-Effekte an Gehölzen bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration bezieht, hat in den letzten Jahren enorm zugenommen und belegt einen CO₂-Effekt auf das Wachstum. Jedoch blieb die hohe Variabilität der Daten erhalten. Ein großer Teil dieser Variabilität war sicherlich in der Anwendung unterschiedlicher Methoden bei der Durchführung der Experimente begründet.

Hierzu zählten als größter methodischer Gegensatz Experimente als Topfversuch in Wachstumskammern unter künstlichen Bedingungen als auch Experimente unter Freilandbedingungen mit der FACE-Methode. Die Dauer der CO₂-Experimente erstreckte sich von einem Zeitraum von zwei Monaten bis hin zu mehreren Jahren, als Gehölzmaterial wurden Keimlinge oder größere Setzlinge verwendet.

Experimente an natürlichen Ökosystemen zeigen, dass der Einfluss von erhöhter CO₂-Konzentration auf das Wachstum artspezifisch und abhängig von den Wachstumsbedingungen ist (Curtis et al. 1989, Owensky et al. 1993, Schappi & Körner 1996). Die unterschiedliche Reaktion von natürlichen Ökosystemen oder Modell-Ökosystemen im Vergleich zu der Reaktion einzelner Pflanzen unter konstanten Umweltbedingungen verdeutlichen die Notwendigkeit freilandnaher Ansätze im Experiment.

Jedoch blieb auch die Variabilität in ausgewählten Langzeit-Experimenten unter freilandnahen Bedingungen an Gehölzen erhalten (Norby et al. 1999), indem die oberirdische Biomassenzunahme einerseits keinen CO₂-Effekt aufwies (Egli & Körner 1997) und bis zu 290% gesteigert war (Idso & Kimball 1997).

Aus meinen Untersuchungen geht hervor, dass die ontogenetische Entwicklung der Buche bei erhöhter CO₂-Konzentration schneller verläuft als bei Kontrollpflanzen unter normaler CO₂-Konzentration. In den ersten drei Versuchsjahren war das Wachstum um bis zu 80% gesteigert und sank nach sechs Versuchsjahren aufgrund einer verringerten Stickstoffverfügbarkeit (N-Limitierung) auf 30% Wachstumssteigerung ab. Die Biomassenallokation der Buchenpflanzen war zwar zu gleichen Zeitpunkten signifikant verschieden, jedoch waren die Allokationsmuster der Biomasse (z.B. Wurzel-Spross-Verhältniss) bei gleich großen Buchenpflanzen aus beiden CO₂-Wachstumskonzentrationen identisch. An der Fichte (*Picea sitchensis*) wurden vergleich-

bare Ergebnisse erzielt (Centritto et al. 1999a). Die Sitka-Fichte wies ebenfalls in den ersten Versuchsjahren eine starke Wachstumsstimulation bei erhöhter CO₂-Konzentration auf, die sich anschließend über den gesamten Versuchszeitraum von drei Jahren fortsetzte. Auch hier waren die Allokationsmuster gleich großer Sitka-Fichten unbeeinflusst von der CO₂-Wachstumskonzentration (Centritto et al. 1999b). Auch bei *Populus tremuloides* war die Biomassenallokation in einzelnen Organen nach zweijähriger CO₂-Begasung bei verschiedenen Düngungsstufen mit Stickstoff nicht signifikant verändert (Mikan et al. 2000).

Der Mineralstoffhaushalt und der Kohlenstoffhaushalt der Pflanzendecke sind aufeinander angewiesen. Unter den Hauptnährelementen kommt dem Stickstoff die größte Bedeutung zu (Larcher 1994b). Am Aufbau der Phytomasse steht N nach C, O und H mengenmäßig an vierter Stelle. Die Sprosse der juvenilen Buchen enthielten durchschnittlich 0.4 bis 0.7% N, Blätter 1.8 bis 2.6%, Wurzeln 0.6 bis 1.2 %. Eiweißverbindungen bestehen im Vergleich zu 15-19% aus N (Larcher 1994).

Zwischen der Stickstoffversorgung und der Biomassenzunahme besteht ein enger Zusammenhang. Die Mineralstoffaufnahme regelt den Zuwachs an Pflanzenmasse, die Kohlenstoffassimilation stellt das Material zur Verfügung, in das die Mineralstoffe eingebaut werden. Stickstoff wird für den Aufbau neuer Pflanzensubstanz benötigt, so dass eine Biomassenzunahme einen größeren Stickstoffbedarf nach sich zieht. Der aufgenommene Stickstoff wird zwischen den Organen Blatt, Spross und Wurzeln aufgeteilt. Je mehr strukturelle Kohlenhydrate akkumuliert werden, um so größer wird das Verhältnis von Gesamtbiomasse zu Stickstoff, auch wenn ausreichend Stickstoff zur Verfügung steht.

Die Stickstoffaufnahme ist abhängig von der Stickstoffverfügbarkeit im Boden und dem Bedarf der Pflanze. Bei erhöhter CO₂-Konzentration ist die Verfügbarkeit von zusätzlichem Stickstoff für die Pflanzen von der Ausdehnung und Dichte des Wurzelsystems abhängig (BassiriRad et al. 2001).

Die Stickstoffaufnahme ist ein energiebedürftiger (somit atmungsaktiver) Vorgang. Als organogenes Bioelement wird der Stickstoff nicht nur inkorporiert, sondern auch assimiliert. Der erste Schritt der Stickstoffassimilation besteht in der Reduktion von Nitrat zu Nitrit durch die Nitratreduktase (Nitratreduktion). In Bäumen findet in der Regel die Nitratreduktion größtenteils in den Wurzeln statt (Larcher 1994). Transportiert wird der Stickstoff in den meisten Pflanzen als Aminosäuren Glutaminsäure und Asparaginsäure, sowie als deren Amide Glutamin und Asparagin. Die Energie und die Molekülstruktur für den Stickstoffeinbau stammen aus dem Kohlenhydratstoffwechsel, der seinerseits durch die Abhängigkeit der Photosyntheseleistung vom Stickstoffmetabolismus geregelt wird. Der Massenzuwachs der Pflanzen ist daher vor allem durch das Stickstoffangebot begrenzt.

In Abhängigkeit von der Bodenart steigerte eine zusätzliche Düngung mit Ammonium und Nitrat das Wachstum und die Stickstoffaufnahme in Holzpflanzen bis zu 25%. Die generelle Wachstumssteigerung von Holzpflanzen bei guter Nährstoffversorgung und erhöhter CO₂-Konzentration betrug 59%, wobei 27% der Wachstumssteigerung auf erhöhtes CO₂ (reiner CO₂-Effekt) und 22% auf erhöhte Nährstoffzufuhr (Düngungs-Effekt) zurückzuführen waren.

Experimente mit ¹⁵N markiertem Stickstoff an laubwerfenden und immergrünen Holzpflanzen wiesen im Sommer eine intensivere N-Aufnahme bei erhöhter CO₂-Konzentration als bei Kontrollpflanzen auf. Die zusätzlich aufgenommene Stickstoffmenge wurde über Winter bei

laubwerfenden Gehölzen besonders im Stamm und bei Nadelgehölzen innerhalb der gesamten Pflanze gespeichert. Bei erhöhter CO₂-Konzentration enthielten die neu-gebildeten Blätter der folgenden Vegetationsperiode 25% des ¹⁵N markierten Stickstoff, während in den Blättern der Kontrollpflanzen bei normaler CO₂-Konzentration nur 10% des ¹⁵N markierten Stickstoffes nachweisbar waren. Bei *Picea sitchensis* stammte der Stickstoff für die Neubildung der Blattorgane vorwiegend aus den älteren Nadeln, während bei *Alnus glutinosa* der Stickstoff aus dem Stamm in die neuen Blattorgane transloziert wurde (Jarvis & Medlyn 1999).

Die Feinwurzeln von Erlen wiesen bei erhöhter CO₂-Konzentration mehr Wurzelknöllchen und damit eine höhere Stickstofffixierungskapazität auf (Jarvis & Medlyn 1999). Das Wachstum der Erle ließ sich durch erhöhte Nährstoffgaben bei normaler CO₂-Konzentration nicht steigern. Diese Resultate belegen eine Interaktion zwischen dem CO₂-und dem Nährstoff-Effekt, wobei ein Gleichgewicht zwischen der Kohlenstoffakkumulation in den Blättern und der Nährstoffaufnahme in den Wurzeln besteht.

Bei verringerter Stickstoffverfügbarkeit konnte keine signifikante Wachstumssteigerung bei erhöhtem CO₂-Angebot an *Pinus taeda* (Thomas et al. 1994, Tissue et al. 1997), an *Castanea sativa* (El Kohen & Mousseau 1994) und vielen anderen Gehölzen (Eamus & Jarvis 1989) nachgewiesen werden. In anderen Untersuchungen nahm dagegen unter stickstofflimitierenden Wachstumsbedingungen bei erhöhter CO₂-Konzentration die Biomasse bei Keimlingen von *Quercus alba* (Norby et al. 1986), bei *Pinus taeda* (Gebauer et al. 1996), bei *Populus tremuloides* (Mikan et al. 2000) und *Betula pendula* (Pettersson et al. 1993) zu, die Wachstumssteigerung war jedoch geringer im Vergleich zu gut gedüngten Pflanzen. Eine erhöhte CO₂-Konzentration führte bei *Calluna vulgaris* zu einer starken Wachstumsstimulation unter stickstofflimitierten Bedingungen (Whitehead et al. 1997).

In Experimenten bei hoher, mittlerer und geringer Stickstoffdüngung war die Steigerung der Biomassenzunahme bei *Eucalyptus* spp. (Wong et al. 1992), bei *Betula pendula* (Pettersson & MacDonald 1994, Silvola & Ahlholm 1995), bei *Pinus ponderosa* (Johnson et al. 1995) und *Pinus taeda* (Gebauer et al. 1996) unter erhöhter CO₂-Konzentration und der höchsten Stickstoffdüngung am größten, bei mittlerer Stickstoffdüngung wurde eine leichte Zunahme registriert, während keine Steigerung der Biomasse bei geringer Stickstoffdüngung nachgewiesen wurde.

Die Gesamtstickstoffaufnahme wurde bei Gehölzen unter erhöhter CO₂-Konzentration in einigen wenigen Freilandstudien untersucht. In einer dreijährigen Studie mit *Pinus ponderosa* (Johnson et al. 1997) und *Liriodendron tulipifera* (Norby et al. 1996) und vierjährigen Untersuchungen mit *Pinus taeda* (Tissue et al. 1997) und *Betula pendula* (Rey & Jarvis 1998) bei erhöhter CO₂-Konzentration wurde nachgewiesen, dass die Gesamtstickstoffaufnahme aufgrund der gesteigerten Wachstumsraten mit Ausnahme von *Liriodendron tulipifera* signifikant zunahm. Norby et al. (1999) konnten nachweisen, dass die Stickstoffaufnahme mit Ausnahme von *Betula pendula* im Vergleich zur gesteigerten Biomassenzunahme geringer ausfiel. Da in der Studie mit *Pinus ponderosa* die N-Mineralisierung bei erhöhter CO₂-Konzentration zu Anfang sogar verringert und im Laufe des Experimentes bei beiden CO₂-Behandlungsstufen ausgeglichen war, wurde die erhöhte Stickstoffaufnahme bei erhöhter CO₂-Konzentration mit einer gesteigerten Feinwurzelmasse und der damit verbundenen größeren Durchwurzelungsrate des Bodens erklärt.

In meiner Untersuchung an der Buche war die Gesamtstickstoffaufnahme in der dreijäh-

rigen Versuchsreihe bei erhöhter CO₂-Konzentration um 40% gesteigert, während die Biomassezunahme 79% betrug. In den Beständen unter erhöhter CO₂-Konzentration war die Wurzeldichte generell höher, wobei die Feinwurzelmasse um 84% zunahm und der N-Gehalt in der Feinwurzelmasse um 50% stieg.

Meine Ergebnisse der Verteilung der Feinwurzelmasse bei der Buche unterstützen die Hypothese von Norby et al. (1999), dass Bäume ihren erhöhten N-Bedarf bei erhöhter CO₂-Konzentration über eine gesteigerte Bildung der Feinwurzelmasse und eine erhöhte Durchwurzelungsrate des Bodens decken. In einem zweijährigen FACE-Experiment bei erhöhter CO₂-Konzentration nahm die Feinwurzelmasse eines 16-jährigen *Pinus taeda*-Bestandes signifikant um 86% zu. Die NPP der Wurzeln bei erhöhter CO₂-Konzentration stieg um 68% und die jährliche Abbaurate der Feinwurzeln war signifikant gesteigert (Matamala & Schlesinger 2000).

Besonders Bäume vermögen durch ihr tiefgreifendes Wurzelwerk in größere Bodentiefen vorzudringen und abgesunkene Nährsalze zu heben. Nimmt nun generell die Verfügbarkeit von Stickstoff im Bodenraum ab, wie in den Versuchsreihen mit der Buche im sechsten Versuchsjahr nachgewiesen, sinkt der CO₂-Effekt auf das Wachstum, d.h. die Biomassenakkumulation fällt geringer aus. Somit sind sowohl die N-Mineralisierungsraten und die N-Freisetzung über den Abbau von Bestandesabfall, als auch die N₂-Fixierung über symbiontische Mikroorganismen, sowie die Mykorrhiza und anthropogene N-Einträge eng an den Kohlenstoffkreislauf gekoppelt (Schulze 2000) und beeinflussen den CO₂-Effekt.

Erhöhte CO₂-Gehalte der Luft führten bei Begasungsversuchen von Crookshanks et. al. (1998) an Traubeneichen nicht zu einer Veränderung des Spross/Wurzel-Verhältnisses. Nach Paar (1994) sind Buchenwurzeln in den oberen 20 cm des Bodens konzentriert, dies entspricht auch den Beobachtungen von Eichhorn (1995), der für 20 hessische Buchendauerbeobachtungsflächen 60 bis 70% der Feinwurzeln in der Bodentiefe bis 20 cm fand. Auch Wiedemann (1991) und Leuschner et al. (2001) stellten die höchsten Feinwurzelmenen in Buchenbeständen im Auflagehumus und im obersten Mineralhorizont fest. Dies bedeutet ein erhöhtes Trockenstress-Risiko, wie es in den starken Reaktionen der Buchen auf Trockenjahre zum Ausdruck kommt (Kozlowski 1982).

Eine Wachstumsstimulation von Gehölzen bei erhöhter CO₂-Konzentration trat auch bei geringer Nährstoffverfügbarkeit und reduziertem Wasserangebot auf, jedoch wurde dieser CO₂-Effekt unter moderaten Stressbedingungen deutlich verringert (Jarvis & Medlyn 1999).

4.2 Bestandesabfall und Streuabbau

Die Pflanzendecke erfüllt eine wichtige Aufgabe im Kreislauf der Mineralstoffe. Diese werden den tiefen Bodenschichten durch die Wurzeln entzogen, in der Pflanze über Bodenniveau gehoben und durch den Laubfall dem Boden wieder zurückgegeben. Vor dem Laubfall wandern Eiweißabbauprodukte aus den Blättern in die Sprossachsen und werden dort gespeichert. Aus diesen Aminosäuren- und Proteindepots wird im folgenden Jahr der Frühljahrsaustrrieb versorgt. So kann mit zunehmendem Blattalter ein Teil des Stickstoffes in Gewebe mit höherem Stickstoffbedarf verschoben werden. Besonders während der Seneszenz der Blattorgane wird der gesamte Stickstoff, bis auf die immobilisierbaren Stickstoffanteile, in die verbleibenden lebenden Organe der Pflanze transportiert.

Die Buchenlaubstreu beinhaltet in etwa 45% Zellulosen und Hemizellulosen, 4-10% Lignin und 25-35% braune Polyphenole, die etwa 70% des in der Laubstreu vorhandenen Stickstoffes beinhalten. Für die Buchenlaubstreu wurden C/N-Werte von 50 -70 angegeben (Zeller et al. 2000). Die C/N-Verhältnisse in Buchenlaub von vier adulten Buchenbeständen lagen im Bereich von 43-46 (Cotrufo et al. 2000). Im Verlauf der Abbauprozesse sanken die C/N-Werte in Abhängigkeit von der Humusform gewöhnlich auf 10-30 ab, wobei die N-Akkumulation in der Laubstreu von der anfänglichen N-Konzentration abhängig war (Zeller et al. 2000). Der Stickstoffgehalt der Laubstreu nahm aufgrund externer N-Quellen, des Wachstums von Pilzen und Bakterien oder auch N-Depositionen zu. Aber auch der Beitrag der Saprophagen darf in diesem Zusammenhang nicht vernachlässigt werden (Scheu & Falca 2000).

Mit ^{15}N -markierte Laubstreu konnte in Abbauxperimenten mit sogenannten "Litter-bags" in verschiedenen Phasen der Dekomposition untersucht werden (Cotrufo et al. 2000, Zeller et al. 2000). Nach drei Jahren waren 62% des freigesetzten Stickstoffs in den oberen Bodenschichten verfügbar, wobei nur 12% des Stickstoffes in tieferen Lagen als 2 cm akkumuliert wurden. In den Bäumen waren nach drei Jahren etwa 2% des original in der Laubstreu vorhandenen Stickstoffes nachweisbar (Zeller et al. 2000). Die Rate der Stickstoffmineralisation aus der Laubstreu stand in enger Beziehung zum Massenverlust der Laubstreu, womit die N-Mineralisierung über den Massenverlust der Laubstreu abgeschätzt werden konnte (Cotrufo et al. 2000, Zeller et al. 2000)).

In meinen Untersuchungen an der Buche stiegen die C/N-Werte nach der Laubverfärbung auf 60 ± 16 bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ und auf 77 ± 18 bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ an. Durchschnittlich wurden 73% (350) bzw. 77% (700) der Blattstickstoffgehalte während der Laubverfärbung aus den Blättern transloziert. In allen Versuchsreihen waren die Stickstoffgehalte der Laubstreu bezogen auf die Blattmasse bzw. bezogen auf die Blattfläche bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich durchschnittlich um 21% bzw. 17% geringer. Die Massenverluste der Laubstreu betrugen im ersten Jahr 28% (350) bzw. 25% (700) und waren nach drei Jahren mit 35% (350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ -Variante) und mit 21% (700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ -Variante) als sehr gering einzustufen, wobei die Laubstreu der Gehölze nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Trend geringere Abbauraten aufwiesen. Die Ergebnisse eines noch laufenden Abbauxversuches mit Buchenlaubstreu aus den Versuchsreihen nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration in einem natürlichen Buchenwaldökosystem müssen für eine nähere Beurteilung der möglichen CO_2 -Effekte auf die Dekompositionsprozesse abgewartet werden.

In der Literatur werden für die chemische Zusammensetzung des Blattmaterials nach dem Laubfall und für die Abbauraten des Bestandesabfalles bei erhöhter CO_2 -Konzentration unterschiedliche Resultate angegeben. O'Neill & Norby (1996) kamen zu dem Ergebnis, dass die Laubstreu aus Topfkulturen bei erhöhter CO_2 -Konzentration überwiegend erweiterte C/N-Verhältnisse und verringerte Abbauraten aufwiesen, während Laubstreu aus "open-top" Experimenten keine Veränderungen zeigten und die Dekompositionsraten bei erhöhter und normaler atmosphärischer CO_2 -Konzentration gleich groß waren. Die Stickstoffgehalte der Laubstreu von 10 Gehölzen nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration nahm im Mittel um 12 % ab (Cotrufo et al. 1998). Dagegen wurde in einer weiteren Studie eine mittlere Abnahme der N-Gehalte in Laubstreu von Bäumen von 16% nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration angegeben (Couteaux et al. 1999).

Norby & Cotrufo (1998) wiesen die Hypothese einer generell verringerten Abbaurate als Re-

sultat einer veränderten Qualität der Laubstreu aus den bisherigen Untersuchungsergebnissen als unzulänglich zurück. Jedoch muss betont werden, dass mögliche CO₂-Effekte über Veränderungen in der Laubzusammensetzung und die Reaktion auf Dekompositionsprozesse nur unzureichend verstanden sind (Coutteaux et al. 1999).

Für ein Abbauxperiment wurde Laubstreu von *Populus tremuloides* nach Wachstum in "open-top" Kammern bei erhöhter und normaler CO₂-Konzentration nach dem natürlichen Laubfall gewonnen. Die Laubstreu bei erhöhter CO₂-Konzentration wies geringere Stickstoffgehalte, sowie ein erweitertes C/N-Verhältnis auf. Die Gehalte an löslichen Zuckern, Stärke sowie der Tannin-gehalt unterschieden sich bei beiden CO₂-Behandlungsstufen nicht. Die ermittelten Abbauraten des Blattmaterials beider CO₂-Konzentrationsstufen wiesen keine Veränderungen auf (King et al. 2001).

Modellläufe des Stickstoffkreislaufes in Forstbeständen mit *Pinus taeda* bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration besagen, dass verringerte N-Gehalte in den Nadeln langfristig zu einer verringerten Abbauraten des Bestandesabfalles und damit zu einer reduzierten N-Mineralisierung im Boden führen und langfristig ein gesteigertes Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration nicht möglich machten (Johnson 1999).

4.3 Nettoprimärproduktion (NPP)

In natürlichen und forstlichen Buchenbeständen (57 bis 120 Jahre alt) betrug die Produktivität (NPP) der oberirdischen Biomasse (einschl. der Blattmasse) 1.0 kg m⁻² a⁻¹. Dabei entfielen etwa 0.3 kg m⁻² a⁻¹ auf die Produktion der Blattmasse (Ellenberg et al. 1986).

Für einen 60-jährigen Buchenbestand in Dänemark wurde ein jährlicher Bestandeszuwachs von 0.69 kg m⁻² a⁻¹ angegeben, wobei der jährliche Bestandesabfall über Laubfall 0.27 kg m⁻² a⁻¹ betrug und die Anteile von Sprossachse bzw. Wurzel 0.1 bzw. 0.02 kg m⁻² a⁻¹ (Larcher 1994). Die Nettoprimärproduktion von fünf europäischen Buchenwäldern, die ein Bestandesalter zwischen 79 bis 161 Jahre aufwiesen, machte zwischen 0.7 und 1.25 kg m⁻² a⁻¹ für die oberirdische Biomasse einschließlich der Blattmasse und zwischen 0.9 und 1.66 kg m⁻² a⁻¹ einschließlich der unterirdischen Wurzelmasse aus (Scarascia-Mugnozza et al. 2000). Die Feinwurzelmasse hatte einen Anteil von 70 bis 85% an der unterirdischen NPP. Auf die Blattmasse entfielen dabei zwischen 0.28 und 0.47 kg m⁻² a⁻¹. Der Blattflächenindex innerhalb dieser Buchenbestände lag im Bereich von 4.1 bis 6.9 m² m⁻². Mittlere LMA-Werte der Blätter zwischen 42 und 63 g m⁻² wurden ermittelt.

Aus meinen Untersuchungen wurde eine Nettoprimärproduktion der juvenilen Buchenbestände von 0.81 kg m⁻² a⁻¹ bei der derzeit aktuellen atmosphärischen CO₂-Konzentration ermittelt, während die NPP bei der annähernd doppelten CO₂-Konzentration (700 μmol mol⁻¹ CO₂) auf 1.18 kg m⁻² a⁻¹ um 46% anstieg. Dabei entfielen zwischen 0.24 und 0.32 kg m⁻² a⁻¹ auf die Blattmasse. Die LMA-Werte der Blätter des Kronenraumes lagen im Bereich von 38 bis 44 g m⁻² bei 350 μmol mol⁻¹ CO₂ und von 39 bis 51 g m⁻² bei 700 μmol mol⁻¹ CO₂.

Somit ist bei einer atmosphärischen CO₂-Konzentrationserhöhung von einer potentiellen Zunahme der Nettoprimärproduktion in europäischen Buchenwaldökosystemen auszugehen. Erste Anzeichen für eine Zunahme des Wachstumstrends in Buchenwaldökosystemen sind bereits be-

stätigt worden (Spiecker et al. 1996). Aufgrund der Vielzahl der veränderten Standortfaktoren lässt sich jedoch ein direkter CO₂-Effekt in den bestehenden Forst-Waldbeständen wissenschaftlich nur schwer nachweisen. Ein direkter CO₂-Effekt bei zukünftig steigenden Stickstoffdepositionen und erhöhter Trockenheit auf das Wachstum europäischer Buchenbestände erscheint aufgrund der vorliegenden Untersuchungsergebnisse möglich. Die Buche besitzt aufgrund ihrer ökologischen sowie genetischen Variabilität die Fähigkeit, sich an veränderte Umweltbedingungen anzupassen, wie es kaum einer anderen Baumart möglich ist.

4.4 Bestandesstruktur

Die Kohlenstoffaufnahme von Bäumen bzw. Forst-(Wald-)Beständen kann nicht allein aus den Nettophotosyntheseraten einzelner Blätter hochgerechnet werden. Diese Raten müssen für den gesamten Kronenraum und über die gesamte Vegetationsperiode integriert werden. Dazu sind Kenntnisse über die Lichtextinktion in Abhängigkeit vom LAI für den gesamten Kronenraum, sowie Kenntnisse über die Lichtabhängigkeit der Photosynthese und saisonale Veränderungen der abiotischen Faktoren (Temperatur, VPD, Wasser, Nährstoffe, etc.) notwendig.

Über morphologische und anatomische Adaptationen auf der Blattebene an die langfristig erhöhte CO₂-Konzentration können die Nettophotosyntheseraten in Buchenbeständen über veränderte spezifische Blattflächen (SLA, specific leaf area, Forstreuter 1995) bzw. veränderte Blattmassen pro Fläche (LMA, leaf mass per area, Curtis 1996, Peterson et al. 1999b) stark beeinflusst werden.

