UNIVERSITÉ DE GENÈVE

Archive ouverte UNIGE
https://archive-ouverte.unige.ch

Chapitre de livre | 2001 | Published version | Open Access

This is the published version of the publication, made available in accordance with the publisher's policy.

Kohlenstoffflüsse und Biomasseproduktion

Egli, Philipp; Spinnler, Dieter; Hagedorn, Frank; Maurer, Stefan; Siegwolf, Rolf; Landolt, Werner; Clark, Alexander; Strasser, Reto; Körner, Christian

How to cite

EGLI, Philipp et al. Kohlenstoffflüsse und Biomasseproduktion. In: Wald und CO_2 : Ergebnisse eines ökologischen Modellversuchs. Brunold, Christian ; Balsiger, Philipp W. ; Bucher, Jürg B. & Brunold, Christian (Ed.). Bern : P. Haupt, 2001. p. 97–116.

This publication URL: https://archive-ouverte.unige.ch/unige:169667

© This document is protected by copyright. Please refer to copyright holder(s) for terms of use.

Kohlenstoffflüsse und Biomasseproduktion

Philipp Egli[1], Dieter Spinnler[2], Frank Hagedorn[1], Stefan Maurer, Rolf Siegwolf[3], Werner Landolt[1], Alexander Clark[4], Reto Strasser[4], Christian Körner[2]

[1] Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, CH-8903 Birmensdorf;
E-mail: philipp.egli@wsl.ch, frank.hagedorn@wsl.ch, werner.landolt@wsl.ch

[2] Botanisches Institut der Universität Basel, Schönbeinstrasse 6, CH-4056 Basel;
E-mail: Dieter.Spinnler@ubaclu.unibas.ch; ch.koerner@unibas.ch

[3] Paul Scherrer Institut, CH-5232 Villigen-PSI; e-mail: Rolf.Siegwolf@psi.ch

[4] Bioenergetisches Labor, Universität Genf, CH-1254 Jussy-Lullier;
E-mail: Alex.Clark@bioen.unige.ch; strasser@uni2a.unige.ch

Abstract

Wie werden sich erhöhte atmosphärische Kohlendioxid (CO_2)-Konzentrationen und gesteigerte Stickstoffeinträge (N-Einträge) auf unsere Wälder auswirken? Bei verdoppeltem CO_2-Angebot konnte eine deutliche Ankurbelung der Biomasseproduktion in den Modellökosystemen auf dem nährstoffreichen kalkhaltigen Boden festgestellt werden, während die Systeme auf dem «ärmeren» sauren Boden nur schwach reagierten. Die N-Düngung wirkte umgekehrt: Wachstumsstimulation auf dem sauren, kein Effekt dagegen auf dem kalkhaltigen Boden. Eine höhere CO_2-Konzentration und N-Düngung veränderten den Kohlenstoffgehalt des Bodens nur wenig.

Diese Ergebnisse sprechen dafür, dass die Auswirkungen der zu erwartenden Umweltveränderungen je nach Bodenverhältnissen ganz unterschiedlich ausfallen werden. Es ist fraglich, ob die Kohlenstoffbindung im Ökosystem nachhaltig gesteigert wird, denn die beschleunigte Bestandesentwicklung kann mit kürzeren Lebenszeiten der Pflanzen und verkürzter Umtriebszeit des Bodenkohlenstoffs verknüpft sein (die CO_2-Erhöhung steigerte die Bodenatmung). Das Ökosystem würde den Kohlenstoff somit rascher wieder an die Atmosphäre zurückgeben.

Keywords: Atmung, Assimilation, Biodiversität, Biomasse, Bodenatmung, Bodenkohlenstoff, Dissimilation, Humus, Isotope, Ökosystem, Photosynthese, Stärke, Stoffkreisläufe, Umweltveränderungen, Wachstum, Zersetzer

1 Der Kreislauf des Kohlenstoffs (C)

Der Kohlenstoffkreislauf der Erde hat seinen Ursprung in den Lebensprozessen von Organismen, welche durch vielfältige Wechselbeziehungen untereinander (z.B. Nahrungsnetz) und mit der unbelebten Umwelt funktionell verflochten sind. Räumlich abgrenzbare Einheiten solcher Netzwerke werden als Ökosysteme bezeichnet. Sie bilden in ihrer Gesamtheit die Biosphäre der Erde. Ein Ökosystem kann bis zu einem gewissen Grad selbständig funktionieren, ist aber stets auf die Energie des Sonnenlichts angewiesen. Es enthält in der Regel drei biologische Komponenten: Primärproduzenten (Pflanzen), Verbraucher (Tiere) und Zersetzer (*Mikroorganismen* = Pilze und Bakterien, Abb. 1).