Über eine modifikative Anpassung auf der Blattebene, insbesondere über Licht- und Schattenadaptationen im Kronenraum aufgrund eines unterschiedlich hohen Lichtgenusses reagiert die Buche auf die im Laufe ihrer ontogenetischen Entwicklung an dem betreffenden Standort herrschenden Umweltbedingungen (Lichtenthaler et al. 1981, Larcher 1994, Power & Adams 1997). Stickan et. al. (1991) wiesen auf eine modifizierte Adaptation des Buchenlaubes abhängig von der Witterung während der Zeit der Blattentwicklung hin. Diese modifikativen Adaptationen äußern sich in bleibenden morphogenetischen Veränderungen, die über vorangehende biochemisch-physiologische Veränderungen von Stoffwechselprozessen ausgelöst und gesteuert werden. Die modifikative (phänotypische) Anpassung der Blattorgane an das Lichtklima des Standorts erfolgt bei *Fagus sylvatica* hauptsächlich während der Anlage und Ausdifferenzierung der Assimilationsorgane. Dabei spielt das Lichtklima des Vorjahres auf die Blattorgane während der Anlage der Knospen eine entscheidende Rolle (Eschrich et al. 1989, Uemura et al. 2000).

Somit würde eine veränderte Bestandesstruktur bei erhöhter CO₂-Konzentration in Form eines erhöhten LAI über eine veränderte Lichtverteilung im Kronenraum die zukünftige Verteilung von Sonnen- und Schattenblättern beeinflussen. Da Bestände durch fein abgestufte modulative und modifikative Anpassungen der Blätter das Strahlungsangebot optimal nutzen (Larcher 1994), ist bei veränderten Umweltbedingungen neben der Akklimatisation auf der Blattebene eine strukturelle Akklimatisation auf der Bestandesebene zu erwarten. So steigerten Pflanzen bei hohem Lichtangebot die Allokationsrate in die Wurzeln und verringerten die individuelle Blattgröße bei zunehmender Blattdicke (Bazzaz 1996) was zu spezifischen Unterschieden in der Sprossentwicklung führte. Aber auch eine erhöhte CO₂-Konzentration beeinflusst die Sprossentwicklung

wie in meiner Untersuchung bestätigt werden konnte.

Die phänotypische Differenzierung, sowie die strukturelle Anpassung in verschiedene Blatttypen, wurde in den juvenilen Buchenbeständen bei normaler und erhöhter CO_2 -Konzentration anhand von LMA-Kronenraumprofile untersucht. Die LMA-Werte variierten im Kronenraum von der Schatten- zur Sonnenkrone bis zu einem Faktor von 2.5. In der Schattenkrone waren hierfür keine signifikanten Unterschiede zwischen den CO_2 -Konzentrationen nachweisbar, während in der Sonnenkrone signifikant höhere LMA-Werte bei erhöhter CO_2 -Konzentration auftraten. Der Vergleich der LMA-Profile von juvenilen und adulten Beständen zeigte ähnliche Kronenraumprofile, jedoch wies die Blattverteilung in den adulten Beständen eine größere Blattanhäufung in höheren Kronenschichten auf.

Ein genereller Anstieg der LMA-Werte bei erhöhter CO_2 -Konzentration zwischen 7% und 15% konnte nachgewiesen werden. Die veränderte Stoffwechselaktivität der Buchenblätter an den verschiedenen Positionen im Kronenraum in Folge des unterschiedlichen Lichtgenusses wurde anhand einer linearen Beziehung des LMA und des flächenbezogenen Stickstoffgehaltes (N_a) aufgezeigt. Im Gegensatz zu den LMA-Werten variierten die N_a -Werte im Kronenprofil um den Faktor 4.1 bis 4.5. Der Stickstoffgehalt bezogen auf die Blattfläche bzw. Blattmasse war in den Blättern, die einer erhöhten CO_2 -Konzentration ausgesetzt waren, signifikant um 13% bzw. 19% verringert.

Die Blätter von Gehölzen aus freilandnahen Experimenten wiesen getrennt nach Gymnospermen und Angiospermen eine mittlere Reduktion des massenbezogenen Stickstoffgehaltes in den Blättern um 11% bzw. 14% auf (Norby et al. 1999), während in zwei weiteren Studien eine Reduktion bei erhöhter CO_2 -Konzentration von 16% (Cortufo et al. 1998, Curtis & Wang 1998) ermittelt wurde. In den meisten Untersuchungen war die Blattmasse pro Blattflächeneinheit bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration im Vergleich zur Kontrolle größer, und in vielen Fällen nahm die Stickstoffkonzentration aufgrund einer erhöhten Konzentration an Stärke und löslichen Zuckern ab (Körner & Miglietta 1994). Bei *Fagus sylvatica* wurde eine Reduktion des Stickstoffgehaltes pro Blattmasse ermittelt, jedoch war dieser Unterschied auf der Flächenbasis nicht mehr signifikant (Epron et al. 1996). Somit konnte ein Verdünnungseffekt bei erhöhter CO_2 -Konzentration aufgrund der Akkumulation von Kohlenhydraten im Vergleich zu den übrigen Nährelementen im Blatt angenommen werden (Overdieck 1993b).

In meiner Untersuchung an der Buche nahmen die Blattstickstoffgehalte pro Blattfläche aufgrund der modifikativen Adaptation der Blätter an den mittleren Lichtgenuss von der Kronenspitze zum Kronenansatz deutlich um den Faktor 4 ab. Dabei wiesen die N_a -Werte der Buche für beide CO_2 -Konzentrationen eine generelle Beziehung zu den Photosyntheseparametern und weiteren Gaswechsellparametern (z.B. stomatäre Leitfähigkeit) auf. Die enge Beziehung der Blattstickstoffgehalte mit den Strukturparametern (LMA, SLA) im Blätterdach von Pflanzen wurde zur Analyse wichtiger Gaswechsellparametern in vielen Untersuchungen herangezogen (Oren et al. 1986, Körner 1989, Jarvis et al. 1999, Reich & Walters 1994, Schulze et al. 1994). Über weitere Bestandesstrukturparameter (LAI) wurden die Bestandesgaswechselraten für verschiedene Gehölze über Modellansätze beschrieben (Niinemets & Tenhunen 1997).

Neben den Untersuchungen zu meist physiologisch begründeten Reaktionen der Gehölze auf die erhöhte CO_2 -Konzentration sind Untersuchungen über langfristig auftretende Veränderungen auf der Bestandesebene von Gehölzen erforderlich. Eine veränderte Bestandesstruktur

beeinflusst die Bestandesphysiologie aufgrund der unterschiedlichen Verteilung von Schatten- und Sonnenblättern oder aber aufgrund der Unterschiede in der Lichtverteilung innerhalb des Bestandes. Veränderungen in der vertikalen Verteilung der Blattfläche machen Änderungen im Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis in Beständen möglich und beeinflussen somit die Entwicklung der krautigen Vegetation in Waldbeständen (Arnone & Körner 1993).

Aber auch Einflüsse auf die Reflektionseigenschaften von Forst-(Wald-)Beständen sind denkbar. Veränderungen im Kronenbereich der Wälder verändern die Reflexion des Sonnenlichtes. Eine Erwärmung der die Krone umgebenden Luftschichten wäre denkbar. Dieser Struktur-Effekt wiederum könnte durch eine verringerte Abgabe von Wasserdampf verstärkt werden, da die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf bei erhöhter CO_2 -Konzentration auf der Blattebene signifikant verringert wird und die Transpiration sinkt.

Durch Veränderungen innerhalb der Vegetation, wie z.B. der Tiefe des Kronenraumes, des Blattflächenindex (LAI), der Blattdichte, sowie der Mächtigkeit der bodenbedeckenden Schicht mit Bestandesabfall kann der Energieaustausch mit der Atmosphäre und somit das Mikroklima beeinflusst werden (Bazzaz 1996).

Ökophysiologische Effekte auf der Bestandesebene können physiologische Reaktionen auf der Blatt- bzw. Pflanzenebene beeinflussen und zu veränderten Anpassungsstrategien der Pflanzen bzw. der Vegetation auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen führen.

Derzeit sind nur wenige relevante Untersuchungen in Bezug auf die Kronenraumstruktur von Bäumen bei erhöhter CO_2 -Konzentration verfügbar, und es liegen keine Untersuchungen vor, die über mehrere Jahre bei erhöhter CO_2 -Konzentration an Beständen mit einem geschlossenen Kronenraum durchgeführt wurden (Norby et al 1999). In der vorliegenden Arbeit, in der die Bestandesstruktur im geschlossenen Kronenraum junger Buchenbestände bei langfristig erhöhter CO_2 -Konzentration untersucht wurde, konnte gezeigt werden, dass sich wichtige Bestandesparameter, wie z.B. Blattflächenindex und Blattflächenverteilung, innerhalb des Kronenraumes ändern (Forstreuter 1995). Nach drei- bzw. vierjährigem Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration nahmen die Blattflächenindices der juvenilen Buchenbestände (*Fagus sylvatica*) zwischen 48% und 62% zu. Dieser CO_2 -Effekt hin zu einem höheren LAI erscheint plausibel, da der Lichtkompensationspunkt der Buche bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant zu geringerer Lichtintensität verschoben war und die Quantenausbeute anstieg. Auch bei *Betula papyrifera*, *Quercus rubra* und *Acer rubrum* war ein niedrigerer Lichtkompensationspunkt bei erhöhter CO_2 -Konzentration nachweisbar (Kubiske & Pregitzer 2001).

Da in meinen Mikrokosmos-Experimenten zum Ende einer jeden Vegetationsperiode die gesamte Blattmasse aus den Mikrokosmossystemen für weiterführende Untersuchungen entnommen wurde und auf eine zusätzliche Düngung verzichtet wurde, war ab dem fünften Untersuchungsjahr die Nährstoffverfügbarkeit eingeschränkt, insbesondere war in den juvenilen Buchenbeständen bei erhöhter CO_2 -Konzentration ein gesteigerter Nährstoffentzug aufgrund des verstärkten Wachstums nachweisbar. Dies belegen die bodenchemischen Analysen und die Stickstoffanalysen des Blattmaterials im sechsten Untersuchungsjahr. Die Reaktion der juvenilen Buchenbestände zeigte sich in einer deutlichen Abnahme des LAI. Im fünften Untersuchungsjahr war eine Steigerung des LAI bei erhöhter CO_2 -Konzentration von nur noch 12% nachweisbar. Im sechsten Jahr war der LAI bei erhöhter CO_2 -Konzentration sogar um 13% verringert. Dieses Ergebnis unterstützt die Hypothese, dass bei langfristig erhöhter CO_2 -Konzentration der LAI

aufgrund einer verminderten Nährstoffverfügbarkeit sogar verringert werden kann (Norby et al. 1999).

In "open-top"-Experimenten nahm der LAI im ersten Jahr bei erhöhter CO₂-Konzentration bei verschiedenen *Populus*-Klonen zwischen 8-18% zu (Ceulemans et al. 1995b), bei *Pinus taeda* war der Blattflächenindex nach vier Jahren um 41% gesteigert (Tissue et al. 1997). Untersuchungen an natürlichen CO₂-Quellen in Italien an 35-40 jährigen *Quercus ilex*-Beständen wiesen keine Veränderungen der LAI-Werte gegenüber Kontrollbeständen auf (Hättenschwiler et al. 1997a).

4.5 Phänologie

Sommergrüne Laubbäume wie die Buche synchronisieren ihre Entwicklung mit dem lokalen Klima anhand eines Photo- bzw. Thermoperiodismus. Für die Aufhebung der Winterruhe ist bei vielen Holzpflanzen die Erfüllung eines Kältebedürfnisses notwendig. Meist müssen dazu über mehrere Wochen Temperaturen zwischen 2 - 7 °C einwirken. Sobald die Entwicklungsbereitschaft herbeigeführt ist, wird der Knospenaustrieb nur noch durch ungünstige Witterung (v.a. Kälte) zurückgehalten. Der Zeitpunkt des Eintritts von Phänophasen hängt häufig vom Überschreiten spezifischer Temperaturschwellen ab. Das Aufbrechen der Knospen ist erst möglich, wenn die Luft- und auch die Bodentemperatur regelmäßig einen jeweils spezifischen Grenzwert überschritten haben (Kramer 1995).

Im allgemeinen liegt die Temperaturschwelle für das Öffnen der Knospen von Gehölzen bei 6 bis 10°C (Larcher 1994, Ellenberg et al. 1986). Der Blattaustrieb der Buchen begann, nachdem der Wochendurchschnitt der Lufttemperatur 10°C überschritten und sich längere Zeit über 8°C gehalten hatte. Vorübergehend höhere Temperaturen lösten den Austrieb noch nicht aus, da die Bodentemperatur zu niedrig war und hemmend wirkte. Erst wenn sich der Wurzelraum auf etwa 6.5 - 7.5°C erwärmt hat, beginnt die Buche verstärkt Wasser aufzunehmen (Ellenberg et al. 1986). Die Buche zeigt eine hohe Sensitivität in Bezug auf Klima und Zuwachs (Bonn 1998), und gilt als eine Leitart der Phänologie im mitteleuropäischen Raum (Schnelle 1987).

Klimaänderungen und veränderte Umweltbedingungen können auf die Phänologie von Waldbäumen großen Einfluss haben. Der Lebenszyklus der Bäume ist an die vorherrschenden jahreszeitlichen Verhältnisse angepasst. Verändern sich nun diese Verhältnisse, kann es zu Störungen in der Synchronisation der Bäume mit den Witterungsbedingungen kommen. Das phänologische Verhalten einer Pflanze wird von inneren wie von äußeren Faktoren beeinflusst. Obwohl die im Jahresverlauf wiederkehrenden Erscheinungsformen in erster Linie von den Witterungsverhältnissen abhängig sind, spielen auch individuelle Verhaltensmuster eine nicht unbedeutende Rolle.

Pflanzenintern verändern sich mit der zu Ende gehenden Ruhezeit grundlegende physiologische Prozesse (Larcher 1994, Eschrich 1989). Die Volumenzunahme der Knospen ist hauptsächlich ein Auffüllen der Zellen mit Flüssigkeit und daher im großem Maße abhängig vom Wurzeldruck und der Geschwindigkeit des Saftstromes im Baum (Ziegler et al. 1978). Durch die Signalreize der Witterung angeregt, beginnt im Frühjahr die hormonell gesteuerte Exkretion von zellwandlockernden Faktoren (Cleland 1986). Damit verringert sich der Wanddruck der Zelle und die Saugspannung steigt. Die Flüssigkeitsbewegung wird hauptsächlich von der Transpira-

tion in Gang gehalten (Larcher 1994). Der Saftanstieg vor der Laubentfaltung wird bei hohen Temperaturen durch den beschleunigten Abbau (Hydrolyse) von Stärke zu Zucker und dem damit wachsenden Wassersog zusätzlich erhöht (Eschrich 1989).

Wenn die wöchentlichen Mittel der Lufttemperatur etwa 12 °C unterschreiten, beginnen die Blätter im Spätsommer zu vergilben und z.T. schon bei 10°C abzufallen. Tiefe Minimaltemperaturen können den Abschluss der Vegetationsperiode zwar beschleunigen, verursachen ihn aber nicht. Der Blattfall wird vielmehr vom Baum aktiv vorbereitet. Er verlagert wertvolle Nähr- und Reservestoffe in den Holzkörper und schließt die Ansatzstelle des Blattes mit einer Korkschicht, das die Wasserverluste im Winter und Vorfrühling verringert. Diese Vorgänge werden durch die Verkürzung der Tage ausgelöst und von den Temperaturen nur variiert (Ellenberg et al. 1986).

Die Ursache für den Eintritt der Bäume in die Ruhephase ist die Bildung von Hemmstoffen (im besonderen der Abscisinsäure, ABA) während der Dunkelphase (Lyr et al. 1992). ABA wird unter Stress in Wurzeln und/oder Spross gebildet (Zhang & Davies 1987) und an die Blätter abgegeben (Zeevart & Creelmann 1988).

Aus den vorliegenden Untersuchungen an der Buche (*Fagus sylvatica*) konnte gezeigt werden, dass mit steigender Temperatur der Termin der Blattentfaltung linear verschoben war, und die Buche bei einem Anstieg der Temperatur bis zu 4°C gegenüber heute ihr Optimum noch nicht erreicht hat.

Bei einem mittleren Temperaturanstieg um 1°C war ein um 2 Tage früherer Beginn des Laubaustriebes und ein um bis zu 4 Tage verspäteter Termin des Laubfalles zu beobachten. Somit würde sich die Vegetationsperiode der Buche bei einem Anstieg von 1°C um bis zu 6 Tage verlängern. Kramer (1995) gibt für die Buche bei einem Temperaturanstieg von 1°C einen früheren Termin für den Laubaustrieb von bis zu 2.5 Tagen an. Dagegen widersprechen sich die Ergebnisse für den Termin des Laubfalles. In meiner Untersuchung wurde bei einer Temperaturerhöhung ein späterer Termin des Laubfalles beobachtet, während in der Untersuchung von Kramer (1995) ein früherer Laubfalltermin um bis zu 3.7 Tage angegeben wurde.

Nach Parry (1990) würde ein Temperaturanstieg von 1°C die Vegetationszeit in Europa um etwa 10 Tage verlängern, was eine größere Gefährdung der Bäume durch Früh- oder Spätfröste nach sich zieht (Wuehlisch et al. 1956, Liepe 1993). Phänologische Beobachtungen an vier Gehölzen (*Betula pubescens*, *Prunus avium*, *Sorbus aucuparia* und *Ribes alpinum*) deuteten bei einem Temperaturanstieg im Frühjahr von 0.8°C auf einen früheren Beginn der Vegetationsperiode um 8 bis 10 Tage hin (Chmielewski & Rötzer 2000).

Für *Fagus sylvatica* konnte kein direkter Einfluss einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf den Austriebstermin und auf den Termin des Laubfalls nachgewiesen werden. Meine Ergebnisse von 1992 bis 1999 belegen die aus früheren Versuchsreihen gewonnenen Resultate (Overdieck et al. 1995). Für *Fagus sylvatica* gilt, daß es keinen Einfluss einer gegenüber den Außenbedingungen verdoppelten CO₂-Konzentration auf die Geschwindigkeit des Öffnens der Knospen bis zur Blattentfaltung gibt oder der Einfluss so schwach ist, das er mit den Mitteln des Experimentes nicht wahrgenommen werden konnte.

In CO₂-Begasungsexperimenten mit *Liriodendron tulipifera* und *Quercus alba* wurde der Verlauf der Blattseneszenz anhand der Abnahme des Chlorophyllgehaltes und des Laubfalles untersucht. Bei beiden Arten konnte kein CO₂-Effekt festgestellt werden (Gunderson et al. 1993). Bei erhöhter CO₂-Konzentration wiesen verschiedene Klone von *Populus* einerseits einen verzö-

gerten Laubaustrieb und andererseits eine frühere Knospenbildung auf (Ceulemans et al. 1995a). Bei *Picea sitchensis* und *Castanea sativa*, die in einem Topfversuch in Freilandkammern aufwuchsen, zeigte sich ein verspäteter Knospenaustrieb und eine frühere Knospenbildung (El Kohen et al. 1993, Murray et al. 1994). Bei weiteren vier Baumarten konnten kein Einfluss einer erhöhten CO_2 -Konzentration auf die Phänologie des Knospenaustriebes beobachtet werden (Murray & Ceulemans 1998).

4.6 Nettophotosynthese

Die Bedeutung der modulativen Anpassung, z.B. in der Veränderung der Nettophotosyntheserate bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration, liegt in der raschen, kurzfristig reversiblen Anpassung des pflanzlichen Organismus an für ihn günstige oder ungünstige Veränderungen von Umweltfaktoren (Larcher 1994). Sie werden durch kurzzeitige Schwankungen von Umweltfaktoren verursacht. Die Reaktionen des pflanzlichen Organismus liegen meist auf biochemisch/physiologischem Niveau, ohne dass sie in der Regel unmittelbar sichtbare morphogenetische Veränderungen auslösen (Schubert 1991). Die Stärke der Reaktion ist artspezifisch sowie abhängig vom erreichten Entwicklungsstadium.

Die assimilatorische CO_2 -Reduktion erfolgt in einem Kreisprozess (Calvin-Zyklus), der in drei Phasen eingeteilt werden kann (Küpper & Häder 1999). In der carboxylierenden Phase wird CO_2 an einen Akzeptor (Ribulose-1,5-Bisphosphat, RuBP) gebunden. Das für die CO_2 -Fixierung entscheidende Enzym ist die Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase (RuBisCO), die in allen photoautotrophen Organismen, mit Ausnahme der grünen Schwefelbakterien, vorkommt. Das reduzierende System der nächsten Phase reduziert CO_2 in Form eines Fixierungsproduktes 3-PGS zu Triosephosphat. In der sich anschließenden Regenerierungsphase wird über eine Reihe von Zwischenprodukten der Primärakzeptor RuBP regeneriert. Triosephosphat wird in den Chloroplasten weiter zu Kohlenhydraten verarbeitet.

Die RuBisCO besitzt neben der Carboxylierung eine zweite katalytische Funktionen, die der Oxygenierung. Bei der Oxygenierung wird Sauerstoff aufgenommen und Phosphoglycolat und PGS gebildet. Diese Reaktion ist der einleitende Schritt der sogenannten Lichtatmung oder Photorespiration. Bei dieser lichtstimulierten O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe können C_3 -Pflanzen 30-50% ihres primär assimilierten Kohlenstoffs wieder verlieren. Besonders bei hohen Temperaturen ist der Verlust über die Photorespiration von beträchtlicher Auswirkung.

Eine Zunahme der Nettophotosyntheserate bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration ist anzunehmen, da die derzeitige atmosphärische CO_2 -Konzentration (C_a) suboptimal für die enzymatische Carboxylierungsreaktion der RubisCO mit dem Akzeptor RuBP ist. Daher kann die Carboxylierungsrate (V_c) der RuBisCO aufgrund der erhöhten Substratmenge (CO_2) gesteigert werden (Farquhar et al. 1980, Woodrow & Berry 1988, Stitt 1991). Andererseits ist eine Nettophotosynthesesteigerung aufgrund der verringerten Lichtatmung denkbar, weil CO_2 ein kompetitiver Inhibitor der Oxygenierung des Pentosephosphates (RuBP) durch das Enzym RuBisCO ist (Long & Drake 1991). Aufgrund einer erhöhten CO_2 -Konzentration wird die Oxygenierungsrate (V_o) verringert.

Seit langem ist bekannt, dass C_3 -Pflanzen auf eine kurzfristige Erhöhung der atmosphäri-

schen CO₂-Konzentration mit einer Steigerung der Photosyntheseraten reagieren (Godelwsky 1873, Farquhar et al. 1980, Strain & Cure 1985, Eamus & Jarvis 1989). Insbesondere Holzpflanzen können die zusätzliche Kohlenstoffquelle in der Atmosphäre durch eine erhöhte CO₂-Aufnahme nutzen. Im Gegensatz zu krautigen Pflanzen zeichnen sich Gehölze durch eine lange Lebensdauer aus und können aufgrund einer langfristig erhöhten Wachstumsrate vermehrt Kohlenstoff binden. So hat sich bei zahlreichen Untersuchungen an Holzpflanzen gezeigt, dass die Nettophotosyntheseraten bei einem zusätzlichen CO₂-Angebot in der Umgebungsluft gesteigert werden (Idso & Idso 1993).

In einer Zusammenfassung von 39 Studien an Gehölzen wurde bei einer Verdoppelung der CO₂-Konzentration eine durchschnittliche Photosynthesesteigerung von 44% ermittelt (Gunderson & Wullschleger 1994). Die Photosyntheseraten waren in Nadelgehölzen um 40% und in Laubgehölzen um 61% gesteigert (Ceulemans & Mousseau 1994). Eine weitere Studie belegt für Gehölze, dass die Nettophotosyntheseraten bei einer Verdoppelung der CO₂-Konzentration um 19-54% zunahm (Curtis & Wang 1998).

In einer Reihe von Experimenten wurde eine Akklimatisation der Nettophotosyntheseraten an langfristig erhöhte CO₂-Konzentrationen beobachtet. Dies machte zwischen 16% um 36% der Nettophotosynthese aus (Curtis & Wang 1998). Man spricht von einer "down-regulation" der Photosynthese, wenn Pflanzen, die bei erhöhter CO₂-Konzentration aufwuchsen gegenüber Pflanzen, die bei normaler CO₂-Konzentration heranwuchsen, bei gleichem CO₂-Angebot signifikant niedrigere Nettophotosyntheseraten aufweisen (Eamus & Jarvis 1989, Gunderson & Wullschleger 1994, Sage 1994, Stitt & Krapp 1999).

Der überwiegende Teil aller Gaswechseluntersuchungen (98%) wurde unter Labor- oder Gewächshausbedingungen an einzelnen Pflanzen durchgeführt, die in Töpfen oder Containern wuchsen (Körner 1995). Sage (1994) fand in einer Auswertung von 40 Studien, dass eine Akklimatisation an eine erhöhte CO₂-Konzentration bevorzugt bei Pflanzen auftrat, die in Topfkultur herangezogen wurden. Andere Untersuchungen zeigten einen engen Zusammenhang von Akklimatisation und Topfgröße (Arp 1991, Thomas & Strain 1991, Curtis 1996). Auch in Experimenten mit zusätzlicher Düngung und ausreichender Wasserversorgung führte die Topfkultur von Gehölzen zu einer Verringerung der Photosyntheseleistung (Jarvis & Medlyn 1999). An Gehölzen, die unter freilandnahen Bedingungen langfristig bei erhöhter CO₂-Konzentration aufwuchsen, wurde eine Akklimatisation ("down-regulation") der Photosyntheseleistung zwischen 10-20% nachgewiesen (Medlyn et al. 1999a).

Die Mechanismen, die zu einer "down-regulation" der Nettophotosyntheseraten führen, können auf der physiologischen Ebene durch mehrere Prozesse (RuBisCO-, RuBP- und anorganische Phosphat (Pi)-Limitierung) ausgelöst werden (von Caemmerer & Farquhar 1981, Sharkey 1985, Conroy et al. 1988, Sage et al. 1989, Sage 1994).

Verschiedene Studien haben gezeigt, dass bei langfristig erhöhter CO₂-Konzentration eine Reduzierung der RuBisCO-Aktivität bzw. des RuBisCO-Gehaltes in den begasten Pflanzen auftrat (von Caemmerer & Farquhar 1984, de Lucia et al. 1985, Sage et al. 1989, Bunce 1993, Gunderson et al. 1993, Curtis 1996, Drake et al. 1997). Die Pflanzen führten dabei ihre Ressourcen, wie z.B. Stickstoff, anderen ebenfalls die Photosynthese limitierenden Prozessen zu (Sage 1994).

Aufgrund von Regulationsmechanismen auf der Ebene der Gen-Expression, insbesondere

Veränderungen der Prozesse der Transkription, waren die Pegel der Transkripte für Proteine der Photosynthese in Pflanzen nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration erniedrigt (Moore et al. 1999). Besonders die kern-codierte kleine Untereinheit der RubisCO, Proteine der Chlorophyllsynthese und die RuBisCO-Aktivase waren mengenmäßig erniedrigt, dagegen war der Gehalt verschiedener plastid-codierter Transkripte unverändert (Stitt & Krapp 1999, van Osten et al. 1994, van Osten & Besford 1995).

Von Stitt (1991) wurde eine Akklimatisation der Photosynthese durch eine zucker-gesteuerte Unterdrückung von RuBisCO und anderen Photosyntheseproteinen erklärt. Sie war vielfach verbunden mit einer starken Kohlenhydrat-Akkumulation in den Blättern. Ein sich veränderndes Quellen/Senken-Verhältnis in den Pflanzen bei langfristig erhöhter CO₂-Konzentration könnte dabei regulierend auf die Photosynthese wirken (Kramer 1981, Cure & Accock 1986, Eamus & Jarvis 1989, Bazzaz 1990, Arp 1991, Stitt 1991).

Aufgrund einer erhöhten Kohlenstoffakkumulation wiesen Pflanzen bei erhöhter CO₂-Konzentration einen erhöhten Nährstoffbedarf auf. Die Nährstoffverfügbarkeit kann somit limitierend wirken und führte bei Pflanzen, die ihre Nährstoffaufnahme nicht steigern konnten, zu einem Ungleichgewicht zwischen verfügbarem Kohlenstoff und Nährstoffangebot. So zeigen Untersuchungen, dass aufgrund einer verminderten Nährstoffkonzentration in den Blättern bei erhöhter CO₂-Konzentration eine "down-regulation" der Nettophotosyntheseraten auftrat (Ceulemans & Mousseau 1994). Die Akklimatisation der Photosynthese bei erhöhter CO₂-Konzentration war bei Pflanzen zu beobachten, die unter stickstofflimitierenden Wachstumsbedingungen aufwuchsen (Tissue et al. 1993, Pettersson et al. 1993, Petterson & McDonald 1994, El-Kohen & Mousseau 1994).

Bei ausreichender Stickstoffversorgung wurden im Allgemeinen größere Steigerungen der Photosyntheserate als Reaktion auf eine CO₂-Erhöhung beobachtet, als bei schlechter Stickstoffversorgung (von Caemmerer & Farquhar 1981, Eamus & Jarvis 1989, Woodward et al. 1991). Die Photosyntheseraten von Gehölzen stiegen bei erhöhter CO₂-Konzentration um bis zu 60%. Düngung mit Stickstoff führte zu einer zusätzlichen Steigerung (Jarvis & Medlyn 1999).

Bei erhöhter CO₂-Konzentration war die Photosyntheserate von *Populus euramericana* (Dode) Guinier auch bei der geringsten Düngungsstufe um 40-62% gesteigert, es konnte keine Reallokation von Stickstoff aus dem Photosyntheseapparat nachgewiesen werden (Curtis et al. 1995).

In einer Zusammenstellung von 15 Experimenten, die an Gehölzen unter freilandnahen Bedingungen durchgeführt wurden, war eine Steigerung der Photosyntheseleistung von 51% ermittelt worden (Medlyn et al. 1999a). Die Ergebnisse freilandnaher Versuche an Gehölzen belegen eine mittlere Steigerung der Photosyntheseraten um 66%, wobei Zunahmen bei erhöhter CO₂-Konzentration im Bereich von 40-80% zu verzeichnen waren (Norby et al. 1999).

Freilandnahe Versuche wiesen keine oder nur eine geringfügige Anpassung des Photosyntheseapparates an eine erhöhte CO₂-Konzentration auf (Ziska et al. 1991, Gunderson et al. 1993, Körner 1995, Forstreuter 1996, Epron et al. 1996). Der Vergleich der Untersuchungsergebnisse zur "down-regulation" zeigt, dass einerseits die in Topfkultur herangezogenen Bäume, sowie die unter freilandnahen Bedingungen herangewachsenen jeweils ähnliche Ergebnisse liefern. In den Versuchsreihen, in denen die Gehölze frei im Boden Wurzeln ausbilden konnten, war nur in vereinzelten Fällen bei erhöhter CO₂-Konzentration eine Akklimatisation der Photosyntheseraten

nachzuweisen. Es kann davon ausgegangen werden, dass Langzeit-Experimente unter freiland-ähnlichen Bedingungen aussagekräftiger sind.

In meinen Langzeituntersuchungen an der Buche waren die Nettophotosyntheseraten der Blätter bei erhöhter CO₂-Konzentration durchschnittlich zwischen 50% - 80% gesteigert, womit sich diese Ergebnisse mit denen von anderen freilandnahen Untersuchungen decken. Die Unterschiede der Steigerungen der Nettophotosyntheseraten traten hier aufgrund der unterschiedlichen Stickstoffgehalte der Blätter in den verschiedenen Untersuchungsjahren auf. Auch eine unterschiedliche Bestandesstruktur des Kronenraumes der Bestände wirkte sich auf die Nettophotosyntheseraten der einzelnen Blätter aus.

In den Buchen-Modell-Ökosystemen waren die maximalen Carboxylierungsraten (V_{cmax}) langfristig bei beiden CO₂-Konzentrationen gleich groß. Eine Abnahme der RuBisCO-Aktivität bzw. des RuBisCO-Gehaltes konnte in dieser Langzeitstudie nicht bestätigt werden. Bei einem mittleren Blattstickstoffgehalt von 1 g m^{-2} waren die V_{cmax} -Werte mit 31.7 ± 6.1 bei $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ und mit $32.4 \pm 6.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$ nahezu identisch. Somit war die Stickstoff-Nutzungs-Effizienz (NUE, nitrogen use efficiency) bei beiden CO₂-Konzentrationen gleich groß.

Die Kohlenhydratgehalte (TNC-Gehalte) waren in den Buchenblättern bei erhöhter CO₂-Konzentration zwar signifikant um 30 bis 35% erhöht, jedoch blieben die Nettophotosyntheseraten davon unbeeinflusst.

In einer Reihe von Studien wurde die Beziehung der maximalen Nettophotosyntheseraten und dem Blattstickstoffgehalt in verschiedenen Pflanzenarten bzw. im Kronenraum von Pflanzenbeständen untersucht (Mooney et al. 1978, Field & Moonney 1986, Evans 1989, Körner 1989, Jarvis et al. 1999, Ellsworth & Reich 1993, Schulze et al. 1994, Reich et al. 1995, Peterson et al. 1999a). In allen Untersuchungen zeigte sich eine enge Beziehung zwischen der Nettophotosyntheseleistung und der Stickstoffkonzentration der Blätter.

In meiner Untersuchung waren bei Buchen aus juvenilen und adulten Beständen die Carboxylierungs- und Elektronentransport-Kapazität, sowie die Blattmasse (LMA), bezogen auf die Blattfläche, linear mit dem Blattstickstoffgehalt pro Blattfläche korreliert. Die Photosyntheseparameter V_{cmax} und J_{max} wiesen in allen Versuchsjahren und über alle Altersstufen eine artspezifische lineare Abhängigkeit zum Blattstickstoffgehalt auf, die unbeeinflusst von der CO₂-Wachstumskonzentration war (Strassemeyer & Forstreuter 1997).

Die Gesamtstickstoffaufnahme in den Buchenpflanzen war bei erhöhter CO₂-Konzentration um 40% gesteigert. Aufgrund der guten Nährstoffversorgung des Bodens konnte dieser zusätzliche N-Bedarf gedeckt werden. Die C/N-Verhältnisse der Blätter wiesen zwischen den CO₂-Konzentrationen zwar signifikante Unterschiede auf, jedoch blieben die Nettophotosyntheseraten pro Blattfläche davon zunächst unberührt. Erst am Ende der sechsjährigen Versuchsreihe traten bei Blättern unter erhöhter CO₂-Konzentration stark erhöhte C/N-Werte auf, die auf eine Abnahme der Nettophotosyntheseraten schließen lassen. Zu diesem Zeitpunkt wurden keine Nettophotosyntheseraten auf Blattebene gemessen, die Gaswechsellmessungen auf Bestandesebene bestätigen aber dieser Hypothese.

Bei einer Verringerung des Nährstoffangebotes blieb die Stimulation der Photosynthese durch erhöhtes CO₂-Angebot auf einem geringeren Niveau bestehen (Jarvis & Medlyn 1999). In Experimenten mit kontinuierlicher Düngung über ein Bewässerungssystem wiesen Holzpflanzen bei

erhöhter CO₂-Konzentration geringere Blattstickstoffgehalte im Vergleich zu den Kontrollpflanzen auf. Die maximalen Photosyntheseraten waren nach dreijähriger CO₂-Begasung um bis zu 20% verringert. Diese Akklimatisation war verbunden mit verringerten Stickstoffgehalten in den Blättern, sowie einer Abnahme der löslichen Proteine und der Menge und der Aktivität an RuBisCO. Daraus kann geschlossen werden, dass die Nährstoffversorgung (insb. Stickstoffaufnahme) über das Feinwurzelsystem und die Mycorrhiza entscheidenden Einfluss auf die Stoffwechselaktivität der Pflanzen ausüben (Jarvis & Medlyn 1999). In zukünftigen Experimenten sollte deshalb das Bodenmilieu im Bereich des Feinwurzelsystems eine stärkere Betrachtung finden (Rygielwicz & Anderson 1994). Wissenschaftliche Untersuchungen, die dazu beitragen, Mechanismen und Interaktionen zwischen Feinwurzelsystem und Mycorrhiza näher zu verstehen, sind dringend erforderlich.

Neben der Stickstoffversorgung und der Verfügbarkeit von Wasser beeinflusst auch die Temperatur die Reaktion von Pflanzen auf eine CO₂-Erhöhung (Morison & Lawlor 1999). Versuche an Orangenbäumen und Tussoc-Grasvegetation zeigten bei niedrigen Temperaturbedingungen keine oder nur geringe Reaktionen des Gaswechsels auf die CO₂-Erhöhung (Tissue & Oechel 1987, Grulke et al 1990, Idso et al. 1993). In Studien an Ökosystemen unter warmen Bedingungen konnte bei einer Verdoppelung der CO₂-Konzentration eine Verdoppelung der Nettophotosynthese und der Biomasse gezeigt werden (Curtis et al. 1989, Hogan et al. 1991, Drake & Leadley 1991). In einem CO₂-Begasungsexperiment mit einer manipulierten Temperaturerhöhung von 2-4°C an *Pinus sylvestris* wurde eine höhere Steigerung der Photosyntheseraten im Vergleich zur unveränderten Temperaturvariante nachgewiesen. Bei unveränderter Temperatur nahm die Photosyntheserate bei erhöhter CO₂-Konzentration um 41% zu, während bei erhöhter Temperatur ein Anstieg der Photosyntheserate um 61% nachgewiesen wurde (Kellomäki & Wang 1997). Auch bei *Pseudotsuga menziesii* nahm die Nettophotosyntheserate bei erhöhter CO₂-Konzentration und um 4°C erhöhter Temperatur um 33% zu, während eine alleinige CO₂-Erhöhung nur eine Steigerung der Nettophotosynthese von 21% bedingte (Lewis et al. 2001).

Mit steigender Umgebungstemperatur nimmt die relative Affinität der RuBisCO für CO₂ zwar beträchtlich ab und der Anteil der Photorespiration zu, jedoch wird die Oxygenierung aufgrund der steigenden CO₂-Konzentration kompetitiv gehemmt, so dass die relative Stimulation der CO₂-Assimilation bei erhöhter CO₂-Konzentration mit steigender Temperatur zunimmt, und das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese mit zunehmender CO₂-Konzentration ansteigt (Long 1991). Long (1991) berechnete anhand von theoretischen Parametern bei 650 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ eine Steigerung der Nettophotosyntheserate um 20% bei 10°C und um 105% bei 35°C gegenüber der normalen atmosphärischen CO₂-Konzentration (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$). Eine Verschiebung des Temperaturoptimums für die Nettophotosynthese bis zu 5°C wurde ermittelt.

Meine Untersuchung an Buchen zeigten, dass bei erhöhter CO₂-Konzentration die Nettophotosyntheseraten bei 20°C zwischen 17-21% gegenüber der normalen CO₂-Konzentration bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ anstiegen, bei höherer Temperatur (30°C) war dieser Anstieg deutlich größer und lag zwischen 44-45%. Somit würde ein CO₂-Effekt auf die Nettophotosyntheseraten bei steigenden Temperaturen auch bei der Buche größer ausfallen. Bei normaler CO₂-Konzentration lag das Temperaturoptimum der Nettophotosyntheserate im Bereich um 27.7- 29.1°C. Bei erhöhter CO₂-Konzentration wurde das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese erst bei einer höheren Temperatur erreicht, die Verschiebung zwischen 1.1 bis 1.8°C fiel aber deutlich geringer aus

als bei Long (1991) berechnet.

In einer Untersuchung an dreijährigen Buchen wurden Temperaturabhängigkeiten der Photosyntheseparameter J_{max} und V_{cmax} ermittelt (Dreyer et al. 2001). Die Temperaturoptima lagen für J_{max} bei 34.8 ± 0.8 °C und für V_{cmax} bei 38.1 ± 1.6 °C.

In meiner Untersuchung an *Fagus sylvatica* wurden im Vergleich niedrigere Temperaturoptima bestimmt. Sie lagen nach Wachstum bei 350 bzw. 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ für J_{max} bei 31.1 °C bzw. 31.0 °C und für V_{cmax} bei 33.2 °C bzw. 34.4 °C. Es konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden CO₂-Konzentrationen nachgewiesen werden. Die tieferen Temperaturoptima der Buchen in Berlin im Vergleich zu Buchen in Nancy (Dreyer et al. 2001) lassen sich über eine Akklimatisation der Photosynthese an niedrigere Temperaturen während des Wachstums in Berlin erklären. Bei vielen Pflanzen sank das Temperaturoptimum der Photosynthese, wenn sie tieferen Wachstumstemperaturen ausgesetzt waren (Berry & Björkman 1980). Für 30 verschiedene krautigen Pflanzenarten der montanen Stufe wurden Temperaturoptima der Photosyntheseparameter zwischen 26.5 °C - 33.0 °C für V_{cmax} und zwischen 23.4 °C - 36.2 °C für J_{max} bestimmt (Wohlfahrt et al. 1999).

4.7 A_n/C_i -Kurven, V_{cmax} , J_{max} , N

Anhand von A_n/C_i -Kurven an Blättern bei *Liriodendron tulipifera*, *Quercus alba* (Gunderson et al. 1993), *Pinus taeda* (Ellsworth et al. 1995, Lewis et al. 1996) und *Pinus sylvestris* (Kellomäki & Wang 1997) wurde nachgewiesen, dass zwischen den Wachstumsbedingungen bei normaler und erhöhter CO₂-Konzentration keine Unterschiede in den Photosyntheseparametern bestanden. Auch bei *Alnus glutinosa* waren die A_n/C_i -Kurven zu Beginn der Vegetationsperiode gleich, jedoch später in der Vegetationsperiode nahm V_{cmax} bei erhöhter CO₂ Konzentration um 16% zu (Vogel & Curtis 1995).

Bei *Populus tremula* wurde eine Abschwächung der A_n/C_i Kurven bei erhöhter CO₂-Konzentration nachgewiesen, jedoch nur in Blättern der mittleren von drei untersuchten Kronenschichten (Kubiske et al. 1997). Bei *Populus deltoides* x *P. nigra* war V_{cmax} im August unverändert, während V_{cmax} bei erhöhter CO₂-Konzentration später in der Vegetationsperiode (September) um 12-20% niedriger war (Curtis et al. 1995). Dagegen wies *Betula pendula* im vierten Jahr bei erhöhter CO₂-Konzentration signifikant niedrigere A_n/C_i -Kurven im Juni, August und September auf (Rey & Jarvis 1998). V_{cmax} war von Beginn bis zum Ende der Vegetationsperiode um 9% bzw. 23% reduziert. Bei *Pinus ponderosa* wurde bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration im sechsten Jahr eine Verringerung von V_{cmax} und J_{max} von 36% bzw. 21% nachgewiesen (Tissue et al. 1999). Bei *Picea abies* waren die A_n/C_i -Kurven bei erhöhter CO₂-Konzentration im Juni unverändert, im September aber waren die Kurven bei erhöhter CO₂-Konzentration erniedrigt (Marek et al. 1995). Bei *Pinus radiata* waren die A_n/C_i -Kurven der im Jahr neu gebildeten Nadeln bei erhöhtem CO₂-Angebot auch spät in der Vegetationsperiode unverändert, aber bei den Nadeln des Vorjahres wurden niedrigere A_n/C_i -Kurven nachgewiesen (Turnbull et al. 1998)). Diese "down-regulation" der Photosynthese setzte sich im selben Experiment bei *Pinus radiata* auch bis zum vierten Jahr fort. Die Nadeln des Vorjahres wiesen eine deutliche Reduzierung der maximalen Photosyntheseraten von 25% für V_{cmax} und von 23% für

J_{max} auf, wobei die Aktivität und der Gehalt an RuBisCO signifikant um 30% abnahmen. Parallel sank bei erhöhter CO_2 -Konzentration der Stickstoffgehalt in den einjährigen Nadeln signifikant (Griffin et al. 2000).

Anhand von A_n/C_i -Kurven wurden die Photosyntheseparameter von 40-50 jährigen *Quercus pubescens* gemessen, die während ihrer gesamten Lebensdauer bei erhöhter CO_2 -Konzentration durch zwei natürliche CO_2 -Quellen aufwuchsen und von gleichaltrigen Eichen in Kontrollbeständen bei normaler atmosphärischer Konzentration in der Nähe dieser Standorte (Stylinski et al. 2000). Die Nettophotosyntheseraten der Eichen bei erhöhter CO_2 -Konzentration waren um 36 bis 77% gesteigert. Es wurden keine Anzeichen für eine "down-regulation" der Nettophotosyntheseraten nachgewiesen. Weder die Photosynthesekapazität (J_{max}) noch die maximale Carboxylierungsrate (V_{cmax}), sowie die Aktivität bzw. die Menge an RuBisCO waren in den Eichenblättern bei erhöhter CO_2 -Konzentration und den Kontrollen unterschiedlich.

In einer Untersuchung von Dreyer et al. (2001) wurden für die Buche mittlere Werte für V_{cmax} von $66.3 \pm 2.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und für J_{max} von $127.5 \pm 6.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C angegeben, wobei das V_{cmax}/J_{max} -Verhältnis 0.52 betrug. In der vorliegenden Untersuchung an der Buche wurden J_{max} -Werte von 52.2 (350) bzw. 51.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und V_{cmax} -Werte von 33.5 (350) bzw. 31.7 (700) bei 25°C bestimmt, wobei das V_{cmax}/J_{max} -Verhältnis zwischen 0.62-0.64 lag. Die Photosyntheseparameter V_{cmax} und J_{max} wiesen demnach bei beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen identische Beziehungen auf. Somit scheinen für die Buche die biochemischen Prozesse des Photosyntheseapparates, die maximale Elektronentransportrate und die maximale Carboxylierungsrate bzw. Aktivität der RubisCO, in einem festen Verhältnis zu stehen und werden durch veränderte Umweltbedingungen nicht beeinflusst. Zu dem gleichen Ergebnis kamen Medlyn et al. (1999a) in einer Studie über 15 Langzeitexperimente an Gehölzen. Hier waren die J_{max} - und V_{cmax} -Werte bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich zu den Kontrollpflanzen zwar um etwa 10% verringert, jedoch war die Beziehung von J_{max} zu V_{cmax} bei verschiedenen CO_2 -Konzentrationen identisch. Auch Wullschleger (1993) wies auf starke positive Korrelation von V_{cmax} und J_{max} in einer Studie mit 109 C_3 -Pflanzen hin.

Nur wenige Studien konzentrierten sich bislang auf die Beziehung der Photosyntheseparameter V_{cmax} , J_{max} und den Blattstickstoffgehalt (Medlyn et al. 1999a). In dieser Studie und in der vorliegenden Untersuchung an der Buche wurden diese Beziehungen herangezogen, um die Mechanismen einer möglichen "down-regulation" der Nettophotosyntheseraten bei erhöhter CO_2 -Konzentration zu erklären. Eine Umverteilung der Stickstoffressourcen innerhalb des Blattes von den photosynthetisch wirksamen Stickstoffverbindungen der Carboxylierungsreaktion hin zu den Stickstoffverbindungen der Elektronentransportkette, soll zu einer erhöhten Stickstoff-Nutzung-Effizienz führen (Sage 1994, Sage et al. 1989). Eine derartige Verlagerung der Stickstoffressourcen innerhalb der Blätter würde das Verhältnis von V_{cmax} und J_{max} verändern und zu einer Verschiebung der Regressionsgerade dieser beiden Parameter führen. Sowohl in der Untersuchung von Medlyn et al. (1999a) als auch in meiner Untersuchung an der Buche konnte eine derartige Mechanismenkette nicht bestätigt werden, da das J_{max} - V_{cmax} -Verhältnis bei erhöhter CO_2 -Konzentration unbeeinflusst war und die J_{max} und V_{cmax} Beziehung bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} CO_2$ identisch ausfielen. Die gleichen Ergebnisse wurden in einem dreijährigen FACE-Experiment an *Liquidambar styraciflua* L. erzielt, auch hier waren die Photosyntheseparameter J_{max} und V_{cmax} bei beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen in Sonnen- und Schattenblättern

identisch (Herrick & Thomas 2001).

Ausgehend von den aus A_n/C_i -Kurven beobachteten Reaktionen wird deutlich, dass bei einer langfristig erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentration keine generelle Akklimatisation des Photosyntheseapparates zu erwarten ist. Unter Umständen kann im späten Verlauf der Vegetationsperiode eine Abnahme des RuBisCO-Gehaltes (Tissue et al. 1997, Rey & Jarvis 1998, Turnball et al. 1998) bzw. eine Reduzierung der RuBisCO-Aktivität (Lewis et al. 1996, Drake et al. 1997) zu einer geringen Abschwächung der Photosynthesekapazität führen, jedoch sind diese biochemischen Veränderungen auf der Blattebene nicht so groß, dass sie den positiven CO_2 -Effekt eliminieren. Somit gibt es nur geringe Anzeichen für eine Akklimatisation bei Bäumen, insbesondere an der Buche, an eine langfristig erhöhte CO_2 -Konzentration, wie sie aus früheren Topfversuchen ermittelt wurde (Norby et al. 1999).

4.8 Atmungsraten

Für Keimlinge und junge Bäume wurden Messungen der Atmungsraten nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentrationen durchgeführt (Amthor 1991, Idso & Kimball 1993, Wullschleger & Norby 1992, Wullschleger et al. 1994, Vogel & Curtis 1995, Curtis et al. 1995, Ceulemans et al. 1997). In einigen Untersuchungen wurden die Erhaltungs- und die Wachstumsatmung bei erhöhter CO_2 -Konzentration an Blättern (Wullschleger & Norby 1992, Will & Ceulemans 1997) und an Stämmen (Carey et al. 1996) untersucht. Dabei wurde der energetische Bedarf für den Aufbau des Pflanzengewebes der verschiedenen Organe (Blatt, Stamm und Wurzeln) bei erhöhter CO_2 -Konzentration berücksichtigt (Carey et al. 1996, Wullschleger et al. 1997).

Pflanzen wiesen nach CO_2 -Langzeitbegasung zum Teil geringere Atmungsraten auf (Bunce 2001, Poorter et al. 1992). An Blättern von *Quercus alba* wurden geringere Atmungsraten bei erhöhter CO_2 -Konzentration nachgewiesen (Wullschleger & Norby 1992). Nach vierjähriger CO_2 -Begasung in "open-top" Kammern waren dagegen an *Quercus alba* keine veränderten Atmungsraten mehr festzustellen (Wulff & Alexander 1985, Wullschleger et al. 1994). Die Abnahme der Blattatmung bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration lag generell im Bereich von 14% an Nadeln von *Pinus taeda* (Teskey 1995) und von mehr als 60%, gemessen an Blättern einer Hybrid-Pappel (Ceulemans et al. 1997). Eine Reihe von Untersuchungen kamen zu dem Ergebnis, dass die Blattatmung unbeeinflusst von der erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentration blieb (Vogel & Curtis 1995, Curtis et al. 1995, Ceulemans et al. 1997).