Die grünen Pflanzen sind *autotroph*. Das heisst, sie können die auf die Erde eintreffende Strahlungsenergie der Sonne in chemische Energie umwandeln und diese Energie damit für sich selbst und für die Verbraucher und Zersetzer, die *heterotrophen* Organismen, verfügbar machen. In diesem komplizierten biochemischen Prozess, der Photosynthese oder *Assimilation*, wird die Strahlungsenergie mittels speziellen Pigmenten (Blattgrün = Chlorophylle u.a.) von den Blättern «eingefangen» und zum Aufbau von energiereichen organischen Molekülen (CH_2O) aus anorganischem Kohlendioxid (CO_2)

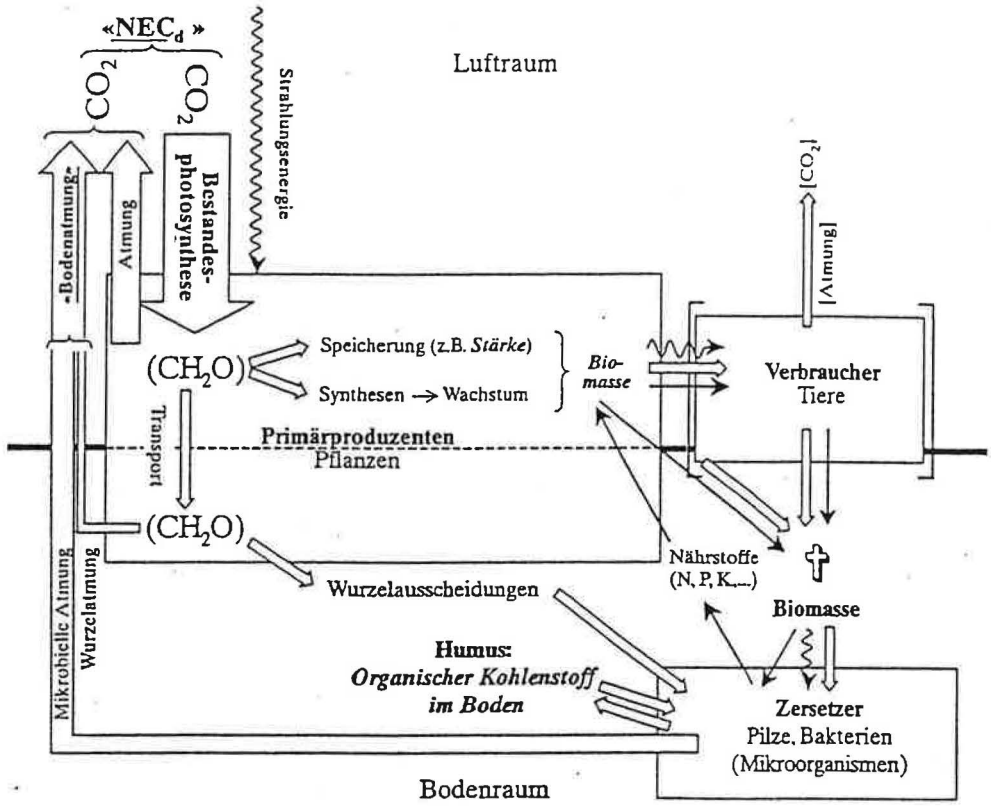

Abb. 1: Schema der Kohlenstoff- (weisse Blockpfeile), Nährstoff- (schwarze Pfeile), und Energieflüsse (gewellte Pfeile) in einem Ökosystem. Der Kohlenstofffluss ist ein Kreislauf zwischen Ökosystem und Atmosphäre, während die Nährstoffe vorwiegend innerhalb des Ökosystems zirkulieren – beide Kreisläufe sind eng miteinander verknüpft! Die Pflanzen binden photosynthetisch das Kohlendioxid (CO_2) aus der Luft in energiereichen Kohlenhydraten (CH_2O), den Ausgangsstoffen für weitere Synthesen und die pflanzeneigene Atmung. Die Verbraucher (eingeklammert, da im Versuch «ICAT-Birmensdorf» wenig untersucht) und Zersetzer leben von diesen kohlenstoffhaltigen Syntheseprodukten. Sie sind die Grundbaustoffe für ihre Körpermasse und liefern über die Atmung Energie für den Stoffwechsel. Bei der Atmung werden die organischen C-Verbindungen wieder in anorganisches CO_2 zerlegt, welches in die Atmosphäre zurückgelangt – der C-Kreislauf schliesst sich. Die Zersetzer im Boden setzen dabei die in der abgestorbenen Biomasse gebundenen Nährstoffe wieder frei (Mineralisierung). Nur schwer abbaubare organische Substanzen können als stabile Humusformen sehr lange im Boden bleiben. In diesem Beitrag werden die Wirkungen von erhöhter CO_2-Konzentration und N-Düngung auf C-Flüsse (unterstrichen: im Versuch gemessene Flüsse) und wichtige C-*Pools* (*kursiv*) erläutert; «NEC$_d$»: Netto-CO_2-Fluss zwischen Ökosystem und Atmosphäre während des Tages.