In meinen Untersuchungen zur Blattatmung der Buche (*Fagus sylvatica*) konnten sowohl nach zwei- als auch nach dreijährigem Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration keine Veränderungen nachgewiesen werden. Die Atmungsraten, die auf die Blattmasse und auf die Blattfläche bezogen wurden, waren bei beiden CO_2 -Konzentrationen gleich groß.

Es konnte eine deutliche Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmungsraten nachgewiesen werden. Der im Temperaturbereich von 10 bis 20°C ermittelte Q_{10} -Wert für Buchenblätter betrug 2.3 und stimmte mit den in der Literatur angegebenen mittleren Q_{10} -Werten von 2.3, der an 125 alpinen und Tieflandpflanzen ermittelt wurde (Larigauderie & Körner 1995) und von 2.26, der für Pflanzen der temperierten Zone angegeben wurde (Tjoelker et al. 2001), überein.

Auch die Stamatmungsraten der Buche, die in der dritten Wachstumsperiode gemessen

wurden, zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen den CO₂-Konzentrationen. Auch Stamatungsmessungen an *Pinus ponderosa* (Carey et al. 1996) wiesen im Temperaturbereich von 10 bis 20°C keine signifikanten Unterschiede auf, jedoch wurde bei höheren Temperaturen (25°C) eine signifikante Steigerung der Atmungsraten bei erhöhter CO₂-Konzentration festgestellt. Diese Unterschiede zwischen den CO₂-Behandlungsstufen wurden auf die unterschiedlichen Erhaltungsatmungen zurückgeführt, da die Analysen der Wachstumsatmungen keine Unterschiede ergaben. Der für die Buche ermittelte Q₁₀-Wert (10-20°C) der Stamatung betrug 1.75, während für *Pinus ponderosa* Q₁₀-Werte zwischen 1.67 und 2.20 angegeben werden.

Aufgrund der großen Variabilität der in der Literatur angegebenen Messergebnisse in Bezug auf die Atmung bei erhöhter CO₂-Konzentration müssen alle Möglichkeiten zu Erklärung herangezogen werden. Dabei spielen die z.T. unspezifischen Bezugsgrößen der Blattatmung, wie z.B. Blattmasse oder Blattfläche, die Entwicklungsphase, das Blattalter, der Kohlenhydrat- und Nährstoffstatus, sowie die Temperatur eine gewichtige Rolle. Die Erhaltungsatmung hängt einerseits von der Masse des einzelnen Organs ab, andererseits von seiner chemischen Zusammensetzung, insbesondere macht ein hoher Stickstoffgehalt den kontinuierlichen Aufbau und Erhalt von degradierenden Proteinen notwendig, zudem hängt die Erhaltungsatmung von der Umgebungstemperatur ab (Larigauderie & Körner 1995, Tjoelker et al. 2001). Der Einfluss der Stickstoffkonzentration auf die Erhaltungsatmung variiert um einen Faktor zwischen 1 und 2 und liegt etwa in dem Bereich, der für die Erhaltung von protein-reichen und protein-armen Geweben auf Massenbasis gefunden wurde (Penning de Vries 1975).

Die Allokation der Assimilate in die verschiedenen Senkenorgane der Pflanze führt über eine Vielzahl von Kohlenhydraten und stickstoffhaltigen Produkten. Diese primären Stoffwechselprodukte müssen in strukturelle Biomasse umgewandelt werden und die dafür benötigte Energie muss bereitgestellt werden. Die Größenordnung der Wachstumsatmung hängt von der chemischen Zusammensetzung der Produkte ab, die aufgebaut werden müssen. Als erste Annäherung kann die Zusammensetzung über den Proteingehalt und den Kohlenhydratgehalt als größte Komponenten der Pflanzenmasse ermittelt werden. Würden die Proteine ausschließlich über das Nitrat gebildet, können der energetische Aufwand dafür aus dem Prozess der Nitratreduktion kalkuliert werden.

Für den Aufbau von Biomasse kann ein bestimmter Einsatz von Assimilaten angegeben werden, so sind für den Aufbau von strukturellen Kohlenhydraten etwa 1.21 Einheiten an Assimilaten und für Proteine 2.27 Einheiten von Assimilaten notwendig (Penning de Vries 1974). Diese Werte beruhen auf einer detaillierten biochemischen Analyse der Synthesewege unter obiger Voraussetzung, dass alle Proteine über Nitrat als N-Quelle gebildet werden. Bei Pflanzengeweben mit einem geringeren Stickstoffgehalt bedeutet diese Betrachtung eine erhöhte Nutzungseffizienz der Assimilate und kann somit ein schnelleres Wachstum hervorrufen.

Aber auch Messfehler, sowie Undichtigkeiten der Messkammer und Artefakte, ausgelöst durch veränderte Bedingungen während der Messungen müssen einbezogen werden.

Betrachtet man die prozentualen Anteile der Blatt- (11% bei 350 und 12% bei 700) und Stamatung (12% bei 350 und 22% bei 700) an den Gesamtatmungsraten der Buchen-Modell-Ökosysteme, so wird deutlich, dass ein großer Anteil des im Prozess der Photosynthese fixierten Kohlenstoffes durch die Respiration der Wurzeln und der heterotrophen Bodenorganismen wieder freigesetzt (77% bei 350 und 65% bei 700) wurde. In den Mikrokosmos-Systemen wurden

Bodenatmungsraten im Bereich von $2.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $6.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Im Vergleich dazu wurden Bodenatmungsraten in einem adulten Buchenbestand (Collelongo, Italien) von $5.47 \pm 0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ im Juni (Matteucci et al. 2000) und in einem 30-jährigen Buchenbestand (Hesse, Frankreich) im Bereich von 0.7 bis $8.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ von Januar bis Juli (Epron et al. 2001) ermittelt.

Die Bodenatmungsraten in den Modell-Ökosystemen waren bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant um 34% gesteigert. Abhängig vom Messzeitpunkt innerhalb der Vegetationsperiode und der Dauer des Experimentes konnten unterschiedliche Steigerungsraten ermittelt werden, die in beiden Buchen-Modell-Ökosystemen bei 350 und $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ eine enge Beziehung mit der Feinwurzelmasse ($R_{d \text{ Boden}} = 0.0027 \cdot \text{Feinwurzelmasse (in [g])} + 2.02 [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$, $R^2=0.57$) aufwiesen. In einem zweijährigen CO_2 -Experiment mit *Populus tremuloides* wurde ebenfalls eine enge Beziehung der Bodenatmungsraten mit der Wurzelmasse nachgewiesen ($R_{d \text{ Boden}} = 0.0023 \cdot \text{Wurzelmasse (in [g])} + 1.7$, $R^2=0.61$). Hier stieg die Bodenatmungsrate bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant um +44% an (Mikan et al. 2000). Auch nahm die Bodenatmungsrate bei einem CO_2 -Experiment mit *Pinus radiata* bei erhöhter CO_2 -Konzentration zu (Thomas et al. 2000). Während die Atmungsraten im ersten Jahr aufgrund der gesteigerten Bildung von Feinwurzelmasse um 23% bei erhöhter CO_2 -Konzentration zunahmen, fiel dieser CO_2 -Effekt im zweiten Jahr geringer aus. In einem CO_2 -Begasungsexperiment an der Birke (*Betula pendula*) wurde bei erhöhter CO_2 -Konzentration ein hoher Mykorrhizierungsgrad der Wurzel und eine starke Fruchtkörperbildung von Basidiomyceten nachgewiesen, während bei Kontrollpflanzen unter normaler CO_2 -Konzentration keine Fruchtkörperbildung auftrat (Rey 1996). Die Zusammenstellung der Kohlenstoffbilanz in diesem Experiment zeigte, dass bei erhöhten CO_2 -Wachstumsbedingungen dreimal soviel Kohlenstoff in die Wurzeln transloziert wurde und dieser zusätzliche Kohlenstoff im Prozess des Feinwurzelumsatzes (root-turnover) und für die Mykorrhizabildung umgesetzt wurde (Wang et al. 1998).

Generell waren die Atmungsraten auf der Ebene der einzelnen Organe wie auch auf Gesamtsystemebene stark von der Temperatur beeinflusst. Die Atmungsraten der Modell-Ökosysteme wiesen im Temperaturbereich zwischen 10 und 20°C einen Q_{10} -Wert von 2.1 auf, wobei die Temperaturabhängigkeit sich im Verlauf der Vegetationsperiode ändern kann. Der Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Boden- bzw. auf die Gesamtatmungsraten wurde in der vorliegenden Studie nicht näher untersucht, jedoch konnten nach jedem Gießereignis deutliche kurzfristige Veränderungen der Bodenatmungsraten festgestellt werden. In einem natürlichen Buchenwaldökosystem war der Einfluss der Bodenfeuchtigkeit auf die Bodenatmung nachweisbar, wobei das Optimum der Bodenatmung im Feuchtigkeitsbereich zwischen 15 und 25 Vol. % auftrat (Matteucci et al. 2000). In meinen Versuchsreihen wurde eine Bodenfeuchtigkeit von annähernd 20 Vol.% eingehalten, so dass deren Einfluss auf die Bodenatmung bei den CO_2 -Gaswechsellmessungen Berücksichtigung fand. Jedoch sollten für zukünftige Betrachtungen der Atmungsraten die Veränderungen des Bodenwassergehaltes unter Berücksichtigung der Bodenart und dessen Einfluss auf die Kohlenstoffbilanz ganzer Ökosysteme einbezogen werden.

Abschließend ist zu sagen, dass die CO_2 -Atmungsrate die CO_2 -Aufnahme im Kronenraum der Bäume kompensierte und bewirkte, dass die Nettoökosystemproduktion (NEP net ecosystem production) deutlich geringer als die Nettoprimärproduktion (NPP net primary production) ausfiel.

4.9 TNC

Unter erhöhter CO₂-Konzentration kommt es zu einer signifikanten Akkumulation von nicht-strukturgebundenen Kohlenhydraten (TNC) in den Blättern (Source-Organen) nach CO₂-Begasung (Farrar & Williams 1991). So nahmen die TNC-Gehalte von Holzpflanzen bei erhöhter CO₂-Konzentration um 27% zu (Körner et al. 1995), und bei einer weiteren Untersuchung an Gehölzen wurde eine Steigerung der TNC-Gehalte um 80% nachgewiesen (Poorter et al. 1997). Die Akkumulation der Stärke in den Chloroplasten dient als wichtiger Zwischenspeicher in den Quellen-Organen und deutet auf ein Ungleichgewicht zwischen der CO₂-Assimilation und der Umsetzung der photosynthetisch-fixierten Kohlenhydrate innerhalb der Pflanze hin (Stitt 1991, Stitt & Schulze 1994).

Die Saccharose bildet bei den Fagaceae (Zimmermann 1957) die Haupttransportform von Kohlenhydraten. Verschiedene Enzyme sind bei der Biosynthese der Saccharose beteiligt, jedoch ist nur ein Enzym, die Saccharose-Phosphat-Synthase (SPS) für den Aufbau von Saccharose-6-phosphat verantwortlich, wobei das Endprodukt in einem irreversiblen Schritt durch die Saccharosephosphat-Phosphatase (SPP) hydrolysiert wird. Daraus ergibt sich die Rolle von SPS als limitierender Faktor bei der Saccharosebiosynthese in Quellen-Organen. Experimente mit transgenen Pflanzen (Sonnewald 1997), die eine erhöhte SPS-Aktivität aufwiesen, zeigten eine Abnahme der Stärke und einen erhöhten Saccharosespiegel in den Blättern. Unter erhöhter CO₂-Konzentration zeigten transgene Pflanzen mit erhöhter SPS-Aktivität eine Photosyntheserate, die um 20% gegenüber den Kontrollpflanzen gesteigert war. Eine reduzierte SPS-Aktivität in transgenen Pflanzen bewirkte dagegen keine Abnahme der Photosyntheseraten. Jedoch war in diesen Pflanzen das Verhältnis zwischen Stärke und Saccharose im Blatt zu Gunsten der Stärke verändert (Geigenberger et al. 1995). Neben der Regulation der SPS-Aktivität spielen die Faktoren der Phloembeladung in den Quellen-Organen und die Entladung in den Senken-Organen eine wachstumslimitierende Rolle.

Die Regulation der Transportprozesse aus dem Stroma der Chloroplasten über das Cytoplasma der photosynthetisch aktiven Zellen (Stitt 1991), die Aufnahme der Assimilate durch die Siebelemente im Prozess der Phloembeladung (van Bel 1993) über den symplastischen (Gamalei 1991, van Bel et al. 1992, Arnone & Körner 1993) oder aber den aktiven apoplastischen Transportweg (Komor et al. 1996) und die Phloementladung in den Senken-Organen sind Gegenstand aktueller Forschung (Sjölund 1997, Sonnewald 1997).

Seit der Formulierung der Druckstromtheorie, die Münch bereits 1930 postulierte, wird in Pflanzen eine Massenströmung aufgrund eines Konzentrationsgefälles von osmotisch wirksamen Substanzen als die treibende Kraft für den Langstreckentransport von gelösten niedermolekularen Verbindungen angenommen. Die Entnahme von Saccharose in den Senken-Organen bewirkt demnach, dass der Saccharosegradient ansteigt und der Strom zum Senken-Organ zunimmt. Saccharose-spaltende Enzyme nehmen folglich bei der Phloementladung und der Verteilung der Kohlenhydrate für die Prozesse des Stoffwechsels, des Wachstums und der Speicherung in den Sink-Organen eine bedeutende Rolle ein. Bei der apoplastischen Phloementladung über einen Saccharosetransporter (Eschrich 1980) erfolgt die Spaltung der Saccharose durch eine extrazelluläre Invertase, wobei die gebildeten Hexosen wiederum als molekulares Signal eine positive feed-back Regulation auslösen können (Roitsch & Tanner 1995). Aus Experimenten mit

transgenen Pflanzen ist bekannt, dass die apoplastische Invertase in Quellen-Blättern eine Wiederaufnahme der hydrolysierten Saccharose in die Zellen bewirkte und vermehrt Stärke in den Blättern akkumuliert wurde (von Schaeven et al. 1990). Neben verschiedenen Formen der Invertase ist die Saccharose-Synthase bei der symplastischen Phloementladung von Saccharose beteiligt. In Pflanzen ist die Saccharose-Synthase vermutlich das Enzym, das die "Senken-Stärke" der Pflanzen bestimmt (Sonnewald 1997).

Inwieweit sich die Ergebnisse, die überwiegend an krautigen Pflanzen unter erhöhten CO_2 -Konzentrationen gewonnenen wurden, auf Holzpflanzen übertragen lassen, ist weitgehend unerforscht.

Während für die meisten krautigen Pflanzen der apoplastische Transportweg gilt, wird für die Holzpflanzen der evolutionär ältere Weg über den symplastischen Transportweg angenommen (Körner et al. 1995). Dieser Transportweg ist stark temperaturabhängig und weniger effizient im Gegensatz zum apoplastischen Transportweg. Die Hypothese, dass Pflanzen mit unterschiedlichen Phloembeladungsmechanismen unter erhöhter CO_2 -Konzentration besonders große Unterschiede in der Akkumulation von TNC in den Blättern aufweisen (Körner et al. 1995), konnte nicht bestätigt werden. Daraus wurde geschlossen, dass Holzpflanzen beide Transportwege nutzen können. In einem weiteren CO_2 -Begasungsexperiment mit 27 Spezies (Poorter et al. 1997) wurden signifikante Unterschiede bei Pflanzen mit verschiedenen Transporttypen gefunden. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration waren in Pflanzen mit überwiegend symplastischem Phloemtransport die TNC-Gehalte in den Blättern um 100% und in Pflanzen mit überwiegend apoplastischem Transportweg um 44% angestiegen. Die Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentration auf den Saccharosetransport im Phloem und deren Regulationsmechanismen sind bei Holzpflanzen weitgehend unerforscht.

In meinen Untersuchungen waren bei erhöhter CO_2 -Konzentration die TNC-Gehalte der Quellen-Organen bezogen auf die Blattmasse signifikant um 30% bzw. 35% gesteigert. Die Blattmassenanteile der TNC stiegen bei erhöhter CO_2 -Konzentration im Vergleich zu den Kontrollblättern von 6.6% auf 8.6% (1995) bzw. von 3.8% auf 5.1% (1997) an. Die TNC-Gehalte bezogen auf die Blattfläche waren in den Buchenblättern bei erhöhter CO_2 -Konzentration um 45% gesteigert. Generell stiegen die TNC-Gehalte im Kronenraum der juvenilen Buchenbestände von Schatten- zu Sonnenblättern an. Bei erhöhter CO_2 -Konzentration nahmen die TNC-Gehalte proportional mit steigendem LMA stärker zu als in den Blättern der Kontrollpflanzen.

Die TNC-Gehalte im Kronenraum der juvenilen Buchenbestände waren durchaus mit denen in adulten Buchenbeständen vergleichbar. In adulten Buchenbeständen wurden TNC-Gehalte von 2.6% bis 6.5% bezogen auf die Blattmasse ermittelt. Diese Ergebnisse wiesen die Mikrokosmosversuche mit den juvenilen Buchen-Modell-Ökosystemen als durchaus realistische Vergleichssysteme zum Studium der CO_2 -Effekte auf die Kohlenhydratassimilation im Kronenraum von Buchenbeständen aus.

Während in den Blattorganen bei erhöhter CO_2 -Konzentration signifikant höhere TNC-Gehalte nachgewiesen werden konnten, trat dieser CO_2 -Effekt in allen übrigen Senken-Organen nicht auf.

Die Konzentrationen der Phloemexsudate, insbesondere in Form von Saccharose, wurden in juvenilen Buchenstämmen exemplarisch an Rindenstückchen aus verschiedenen Höhen untersucht. Es bestanden keine signifikanten Konzentrationsunterschiede zwischen den CO_2 -Konzentrationen. Während der Wachstumsperiode wurde in allen Pflanzen ein deutlicher Gradient der

Saccharose von hohen Konzentrationen nahe den Quellen-Organen zu niedrigeren Konzentrationen nahe den Senken-Organen ermittelt (Forstreuter & Herden unpubliziert). Dieser Gradient war bei den Pflanzen, die unter erhöhter CO₂-Konzentration aufwuchsen, um etwa 53% gegenüber dem Gradienten bei den Kontrollpflanzen gesteigert. Dieser Gradient war während der Ruhephase außerhalb der Vegetationsperiode nicht mehr nachzuweisen, die Saccharose-Konzentrationen waren im gesamten Stammbereich ausgeglichen.

Die Konzentration der nicht-struktur-gebundenen Kohlenhydrate (TNC) war in den Senken-Organen (Spross, Wurzel) unabhängig von der CO₂-Konzentration. Die TNC-Gehalte glichen im Verteilungsmuster denen der Speicherstärke. Somit waren die absoluten Werte der nicht-struktur-gebundenen Kohlenhydrate in der Pflanze proportional zur Biomasse. In den Pflanzen bei erhöhter CO₂-Konzentration war der TNC-Pool um 82% höher als in den Kontrollpflanzen. Die TNC-Gehalte machten insgesamt 7.4% (350) bzw. 7.4% (700) der Trockenmasse aus.

4.10 Ligningehalte

Aus Pflanzenmaterial der Rotbuche aus den vorliegenden Versuchsreihen nach dreijährigem Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration wurden die Ligningehalte nach verschiedenen Extraktionsverfahren bestimmt (Blaschke 1998). Ergänzend wurde die Akkumulation von Lignin in Buchenblättern während der Blattentwicklung untersucht (Blaschke, Forstreuter et al. 2002). Buchenblätter und -Wurzeln besaßen nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ erhöhte Gehalte an struktureller Biomasse. Im Stammholz war dieser Anteil unverändert. Im Gegensatz zu diesen Befunden waren die Ligningehalte von Blättern und Wurzeln unverändert, in Stammholz aber signifikant reduziert. Diese Veränderung der Gewebezusammensetzung hat möglicherweise Auswirkungen auf die Holzqualität und Holzstabilität nach Wachstum bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration.

4.11 Stomatäre Leitfähigkeit und Wasserhaushalt

Die Stomata vieler Holzpflanzen reagieren auf eine Erhöhung der interzellulären CO₂-Konzentration, indem sie ihre Blattleitfähigkeit um durchschnittlich 30-40% verringern (Eamus & Jarvis 1989, de Lucia et al. 1985, Mott 1990, Eamus 1991). Viele C₃-Pflanzen passen ihre stomatäre Leitfähigkeit der Photosyntheserate so an, dass die interzelluläre CO₂-Konzentration 50-80% der atmosphärischen entspricht, wobei diese Größe vom Wasserpotential der Pflanze abhängig ist (Farquhar & Sharkey 1982, Farquhar et al. 1989). Die geringere Blattleitfähigkeit ermöglicht der Pflanze, den Wasserverlust unter erhöhter CO₂-Konzentration zu minimieren. Ceulemans & Mousseau (1994) ermittelten aus Experimenten an 12 verschiedenen Holzpflanzen eine Zunahme der WUE von 38-168%.

Eine generelle Abnahme der stomatären Leitfähigkeit um 40% wurde bei vielen Pflanzenarten festgestellt, wenn sie einer annähernd doppelten CO₂-Konzentration von 350 auf 700 µmol mol⁻¹ CO₂ ausgesetzt wurden (Morison & Gifford 1983). Tritt dieser CO₂-Effekt auch bei der kontinuierlich steigenden atmosphärischen CO₂-Konzentration auf, so würde sich daraus ein

bedeutender Einfluss auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Waldökosystemen ableiten (Field et al. 1995). Ausgehend von der Absenkung der stomatären Leitfähigkeit sagen Modellberechnungen ganzer Kronenräume eine leichte Verringerung der Evapotranspirationsraten für Waldbestände voraus, was eine Zunahme des Bodenwassergehaltes nach sich zieht und sich möglicherweise wiederum auf ökologische Stoffkreisläufe, wie z. B. Produktions- und Mineralisationsprozesse auswirkt (Field et al. 1995, Thornley & Cannel 1996).

In meiner Arbeit sank die stomatäre Leitfähigkeit auf der Blattebene bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration ($700 \mu\text{mol mol}^{-1}$) gegenüber $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ signifikant um durchschnittlich 27%. Dieses Ergebnis reiht sich sehr gut in 13 Langzeitexperimente unter erhöhter CO_2 -Konzentration mit Gehölzen ein, bei denen die stomatäre Leitfähigkeit signifikant um 21 % reduziert war (Medlyn et al. 2001a). Damit stehen meine Resultate ebenfalls im Kontrast zu der Studie von Curtis & Wang (1998), die aus 48 Experimenten mit Gehölzen eine nicht signifikante Abnahme der stomatären Leitfähigkeit von nur 11% bei erhöhter CO_2 -Konzentration ermittelten.

Eine nähere Betrachtung der verschiedenen Experimente in der Studie von Curtis & Wang (1998) und Medlyn et al. (2001a) zeigte, dass Gehölze in Kurzzeit-Experimenten (<1 Jahr) keine Reduzierung der stomatären Leitfähigkeit aufwiesen, während in Langzeit-Experimenten (>1 Jahr) signifikante Abnahmen der stomatären Leitfähigkeit von 23 % zu verzeichnen waren. Dieses Ergebnis unterstreicht die besondere Bedeutung und Aussagekraft von Langzeit-Experimenten, die unter freilandnahen Bedingungen durchgeführt wurden (Norby et al. 1999). Artspezifische Unterschiede sollten von vornherein berücksichtigt werden, so zeigen Nadelbaumarten im Vergleich zu laubwerfenden bzw. immergrünen laubblattartigen Gehölzen eine geringere Stomatareaktion auf eine erhöhte atmosphärische CO_2 -Konzentration (Medlyn et al. 2001a, Saxe et al 1998). Das Baumalter ist beim Vergleich der Resultate ebenso mit einzubeziehen.

Die meisten CO_2 -Begasungsexperimente an laubwerfenden Bäumen wurden an juvenilen Pflanzen durchgeführt. So war bei einem CO_2 -Experiment mit der "branch-bag"-Technik die stomatäre Leitfähigkeit bzw. die Transpiration des eingeschlossenen Astes einer adulten Buche bei erhöhter CO_2 -Konzentration nicht verringert (Dufrene 1993). In einem zweiten Experiment mit der "branch bag"-Methode variierte die stomatäre Leitfähigkeit von Blättern an einer adulten Buche saisonbedingt (Freeman 1998). In meiner Untersuchung nahm die stomatäre Leitfähigkeit von Blättern adulter Buchen (100-jährig) bei kurzfristig auf $700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ erhöhte atmosphärische CO_2 -Konzentration im Vergleich zu $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ signifikant um 35% ab. Zum gleichen Zeitpunkt wiesen die Kontrollmessungen in den juvenilen Beständen bei der CO_2 -Wachstumskonzentration von $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ mit 37% fast gleich große Abnahmen der stomatären Leitfähigkeit auf, wenn sie der erhöhten CO_2 -Konzentration ausgesetzt wurden. Somit traten keine Unterschiede in der Verringerung der stomatären Leitfähigkeit bei juvenilen und adulten Beständen auf.

Eine Akklimatisation der stomatären Leitfähigkeit an eine langfristig erhöhte CO_2 -Konzentration, d.h. eine Veränderung der Messwerte bei gleicher CO_2 -Messkonzentration zwischen den Pflanzen bei den verschiedenen CO_2 -Wachstumskonzentrationen, konnte nicht festgestellt werden (Curtis & Wang 1998). Die Stomata behielten ihre Sensitivität gegenüber der atmosphärischen CO_2 -Konzentration bei beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen gleichermaßen bei. Die-

ses Ergebnis steht im Einklang mit den Ergebnissen aus 13 Langzeit-Experimenten an Gehölzen (Medlyn et al. 2001a), in denen die Modellparameter des Ball-Berry-Modelles (Ball et al. 1987) keine Veränderungen nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration aufwiesen. Auch Kellomäki & Wang (1997) und Liozon et al. (2000) fanden keine Akklimatisation der stomatären Leitfähigkeit nach Wachstum bei erhöhter CO₂-Konzentration. Die Modell-Parameter des Jarvis-Modells (Jarvis 1976) wiesen keine Änderungen in den Abhängigkeiten der stomatären Leitfähigkeit bei erhöhter CO₂-Konzentration auf (Medlyn et al. 2001a).

Die aktuelle Transpirationrate von Pflanzenbeständen ist abhängig von den herrschenden meteorologischen Bedingungen und der Wasserverfügbarkeit im Wurzelraum. Viele Studien haben gezeigt, dass die Wasser-Nutzungs-Effizienz, d.h. der Wert von gebildeter Pflanzensubstanz pro verbrauchtes Wasser, bei erhöhter Stickstoffverfügbarkeit ansteigt. Pflanzenbestände unter Stickstoffmangel haben in der Regel kleinere Gesamtblattflächen als Pflanzenbestände unter optimaler Stickstoffversorgung, und somit erfolgt in Beständen unter Stickstoffmangel der Kronenschluss zu einem späteren Zeitpunkt. Als Folge ist eine erhöhte Evaporation über die Bodenoberfläche denkbar und die WUE herabgesetzt.

Experimente, bei denen Assimilation und Transpiration gemessen wurden, bestätigen die Hypothese, dass die WUE bei steigendem Stickstoffgehalt der Blätter zunimmt. Bei einer Zunahme des Stickstoffgehaltes von 1 bis 5 % wurde die WUE annähernd verdoppelt. In Pflanzen unter Stickstoffmangel schlossen die Stomata bereits bei höheren Wasserpotentialwerten als bei Pflanzen mit ausreichendem Stickstoffgehalt. Experimente an krautigen Pflanzen unter Stickstoffmangel ergaben, dass die Transpiration bei guter Wasserversorgung herabgesetzt war, aber sich dieser Effekt in der Nähe des Welkepunktes umdrehte und die Sensitivität der Stomataregulation nachließ (Shimshi 1970a, Shimshi 1970b).

Die Leitfähigkeit der Wurzeln nimmt bei Stickstoffmangel ab und ein geringerer Turgor führt zu einem früheren Schließen der Stomata. Eine geringere Transpiration in Blättern mit Stickstoffmangel kann einerseits durch ein früheres Schließen der Stomata bei höherem Wasserpotential oder aber durch eine geringere Wurzeleleitfähigkeit für Wasser begründet sein. Im ersten Fall wird sich Trockenstress nur geringfügig auswirken im Vergleich zum Stickstoffmangel, im zweiten Fall aber könnte der Wasserstress dominant werden.

In Untersuchungen über die Beziehung zwischen Blattleitfähigkeit von Wasserdampf und Stickstoffkonzentration in Buchenblättern zeigte sich ein linearer Zusammenhang. Diese Beziehung weist auf eine Stomataregulation aufgrund der interzellulären CO₂-Konzentration hin (Goudriaan & Laar 1978). In diesem Fall könnte die Stomataregulation entweder so erfolgen, dass die CO₂-Konzentration innerhalb des Blattes auf einen konstanten Wert gehalten wird oder aber einen festen Wert zu einer atmosphärischen CO₂-Konzentration einnimmt. Jede Beeinträchtigung der Assimilation würde dann zu einer proportionalen Veränderung der stomatären Öffnungsweite und damit auch der Transpiration führen.

In meinen Versuchsreihen konnte eine Interaktion zwischen Wassernutzung und Nährstoffverfügbarkeit nachgewiesen werden. Die Wassernutzungs-Effizienz war bei erhöhter CO₂-Konzentration signifikant gesteigert (Forstreuter 1996). Die Buchen waren unter erhöhter CO₂-Konzentration aufgrund der erniedrigten stomatären Leitfähigkeiten pro Einheit Blattfläche in der Lage, mehr Blattfläche auszubilden. Aufgrund des verringerten Wasserverbrauches pro gegebener Blattfläche konnten proportional mehr Blätter mit Wasser versorgt werden, vorausgesetzt, der

Wassertransport im Stamm bzw. die Leitfähigkeit für Wasser blieb unverändert. Messungen der Gefäßflächen von Stammsegmenten nach Wachstum unter erhöhter CO_2 -Konzentration wiesen keine Unterschiede in den Wasserleitungsquerschnitten auf (Forstreuter & Graaf unveröffentlicht). Unter erhöhter CO_2 -Konzentration nahm der LAI in den Buchenbeständen bei ausreichender Wasserversorgung signifikant zu. Somit waren die Bilanzen des Wasserhaushaltes aufgrund des erhöhten LAI für die Bestände bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nahezu ausgeglichen.

Die Bedeutung der Wasserversorgung für das Baumwachstum ist vor allem bei akutem Wassermangel, z.B. in Trockenperioden, wichtiger als alle anderen den Zuwachs beeinflussenden Faktoren zusammen (Kozłowski 1982). Bei erhöhter CO_2 -Konzentration können Buchenbestände bei akutem Wassermangel ihre Blattfläche verringern, um den Wasserhaushalt auszugleichen. Unter Trockenstress ist daher ein deutlich geringerer CO_2 -Effekt zu erwarten (Schulze 1986, Farquhar et al. 1989).

4.12 Modellierung

Die in meinen Versuchsreihen gewonnenen Parameter wurden in einem mechanistischen Modellsatz mit dem FORSTFLUX-Modell verwendet, um den Bestandesgaswechsel von Buchenbeständen ($\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsel) bei veränderten Umweltbedingungen zu simulieren. In den Simulationsläufen wurde ein kompletter Wetterdatensatz für den Untersuchungsstandort aus dem Jahr 1993 (Referenzjahr) eingesetzt. Erweiterte Simulationsläufe des Bestandesgaswechsels beschrieben kurzfristige und langfristige CO_2 -Effekte bei erhöhten Temperaturen ($+2^\circ\text{C}$ und $+4^\circ\text{C}$) und bei erhöhter Stickstoffverfügbarkeit ($+25\%$ und $+50\%$) auf den CO_2 -Gaswechsel (NEF, net ecosystem flux) und die Evapotranspiration (ET) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Im Modell zeigte sich, dass nach Wachstum bei erhöhter CO_2 -Konzentration die NEF der Buchen-Modell-Ökosysteme in der Jahresbilanz von 20.0 auf 23.4 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ um 17% gegenüber dem Kontrollbestand anstieg. Die ET nahm von 294 auf 316 mm um 8% zu. Die Nettophotosynthese der Buchen-Modell-Ökosysteme stieg von 87.1 auf 118.0 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und war deutlich um 35% gesteigert. Dieser gesteigerte CO_2 -Gewinn wurde aufgrund der erhöhten Atmungsraten nahezu kompensiert. Während die Blattatmung von 4.8 auf 8.5 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ anstieg, nahm die Stammatmung von 3.9 auf 7.7 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ zu. Die größte Rolle spielte die Bodenatmung mit einem Anstieg von 58.4 auf 78.5 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ um 34%, wodurch sie sich als größte CO_2 -Quelle erwies.

Schulze (1970) ermittelte einen jährlichen Kohlenstoffgewinn (Nettophotosynthese) des Blätterdaches in einem adulten Buchenbestand mit 71.7 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$, wobei die Dunkelatmung der Blätter 10.8 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ betrug und die Atmung der Knospen mit 3.3 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ angegeben war. In einer weiteren Untersuchung betrug der jährliche Kohlenstoffgewinn (Nettophotosynthese) in einem adulten Buchenbestand 66 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$, wobei die Blattatmung mit 10 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ und die Wurzel- und Stammatmung zusammen mit 13 $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ angegeben wurden (Ellenberg et al. 1986). In einer dreijährigen Untersuchung betrugen die jährlichen CO_2 -Bilanzen eines adulten Buchenbestandes (LAI: 5.1-6.2) 74.2 (1986), 44.2 (1987) und 55.9 (1988) $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ (Schulte 1992), wobei die Jahressummen der blattbezogenen CO_2 -Atmungsverluste bei 9.4 (1986), 8.7 (1987) und 12.0 (1988) $\text{mol m}^{-2} \text{a}^{-1}$ lagen.

In der Jahresbilanz von 18 Forstökosystemen betrug der mittlere CO₂-Gewinn über die Photosynthese $115 \pm 28 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, wobei etwa 80% ($91.7 \pm 21.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) wieder über die Atmung abgegeben wurde. Die Bodenatmung war hierbei mit 69% an der Gesamtatmung beteiligt, was allein 55% des CO₂-Gewinns der Photosynthese ausmachte. Somit betrug die durchschnittliche NEF der 18 europäischen Forstökosysteme $24 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ in der Jahresbilanz (Janssens et al. 2000). Die Kohlenstoffbilanz eines Waldökosystems in der temperierten Zone (Tennessee, USA) mit einem milden Klima und einem hohen Jahresniederschlag (1400 mm) wies einen NEF-Wert von $49 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ auf, wobei die gesamte Bodenatmung mit $63 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, die Blatt- bzw. Stamatmung mit jeweils $16 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und die Nettophotosynthese des Bestandes mit $144 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ angegeben wurden (Malhi et al. 1999).

Die Jahresbilanz der Bodenatmung in einem adulten Buchenbestand in Collelongo (Italien) betrug $73 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Matteucci et al. 2000). Für laubwerfende Wälder wurde die jährliche CO₂-Bodenatmung im Bereich von 25 bis $73 \text{ mol m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ angegeben (Raich & Schlesinger 1992).

Die Simulationsläufe mit dem FORSTFLUX-Modell wiesen bei alleinigem CO₂-Anstieg ohne Berücksichtigung der Veränderungen in der Bestandesstruktur, in der Jahresbilanz eine stark gesteigerte NEF (+103%) und eine verminderte ET (-20%) für Buchenbestände auf. Die Bestandes-Nettophotosynthese nahm um 23% zu. Diese potentiellen CO₂-Effekte auf den Gasaustausch müssen jedoch auf der Bestandesebene als unrealistisch angesehen werden, da diese auf die kurzfristigen physiologischen Reaktionen einer gesteigerten Nettophotosynthese und einer verringerten stomatären Leitfähigkeit beruhen und in Folge der langfristigen Akklimation auf der Ebene der Bestandesstruktur über eine erhöhte Atmung und ein erhöhten LAI kompensiert wurden. Eine erhöhte Umgebungstemperatur führte im Modell in der Jahresbilanz generell zu einer verringerten NEF und gesteigerten ET (11-23%) der Buchenbestände. Die Bestandes-Nettophotosyntheseraten waren aufgrund einer Temperaturerhöhung nahezu unverändert (-3% bis 1%). Eine erhöhte Stickstoffverfügbarkeit im Kronenraum bewirkte dagegen eine erhöhte jährliche NEF (45%-102%), die ET der Bestände war wiederum erhöht (15%-35%). Die Simulationsläufe der NEF bei Veränderung aller drei Standortfaktoren (CO₂, Temperatur, Stickstoff) macht deutlich, dass sich die gegenläufigen Effekte der Temperatur und des Stickstoffs kompensieren und langfristig eine erhöhte NEF der Bestände begünstigen. Die ET der Buchenbestände wurde bei Veränderung aller drei Umweltfaktoren im Bereich von 5 bis 49% gesteigert.

In Simulationsläufen mit fünf verschiedenen Modellen bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration ($700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ CO}_2$) und erhöhten Temperaturen (+2°C, +4°C) wurden die Bestandes-Nettophotosynthese und Transpiration eines adulten Buchenbestandes dargestellt (Medlyn et al. 1999b). Bei einem alleinigen CO₂-Anstieg nahm die Bestandes-Nettophotosynthese um 31-42% zu, wobei die Bestandes-Transpiration zwischen 16% bis 38% abnahm. Eine erhöhte Umgebungstemperatur (+2, +4°C) führte im Trend zu einer Verringerung der Bestandes-Nettophotosynthese bis zu 9% bei +2°C und bis zu 19% bei +4°C, während die Bestandes-Transpiration bis zu 13% bzw. 21% zunahm. Die verschiedenen Modellläufe bei gleichzeitigem Anstieg der CO₂-Konzentration und der Temperatur um 2°C bewirkte eine generelle Zunahme der Bestandes-Nettophotosynthese um 28% bis 36%, die Bestandes-Transpiration nahm um 11% bis 33% ab. Diese Ergebnisse wiesen eine gute Übereinstimmung mit den oben beschriebenen Ergebnissen des FORSTFLUX-Modelles auf. Jedoch zeigte sich in den Simulationsläufen

mit dem FORSTFLUX-Modell unter Berücksichtigung des Stickstoff-Effektes ein gegenläufiger Trend bei der Bestandes-Transpiration. Dieser Stickstoff-Effekt sollte in zukünftigen Modellläufen berücksichtigt werden.

In weiteren Modellanwendungen wurden Vorhersagen über kurzfristige und langfristige CO₂-Effekte auf Forstbestände in Bezug auf erhöhtes CO₂-Angebot und steigende Temperaturen getroffen. Die Ergebnisse deuten an, dass bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration für einige Baumarten eine Steigerung der Assimilationsleistung und des Wasserverbrauchs auf der Bestandesebene zu erwarten ist (Randle et al. 1999), wobei steigende Temperaturen diesen Trend unterstützen. Die Größe des CO₂-Effektes steht im Modell mit dem Stickstoffhaushalt in enger Beziehung. Durch eine gesteigerte Kohlenstoff- und Stickstoffaufnahme können langfristig die verfügbaren Stickstoffmengen in Waldökosystemen vermindert werden (Laitat et al. 1999). Forstbestände mit Baumarten wie z.B. der Birke reagieren stärker als Fichtenbestände. Langzeitsimulationen bis zu 100 Jahren bestätigen den entscheidenden Einfluss der "feed-back"-Reaktionen zwischen erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration, steigender Temperatur und der Nährstoffverfügbarkeit (Broadmeadow et al. 1999). Experimente mit unterschiedlichen Düngungsstufen bei erhöhter Bodentemperatur und erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration in borealen Nadelwäldern haben gezeigt, dass das Wachstum von *Picea* mit steigender Nährstoffverfügbarkeit bis um den Faktor fünf zunahm (Bergh et al. 2001).

Die Erwärmung von Ökosystemen führte zu mittleren Steigerungen der Bodenatmung um 20%, der Stickstoffmineralisierung um 46% und der oberirdische Pflanzenproduktion um 19%. Diese Ergebnisse repräsentierten die Auswirkungen einer experimentellen Erwärmung an 32 Untersuchungsstandorten verschiedener Klimazonen, wobei die Reaktion der Bodenatmung in Forstökosystemen generell größer war als bei Tundra- bzw. Graslandökosystemen (Rustad et al. 2001).

Die Verfügbarkeit von Stickstoff ist entscheidend und bestimmt, inwieweit der Stickstoffbedarf der Pflanzen mit steigenden Wachstumsraten bei erhöhter CO₂-Konzentration gedeckt werden kann. Innerhalb Europas liegt die trockene und nasse Deposition von Stickstoff im Bereich zwischen 5 und über 100 kg ha⁻¹ a⁻¹ und hat einen entscheidenden Einfluss auf den Wachstumstrend der Waldökosysteme (Schulze 2000, Stanners & Bourdeau 1995).

Langzeitsimulationen, die die "feed-back" Reaktionen zwischen atmosphärischer CO₂-Konzentration, Stickstoff und Temperatur in Forstbeständen berücksichtigen, besagen dass die Forstbestände eine CO₂-Senken-Wirkung für die nächsten 100 Jahre beibehalten. Aus diesen langfristigen Modellsimulationen zeigt sich, dass insbesondere über den CO₂-Ausstoß über Prozesse der Bodenatmung (Wurzel -und heterotrophe CO₂-Atmung) und über langfristige Interaktionen zwischen Umwelt- und Klimaveränderungen, sowie über Prozesse auf der Bestandesebene (z.B. Rückkopplungseffekte mit der Bestandesstruktur aufgrund von unterschiedlichen forstlichen Bewirtschaftungsweisen) großer Forschungsbedarf besteht (Jarvis & Medlyn 1999).

Globale Modellierungen wiesen mit steigender atmosphärischer CO₂-Konzentration eine Zunahme der NEP (net ecosystem production) auf, d.h. eine Zunahme des gesamten Kohlenstoffvorrates in Vegetation, Bestandesabfall und Boden. Unter dem Einfluss von Klimaveränderungen, insbesondere von Temperaturveränderungen, wurden die globalen Kohlenstoffsenken in den Ökosystemen deutlich verringert, nach den Simulationsläufen wurden nur noch 50 bis 65% der NEP bei alleinigem CO₂-Anstieg erreicht (Cramer et al. 2001). Der Anteil an der globalen NEP

der Ökosysteme nördlich von 45°N stieg von 19% auf 31%. Simulationsläufe bei Klimaveränderungen ohne Anstieg der CO₂-Konzentration wiesen die Ökosysteme als potentielle Quellen für Kohlenstoff aus. Die Kombination von Klima- und CO₂-Effekten waren in den Simulationsläufen nicht generell additiv. Die Weiterentwicklung von dynamischen globalen Vegetationsmodellen (DGVM, dynamic global vegetation model) unter Einbindung der direkten ökophysiologischen Prozesse scheint ein nützliches Werkzeug zum Verständnis des globalen Kohlenstoff- und Wasserkreislaufes innerhalb der veränderbaren Ökosysteme zu sein.

Literatur

- Amthor J.S. (1991)** Respiration in a future, higher-CO₂ world. *Plant, Cell and Environment* 14:13-20
- Arnone J., Körner C. (1993)** Influence of elevated CO₂ on canopy development and red: far-red ratios in two-storied stands of *Ricinus communis*. *Oecologia* 94:510-515
- Arp W.J. (1991)** Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 14:869-875
- Badger M.R., Collatz G.J. (1977)** Studies on the kinetic mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase reactions with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. *Carnegie Institution of Washington, Yearbook* 76: 355-361
- Ball J.T., Woodrow I.E., Berry J.A. (1987)** A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins I. (ed) *Progress in photosynthesis research*. Martinus Nihoff, Dordrecht, pp 221-224
- Barnola J.M., Anklin M., Porcheron J., Raynaud D., Schwander J., Stauffer B. (1995)** CO₂ evolution during the last millennium as recorded by Antarctic and Greenland ice. *Tellus* 47 B:264-272
- BassiriRad H., Gutschik V.P., Lussenhop J. (2001)** Root system adjustments: regulation of plant nutrient uptake and growth response to elevated CO₂. *Oecologia* 126:305-320
- Baumgartner A. (1952)** Zur Phänologie von Laubhölzern und ihre Anwendung bei lokalklimatischen Untersuchungen. *Ber. dt. Wetterdienstes US-Zone* 7:69-73
- Bazzaz F.A. (1990)** The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:167-196
- Bazzaz F.A. (1996)** *Plants in Changing Environments, Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 320 p.
- Bergh J., Linder S., Lundmark T., Elfving B. (2001)** The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest Ecology and Management* (in press):

- Bergmeyer H.U. (1977)** Grundlagen der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie Weinheim, New York, 1221-1250
- Berliner Wetterkarte (2001)** Klimatologische Mittelwerte von Berlin-Dahlem. Kooperation Institut für Meteorologie der FU-Berlin und Deutschen Wetterdienst.
- Berry J.A., Björkman O. (1980)** Photosynthesis response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:491-543
- Blaschke L. (1998)** Untersuchungen zu Photosynthese, Lignifizierung und Wachstum unter erhöhtem CO₂, Dissertation Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg, 1-143
- Blaschke L., Forstreuter M., Sheppard L.J., Leith I.K., Murray M.B., Polle A. (2002)** Lignification in beech (*Fagus sylvatica* L.) grown at elevated CO₂ concentrations: Evidence for interaction with nitrogen metabolism and influence on leaf maturation. *Tree Physiology* 22: 469-477
- Boehringer Mannheim (1995)** Methoden der enzymatischen BioAnalytik und Lebensmittelanalytik mit Testkombinationen. Boehringer Mannheim,
- Bonn S. (1998)** Dendroökologische Untersuchung der Konkurrenzdynamik in Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikation durch Klimaänderungen. Dissertation, Technische Universität Dresden, 226 S.
- Bramm A., Buchholz H., Herrmann E.W., Martin K.H., Sourell H.I. (1988)** Berechnung. In: Ruhr-Stickstoff Aktiengesellschaft (ed) Faustzahlen für Landwirtschaft und Gartenbau, Landwirtschaftsverlag, Münster Hiltrup, pp 519-529
- Broadmeadow M., Kellomäki S., McMurtrie R.E., Medlyn B.E., Randle T., Bergh J., Dewar R.C., Jeffreys M., Linder S., Peltola H., Välijoki J. (1999)** Modelling Long-Term Responses to Rising CO₂ and Temperature. In: Jarvis P.G. (ed). Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale, Final Report, ECOCRAFT, Environment R&D ENV4-CT95-0077, University of Edinburgh, Edinburgh, pp 169-210
- Brunold C., Blasiger, P.W., Bucher, J.B., Körner, C. (2001)** Wald und CO₂. Ergebnisse eines ökologischen Modellversuchs. Paul Haupt, Bern, 224 S.
- Brügger R. (1998)** Die phänologische Entwicklung von Buche und Fichte. *Geographica Bernensia* G49:5-185
- Bunce J.A. (1993)** Effects of doubled atmospheric carbon dioxide concentration on the responses of assimilation and conductance to humidity. *Plant, Cell and Environment* 16:189-197
- Bunce J.A. (2001)** Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Ann. Bot.* 65:637-642

- Caldwell M.M., Meister H.-P., Tenhunen J.D., Lange O.L. (1986)** Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees* 1:25-41
- Carey E.V., Delucia E.H., Ball J.T. (1996)** Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO₂. *Tree Physiology* 16:125-130
- Causton D., Venus J.C. (1981)** The biometry of plant growth. Arnold, London
- Centritto M., Lee H.S., Jarvis P.G. (1999a)** Increased growth in elevated [CO₂]: an early, short-term response? *Global Change Biology* 5:623-633
- Centritto M., Lee H.S., Jarvis P.G. (1999b)** Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). I. Plant growth, allocation, and ontogeny. *Tree Physiology* 19:799-806
- Ceulemans R., Mousseau M. (1994)** Tansley review No. 71: Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist* 127:425-446
- Ceulemans R., Jiang X.N., Shao B.Y. (1995a)** Effects of elevated atmospheric CO₂ on growth, biomass production and nitrogen allocation of two *Populus* clones. *Journal of Biogeography* 22:261-268
- Ceulemans R., Jiang X.N., Shao B.Y. (1995b)** Growth and physiology of one-year old poplar (*Populus*) under elevated atmospheric CO₂ levels. *Annals of Botany* 75:609-617
- Ceulemans R., Taylor G., Bosac C., Wilkins D., Besford R.T. (1997)** Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in poplar grown in glasshouses cabinets or in open top chambers depends on duration of exposure. *Journal of Experimental Botany* 48:1681-1689
- Ceulemans R. (1998)** Response of trees to climate and environmental change. In: Peter D., Maracchi G., Ghazi A. (eds) *Climate change impact on agriculture and forestry* European Commission, Luxembourg, pp 159-181
- Chmielewski F.M., Rötzer T. (2000)** Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. Humbolt-Universität zu Berlin, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Institut für Pflanzenbauwissenschaften, Berlin, 13 S.
- Ciais P., Tans P.P., Trolier M., White J.W.C., Francey R.J. (1995)** A large northern hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science* 269:1098-1102
- Cleland R. (1986)** The role of hormones in wall loosening and plant growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:93-103

- Conroy J.P., Küppers M., Küppers B., Virgona J., Barlow W.R. (1988)** The influence of CO₂ enrichment, phosphorus deficiency and water stress on the growth, conductance and water use of *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell and Environment* 11:91-98
- Cotrufo M.F., Ineson P., Scot A. (1998)** Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology* 4:43-54
- Cotrufo M.F., Miller M., Zeller B. (2000)** Litter Decomposition. In: Schulze E.D. (ed) *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems* Springer, Berlin, pp 276-296
- Couteaux M.M., Bottner P., Raschi A. (1999)** Influence of increased atmospheric CO₂ concentration on quality of plant material and litter decomposition. *Tree Physiology* 19:301-311
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A., Molling C.Y. (2001)** Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7:357-373
- Crookshanks M., Taylor G., Broadmeadow M. (1998)** Elevated CO₂ and tree root growth: contrasting response in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist* 138:241-250
- Cure J.D., Acock B. (1986)** Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology* 38:127-145
- Curtis P.S., Drake B.G., Leadley P.W., Arp W.J., Whigham (1989)** Growth and senescence in plant communities exposed to elevated CO₂ concentrations on an estuarine marsh. *Oecologia* 78:20-26
- Curtis P.S., Vogel C.S., Pregitzer K.S., Zak D.R., Terri J.A. (1995)** Interacting effects of soil fertility and atmospheric CO₂ on leaf area growth and carbon gain physiology in *Populus euramericana* (Dode) Guinier. *New Phytologist* 129:253-263
- Curtis P.S. (1996)** A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* 19:127-137
- Curtis P., Wang X. (1998)** A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113:299-313
- de Lucia E.H., Sasek T.W., Strain B.R. (1985)** Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthetic Research* 7:175-184
- Drake B.G., Leadley P.W. (1991)** Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 14:853-860

- Drake B.G., Gonzàlez-Meler M.A., Long S.P. (1997)** More efficient plants: a consequence of elevated carbon dioxide? *Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48:607-640
- Dreyer E., LeRoux X., Montpied P., Daudet F.A., Masson F. (2001)** Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* 21:223-232
- Dufrène E., Pontailier J.Y., Saugier B. (1993)** A branch bag technique for simultaneous CO₂ enrichment and assimilation measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell and Environment* 16:1131-1138
- Duncan W.G., Loomis R.S., Williams W.A., Hanau R. (1967)** A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38: 181-205
- Duvigneaud P., Ambroes P.T.J. (1971)** Recherches sur l'écosystème forêt. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème. *Mem. Inst. Sci. Nat. Belg.* 101
- DWD H. (1991)** Anleitung für die phänologischen Beobachter des Deutschen Wetterdienstes. Deutscher Wetterdienst, Offenbach a.M., 155 S.
- Eamus D., Jarvis PG (1989)** The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research* 19:1-55
- Eamus D. (1991)** The interaction of rising CO₂ and temperature with water use efficiency. *Plant, Cell and Environment* 14:843-852
- Egli P., Körner C. (1997)** Growth response to elevated CO₂ and soil quality in beech-spruce model ecosystems. *Acta Oecologica* 18:343-349
- Egner H., Riehm H., Domingo W.R. (1960)** *Kungl. Lantbrukshögsk. Ann.* 26:-199
- Eichhorn J. (1995)** Stickstoffsättigung und ihre Auswirkungen auf das Buchenwaldökosystem der Fallstudie Zierenberg. *Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme d. Univ. Göttingen Reihe A* 124:1-175
- El Kohen A., Venet L., Mousseau M. (1993)** Growth and photosynthesis of two deciduous forest species at elevated carbon dioxide. *Functional Ecology* 7:480-486
- El Kohen A., Mousseau M. (1994)** Interactive effects of elevated CO₂ and mineral nutrition on growth and CO₂ exchange of sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa*). *Tree Physiology* 14:679-690
- Ellenberg H. (1986)** *Vegetation Mitteleuropas und die Alpen.* Eugen Ulmer, Stuttgart, 1095 S.
- Ellenberg H., Mayer R., Schubert F., Schauer mann J. (1986)** *Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojekts.* Ulmer, Stuttgart, 489 S.