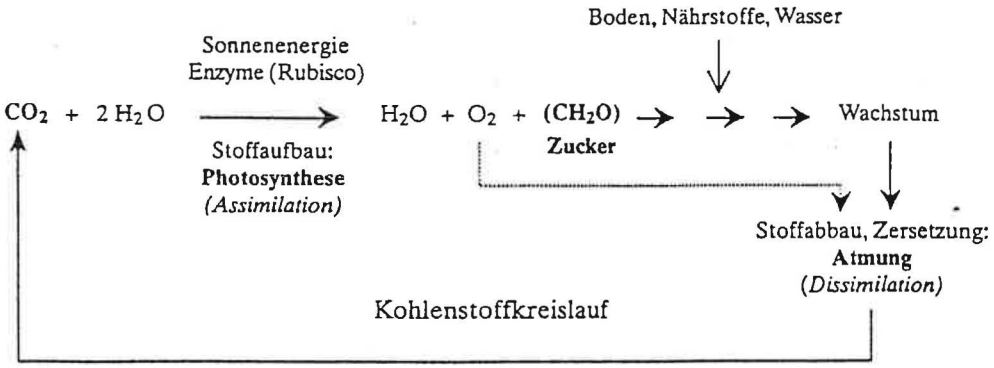

Abb. 2: Chemische Gleichung der Photosynthese und vereinfachtes Flussdiagramm des Kohlenstoffs (C) und des Sauerstoffs (O_2). Die Photosynthese entzieht der Atmosphäre Kohlendioxid (CO_2) und baut damit organische Substanzen auf. Dabei wird Sauerstoff freigesetzt und an die Atmosphäre abgegeben. Die Atmung ist die Umkehrung der Photosynthesereaktion. Sie entzieht der Atmosphäre Sauerstoff und zersetzt damit organische Substanzen. Das dabei freigesetzte CO_2 gelangt wieder zurück in die Atmosphäre. Der Kohlenstoff- und der Sauerstoffkreislauf zwischen Ökosystem und Atmosphäre ergeben sich also aus dem Wechselspiel zwischen Photosynthese und Atmung. Der Kohlenstoffkreislauf ist in der Abbildung 1 detailliert dargestellt.

aus der Luft sowie Wasser (H_2O) aus dem Boden verwendet. Zucker (Kohlenhydrate) sind die primären Photosyntheseprodukte (Assimilate). Daneben wird auch Sauerstoff (O_2) gebildet und an die Luft abgegeben (Abb. 2):

Weniger als 0,1 % der pro Jahr auf die Erde fallenden Strahlungsenergie der Sonne wird auf diesem Weg in chemische Energie umgewandelt. Trotzdem ist die photosynthetische Energietransformation der grundlegende energieliefernde Prozess der Biosphäre.

Die Pflanzen verwenden die primären Assimilate nur zum Teil als Ausgangsstoffe für ihr Wachstum – ein beträchtlicher Teil kann nicht sofort im Stoffwechsel weiterverarbeitet werden (also z.B. in Wachstumsprozesse eingeschleust werden), sondern muss zunächst in geeigneter Form (z.B. als Stärke) in der Zelle zwischengespeichert werden. *Wachstum*, das Endergebnis der photosynthetischen Aktivität, erfordert nicht nur die Ressource Kohlenstoff: Erst in Kombination mit Wasser und *Nährstoffen* (Stickstoff (N), Phosphor (P), Kalium (K) etc.), welche über die Wurzeln vom Boden aufgenommen werden, bildet sich als Produkt vieler biochemischer Synthesen schliesslich der Pflanzenkörper. Kohlenstoff- und Nährstoffkreislauf sind also eng miteinander verknüpft (Abb. 1). Näheres dazu findet sich z.B. im Lehrbuch von LARCHER 1994.

Selbstverständlich verbrauchen die Pflanzen wie alle lebenden Organismen *Energie* für ihren Stoffwechsel: Ungefähr $^1/_3$ der assimilierten organischen Substanz wird von den Pflanzen selbst unter Freisetzung der in ihr gespeicherten Energie wieder veratmet. Der Rest dient den Heterotrophen als Lebensgrundlage: «Brennstoff» zur Energiegewinnung in der Atmung und Grundstoffe zum Aufbau der Körpermasse. Die Atmung entspricht der Umkehrung der Photosynthesereaktion. Mit dem Sauerstoff aus der Luft werden organische Substanzen kontrolliert verbrannt (oxidiert), wobei deren Kohlenstoffketten zerlegt und als CO_2 schliesslich zurück in die Luft gelangen (Dissimilation) – der Kohlenstoff- und der Sauerstoffkreislauf schliessen sich (siehe Abb. 2). Die dabei freigesetzte Energie wird zum Aufbau von energiereichen Molekülen verwendet, die als Treibstoff für den Stoffwechsel dienen. Neben dieser sauerstoffverbrauchenden (aeroben) Dissimilation gibt es verschiede-

ne Gärungsprozesse (z.B. alkoholische Gärung) als sauerstoffunabhängige (anaerobe) Formen der Dissimilation. Solche Gärungen sind für viele Mikroorganismen von Bedeutung.

Abbildung 1 weist auf die wesentliche Rolle der Böden im C-Kreislauf hin. Es tauchen darin die Begriffe «Humus» und «organischer Bodenkohlenstoff» auf – was ist darunter zu verstehen? Die obersten Schichten eines Bodens bestehen zu einem grossen Teil aus toten (Tier-) und Pflanzenresten wie Streu und abgestorbenen Wurzeln. Die Zersetzer wandeln diese ständig nachgelieferten organischen Abfälle allmählich in Humusstoffe um, welche die Bodentiere (z.B. Regenwürmer) mit den mineralischen Bestandteilen des Bodens vermischen. Die Krümel eines Boden sind also ein Gemisch aus Zersetzungsprodukten kohlenstoffhaltiger pflanzlicher (und tierischer) Abfälle, dem *Humus*, und mineralischen Stoffen (wie Kalk, Tonmineralien, Silikate), welche durch Verwitterung aus dem Gesteinsuntergrund freigesetzt werden. Den im Humus gebundenen Kohlenstoff werden wir in der Folge als *organischen Bodenkohlenstoff* bezeichnen.

Die Zersetzer bauen einen beträchtlichen Teil des Humus über mehrere Zwischenstufen ab (mikrobielle Atmung), so dass der darin festgelegte Kohlenstoff allmählich wieder als CO_2 in die Atmosphäre zurückgelangt. Daneben entstehen aber auch stabile, d.h. nicht weiter zersetzbare Humusformen. Der darin gebundene Kohlenstoff wird dem C-Kreislauf über lange Zeit entzogen – Kohlenstoff in Böden ist bis zu 10 000 Jahre alt. Langfristige Verschiebungen im Gleichgewicht zwischen der Festlegung von abgestorbener Biomasse und der Abgabe von CO_2 aus Böden können Folgen für den globalen C-Kreislauf haben – im Bodenhumus sind über 70% des Kohlenstoffs der Landökosysteme gespeichert (SCHIMEL 1995). Es ist allerdings umstritten, ob Böden auf der globalen Ebene CO_2-Senken sind, also dem vom Menschen ausgehenden Anstieg des CO_2-Gehalts in der Luft entgegenwirken, indem sie vermehrt CO_2 aufnehmen. Dies experimentell zu überprüfen ist sehr schwierig – dazu wären kostspielige Langzeitexperimente mit natürlicher Vegetation erforderlich. Da mit vergleichsweise geringem Aufwand verbunden, beschränkten sich die Biologen stattdessen bisher meistens auf Kurzzeit-Topfversuche mit Jungpflanzen. Es zeigt sich aber immer deutlicher, dass solche simplen Testsysteme – fruchtbare Topferde anstelle von natürlichem Boden, keine Konkurrenz zwischen den Pflanzen, «Babybäume» im Keimlingsstadium – kaum für Prognosen für das Geschehen in der wirklichen Welt herangezogen werden können (LOEHLE 1995).

Die in Abbildung 1 illustrierten Zusammenhänge können unmöglich in einem Topfexperiment untersucht werden – sie gelten aber grundsätzlich auch für die Modellökosysteme des Projekts «ICAT-Birmensdorf». Diese können natürlich nicht den «Schweizer Wald» abbilden, sondern dienen in kontrolliertem Rahmen dem Studium von grundsätzlichen Prozessen im Ökosystem. Es war das Ziel, CO_2-Wirkungen auf Waldbäume nicht nur für ein bestimmtes Fallbeispiel durchzuspielen, sondern die Abhängigkeit dieser Einflüsse von wichtigen Rahmenbedingungen – hier Bodentyp und Stickstoffeintrag – möglichst realitätsnah zu untersuchen.

Wie reagierten die C-Flüsse und C-*Pools* sowie der Nährstoff- und Wasserkreislauf in den Modellökosystemen auf die verschiedenen Behandlungen? Veränderungen wären ein deutliches Indiz dafür, dass erhöhter atmosphärischer CO_2-Gehalt und gesteigerter N-Eintrag die fundamentalen Stoffkreisläufe in unseren Wäldern verändern können. Bisher ist nicht klar, in welchem Ausmass dies tatsächlich stattfinden wird. Warum könnte die CO_2-Erhöhung diese Kreisläufe überhaupt beeinflussen? CO_2 ist ein limitierender Faktor der Photosynthese: Wird die CO_2-Konzentration in der Luft erhöht, so steigt die Photosynthese zumindest für eine gewisse Zeit an – dies ist die Grundlage aller möglichen *direkten* Wirkungen der CO_2-Erhöhung auf die Biosphäre!

In diesem Beitrag werden die Reaktionen in der Kohlenstoffassimilation und Pflanzenmasseproduktion erläutert, und zwar ausgehend von der Photosynthese des einzelnen Blattes bis zu den integrierten Reaktionen des ganzen Pflanzenbestandes, welche schliesslich zu Veränderungen im organischen Kohlenstoffgehalt des Bodens führen könnten (Abb. 1). Letzteres wird am Schluss des Beitrags angesprochen werden.

2 Die Messungen: was, wie und warum?

2.1 Photosynthese: Ausgangspunkt aller unmittelbaren biologischen Wirkungen des CO_2

Aktivität des Schlüsselenzyms der Photosynthese

Im grünen Blatt wird das CO_2 aus der Luft photosynthetisch fixiert, d.h. in Form von Kohlenhydraten für den Stoffwechsel der Pflanze verfügbar gemacht. Das Enzym «Rubisco» (Abk. für Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase) spielt dabei eine zentrale Rolle: Es führt die Bindung von CO_2 an das erste Akzeptormolekül in der Zelle durch. Die Aktivität dieses Enzyms beeinflusst somit die Geschwindigkeit der Photosynthese. Im Versuch «ICAT-Birmensdorf» wurden zur Messung der Enzymaktivität im Juli des dritten und vierten Versuchsjahrs Fichtennadeln und Buchenblätter geerntet. Die Proben wurden gleich ins Labor gebracht und die Rubisco aus dem Blatt- bzw. Nadelgewebe herausgelöst. Anschliessend wurde die Enzymaktivität im Reagenzglas bestimmt. Die Aktivität ergibt sich aus der Menge CO_2, welche pro Zeitabschnitt an die zugegebenen Akzeptormoleküle gebunden wird.