- Ellsworth D.S., Reich P.B. (1993)** Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96:169-178
- Ellsworth D.S., Oren R., Huang C., Phillips N., Hendrey G.R. (1995)** Leaf and canopy responses to elevated CO₂ in a pine forest under free-air CO₂ enrichment. *Oecologia* 104:139-146
- Ellsworth D.S. (1999)** CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected? *Plant, Cell and Environment* 22:461-472
- Enquete-Kommission "Schutz der Erdatmosphäre" des Deutschen Bundestages (1994)** Schutz der grünen Erde - Klimaschutz durch umweltgerechte Landwirtschaft und Erhalt der Wälder. *Economia*, Bonn
- Epron D., Liozon R., Mousseau M. (1996)** Effects of elevated CO₂ concentration on leaf characteristics and photosynthetic capacity of beech (*Fagus sylvatica* L.) during the growing season. *Tree Physiology* 16:425-432
- Epron D., Le Dantec V., Dufrene E., Granier A. (2001)** Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology* 21:145-152
- Eschrich W. (1980)** Free space invertase, its possible role in phloem unloading. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 93:363-378
- Eschrich W. (1989)** Stofftransport in Bäumen. Schriftenreihe der Forstl. Fak. Uni. Göttingen und der Niedersächs. Forstl. Versuchsanst. 94:1-55
- Eschrich W., Burckhardt R., Essiamah S. (1989)** The induction of sun and shade leaves of European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. *Trees* 3:1-10
- Etheridge D.M., Steele L.P., Langenfelds R.L., Francey R.J., Barnola J.-M., Morgan V.I. (1996)** Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO₂ over the last 1000 years from air in Antarctic ice and firn. *J. Geophysical Research* 101:4115-4128
- Evans J.R. (1989)** Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78:9-19
- Falge E.M. (1997)** Die Modellierung der Kronendachtranspiration von Fichtenbeständen (*Picea abies* (L.) Karst.). *Bayreuther Forum Ökologie* Band 48:221 S.
- Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. (1980)** A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149:78-90
- Farquhar G.D., Sharkey T.D. (1982)** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345

- Farquhar G.D., Wong C.S. (1984)** Stomatal conductance and photosynthesis. *Aust. J. Plant Physiol.* 11:191-210
- Farquhar G.D., Wong C.S., Evans J., Huck M.D. (1989)** Photosynthesis and gas exchange. In: Jones H.G., La Roche J., Flowers T.J., Jones M.B. (eds) *Plants under stress*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 47-71
- Farrar J.F., Williams M.L. (1991)** The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant, Cell and Environment* 14:819-830
- Ferolla S. (1996)** Einfluß von Stickstoff-Ernährung und erhöhtem Einfluß CO₂ auf den Stickstoff-Haushalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) (Diplomarbeit in der AG Baumphysiologie), Universität Freiburg, 130 S.
- Field C., Mooney H.A. (1986)** The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T.J. (ed) *On the economy of form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 25-55
- Field C.B., Ball J.T., Berry J.A. (1989)** Photosynthesis, principles and field techniques. In: Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rindell P.W. (eds) *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall, London, pp -209
- Field C.B., Jackson R.B., Mooney H.A. (1995)** Stomatal responses to increased CO₂: Implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* 18:1214-1225
- Folland C.K., Karl T., Vinnikov K.V. (1990)** Observed climate variations and change. In: Houghton J.T., Jenkins M., Ephraums J.J. (eds) *Climate change: The IPCC scientific assessment*. University Press, Cambridge, pp 195-238
- Forstreuter M. (1991)** Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 19:265-279
- Forstreuter M. (1993)** Langzeitentwicklungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Landschaftsentwicklung & Umweltforschung* 91: 1-199.
- Forstreuter M. (1995)** Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO₂-Konzentration. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24:283-292
- Forstreuter M. (1996)** CO₂-Abhängigkeit des Gaswechsels (CO₂/H₂O) von jungen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) nach Langzeitbegasung bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26:629-636

- Forstreuter M. (1998)** What can we learn from the microcosms? In: Jarvis P.G. (ed) European Forests and Global Change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 274-292
- Forstreuter M., Voß F. (2000)** Das "Forst-Modell" - Mechanistischer Ansatz zur Modellierung ökophysiologischer Teilprozesse in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.). Technische Universität Berlin, Institut für Ökologie 1-157
- Forstreuter M. (2001)** DynaBeech, Effects of silvicultural regimes on dynamics of genetic and ecological diversity of European beech forests, Impact assessment and recommendations for sustainable forestry, EU project. 5. 3. 1. Multifunctional management of forests, Periodic report Project No: QLRT 1-CT99-1210:94-98
- Gaastra P. (1959)** Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen, Nederland 13:-68
- Gamalei Y. (1991)** Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs. Trees 5:50-64
- Gebauer R.L.E., Reynolds J.F., Strain B.J. (1996)** Allometric relations and growth in *Pinus taeda*: the effect of elevated CO₂ and changing N availability. New Phytologist 134:85-93
- Geigenberger P., Krause K.P., Hill L.M., Reimholz R., MacRae E., Quick P., Sonnewald U., Stitt M. (1995)** The regulation of sucrose synthesis in leaves and tubers of potato plants. In: Pontis H.G., Salerno G.L., Echeverria EJ (eds) Sucrose Metabolism, Biochemistry, Physiology and Molecular Biology. American Society of Plant Physiologists, pp 14-24
- Gessler A., Schneider S., von Sengbusch D., Weber P., Hanemann U., Huber C., Rothe A., Kreutzer K., Rennenberg H. (1998)** Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. New Phytologist 138:285
- Godlewski E. (1873)** Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, I IS:343-370
- Goudriaan J., Laar H.H. (1978)** Relations between leaf resistance CO₂-concentration and CO₂-assimilation in maize beans, lalang grass, and sunflower. Photosynthetica 12:241-249
- Griffin K.L., Tissue D.T., Turnbull M.H., Whitehead D. (2000)** The onset of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ partial pressure in field-grown *Pinus radiata* D.Don. after 4 years. Plant Cell and Environment 23:1089-1098
- Gruber F. (1998)** Kombinierte Altersbestimmung und Altersentwicklung von Jungbuchen - *Fagus sylvatica* L.-. Flora 193:59-73
- Grulke N.E., Riechers G.H., Oechel W.C., Helm U., Jäger C. (1990)** Carbon balance in tussock tundra under ambient and elevated atmospheric CO₂. Oecologia 83:485-494

- Gunderson C.A., Norby R.J., Wullschleger S.D. (1993)** Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: No loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell and Environment* 16:797-807
- Gunderson C.A., Wullschleger S.D. (1994)** Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspective. *Photosynthesis Research* 39:369-388
- Harley P.C., Tenhunen J.D. (1991)** Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environmental factors. In: *Modeling crop photosynthesis - from biochemistry to canopy*. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison, pp 17-39
- Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F., Strain B.R. (1992)** Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 15:271-282
- Harley P.C., Baldocchi D.D. (1995)** Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrization. *Plant, Cell and Environment* 18:1157-1173
- Harvey L.D.D., Gregory J., Hofert M., Jain A., Lal M., Leemans R., Raper S.C.B., Wigley T.M.L., de Wolde J.R. (1997)** An Introduction to Simple Climate Models Used in the IPCC Second Assessment Report. In: *Intergovernmental Panel on Climate Change (ed) IPCC Technical Paper*. Bracknell, United Kingdom, pp 250
- Hättenschwiler S., Miglietta F., Raschi A., Körner C. (1997a)** Morphological adjustments of mature *Quercus ilex* trees to elevated CO₂. *Acta Oecologica* 18:361-365
- Hättenschwiler S., Miglietta F., Raschi A., Körner C. (1997b)** Thirty years of in situ tree growth under elevated CO₂: a model for future forest response? *Global Change Biology* 3:463-471
- Herrick J.D., Thomas R.B. (2001)** No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua* L.) after three years of CO₂ enrichment at the Duke Forest FACE experiment. *Plant Cell and Environment* 24:53-64
- Hoffmann D., Anders S., Beck W., Chrzon S., Matthes B. (1991)** Buchenwälder und ihr Vitalitätszustand in Ostdeutschland. *Beiträge für die Forstwirtschaft* 25:157-168
- Hogan K.P., Smith A.P., Ziska L.H. (1991)** Potential effects of elevated CO₂ and changes in temperature on tropical plants. *Plant, Cell and Environment* 14:763-778
- Houghton J.T. (1997)** Globale Erwärmung: Fakten, Gefahren und Lösungswege. Springer, Berlin
- Houghton R.A. (1999)** The annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use 1850-1990. *Tellus* 50 B:298-313

- Houghton R.A. (2000)** Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature* 403:301-304
- Hupfer P. (2001)** Climate and Climate System. In: Lozán J., Graßl H., Hupfer P. (eds) *Climate of the 21st Century: Changes and Risks, Wissenschaftliche Auswertungen*, Hamburg, pp 15-21
- Hupfer P., Chmielewski F.M. (1990)** *Das Klima von Berlin*. Akademie Verlag, Berlin
- Idso K.E., Idso S.B. (1993)** Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: a review of the past 10 years' research. *Agricultural and Forest Meteorology* 69:153-203
- Idso S.B., Kimball B.A. (1993)** Effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on net photosynthesis and dark respiration rates of three Australian tree species. *Journal of Plant Physiology* 141:166-171
- Idso S.B., Kimball B.A., Hendrix D.L. (1993)** Air temperature modifies the size-enhancing effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on sour orange tree leaves. *Environmental and Experimental Botany* 33:293-299
- Idso S.B., Kimball B.A. (1997)** Effects of long-term atmospheric CO₂ enrichment on the growth and fruit production of sour orange trees. *Global Change Biology* 3:89-96
- Indermühle A., Stocker T.F., Joos F., Fisher H., Smith H.J., Ahlen M., Eck B., Astoraianni D., Schumi J., Lunier T., Eyer R., Tauffer B. (1999)** Holocene carbon cycle dynamics based on CO₂ trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Nature* 398:121-126
- IPCC (1995)** IPCC Second Assessment, Climate Change 1995. Intergovernmental Panel on Climate Change, UNEP, WMO
- IPCC (2000)** Land use, land-use change, and forestry. Intergovernmental Panel on Climate Change, UNEP, WMO
- Janac J., Catsky P., Jarvis P.G. (1971)** Infrared gas analyser and other physical analysers. In: Sestak Z., Catsky J., Jarvis P.G. (eds) *Plant Photosynthetic Production - Manual of methods*. Jung, The Hague, pp 111-193
- Janssens I.A., Lankreijer H., Matteucci G., Kowalski A.S., Buchmann N., Epron D., Pilegaard K., Kutsch W., Longdoz B., Grünwald T., Montagnani L., Dore S., Rebmann C., Moors E.J., Grelle A., Rannik Ü., Morgenstern K., Oltchev S., Clement R., Gudmundsson J., Minerbi J., Berbigier S., Ibrom A., Moncrieff J., Aubinet M., Bernhofer C., Jensen N.O., Vesala T., Granier A., Schulze E.D., Lindroth A., Dolman A.J., Jarvis P.G., Ceulemans R., Valentini R. (2000)** Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology* 7:269-278

- Jarvis A.J., Mansfield T.A., Davies W.J. (1999)** Stomatal behavior, photosynthesis and transpiration under rising CO₂. *Plant, Cell and Environment* 22:639-648
- Jarvis P.G. (1976)** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London- Series B- Biological Sciences* 273:593-610
- Jarvis P.G. (1998)** European Forests and Global Change. The Likely Impacts of Rising CO₂ and Temperature. Cambridge University Press, Cambridge, 379 p
- Jarvis P.G. (1999)** Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale. University of Edinburgh, Edinburgh, 308 p
- Jarvis P.G., Medlyn B.E. (1999)** Introduction to Ecocraft in Framework IV. In: Jarvis P.G. (ed) Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale University of Edinburgh, Edinburgh, pp 1-8
- Jellinghaus B., Forstreuter M., Kratz W., Overdieck D. (1996)** Streuabbau von *Festuca pratensis* Huds. nach Wachstum bei erhöhten CO₂-Konzentrationen unter besonderer Berücksichtigung der Temperatur. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26:637-642
- Johnson D.W., Ball T., Walker R.F. (1995)** Effects of elevated carbon dioxide on nutrient uptake in ponderosa pine seedlings. *Plant and Soil* 168:535-545
- Johnson D.W., Ball J.T., Walker R.F. (1997)** Effects of CO₂ and nitrogen fertilization on vegetation and soil nutrient content in juvenile ponderosa pine. *Plant and Soil* 190:29-40
- Johnson D.W. (1999)** Simulated nitrogen cycling response to elevated CO₂ in *Pinus taeda* and mixed deciduous forests. *Tree Physiology* 19:321-327
- Johnson F.H., Brown D., Marsland D. (1942)** A basic mechanism in the biological science effects of temperature, pressure and narcotics. *Science* 95:200-203
- Jones, M.G.K., Outlaw, W.H., Lowry, O.H. (1977)** Enzymic Assay of 10⁻⁷ to 10⁻¹⁴ Moles of Sucrose in Plant Tissues. *Plant Physiol.* 60: 379-383.
- Jordan D.B., Ogren W.L. (1984)** The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* 161:308-313
- Keeling C.D., Whorf T.P. (1999)** Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In: Trends: A Compendium of Data on Global Change Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., USA,
- Keeling C.D., Whorf T.P. (2000)** Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In: Trends: A Compendium of Data on Global Change Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., USA,

- Kellomäki S., Vaisanen H., Strandman H. (1993)** FINNFOR: A model for calculating the response of boreal forest ecosystem to climate change. University of Joensuu, Faculty of Forestry, Research Note 6:1-120
- Kellomäki S., Wang K. (1997)** Photosynthetic response of Scots pine to elevated CO₂ and nitrogen supply: results of a branch-in-bag experiment. *Tree Physiology* 17:231-240
- King J.S., Pregitzer K.S., Zak D.R., Kubiske M.E., Ashby J.A., Holmes W.E. (2001)** Chemistry and decomposition of litter from *Populus tremuloides Michaux* grown at elevated atmospheric CO₂ and varying N availability. *Global Change Biology* 7:65-74
- Komor E., Orlich G., Weig A., Köckenberger W. (1996)** Phloem loading - not metaphysical, only complex: towards a unified model of phloem loading. *Journal of Experimental Botany* 47:1155-1164
- Koslowsky S. (1998)** Verteilung nichtstrukturbildender Kohlenhydrate in der Buche bei atmosphärischer CO₂-Konzentrationserhöhung. TU-Berlin, Staatsexamensarbeit im Institut für Ökologie und Biologie (unveröffentlicht)
- Kozlowski T.T. (1982)** Water supply and tree growth. Part I. Water deficits. *Forestry abstracts* 43:57-95
- Kögel-Knabner I. (2001)** Böden als Quelle und Senke für CO₂ - Mechanismen und Regulation der Stabilisierung organischer Substanz in Böden. In: Schwerpunktprogramm der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SPP 1090)
- Köhl M. (1996)** Growth patterns in forest of the Canton of Berne, Switzerland, based on inventory data. I. In: Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds) *Growth trends in European forests: Studies from 12 countries* Springer, Berlin, pp 219-237
- Köln Th., Forstreuter M., Overdieck D. (1997)** Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalte in der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhten CO₂-Konzentrationen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 27:295-301
- Körner C. (1989)** The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia* 81:379-391
- Körner C., Miglietta F. (1994)** Long term effects of naturally elevated CO₂ on mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia* 99:343-351
- Körner C. (1995)** Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant, Cell and Environment* 18:1101-1110
- Körner C., Pelaez-Riedl S., Van Bel A.J. (1995)** CO₂ responsiveness of plants: a possible link to phloem loading. *Plant, Cell and Environment* 18:595-600

- Körner C. (1997)** From alpine grassland to tropical forests: Biological consequences of elevated atmospheric CO₂. *Acta Oecologica* 18: 163-382.
- Kramer H. (1988)** Waldwachstumslehre: Ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit. Parey, Hamburg, Berlin
- Kramer K. (1995)** Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* 18:93-104
- Kramer P.J. (1981)** Carbon dioxide concentration photosynthesis and dry matter production. *Bioscience* 31:29-33
- Kramer P.J. (1983)** Water relations to plants. Academic Press Inc., London
- Kratz W. (1991)** Streuabbaucontainer - ein Instrument der modernen Bodenbiologie. *Mitt. Dt. Bodenkundl. Gesellsch.* 66:547-549
- Kubiske M.E., Pregitzer K.S. (2001)** Effects of elevated CO₂ and light availability on the photosynthetic light response of trees of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 16:351-358
- Kubiske M.E., Pregitzer K.S., Mikan C.J., Zak D.R., Maziasz J.L., Terri J. (1997)** *Populus tremuloides* photosynthesis and crown architecture in response to elevated CO₂ and soil N availability. *Oecologia* 110:328-336
- Küppers M., Häder D.-P. (1999)** Methodik der Photosyntheseforschung - Messung und Interpretation des CO₂-Gasaustausches von intakten Blättern. In: Häder D.-P. (ed) *Photosynthese*. Thieme, Stuttgart, pp 21-47
- Laitat E., Ceulemans R., Medlyn B.E., Lefevre F., Forstreuter M., Jach E., Rey A., Strassmeyer J., Jarvis P.G. (1999)** Carbon uptake and allocation. In: Jarvis P.G. (ed) *Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale*, Final Report, ECO-CRAFT, Environment R&D ENV4-CT95-0077, University of Edinburgh, Edinburgh, pp 87-96
- Larcher W. (1994)** Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in der Umwelt. Ulmer, Stuttgart, 394 S.
- Larigauderie A., Körner C. (1995)** Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. *Annals of Botany* 76:245-252
- Lee H.S., Overdieck D., Jarvis P.G. (1998)** Biomass, growth and carbon allocation. In: Jarvis P.G. (ed) *European Forests and Global Change, The Likely Impacts of Rising CO₂ and Temperature* Cambridge University Press, Cambridge, pp 126-191

- Lenz B., Overdieck D., Forstreuter M. (1995)** Atmosphärische CO₂-Konzentrationserhöhung und Kohlenhydratgehalte von Buchenblättern. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24:319-321
- Leuning R., Kelliher F.M., De Pury D.G., Schulze E.D. (1995)** Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. Plant, Cell and Environment 18:1183-1200
- Leuschner C., Hertel D., Coners H., Büttner V. (2001)** Root competition between beech and oak: a hypothesis. Oecologia 126:276-284
- Lewis J.D., Tissue D.T., Strain B.J. (1996)** Seasonal response of photosynthesis to elevated CO₂ in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) over 2 growing season. Global Change Biology 2:103-114
- Lewis J.D., Lucash M., Olszyk D., Tingey D.T. (2001)** Seasonal patterns of photosynthesis in Douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO₂ and temperature. Plant Cell and Environment 24:539-548
- Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Döll M., Fietz H.J., Bach T., Kozel U., Meier D., Rahmsdorf U. (1981)** Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. Photosynth. Res. 2:115-141
- Liepe K. (1993)** Growth-chamber trial on frost hardiness and field trial on flushing of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.). Ann. Sci. For 50:208-214
- Lieth H. (1963)** The Role of Vegetation in the Carbon Dioxide Content of the Atmosphere. J. Geophysical Research 68:3887-3898
- Lieth H. (1965)** Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. I. Einführung, Definitionen und Wachstumsanalysen. Qual. Plant. Mater. Veg. XII, 3:241-261
- Lieth H., Oswald D., Martens H. (1965)** Stoffproduktion, Spross/Wurzel-Verhältnis, Chlorophyllgehalt und Blattfläche von Jungpappeln. Mitt. Forstl. Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 15:70-74
- Lieth H. (1999)** Climate Diagram World Atlas, CD-Series, Backhuys Publishers, Leiden
- Liozon R., Badeck F.W., Genty B., Meyer B., Saugier B. (2000)** Leaf photosynthetic characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings stands during three years of CO₂ exposure. Tree Physiology 15:239-248
- List R.J. (1966)** Hygrometric and Psychrometric Tables. Washington D.C.
- Long S.P. (1991)** Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated ? Plant, Cell and Environment 14:729-739

- Long S.P., Drake B.G. (1991)** Effects of the long-term elevation of CO₂ concentration in the field on Quantum yield of photosynthesis of the C₃ sedge, *Scirpus olneyi*. Plant Physiology 96:221-226
- Lösch R. (2001)** Wasserhaushalt der Pflanzen. Quelle & Meyer, Wiebelsheim, 433 S.
- Ludlow A.R., Randle T., Grace J.C. (1990)** Developing a process-based growth model for Sitka spruce. In: Dixon R., Meldahl D.A., Ruark G., Warren W. (eds) Process modeling of forest growth responses to environmental stress Timber Press, Oregon
- Lyr H., Fiedler H., Tranquillini W. (1992)** Physiologie und Ökologie der Gehölze. Fischer, Jena
- Malhi Y., Baldocchi D.D., Jarvis P.G. (1999)** The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. Plant, Cell and Environment 22:715-740
- Marek M.V., Kalina J., Matouskova M. (1995)** Response of photosynthetic carbon assimilation of Norway spruce exposed to long-term elevation of CO₂ concentration. Photosynthetica 31:209-220
- Marland G., Andres R.J., Boden T.A., Johnston C., Brenkert A. (1999)** Global, Regional, and National CO₂ Emission Estimates from Fossil Fuel Burning, Cement Production, and Gas Flaring: 1751-1996. In: Report NDP-030 Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN, USA
- Matamala R., Schlesinger W.H. (2000)** Effects of elevated atmospheric CO₂ on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. Global Change Biology 6:967-979
- Matteucci G. (1998)** Binancio del carbonio in una Faggeta dell'Italia Centro-Meridionale: Determinanti ecofisiologici, intergrazione a livello di copertura e simulazione dell'impatto dei cambiamenti ambientali. Università Degli Studi Di Padova, Università degli Studi della Tuscia, Padova, Viterbo, 1-196
- Matteucci G., Dore S., Stivanella S., Rebmann C., Buchmann N. (2000)** Soil Respiration in Beech and Spruce Forests in Europe: Trends, Controlling Factors, Annual Budgets and Implications for the Ecosystem Carbon Balance. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems Springer, Berlin, pp 217-236
- Matyssek R., Innes J.L. (1999)** Ozone- A Risk factor for trees and forests in Europe? Water, Air, and Soil Pollution 116:199-226
- Mayer H. (1992)** Waldbau. Fischer, Stuttgart, New York
- McMurtrie R.E., Landsberg J.J. (1992)** Using a simulation model to evaluate the effects of water and nutrients on the growth and carbon partitioning of *Pinus radiata*. Forest Ecology and Management 52:243-260