Photosyntheseaktivität einzelner Blätter oder Triebe

Photosyntheseraten von Buchenblättern und Fichtentrieben des aktuellen Austriebs wurden jährlich im Sommer direkt am Baum gemessen. Für diese Messung spannt man einzelne Blätter (Buche) bzw. Triebe (Fichte) kurzfristig (<2 Minuten) in eine kleine Blattkammer ein und durchspült diese währenddessen mit einem Luftstrom. Das Blatt (bzw. die Nadeln) nimmt dabei über seine regulierbaren Poren, die Spaltöffnungen, CO_2 aus der vorbei streichenden Luft auf (Photosynthese) und gibt gleichzeitig Wasser an sie ab (sogenannte Transpiration). Der CO_2- und der Wassergehalt der Luft wird vor und nach dem Vorbeiströmen am Blatt mit einem Infrarot-Gasanalysator gemessen und aus den Differenzen zwischen den Start- und Endgehalten die Photosynthese- bzw. Transpirationsrate des Blattes errechnet. Die Photosyntheserate ist die Menge CO_2, welche das Blatt pro Zeitabschnitt pro Einheit Blattfläche aus der Luft aufnimmt (fixiert). Genaugenommen handelt es sich dabei um eine Netto-Rate – das Blatt fixiert nicht nur CO_2, sondern atmet auch ständig, gibt also dauernd etwas CO_2 an die Luft ab. Bei der Photosynthesemessung erfasst man natürlich den *Netto*-CO_2-Fluss, der sich aus diesen beiden ungleich grossen entgegengesetzten Flüssen ergibt. Wenn in der Folge von der Blatt- bzw. Bestandesphotosynthese die Rede ist, handelt es sich also immer um diese Netto-Raten.

Abb. 3: Messung des momentanen Netto-CO_2-Flusses («NEC») zwischen Ökosystem und Atmosphäre. Für jede einzelne NEC-Messung wurde eine luftdichte Kabine mit Plexiglasdach und offenem Boden über einen Teil der Vegetation gestülpt und dann die Abnahme der CO_2-Konzentration der in der Kabine eingeschlossenen Luft während kurzer Zeit kontinuierlich aufgezeichnet. Die Anfangsgeschwindigkeit dieser Änderung ist proportional zu NEC.

2.2 Netto CO_2-Austauschrate auf Ökosystemebene

Betrachtet man die momentanen CO_2-Flüsse zwischen Ökosystem und Atmosphäre (Abb. 1), so wird klar, dass sich aus den entgegengesetzten Flüssen «Atmung» und «Photosynthese» ein Netto-CO_2-Fluss zwischen Ökosystem und Atmosphäre ergibt. Für diesen momentanen Nettofluss wird in der Folge die in der Fachliteratur gebräuchliche Bezeichnung «NEC», das Kürzel für *net ecosystem CO_2 exchange rate* verwendet. Am Tag ergibt sich während der Vegetationsperiode ein Netto-CO_2-Fluss von der Atmosphäre ins Ökosystem (d.h. die Summe der Photosynthese ist grösser als die der Atmung), in der Nacht gibt das Ökosystem dagegen CO_2 an die Atmosphäre ab (nur Atmung, keine Photosynthese).

Da die NEC-Messung technisch äusserst aufwändig ist, konnten nur an einigen Schönwettertagen im Sommer des zweiten und dritten Versuchsjahrs «Punktmessungen» durchgeführt werden. Dazu wurde eine luftdichte durchsichtige Kabine mit Ventilator und offenem Boden verwendet. Sie wurde für jede einzelne NEC-Messung über einen Teil der Vegetation gestülpt (siehe Abb. 3) und dann die CO_2-Konzentration der in ihr eingeschlossenen Luft während kurzer Zeit (<2 Minuten) kontinuierlich mit einem Infrarot-Gasanalysator bestimmt. Der Netto-CO_2-Fluss zwischen (Modell-)Ökosystem und dem geschlossenen Luftraum erzeugt dabei eine lineare Abnahme (Tag) bzw. Zunahme (Nacht) der CO_2-Konzentration in der Kabinenluft über die Zeit. Die Anfangsgeschwindigkeit dieser Änderung ist proportional zu NEC.

2.3 Bodenatmung: ein wichtiger Bestandteil des C-Kreislaufes

Die Atmungsaktivität der Feinwurzeln und der Bodenmikroorganismen führt dazu, dass CO_2 aus dem Boden in die Atmosphäre zurückfliesst (Abb. 1). Diese so genannte Bodenatmung ist also das Resultat der biologischen Aktivität im Boden. Im Versuch «ICAT-Birmensdorf» wurde die Bodenatmung im letzten Versuchsjahr gemessen. Dazu wurden luftdichte zylinderförmige «Töpfe» (Durchmesser 10 cm, Höhe 7,5 cm) auf den Boden der Modellökosysteme aufgesetzt. Die «umgestürzten» Töpfe hatten oben ein Loch, welches durch ein Diaphragma aus Gummi verschlossen wurde. Bei der Messung wurde mit einer gewöhnlichen Injektionsspritze unmittelbar nach dem Aufsetzen des Topfes das Diaphragma durchstochen und eine Luftprobe aus dem Inneren des Topfes herausgezogen, worauf sich die Durchstichstelle von selbst wieder luftdicht schloss. Vier Minuten später wurde auf gleiche Weise eine zweite Luftprobe genommen. Die CO_2-Konzentrationen in diesen beiden Luftproben wurden mit einem Infrarot-Gasanalysator bestimmt und aus der Differenz zwischen Schluss- und Startprobe die Bodenatmungsrate berechnet. Weil die Bodenatmung ein Bestandteil der NEC ist (Abb. 1), wird sie in den gleichen Dimensionen (in μmol CO_2 m^{-2} Bodenfläche s^{-1}) wie die NEC ausgedrückt.

2.4 Stärke, Pflanzenmasse, Humus: wichtige C-Pools im Ökosystem

Stärke

Die in der Photosynthese gebildeten primären Zucker werden nur zum Teil gleich als Bausteine für das weitere Wachstum der Pflanze verwertet oder veratmet. Ein erheblicher Anteil der Assimilate wird stattdessen zunächst aus dem Stoffwechsel herausgehalten und als Stärke in der Zelle zwischengespeichert. Im August des letzten Versuchsjahrs wurden Blätter und Nadeln geerntet und im Labor die Stärkegehalte dieser Proben bestimmt. Dazu wurden die Proben im Mikrowellenofen getrocknet und die Stärke anschliessend aus dem Gewebe herausgelöst. Diesen Lösungen wurde ein Enzym zugegeben, welches die Stärke in ihre Bausteine, den Traubenzucker (*Glucose*), zerlegt. Anschliessend wurde die Glucosemenge bestimmt.

Getrocknete Pflanzenmasse (Biomasse)

Nach vierjähriger Entwicklungszeit in den Open-Top-Kammern wurden im Herbst 1998 alle Bäume «gefällt» und die verbliebenen Wurzelstöcke anschliessend mit einem Hebelzug aus dem Boden herausgezogen. Das Erntegut wurde in Stamm, Astholz, Laub und Grobwurzeln unterteilt. Da bei der Wurzelstockernte zwangsläufig viele Feinwurzeln (Durchmesser <2mm) abreissen, wurden diese noch vor der Schlussernte beprobt. Dazu wurden mit Hilfe von Stechzylindern Bodenproben entnommen und die darin enthaltenen Feinwurzeln heraus sortiert. Zur Bestimmung der Biomasse wurden alle Pflanzenproben in einem Ofen bei 80 °C getrocknet und danach gewogen. Alle Werte wurden auf «Landfläche» bezogen, also in kg getrocknete Pflanzenmasse (Biomasse) pro m^2 Grundfläche ausgedrückt, um ein Mass der Produktivität des gesamten (Modell-)Ökosystems zu erhalten.

Organischer Kohlenstoffgehalt des Bodens

Vor Versuchsbeginn wurden aus beiden Böden Proben entnommen, um Startwerte ihres organischen C-Gehalts zu bestimmen (zur Erinnerung: Der organische Kohlenstoff ist der im Humus enthaltene Kohlenstoff aus abgestorbener Biomasse). Die Endwerte wurden kurz vor der Schlussernte anhand von Bohrkernen ermittelt. Diese Bodenproben wurden in Schichten verschiedener Tiefe unterteilt und getrocknet. Anschliessend wurde der C-Gehalt in jeder Probe mit einem C-N-Elementanalysator bestimmt, nachdem die Karbonate (*an*organischer Kohlenstoff, z.B. im Kalk) mit Säure aus den Proben entfernt worden waren.

Das für die CO_2-Anreicherung der Luft benutzte CO_2 stammte aus fossilen Brennstoffen und enthielt einen geringeren Anteil des allgegenwärtigen stabilen Isotops ^{13}C als «normale» Luft. Damit besteht die Möglichkeit, nachträglich zu ermitteln, wieviel «*neuer*» Kohlenstoff während des vierjährigen Versuchs aus der künstlichen erhöhten CO_2-Atmosphäre in den Boden eingetragen wurde. Das Isotopensignal wird von den CO_2-bindenden Blättern (Photosynthese) über die Wurzeln bis in den Boden übertragen. Die für diese Abschätzungen notwendigen Werte des Isotopenverhältnisses $^{13}C/^{12}C$ in den verschiedenen Pflanzen- und Bodenproben wurden mit einem Massenspektrometer bestimmt. Da die Start- und Endwerte des organischen C-Gehalts bekannt waren (s. oben), konnte über die Menge an neuem C abgeschätzt werden, wieviel «*alter*» Kohlenstoff aus dem bei Versuchsbeginn bereits vorhandenen Humus während des Versuchs insgesamt veratmet wurde:

$$C_{Alt\ veratmet} = C_{Start} + C_{Neu} - C_{Ende}$$

3 Resultate und Diskussion

3.1 Kohlenstoffassimilation

A) Biochemische (subzelluläre) Ebene

In den grünen Chloroplasten der Blätter wird die Strahlungsenergie der Sonne mittels speziellen Pigmenten (Chlorophylle u.a.) eingefangen (absorbiert) und zum Aufbau von energiereichen Zuckern in der Photosynthese verwendet. Die Chloroplasten sind die Photosynthesefabriken der Zelle. Sie sind in mikroskopischen Schnitten durch das Blattgewebe als grüne Körner zu erkennen. Absorbiert ein Chlorophyllmolekül Sonnenenergie, so kann es diese entweder für den photosynthetischen Stoffaufbau verfügbar machen oder aber ungenutzt als Wärme oder Fluoreszenz wieder abstrahlen.

Das Fluoreszenzsignal von Buchenblättern wurde direkt an den Bäumen gemessen und daraus Rückschlüsse über die Verwendung der absorbierten Strahlungsenergie im Chloroplasten gezogen. Es zeigte sich, dass unter erhöhtem CO_2 die absorbierte Energie zu einem kleineren Teil in chemische Energie umgewandelt, dafür vermehrt in Form von Fluoreszenz oder Wärme «abgefackelt» wurde als bei der gegenwärtigen CO_2-Konzentration. Ein Teil der in Abbildung 4 schematisch dargestellten Lichteinfangantennen war sogar vollständig inaktiviert. Trotzdem stimulierte die CO_2-Erhöhung die Blattphotosynthese (s. unten) – diese schien also nicht unter einem Energiemangel zu leiden. Dies weist darauf hin, dass unter erhöhtem CO_2 die von den Chlorophyllmolekülen bereitgestellte Energie in der Photosynthese effizienter genutzt wurde.