- Medlyn B.E., Jarvis P.G. (1999)** Design and use of a database of model parameters from elevated [CO₂] experiments. *Ecological Modelling* 124:69-83
- Medlyn B.E., Badeck F.W., De Pury D.G., Barton C.V., Broadmeadow M., Ceulemans R., De Angelis P., Forstreuter M., Jach M.E., Kellomäki S., Laitat E., Marek M.V., Philip-pot S., Rey A., Strassmeyer J., Laitinen K., Liozon R., Portier B., Roberntz P., Wang K., Jarvis P.G. (1999a)** Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell and Environment* 22:1475-1495
- Medlyn B.E., Broadmeadow M., Randle T., Matteucci G., Dufrene E. (1999b)** Model comparison. In: Jarvis P.G. (ed) Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale, Final Report, ECOCRAFT, Environment R&D ENV4-CT95-0077 University of Edinburgh, Edinburgh, pp 97-135
- Medlyn B.E., McMurtrie R.E., Dewar R.C., Jeffreys M. (2000)** Soil processes dominate long-term response of net primary productivity of forests to increased temperature and atmospheric CO₂ concentration. *Canadian Journal of Forest Research* 30:873-888.
- Medlyn B.E. (2000)** The MAESTRA Model. <http://www.ed.ac.uk/~bmedlyn/maestra/>
- Medlyn B.E., Barton C.V., Broadmeadow M., Ceulemans R., de Angelis D.L., Forstreuter M., Freemann M., Jackson S.B., Kellomäki S., Laitat E., Rey A., Roberntz P., Sigurdsson B., Strassmeyer J., Wang K., Curtis P.S., Jarvis P.G. (2001a)** Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis of experimental data. *New Phytologist* 149:247-264
- Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U., LeRoux X., Loustau D., Montpied P., Strassmeyer J., Walcroft A.S., Wang K. (2002)** Temperature response of parameters of a biochemically-based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant Cell and Environment* 25: 1167-1179
- Mikan C.J., Zak D.R., Kubiske M.E., Pregitzer K.S. (2000)** Combined effects of atmospheric CO₂ and N availability on the belowground carbon and nitrogen dynamics of aspen mesocosms. *Oecologia* 124:432-445
- Monsi M., Saeki T. (1953)** Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanes Journal Botany* 14:22-52
- Monteith J.L. (1965)** Evaporation and environment. *Symposia Soc. Exp Biol* 19:205-234
- Mooney H.A., Canadell J., Chapin F.S., Ehrlinger J.R., Körner C., McMurtrie R.E., Parton W.J., Pitelka L.F., Schulze E.D. (1999)** Ecosystem physiology responses to global change. In: Walker B.H., Steffen W.L., Canadell J., Ingram J.S.I. (eds) The terrestrial biosphere and global change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 141-189
- Mooney H.A., Ferrar P.J., Slatyer R.O. (1978)** Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. *Oecologia* 36:103-111

- Moore B.D., Cheng S.-H., Sims D.A., Seemann J.R. (1999)** The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO₂. *Plant, Cell and Environment* 22:567-582
- Morison I.L., Lawlor D.W. (1999)** Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell and Environment* 22:682
- Morison J.I., Gifford R.M. (1983)** Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. A comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiology* 71:789-796
- Morison J.I.L. (1987)** Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: Zeiger E., Cowan I.R., Farquhar G.D. (eds) *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford, CA, USA, pp 229-251
- Mott K.A. (1990)** Sensing of atmospheric CO₂ by plants. *Plant, Cell and Environment* 13:731-737
- Mousseau M. (1998)** Is dark respiration rate changed? In: Jarvis P.G. (ed) *European Forests and Global Change, The Likely Impacts of Rising CO₂ and Temperature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 79-92
- Möller C.M., Müller D., Nielsen J. (1954)** Ein Diagramm der Stoffproduktion im Buchenwald. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64:487-494
- Murray M., Smith R.I., Leith I.D., Fowler D., Lee H.S.J., Friend A.D., Jarvis P.G. (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 Physiology* 14:691-706
- Murray M., Ceulemans R. (1998)** Will tree foliage be larger and live longer? In: Jarvis P.G. (ed) *European Forests and Global Change: The Likely Impacts of Rising CO₂ and Temperature*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 94-125
- Neftel A., Moor E., Oeschger H., Stauffer B. (1985)** Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature* 315:45-47
- Niinemets Ü., Tenhunen J.D. (1997)** A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* 20:845-866
- Norby R.J., O'NEIL E.G., Luxmoore R.J. (1986)** Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient poor soil. *Plant Physiology* 82:83-89
- Norby R.J., Wullschleger S.D., Gunderson C.A. (1996)** Tree response to elevated CO₂ and the implications for forests. In: Koch G.W., Mooney H.A. (eds) *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems* Academic Press, San Diego, pp 1-21

- Norby R.J., Cotrufo M.F. (1998)** A question of litter quality. *Nature* 396:17-18
- Norby R.J., Wullschleger S.D., Gunderson C.A., Johnson D.W., Ceulemans R. (1999)** Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment* 22:683-714
- Norman J.M. (1978)** Modelling the complete crop canopy. In: Barfield B.J., Gerber J.F. (eds) *Modification of the aerial environment of plants*. Am. Soc. Agric. Eng., St. Joseph, pp 249-277
- Norman J.M., Jarvis P.G. (1975)** Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong.). *Journal of Applied Ecology* 12:839-878
- O'NEIL E.G., Norby R.J. (1996)** Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO₂ enrichment. In: Koch G.W., Mooney H.A. (eds) *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems*. Academic Press, San Diego, pp 87-103
- Oren R., Schulze E.D., Matyssek R., Zimmermann R. (1986)** Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia* 70:187-193
- Otto H.-J. (1994)** *Waldökologie*. Ulmer, Stuttgart
- Overdieck D., Forstreuter M. (1991)** Carbon dioxide effects on vegetation. In: Esser G., Overdieck D. (eds) *Modern Ecology - Basic and Applied Aspects*. Elsevier, Amsterdam, pp 623-657
- Overdieck D. (1993a)** Effects of atmospheric CO₂ Enrichment on CO₂ Exchange rates of beech stands in small model ecosystems. *Water, Air and Soil Pollution* 70:259-277
- Overdieck D. (1993b)** Elevated CO₂ and the mineral content of herbaceous and woody plants. *Vegetatio* 104/105:403-411
- Overdieck D., Forstreuter M. (1994)** Evapotranspiration of beech stands and transpiration of beech leaves subject to atmospheric CO₂ enrichment. *Tree Physiology* 14:997-1003
- Overdieck D., Forstreuter M. (1995)** Stoffproduktion junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) bei erhöhtem CO₂-Angebot. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24:323-330
- Overdieck D., Stille A., Forstreuter M. (1995)** Temperaturerhöhung, Anstieg der CO₂-Konzentration und Länge der Vegetationsperiode (Beispiel: Buche und Bergahorn). *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 27:299-305
- Owensby C.E., Coyne P.I., Auen L.M. (1993)** Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass prairie ecosystem exposed to elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* 16:843-850

- Paar U. (1994)** Untersuchungen zum Einfluß von Ammonium und Nitrat auf wurzelphysiologische Reaktionsmuster der Buche. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme d. Univ. Göttingen Reihe A 115:-124
- Parry M.L. (1990)** Climate Change and World Agriculture. Earthscan Publications Limited, London
- Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W. (1989)** Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Chapman and Hall, London, pp 457
- Penning de Vries F.W.T. (1974)** Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. Netherlands Journal of Agricultural Science 22:40-44
- Penning de Vries F.W.T. (1975)** The cost of maintenance processes in plant cells. Annals of Botany 39:77-92
- Persson T., van Oene H., Harrison A.F., Karlson P.S., Bauer G.S., Cerny J., Couteaux M.M., Dambrine E., Högberg P., Kjoller A., Matteucci G., Rudebeck A., Schulze E.D., Paces T. (2000)** Experimental Sites in the NIPHYS/CANIF Project. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and Nitrogen Cycling, vol. 142. Springer, Berlin, pp 14-46
- Peterson A.G., Ball J.T., Luo Y., Field C., Reich P.B., Curtis P., Griffin K.L., Gunderson C.A., Norby R.J., Tissue D.T., Forstreuter M., Rey A., Vogel C.S. (1999a)** The photosynthesis - leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta analysis. Global Change Biology 5:331-346
- Peterson A.G., Ball J.T., Luo Y., Field C.B., Curtis P.S., Griffin K.L., Gunderson C.A., Norby R.J., Tissue D.T., Forstreuter M., Rey A., Vogel C.S. (1999b)** Quantifying the response of photosynthesis to changes in leaf nitrogen content and leaf mass per area in plants grown under atmospheric CO₂ enrichment. Plant, Cell and Environment 22:-1109
- Pettersson R., MacDonald A.J., Stadenberg I. (1993)** Response of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) to elevated CO₂ and nitrogen supply. Plant, Cell and Environment 16:1115-1121
- Pettersson R., McDonald A.J. (1994a)** Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. Photosynthesis Research 39:389-400
- Pontailier J.Y., Barton C.V., Durrant D.W., Forstreuter M. (1998)** How can we study CO₂ impacts on trees and forests? In: Jarvis P.G. (ed) European Forests and Global Change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 1-28
- Poorter H., Gifford R.M., Kriedemann P.E., Wong S.C. (1992)** A Quantitative analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth response of plants to elevated CO₂. Australian Journal of Botany 40:501-513

- Poorter H., Van Berkel Y., Baxter R., Den Hertog J., Dijkstra P., Gifford R., Griffin K.L., Roumet C., Roy J., Wong C.S. (1997)** The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C₃ species. *Plant, Cell and Environment* 20:472-482
- Porra R.J., Thompson W.A., Kriedemann P.E. (1989)** Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta* 975:384-394
- Power M., Adams S.M. (1997)** Perspectives of the Scientific Community on the Status of Ecological Risk Assessment. *Environmental Management* 21:803-830
- Pretzsch H. (1996)** Growth trends of forests in Southern Germany. In: Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds) *Growth trends in European forests: studies from 12 countries*. Springer, Berlin, pp 107-131
- Raich J.W., Schlesinger W.H. (1992)** The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* 44:81-99
- Randle T., Broadmeadow M., Matteucci G., Ceulemans R., Sampson D.A., Kellomäki S., Dufrene E., Laitinen K., Scarascia-Mugnozza G.E. (1999)** Short-Term Modelling of Forest Stands. In: Jarvis P.G. (ed) *Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Stand Scale, Final Report, ECOCRAFT*, Environment R&D ENV4-CT95-0077 University of Edinburgh, Edinburgh, pp 136-168
- Raschke K. (1975)** Stomatal Action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309-340
- Raschke K. (1979)** Movements of Stomata. *Encyclopedia of Plant Physiology* 7:383-441
- Reed K.L., Hamerly E.R., Dinger B.E., Jarvis P.G. (1976)** An analytical model for field measurement of photosynthesis. *Appl. Ecol.* 13:924-942
- Reich P.B., Walters M.B. (1994)** Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia* 97:73-81
- Reich P.B., Kloeppel B.D., Ellsworth D.S., Walters M.B. (1995)** Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104:24-30
- Rennenberg H., Kreutzer K., Papen H., Weber P. (1998)** Consequences of high loads of nitrogen for spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forests. *New Phytologist* 139:71-86
- Rey A. (1996)** Response of young birch trees (*Betula pendula* Roth.) to increased atmospheric carbon dioxide concentration. 1-291. University Edinburgh.

- Rey A., Jarvis P.G. (1997)** An overview of long term effects of elevated atmospheric CO₂-concentrations on the growth and physiology of birch (*Betula pendula* Roth.). Botanical Journal of Scotland 49:325-340
- Rey A., Jarvis P.G. (1998)** Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. Tree Physiology 18:441-450
- Richard F. (1953)** Über die Verwertbarkeit des Bodenwassers durch die Pflanze. Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchsw. 18-36
- Richard F. (1955)** Über Fragen des Wasserhaushaltes im Boden. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 4:193-215
- Richards L.A. (1948)** Methods of measuring soil moisture tension. Soil Science 68:95-112
- Riedwyl H. (1980)** Regressionsgerade und Verwandtes, Paul Haupt, Bern, 141 S.
- Roitsch T., Tanner W. (1995)** Cell wall invertase: bridging the gap. Botanica Acta 109:90-93
- Röhrig E. (1992)** Waldbau auf ökologische Grundlage. Der Wald als Vegetationstyp und seine Bedeutung für den Menschen. Parey, Berlin, Hamburg
- Rustad L.E., Campbell J.L., Marion G.M., Norby R.J., Mitchell M.J., Hartley A.E., Cornelissen J.H.C., Gurevitch J. (2001)** A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. Oecologia 126:543-562
- Rygiewicz P.T., Andersen C.P. (1994)** Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground. Nature 359:58-60
- Saeman J.F., Moore W.E., Mitchell R.L., Millett M.A. (1954)** Technique for the determination of pulp constituents by quantitative paper chromatography. Tappi 37:336-343
- Sage R.F., Sharkey T.D., Seemann J.R. (1989)** Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. Plant Physiology 89:590-596
- Sage R.F., Sharkey T.D., Seemann J.R. (1990)** Regulation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase activity in response to light intensity and CO₂ in the C₃ annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiology 94:1735-1742
- Sage R.F. (1994)** Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. Photosynthesis Research 39:351-368
- Sampson D.A., Ceulemans R. (1999)** Secrets: Simulated carbon fluxes from a mixed coniferous/deciduous Belgian forest. In: Ceulemans R., Verstraete F., Gond V., Rensbergen J.V. (eds) SPB Academic Publishing, The Hague,

- Saugier B., Liozon R., Dufrene E., Pontailier J.Y. (1999)** Contribution from the Université Paris-Sud. In: Jarvis P.G. (ed) Predicted Impacts of Rising Carbon Dioxide and Temperature on Forests in Europe at Standscale. Final Report University of Edinburgh, UK, Edinburgh, pp 237-245
- Saxe H., Ellsworth D.S., Heath J. (1998)** Tansley Review No. 98. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* 139:395-436
- Scarascia-Mugnozza G.E., Bauer G.A., Persson H., Matteucci G., Masci A. (2000)** Tree Biomass, Growth and Nutrient Pools. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. Springer, Berlin, pp 49-62
- Schachtschabel P. (1951)** Schnellbestimmung des H-Wertes. *Zeitschr. Pflanzenern. Düng. Bodenk.* 54:134
- Schallhorn A. (1998)** Quantitative Untersuchungen zum Einfluß des CO₂-Angebotes auf die Photosynthesepigmente von Gehölzen. Technische Universität Berlin, Institut für Ökologie 1-67 (unveröffentlicht).
- Schäppi B., Körner C. (1996)** Growth responses of an alpine grassland to elevated CO₂. *Oecologia* 105:43-52
- Scheffer/Schachtschabel (1992)** Lehrbuch der Bodenkunde. In: Schachtschabel P., Blume H.P., Brümmer G., Hartge K.H., Schwertmann U. (eds) Enke, Stuttgart, 491 S.
- Scheu S., Falca M. (2000)** The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* 123:285-286
- Schieler K., Sterba H. (1994)** Zuwachsteigerung - Reaktionen auf Änderung der Stoffproduktivität? *Österr. Forstztg.* 11:17-18
- Schirone B., Leone A., Mazzoleni S., Spada F. (1990)** A new method of survey and data analysis in phenology. *Jour. Veg. Sci.* 2:27-34
- Schlesinger W.H. (1997)** Biogeochemistry: An analysis of global change. Academic Press, New York
- Schlichting E., Blume H.P., Stahr K. (1995)** Bodenkundliches Praktikum - Eine Einführung in pedologisches Arbeiten für Ökologen, insbesondere Land- und Forstwirte, und für Geowissenschaftler. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin,
- Schnelle F. (1955)** Pflanzenphänologie - Probleme der Bioklimatologie. Akad. Verlagsges., Leipzig
- Schnelle F. (1987)** Ergebnisse aus den Internationalen Phänologischen Gärten (IPG) Europas. Mittel 1973-1982. *Arboreta Phaenologica* 31:

- Schönwiese C.D., Rapp J., Fuchs T., Denhard M. (1993)** Klimatrend-Atlas Europa 1891-1990. Berichte des Zentrums für Umweltforschung 20
- Schrödter H. (1981)** Zur aktuellen Evapotranspiration von Pflanzenbeständen in Abhängigkeit von der phänologischen Entwicklung. Kali-Briefe 15:673-690
- Schrödter H. (1985)** Verdunstung - Anwendungsorientierte Meßverfahren und Bestimmungsmethoden. Springer, Berlin
- Schubert R. (1991)** Lehrbuch der Ökologie. Gustav Fischer Verlag, Jena
- Schulte M. (1992)** Saisonale und interannuelle Variabilität des CO₂-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) - Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. Dissertation Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen, 164 S.
- Schulze E.D. (1970)** Der CO₂ Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-233
- Schulze E.D., Hall A.E. (1982)** Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. (eds) Physiological Plant Ecology. 2. Encyclopedia of Plant Physiology. Springer, Berlin, pp 181-230
- Schulze E.D. (1986)** Carbon dioxide and water exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. Annual Review of Plant Physiology 37:247-274
- Schulze E.D., Kelliher F.M., Körner C., Lloyd J., Leuning R. (1994)** Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: A global ecology scaling exercise. Annu. Rev. Ecol. Syst. 25:629-660
- Schulze E.D. (2000)** The Carbon and Nitrogen Cycle of Forest Ecosystems. In: Schulze E.D. (ed) Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems. Springer, Berlin, pp 3-13
- Schütt P., Schuck H.J., Stimm B. (1992)** Lexikon der Forstbotanik, Morphologie, Pathologie, Ökologie und Systematik wichtiger Baum- und Straucharten. Ecomed, Landsberg
- Schwarz H.R. (1997)** Numerische Mathematik. B.G. Teubner-Verlag, Stuttgart
- Sharkey T.D. (1985)** Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics physiology and rate limitations. The Botanical Review 51:53-105
- Shimshi D. (1970a)** The effect of nitrogen supply on transpiration and stomatal behavior on beans (*Phaseolus vulgaris* L.). New Phytologist 69:405-413
- Shimshi D. (1970b)** The effect of nitrogen supply on some indices of plant-water relations of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). New Phytologist 69:413-424

- Silvola J., Ahlholm U. (1995)** Combined effects of carbon dioxide concentration and nutrient status on the biomass production and nutrient uptake of birch seedlings. *Plant and Soil* 169:547-553
- Sjölund R.D. (1997)** The phloem sieve element: a river runs through it. *The Plant Cell* 9:1137-1146
- Skovsgaard J.P., Henriksen H.A. (1996)** Increasing site productivity during consecutive generations of naturally regenerated and planted beech (*Fagus sylvatica* L.) in Denmark. In: Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds) *Growth trends in European forests: studies from 12 countries* Berlin, pp 89-97
- Smart D.R., Chatterton N.J., Bugbee B (1994)** The influence of elevated CO₂ on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. *Plant, Cell and Environment* 17:435-442
- Smith E.L. (1936)** Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sc. USA* 22:504
- Sonnewald U. (1997)** Modulation of sucrose metabolism. In: Foyer C.H., Quick P.Q. (eds) *A Molecular Approach to Primary Metabolism in Higher Plants*. Taylor & Francis Ltd, pp 63-75
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (1996)** *Growth trends in European forests: studies from 12 countries*. Springer, Berlin, 371 p
- Stanners D., Bourdeau D. (1995)** Europe's environment. The Dobbris assessment. European Environmental Agency, Copenhagen
- Stickan W., Schulte M., Kabubari Y., Niederstadt F., Schenk J.R.M. (1991)** Ökophysiologische und biometrische Untersuchungen in einem Buchenbestand (*Fagus sylvatica* L.) des Sollings als ein Beitrag zur Waldschadensforschung. *Ber. d. Forschungszentrums Wald-ökosysteme d. Univ. Göttingen Reihe B* 18:1-82
- Stitt M. (1991)** Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* 14:741-762
- Stitt M., Schulze D. (1994)** Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant, Cell and Environment* 17:465-487
- Stitt M., Krapp A. (1999)** The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant, Cell and Environment* 22:583-621
- Strain B.R. (1985)** Physiological and ecological controls on carbon sequestering in terrestrial ecosystems. *Biogeochemistry* 1:219-232

- Strain B.R., Cure J.D. (1985)** Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. US DOE/ER-0238, Durham, N.C.
- Strassemeyer J., Forstreuter M. (1997)** Parameterization of a leaf gas-exchange model of *Fagus sylvatica* L. using microcosms grown under ambient and elevated CO₂. In: Overdieck D., Forstreuter M. (eds) Stoffverlagerung in Pflanzen und von Pflanzen zum Ökosystem, Berlin, Landschaftsentwicklung & Umweltforschung 107:61-72
- Strassemeyer J., Forstreuter M., Overdieck D. (1997)** Temperatur und CO₂-Abhängigkeit von *Fagus sylvatica* L. nach Wachstum unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 27:303-309
- Strassemeyer J. (2002)** Gaswechsel (CO₂/H₂O) von Eichenbeständen (*Quercus robur* L.) unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration. Dissertation, Technische Universität Berlin, 1-234
- Stylinski C.D., Oechel W.C., Gamon J.A., Tissue D.T., Miglietta F., Raschi A. (2000)** Effects of lifelong [CO₂] enrichment on carboxylation and light utilization of *Quercus pubescens* Willd. examined with gas exchange, biochemistry and optical techniques. Plant, Cell and Environment 23:1353-1362
- Tanner C.B. (1981)** Transpiration efficiency of potato. Agron. J. 73:59-64
- Tans P.P., Fung I.Y., Takahashi T. (1990)** Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget. Science 247:1431-1438
- Tansley A.G. (1935)** The use of vegetational concepts and terms. Ecology 16:284-307
- Tenhunen J., Weber J.A., Yocum C.S., Gates D.M. (1976)** Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications. II. Analysis of a data set describing the P_m surface. Oecologia 26:101-119
- Tenhunen J., Siegwolf R.T., Oberbauer S.F. (1993)** Effects of phenology, physiology, and gradients in community composition, structure, and microclimate on tundra ecosystem CO₂ exchange. Ecophysiology of Photosynthesis. Ecological Studies 100: 433-460
- Teskey R.O. (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 and Environment 18:565-573
- Thomas R.B., Strain B.R. (1991)** Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. Plant Physiology 96:627-634
- Thomas B.R., Lewis J.D., Strain B.J. (1994)** Effects of leaf nutrient status on photosynthetic capacity in loblolly pine seedlings grown in elevated atmospheric CO₂. Tree Physiology 14:947-950

- Thomas S.M., Freemann J.C., Whitehead D., Adams J.A. (2000)** Seasonal soil-surface carbon fluxes from the root systems of young *Pinus radiata* trees growing at ambient and elevated CO₂ concentration. *Global Change Biology* 6:393-406
- Thomasius H. (1990)** Der Treibhauseffekt und seine Auswirkungen auf die Waldökologie und Forstwirtschaft. *Geographische Berichte* 135:105-118
- Thornley J.H.M., Cannel M.G.R. (1996)** Temperate forest response to carbon dioxide, temperature and nitrogen: a model analysis. *Plant, Cell and Environment* 19:1331-1348
- Tissue D.T., Oechel W.C. (1987)** Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated CO₂ and temperature in the Alaskan tundra. *Ecology* 68:401-410
- Tissue D.T., Thomas R.B., Strain B.R. (1993)** Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and rubisco in loblolly pine seedlings. *Plant, Cell and Environment* 16:859-865
- Tissue D.T., Thomas R.B., Strain B.R. (1997)** Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment* 20:1123-1134
- Tissue D.T., Griffin K.L., Ball J.T. (1999)** Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂. *Tree Physiology* 19:221-228
- Tjoelker M.G., Oleksyn J., Reich P.B. (2001)** Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q₁₀. *Global Change Biology* 7:223-230
- Turnbull C., Tissue D.T., Griffin K.L., Rogers G.N.D., Whitehead D. (1998)** Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO₂ concentration in *Pinus radiata* D. Don. is related to age of needles. *Plant, Cell and Environment* 21:1019-1028
- Uemura A., Ishida A., Nakano T., Terashima .I, Tanabe H., Matsumoto Y. (2000)** Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20:945-951
- Umweltbundesamt (2001)** Klimaschutz 2001 Tatsachen - Risiken- Handlungsmöglichkeiten.
- Untheim H. (1996)** Has site productivity changed? In: Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds) *Growth trends in European forests: Studies from 12 countries*. Springer, Berlin, pp 133-147
- van Bel A.J., Gamalei Y. (1992)** Ecophysiology of phloem loading in source leaves. *Plant, Cell and Environment* 15: 265-270
- van Bel A.J. (1993)** Strategies of phloem loading. *Annual Review of Plant Physiology* 44:253-281

- van Genuchten M.T. (1980)** Soil. Sci. Soc. Am. J. 44:892-898
- van Oosten J.J., Wilkins D., Besford R.T. (1994)** Regulation of the expression of photosynthetic nuclear genes by CO₂ is mimicked by regulation by carbohydrates: a mechanism for the acclimation of photosynthesis to high CO₂? Plant, Cell and Environment 17:913-923
- van Oosten J.J., Besford R.T. (1995)** Some relationships between the gas exchange, biochemistry and molecular biology of photosynthesis during leaf development of tomato plants after transfer to different carbon dioxide concentrations. Plant, Cell and Environment 18:1253-1266
- Vogel C.S., Curtis P.S. (1995)** Leaf gas exchange and nitrogen dynamics of N₂-fixing field-grown *Alnus glutinosa* under elevated atmospheric CO₂ concentration. Global Change Biology 1:55-61
- von Caemmerer S., Farquhar G.D. (1981)** Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153:376-387
- von Caemmerer S., Farquhar G.D. (1984)** Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced p(CO₂) on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. Planta 160:320-329
- von Schaeven A., Stitt M., Schmid R., Sonnewald U., Willmitzer L. (1990)** Expression of yeast-derived invertase in the cell wall of tobacco and *Arabidopsis* plants lead to accumulation on carbohydrate and inhibition of photosynthesis and strongly influence growth and phenotype of transgenic tobacco plants. EMBO J 9:3033-3043
- von Willert D.J., Matyssek R., Herppich W.B. (1995)** Experimentelle Pflanzenökologie. Grundlagen und Anwendungen. Thieme Verlag, Stuttgart, 344 S.
- Voß F. (2000)** Mechanistischer Ansatz zur Modellierung ökophysiologischer Teilprozesse in Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) Diplomarbeit FB Mathematik/Informatik, Universität Osnabrück, 157 S.
- Walz H. (1996)** Tragbares Photosynthese System HCM-1000 - Betriebsanleitung. Heinz Walz GmbH, Effeltrich
- Wang Y.P., Rey A., Jarvis P.G. (1998)** Carbon balance of young birch trees grown in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentrations. Global Change Biology 4:797-807
- Ward J.K., Strain B.R. (1999)** Elevated CO₂ studies: past, present and future. Tree Physiology 19:211-220
- Watson R.T., Noble I.R., Bolin B., Ravindranath N.H. (2000)** Land use, land use change, and forestry. Summary for Policymakers. A Special report of the Intergovernmental Panel of Climate Change. IPCC,