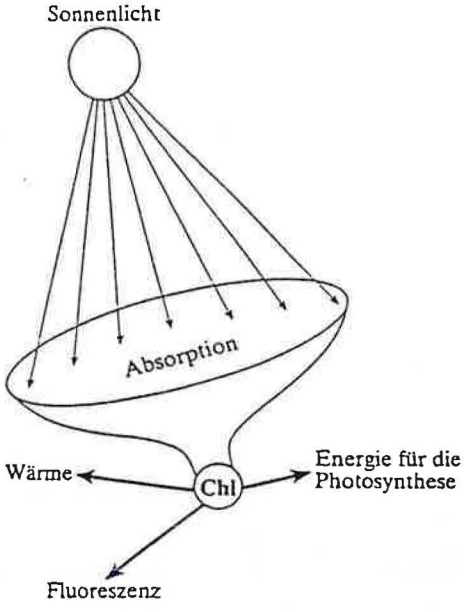

Abb. 4: Transformation der absorbierten Lichtenergie im Chloroplasten. Die Chloroplasten sind die grünen Photosynthesefabriken der Blattzellen. Mit der schematisch dargestellten «Antenne» wird die Strahlungsenergie eingefangen und auf das Chlorophyllmolekül (Chl) im Zentrum übertragen. Dieses Pigment kann dann die absorbierte Energie an den photosynthetischen Stoffaufbau weiterleiten oder aber als Wärme oder Fluoreszenz wieder abstrahlen. Die Pflanze kann also nur einen Teil der absorbierten Strahlungsenergie für die Photosynthese nutzen.

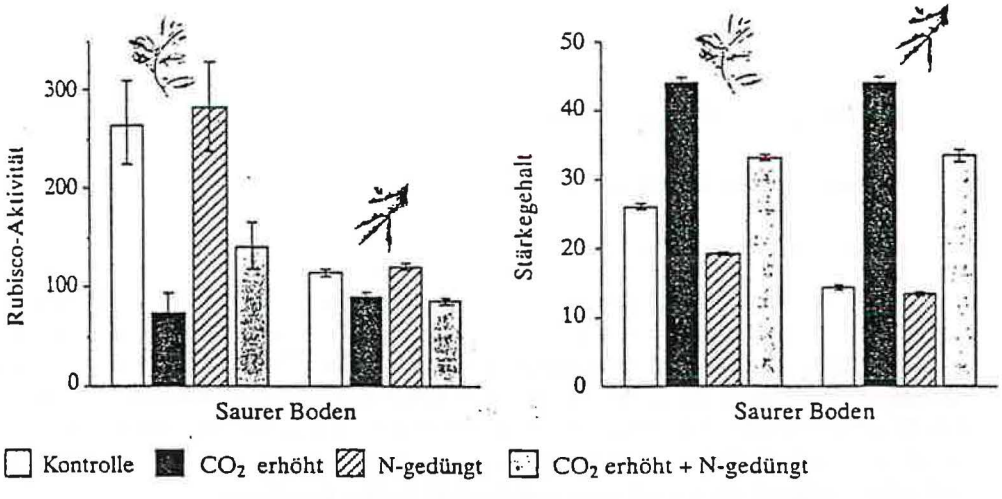

Abb. 5: *Rubisco*-Aktivität und Stärkegehalte (Mittelwerte ± Standardfehler, n=4) von Buchenblättern und Fichtennadeln (mit entsprechenden Grafiken gekennzeichnet) bei höherer CO_2-Konzentration und N-Düngung im vierten Versuchsjahr. Das Enzym Rubisco bindet CO_2 an das erste Akzeptormolekül in der Photosynthese. Seine Aktivität misst sich daran, wieviel CO_2 pro Zeitabschnitt durch diese biochemische Reaktion fixiert wird. Diese Raten sind im linken Teil der Abbildung gezeigt, und zwar als fixierte CO_2-Menge (in µmol) pro Gramm Blattfrischmasse pro Stunde. Die Stärkegehalte (rechts) sind in Milligramm Stärke pro Gramm Blatttrockenmasse angegeben. Unter dem Einfluss der Erhöhung der CO_2-Konzentration nahm die Rubisco-Aktivität ab (besonders bei der Buche) und der Stärkegehalt zu (v.a. bei der Fichte). Da diese Reaktionen auf dem sauren und dem kalkhaltigen Boden ähnlich waren, sind zur Vereinfachung nur die Werte für den sauren Boden gezeigt.

Rubisco-Aktivität und Stärkeproduktion. Das Enzym «Rubisco» spielt eine wichtige Rolle bei der photosynthetischen Bindung des CO_2. Übersteigt der Nachschub an Photosyntheseprodukten (Zucker) den unmittelbaren Bedarf an Kohlenhydraten im Stoffwechsel der Pflanze oder ist die Kapazität des Zuckerabtransports aus dem Blatt erreicht, so werden die Zuckermoleküle zur *Stärke* verkettet und in dieser Form in den Chloroplasten zwischengespeichert. Nachts wird die Stärke wieder abgebaut und aus dem Blatt in andere Organe (z.B. Wurzel) transportiert.