- Whitehead S.J., Caporn S.J., Press M.C. (1997)** Effects of elevated carbon dioxide, nitrogen and phosphorus on the growth and photosynthesis of two upland perennial. *New Phytologist* 135:201-211
- Wiedemann H. (1991)** Feinwurzeluntersuchungen in Buchenwaldökosystemen in Abhängigkeit vom Bodenchemismus. Dissertation Forstwiss. Fachbereich, Universität Göttingen, 292 S.
- Wigley T.M.L., Jones P.D., Raper S.C. (1997)** The observed global warming record: What does it tell us? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94:8314-20
- Will R.E., Ceulemans R. (1997)** Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis, respiration and carbohydrate status of coppice *Populus hybrids*. *Physiologia Plantarum* 100:933-939
- Wofsy S.C., Goulden M.L., Munger J.W., Fan, S.-M., Bakwin P.S., Daube B.C., Bassow S.L., Bazzaz F.H. (1993)** Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science* 260:1314-1317
- Wohlfahrt G., Bahn M., Horak I., Michaeler W., Rottmat K., Tappeiner U. (1999)** Interspecific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant, Cell and Environment* 22:1281-1296
- Wong C.S., Cowan I.R., Farquhar G.D. (1978)** Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:424-426
- Wong S.C., Kriedemann P.E., Farquhar G.D. (1992)** Carbon dioxide-nitrogen interaction on seedling growth of four species of eucalypt. *Australian Journal of Botany* 40:457-472
- Woodrow I.E., Berry J.A. (1988)** Enzymatic regulation of photosynthetic CO₂-fixation in C₃ plants. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 39:533-594
- Woodward F.I., Thompson G.B., McKee I.F. (1991)** The effect of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Annals of Botany* 67:23-38
- Wuehlisch G.v., Krusche D., Muhs H.J. (1956)** Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica* 44:343-346
- Wulff R.D., Alexander H.M. (1985)** Intraspecific variation in the response to CO₂ enrichment in seeds and seedlings of *Plantago lanceolata* L. *Oecologia* 66:458-460
- Wullschleger S.D., Norby R.J. (1992)** Respiratory cost of leaf growth and maintenance in white oak saplings exposed to atmospheric carbon dioxide enrichment. *Canadian Journal of Forest Research*. 22:1717-1721

- Wullschleger S.D., Norby R.J., Hendrix D.L. (1992)** Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology* 10:21-31
- Wullschleger S.D. (1993)** Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants: A retrospective analysis of the A/C_i-curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* 44:907-920
- Wullschleger S.D., Ziska L.H., Bunce J.A. (1994)** Respiratory responses of higher plants to atmospheric CO₂ enrichment. *Physiologia Plantarum* 90:221-229
- Wullschleger S.D., Norby R.J., Love J.C., Runck C. (1997)** Energetic costs of tissue construction in yellow-poplar and white oak trees exposed to long-term CO₂ enrichment. *Annals of Botany* 80:289-297
- Zeevart J., Creelmann R. (1988)** Metabolism and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 39:439-473
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., Martin F., Bottner P. (2000)** Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123:550-559
- Zhang J., Davies W.J. (1987)** ABA in roots and leaves of flooded pea plants. *J. Exp. Bot.* 38:649-659
- Ziegler-Jöns A., Selinger H. (1987)** Calculation of leaf photosynthetic parameters from light-response curves for ecophysiological applications. *Planta* 171:412-415
- Ziegler H., Denffer D.v., Ehrendorfer F., Mägdefrau K. (1978)** *Lehrbuch der Botanik*. Fischer, Stuttgart
- Zimmermann M. (1957)** Translocation of organic substances in tress. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiology* 32:288-291
- Zingg (1996)** Diameter and basal area increment in permanent growth and yield plots in Switzerland. In: Spiecker H, Mielikäinen K, Köhl M, Skovsgaard JP (eds) *Growth trends in European forests: studies from 12 countries* Springer, Berlin, pp 239-265
- Ziska L.H., Hogan K.P., Smith A.P., Drake B.G. (1991)** Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-term exposure to elevated carbon dioxide. *Oecologia* 86:383-389

Anhang A

A.1 Verwendete Symbole und Bedeutungen

Tab. A.1: Liste der verwendeten Symbole und Bedeutungen

<i>Symbol</i>	Bedeutung	Einheit
ALVPD	Wasserdampfdruckdefizit zwischen Blatt und Luft (air to leaf vapor pressure deficit)	[kPa]
A_c	RuBP gesättigte Carboxylierungsrate der Nettophotosynthese	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_j	RuBP limitierte Rate der Nettophotosynthese	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_{max}	Nettophotosynthese bei CO ₂ - und Lichtsättigung	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_n	Nettophotosyntheserate	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_{n350}	Nettophotosynthese bei C_a von 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_{n700}	Nettophotosynthese bei C_a von 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
A_{opt}	Nettophotosynthese bei Optimumtemperatur T_{opt}	$[\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}]$
ATP	Adenosintriphosphat	
ΔB	Biomassenänderung	$[\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}]$
BSD	basaler Stammdurchmesser	[mm]
C, C_M	Kohlenstoffgehalt pro Masseneinheit	[%] oder $[\text{mg g}^{-1}]$
Fortsetzung		

<i>Symbol</i>	Bedeutung	Einheit
C_a	atmosphärische CO ₂ -Konzentration	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
C_e	CO ₂ -Konzentration vor Eintritt in die Messküvette	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
C_i	interzelluläre CO ₂ -Konzentration	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
C_o	CO ₂ -Konzentration nach Austritt aus der Messküvette	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
C_3	C ₃ -Weg der Photosynthese	
C_4	C ₄ -Weg der Photosynthese	
C/N	Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis	[g g ⁻¹]
DBH	Brusthöhendurchmesser in 1.3 m Höhe (diameter at breast height)	[cm]
e_{sat}	Wassersättigungsdampfdruck	[kPa]
e_a	aktueller Wasserdampfpartialdruck	[kPa]
J_{CO_2}	CO ₂ -Gaswechsel auf Bestandesebene (NEF)	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
J_{vCO_2}	Durchflussmenge für CO ₂	[m ³ s ⁻¹]
J_v	Durchflussmenge für Luft	[m ³ s ⁻¹]
J_{max}	maximale Elektronentransportrate	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
H_a	Aktivierungsenergie	[kJ mol ⁻¹]
H_d	Deaktivierungsenergie	[kJ mol ⁻¹]
$K_{c(298)}$	Michaelis-Menten-Konstante für die Carboxylierung durch RuBisCO	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
$K_{o(298)}$	Michaelis-Menten-Konstante für die Oxygenierung durch RuBisCO	[mmol mol ⁻¹]
k_{opt}	Wert bei Optimumtemperatur T_{opt}	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
k_T	Wert bei der Temperatur T^*	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
L	Grundfläche	[m ⁻²]
LAI	Blattflächenindex (leaf area index)	[m ² m ⁻²]
LK	Lichtkompensationspunkt eines Blattes	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
$LK_{Bestand}$	Lichtkompensationspunkt eines Bestandes	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
LMA	Blattmasse pro Blattflächeneinheit (leaf mass per area)	[g m ⁻²]
LT	laufendender Tag des Jahres	
n	Anzahl	
Fortsetzung		

<i>Symbol</i>	Bedeutung	Einheit
N	Stickstoffgehalt	[%]
N_a	Blattstickstoffgehalt (N) pro Blattflächeneinheit (nitrogen per leaf area)	$[g\ m^{-2}]$
N_m	Blattstickstoffgehalt (N) pro Masseneinheit (nitrogen per leaf mass)	$[mg\ g^{-1}]$
NC	nicht-strukturegebundene Kohlenhydrate non-structural carbohydrates	$[mg\ g^{-1}]$
NEF	CO ₂ -Gaswechselraten auf Bestandesebene (net ecosystem CO ₂ -flux)	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
NEF_{max}	maximaler CO ₂ -Bestandesgaswechsel	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
NPP	Nettoprimärproduktion	$[g\ m^{-2}\ a^{-1}]$
O_i	interzelluläre Sauerstoffkonzentration	$[mmol\ mol^{-1}]$
P	Signifikanzniveau	
P_0	Luftdruck bei Standardbedingungen	[Pa]
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung gemessen zwischen 400-700 nm	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
PEI	phänologischer Entwicklungsindex	[%]
PPFD	photosynthetisch aktive Photonenflussdichte (photosynthetic photon flux density)	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
Q_{10}	Temperaturkoeffizient für die Reaktions- geschwindigkeit bei 10 °C Erhöhung	
R	allgemeine Gaskonstante	$[J\ K^{-1}\ mol^{-1}]$
R_d	mitochondriale Dunkelatmung pro Flächen- bzw. Masseneinheit	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$ $[\mu mol\ g^{-1}\ s^{-1}]$
R_i	mitochondriale Atmung bei Licht	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
$R_{d\ Blatt}$	mitochondriale Dunkelatmung der Blätter pro Flächen- bzw. Masseneinheit	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$ $[\mu mol\ g^{-1}\ s^{-1}]$
$R_{d\ Boden}$	autotrophe und heterotrophe Bodenatmung	$[\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}]$
$R_{d\ Stamm}$	Atmung von Stammsegmenten	$[nmol\ g^{-1}\ s^{-1}]$
rH	relative Luftfeuchtigkeit	[%]
R/S	Wurzel/Spross-Verhältnis (root shoot ratio)	

Fortsetzung

<i>Symbol</i>	Bedeutung	Einheit
RuBisCO	Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase	
RuBP	Ribulose-1,5-Bisphosphat	
ΔS	Entropieterm	[J K ⁻¹ mol ⁻¹]
SD	Standardabweichung	
SLA	Blattfläche pro Blattmasseneinheit (specific leaf area)	[cm ² g ⁻¹]
T	Temperatur	[°C oder K]
T_{Blatt}	Blatttemperatur	[°C oder K]
T_{Boden}	Bodentemperatur	[°C oder K]
T_{cuv}	Temperatur in der Messküvette	[°C oder K]
T_{dp}	Taupunkttemperatur	[°C oder K]
T_0	Parameter des Jarvis-Modells: Temperaturabhängigkeit	[°C oder K]
T_{opt}	Temperaturoptimum von A_n	[°C oder K]
T_{Stamm}	Temperatur eines Stammsegmentes	[°C oder K]
TM	Trockenmasse	[g]
TNC	nicht-strukturegebundenen Kohlenhydrate total non-structural carbohydrates	[mg g ⁻¹]
u_e	molarer Luftstrom in die Küvette hinein	[μmol s ⁻¹]
u_o	molarer Luftstrom aus der Küvette heraus	[μmol s ⁻¹]
V_{cmax}	maximale Carboxylierungsrate	[μmol m ⁻² s ⁻¹]
VPD	Wasserdampfdruckdefizit (vapor pressure deficit)	[kPa]
w_e	H ₂ O-Konz. der in die Küvette hineinströmenden Luft	[μmol mol ⁻¹]
w_i	H ₂ O-Konzentration in den Interzellularen	[μmol mol ⁻¹]
w_{ice}	H ₂ O-Konz. bei Taupunkttemperatur der Kältefalle (2°C)	[μmol mol ⁻¹]
w_k	H ₂ O-Konzentration in der Küvette	[μmol mol ⁻¹]
w_o	H ₂ O-Konz. der aus der Küvette herausströmenden Luft	[μmol mol ⁻¹]
WUE	Wassernutzungseffizienz des Bestandes (water use efficiency)	[gTM kg ⁻¹ H ₂ O]
$\bar{x}$	arithmetischer Mittelwert	
α	Elektronennutzungseffizienz (Smith-Modell)	[mol Elektronen mol ⁻¹ Photonen]

Fortsetzung

Symbol	Bedeutung	Einheit
Γ	CO ₂ -Kompensationspunkt von A _n	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
Γ^*	CO ₂ -Kompensationspunkt von A _n in Abwesenheit der mitochondrialen Atmung	[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]
θ	Elektronennutzungseffizienz (Farquhar-Modell)	[mol Elektronen mol ⁻¹ Photonen]
θ_b	Bodenwassergehalt	[Vol.%]
Φ	Quantenausbeute der Nettophotosynthese	[$\mu\text{mol CO}_2$ mol ⁻¹ PPFD]
Φ_{Bestand}	Quantennutzungseffizienz eines Bestandes	[$\mu\text{mol CO}_2$ mol ⁻¹ PPFD]
Ψ	Bodensaugspannung	[pF $\cong$ log cm WS $\cong$ MPa]

Tab. A.2: Umrechnungen

$1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 0.0044 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 1.58 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$
$1 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 18.016 \mu\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 0.649 \text{ mg H}_2\text{O dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$
$1 \text{ mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O} = 2.443 \text{ g CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$
$1 \text{ g org TM m}^{-2} = 10^{-2} \text{ t ha}^{-1}$
$1 \text{ g org TM} \approx 0.46 \text{ g C} \approx 1.68 \text{ g CO}_2$

Tab. A.3: Vorzeichen für Zehnerpotenzen

Vorzeichen	Bedeutung	Faktor
G	giga	10 ⁹
M	mega	10 ⁶
k	kilo	10 ³
h	hekto	10 ²
d	deci	10 ⁻¹
c	centi	10 ⁻²
m	milli	10 ⁻³
μ	mikro	10 ⁻⁶
n	nano	10 ⁻⁹

A.2 Messreihe CO₂-Konzentration in Berlin Dahlem

Tab. A.4: Meßreihe der atmosphärischen CO₂-Konzentration in Berlin -Dahlem (52°28'N, 13°18'O, 55 m über NN) in 4 m Höhe über der Bodenoberfläche von Februar 1992 bis Dezember 1999. Die Monatsmittelwerte ($\bar{x}$) wurden aus Tagesmittelwerten berechnet, die aus kontinuierlichen Messungen in 180 Sekunden-Intervallen gewonnen wurden.

Jahr	Monat	CO ₂ [μmol mol ⁻¹]		Meß- tage	Jahres- mittel		Jahr	Monat	CO ₂ [μmol mol ⁻¹]		Meß- tage	Jahres- mittel	
		$\bar{x}$	SD		$\bar{x}$	SD			$\bar{x}$	SD		$\bar{x}$	SD
1992	Jan	-	-	-	366	± 7	1996	Jan	390	± 7	23	384	± 8
	Feb	373	± 7	11				Feb	390	± 9	25		
	Mrz	372	± 9	24				Mrz	388	± 9	28		
	Apr	373	± 6	30				Apr	390	± 10	20		
	Mai	369	± 6	29				Mai	374	± 8	30		
	Jun	360	± 5	27				Jun	378	± 6	21		
	Jul	363	± 6	29				Jul	374	± 5	29		
	Aug	357	± 5	27				Aug	383	± 7	23		
	Sep	360	± 8	17				Sep	374	± 7	29		
	Okt	361	± 7	25				Okt	385	± 8	20		
	Nov	361	± 8	27				Nov	389	± 9	27		
	Dez	376	± 15	29				Dez	398	± 11	22		
1993	Jan	367	± 17	31	367	± 9	1997	Jan	397	± 11	23	383	± 12
	Feb	377	± 16	26				Feb	380	± 12	27		
	Mrz	367	± 11	25				Mrz	374	± 7	23		
	Apr	364	± 7	27				Apr	372	± 5	30		
	Mai	364	± 5	28				Mai	372	± 4	26		
	Jun	360	± 6	30				Jun	369	± 5	29		
	Jul	357	± 7	30				Jul	372	± 8	30		
	Aug	357	± 7	30				Aug	384	± 9	27		
	Sep	360	± 8	27				Sep	382	± 10	23		
	Okt	373	± 11	31				Okt	388	± 13	27		
	Nov	390	± 12	27				Nov	403	± 14	26		
	Dez	371	± 10	24				Dez	400	± 10	18		
1994	Jan	382	± 11	28	369	± 14	1998	Jan	407	± 9	26	394	± 10
	Feb	399	± 10	23				Feb	412	± 7	28		
	Mrz	383	± 12	23				Mrz	392	± 9	29		
	Apr	372	± 11	24				Apr	403	± 7	30		
	Mai	358	± 5	31				Mai	395	± 5	24		
	Jun	351	± 9	30				Jun	385	± 8	24		
	Jul	352	± 6	29				Jul	379	± 4	27		
	Aug	356	± 9	23				Aug	381	± 7	21		
	Sep	360	± 12	28				Sep	390	± 7	15		
	Okt	369	± 13	29				Okt	388	± 5	28		
	Nov	372	± 10	28				Nov	398	± 9	19		
	Dez	369	± 8	28				Dez	398	± 10	28		
1995	Jan	372	± 9	25	371	± 10	1999	Jan	403	± 12	30	396	± 5
	Feb	369	± 5	25				Feb	390	± 10	27		
	Mrz	369	± 6	28				Mrz	400	± 11	29		
	Apr	365	± 3	28				Apr	398	± 8	29		
	Mai	363	± 5	24				Mai	392	± 6	30		
	Jun	363	± 5	26				Jun	393	± 4	29		
	Jul	363	± 5	21				Jul	388	± 6	27		
	Aug	361	± 7	29				Aug	389	± 8	26		
	Sep	370	± 8	27				Sep	396	± 8	27		
	Okt	381	± 9	8				Okt	396	± 8	31		
	Nov	386	± 12	19				Nov	406	± 7	23		
	Dez	391	± 8	25				Dez	396	± 10	31		

A.3 Eingabeparameter des FORSTFLUX-Modells

Tab. A.5: Eingabeparameter des FORSTFLUX-Modells zur Modellierung des CO₂/H₂O-Gaswechsels für einen Buchenbestand bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂.

Parameter		350	700	Einheit	Referenz
		[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]			
Latitude		52.28		°	-
Solar noon		12: 00		-	-
P_a		1.00		kPa	-
SoilAlbedo		0.12		-	-
Schichten	n	6	6	-	Abb.3.24
LAI	LAI	3.900	6.236	-	Abb.3.24
Baumhöhe	h	0.58	0.96	m	Tab. 3.5
Phänologie	c_0	86.29	90.19	-	Gl. 2.11, Abb. 3.45
	c_1	-3.5E11	-3.0E11	-	Gl. 2.11, Abb. 3.45
	c_2	-0.313	-0.386	-	Gl. 2.11, Abb. 3.45
	c_3	20771	114308340	-	Gl. 2.11, Abb. 3.45
	f_1	-0.182	-0.172	-	Gl. 2.12, Abb. 3.48
	f_2	-308	-312	-	Gl. 2.12, Abb. 3.48
Photo- synthese	V_{cmax}	30.53	30.73	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72, Tab. 3.16 (1993)
	J_{max}	45.05	48.07	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72, Tab. 3.16(1993)
	R_i	0.9	1.1	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Tab. 3.29
	α	0.26	0.27	$\frac{\text{mol e}}{\text{mol Photonen}}$	Tab. 3.27
Stickstoff- abhängig- keiten	$a(V_{cmax})$	32.62	37.35	$\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72A
	$b(V_{cmax})$	-0.46	-4.37	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72A
	$a(J_{max})$	55.64	66.10	$\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72B
	$b(J_{max})$	-22.3	-14.4	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.72B
	$a(R_i)$	1.04	0.88	$\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$	4
	$b(R_i)$	-0.06	0.44	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	4
	$a(\alpha)$	0.106	0.106	m g^{-1}	4
	$b(\alpha)$	0.145	0.145	-	4
Bestandes- struktur	$a(LMA)$	-8.51	-8.21	g m^{-2}	Abb. 3.33 A
	$b(LMA)$	67.68	78.09	g m^{-2}	Abb. 3.33 A
	$a(N_{aLMA})$	0.0192	0.0173	g m^{-2}	Abb. 3.38 B
	$b(N_{aLMA})$	0.0	0.0	g m^{-2}	Abb. 3.38 B
	$a(SLA)$	-37.04	33.8	cm^2g^{-1}	Forstreuter (1995)
	$b(SLA)$	142.0	117.0	cm^2g^{-1}	Forstreuter (1995)
	$c_0(N_{aSLA})$	67.50	62.98	g m^{-2}	$N_{aSLA} = c_0SLA^{-c_1}$ (4)
	$c_1(N_{aSLA})$	-0.80	-0.80	g m^{-2}	$N_{aSLA} = c_0SLA^{-c_1}$ (4)

	Parameter	350 [$\mu\text{mol mol}^{-1}$]	700 [$\mu\text{mol mol}^{-1}$]	Einheit	Referenz
Jarvis- Modell	g_{svpd1}	10.0	10.0	hPa	Gl. 2.48
	g_{svpd2}	55.00	59.29	hPa	Gl. 2.48
	g_{sPPFD0}	5.4	5.7	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Gl. 2.47
	j_b	630.8	360.4	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	Gl. 2.49
	g_{sn1s}	0.95	0.94	g m^{-2}	Tab. 3.16, Gl. 2.52
	g_{sn2}	1.89	1.88	g m^{-2}	Abb. 3.39, Gl. 2.52
	g_{sref}	47.75	50.3	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Tab. 3.31, Gl. 2.46
	g_{min}	5.0	5.0	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Tab.3.31, Gl. 2.46
Ball-Berry- Modell	g_1	5.7	6.0	-	Tab. 3.33, Abb. 3.79
	g_0	3.4	4.9	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Tab. 3.33, Abb. 3.79
Ball-Berry- Modell nach Leuning	g_1	4.4	4.5	-	Tab. 3.33, Abb. 3.80
	g_0	2.8	4.6	$\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Tab. 3.33, Abb. 3.80
	d_0	1.2	1.2	kPa	Tab. 3.33, Abb. 3.80
Respiration	R_{d15}	0.22	0.22	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.81
	$exp(R_d)$	0.083	0.083	-	Abb. 3.81
	TM_{holz}	17.73	34.98	g Baum^{-1}	Tab. 3.2
	trees	25	25	-	Tab. 3.2
	$R_{dStamm15}$	0.355	0.355	$\text{nmol g}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.82
	$exp(R_{dStamm})$	0.058	0.058	-	Abb. 3.82
	$R_{dBoden15}$	2.59	3.48	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Abb. 3.92
	$exp(R_{dBoden})$	0.073	0.073	-	Abb.3.92
Temperatur- abhängig- keiten	$H_a(V_{cmax})$	45.036	38.218	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$H_d(V_{cmax})$	250	250	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$S(V_{cmax})$	803.4	798.5	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$H_a(J_{max})$	32.064	44.965	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$H_d(J_{max})$	250	250	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$S(J_{max})$	805.7	809.4	kJ mol^{-1}	Abb. 3.71
	$H_a(R_d)$	26.904	27.771	kJ mol^{-1}	4
	$H_a(K_c)$	59.500	59.500	kJ mol^{-1}	2
	$H_a(K_o)$	35.900	35.900	kJ mol^{-1}	2
RuBisCO	$H_a(\tau)$	-28.990	-28.990	kJ mol^{-1}	1
	K_c	404	404	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	3
	K_o	248	248	mmol mol^{-1}	3
	τ	2710	2710	-	1
[CO ₂]	C	350	700	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	-
[O ₂]	O	210	210	mmol mol^{-1}	-

Parameter		350	700	Einheit	Referenz
		[$\mu\text{mol mol}^{-1}$]			
Absorption		in allen Schichten 0.8		-	4
Reflektion		in allen Schichten 0.1		-	4
Transmission		in allen Schichten 0.1		-	4
Absorpt. SW		in allen Schichten 0.6		-	4
Reflekt. SW		in allen Schichten 0.3		-	4
Transm. SW		in allen Schichten 0.1		-	4
Absorpt. IR		in allen Schichten 0.97		-	4
LAI	S6	0.200	0.240	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
	S5	0.336	0.416	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
	S4	0.560	0.852	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
	S3	1.160	2.048	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
	S2	1.280	2.168	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
	S1	0.364	0.516	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	Abb. 3.24
Blattwinkel- stellung	S6		40	°	4
	S5		35	°	4
	S4		30	°	4
	S3		25	°	4
	S2		20	°	4
	S1		15	°	4
Blattklumpung		in allen Schichten 1.0		-	4
lebende Blätter		in allen Schichten 1.0		-	4
Blattbreite		in allen Schichten 3.0		cm	4
SAI	S6	0.008	0.011	-	4
	S5	0.013	0.019	-	4
	S4	0.021	0.040	-	4
	S3	0.045	0.095	-	4
	S2	0.049	0.101	-	4
	S1	0.014	0.024	-	4
Astwinkel- stellung	S6		80	°	4
	S5		65	°	4
	S4		50	°	4
	S3		35	°	4
	S2		20	°	4
	S1		1520	°	4
Astklumpung		in allen Schichten 1.0		-	4

¹JORDAN & OGREN (1984), ²BADGER & COLLATZ (1997), ³VON CAEMMERER et al. (1994),

⁴Daten nicht dargestellt