Unter erhöhtem CO_2 war die Aktivität der Rubisco in Buchenblättern durchschnittlich weniger als halb so gross wie unter der gegenwärtigen CO_2-Konzentration (Abb. 5). Eine solche Enzymdrosselung wurde auch in vielen anderen Experimenten gefunden, wobei das Ausmass der Aktivitätsverminderung je nach Versuchsbedingungen und Pflanzenart ganz unterschiedlich ausfiel. Die Fichte zeigte im Gegensatz zur Buche nur eine leichte Abnahme der Rubisco-Aktivität unter erhöhtem CO_2 (Abb. 5); im letzten Versuchsjahr war die Reduktion statistisch nicht mehr signifikant. Die Drosselung der Rubisco tritt dann auf, wenn mehr Kohlenhydrate gebildet als gebraucht werden. Die Reaktion wird als Schutzmechanismus interpretiert, welcher eine übermässige Stärkeanreicherung in den Chloroplasten verhindern und so eine Schädigung des Photosynthese-Apparates vermeiden kann (das könnte theoretisch bis zur Sprengung der Chloroplasten führen).

Auf dem kalkhaltigen Boden waren die Stärkegehalte in den Blättern bzw. Nadeln deutlich geringer als auf dem sauren Boden. Dies kam nicht unerwartet, denn auf dem kalkhaltigen Boden wuchsen die Bäume schneller als auf dem sauren (Abb. 11), was mit einem grösseren Kohlenhydratbedarf einhergeht. Trotz verminderter Rubisco-Aktivität produzierten die Blätter bzw. Nadeln unter dem Einfluss von erhöhtem CO_2 mehr Stärke (Abb. 5) – ein bekannter Effekt, der bisher in nahezu allen Experimenten gefunden wurde. Die N-Düngung reduzierte diesen Anstieg etwas, wahrscheinlich als Folge einer grösseren Stoffwechselaktivität der gedüngten Pflanzen. Die Buche reagierte insgesamt konservativer auf die CO_2-Erhöhung als die Fichte: Sie drosselte die Rubisco stärker und vergrösserte dadurch den Stärkegehalt im Blatt weniger als die Fichte. Auch die Wachstumsreaktion fiel bei der Buche schwächer aus als bei der Fichte (s. unten).

Der gesteigerte Stärkegehalt unter erhöhtem CO_2 zeigt, dass die Bäume einen Teil des «extra» produzierten Zuckers (zwischen)lagerten statt ihn sogleich in den Stoffwechsel einzuschleusen. Die Bäume scheinen die Mehrproduktion ihrer Blätter also nur zum Teil für verstärktes Wachstum nutzen zu können. Wachstum ist eben nicht allein Photosynthese – der Nährstoff- und Wassernachschub aus dem Boden sowie Stofftransporte innerhalb der Pflanze können ebenfalls limitierende Faktoren für das Wachstum sein!

B) Photosynthese einzelner Blätter oder Triebe

Jedes für die Photosynthesemessung verwendete Buchenblatt bzw. jeder verwendete Fichtentrieb erhielt während des Messvorgangs zwei unterschiedliche CO_2-Konzentrationen angeboten. Zuerst wurde die in die Blattkammer einströmende Luft auf die gegenwärtige CO_2-Konzentration in der Atmosphäre von 375 ppm eingestellt und die Photosyntheserate bei dieser Konzentration gemessen. Danach wurde die Konzentration auf 590 ppm erhöht (dieser Wert wird um das Jahr 2080 erwartet) und eine zweite Messung durchgeführt. Auf diese Weise wurden die Blattphotosyntheseraten zum einen bei genau den CO_2-Konzentrationen, welche die Bäume im Versuch *dauernd* erhielten (leerer und gefüllter Kreis in Abb. 6), zum anderen einheitlich bei der erhöhten CO_2-Konzentration bestimmt (gefüllte Symbole in Abb. 6).

Mit der ersten Messung konnte der Unterschied zwischen den Bäumen, die bei erhöhter CO_2-Konzentration wuchsen und denen, die unveränderte Umgebungsluft erhielten, ermittelt werden («Steigerung» in Abb. 6). Diese Steigerung in der Blattphotosyntheserate bei 375 ppm im Vergleich zur Rate bei 590 ppm ist die unmittelbare biologische Wirkung des erhöhten CO_2; die ermittelten Zunahmen sind in Form prozentualer Unterschiede in Abbildung 7 (schwarze Balken) zusammengefasst.

Mit der zweiten Messung wurde über den Vergleich bei 590 ppm getestet, inwieweit die Blätter oder Nadeln der «Hoch-CO_2»-Bäume ihr Photosynthesevermögen (gefüllter Kreis in Abb. 6) als Folge ihrer Langzeitexposition im erhöhten CO_2 herunterreguliert hatten im Vergleich zu den Blättern oder Nadeln der «Normal-CO_2»-Bäume, welche nur während der kurzen Messdauer mehr CO_2 angeboten erhielten (Dreieck in Abb. 6). Das Ausmass dieser Drosselung wird in der Fachliteratur und in Abbildung 6 als *downward adjustment* der Blattphotosynthese bezeichnet. Letzteres soll hier nicht im einzelnen erläutert werden (Details siehe Egli *et al.* 1998) – ein wichtiges Ergebnis, nämlich der Unterschied zwischen Buche und Fichte, wird aber zu erwähnen sein.

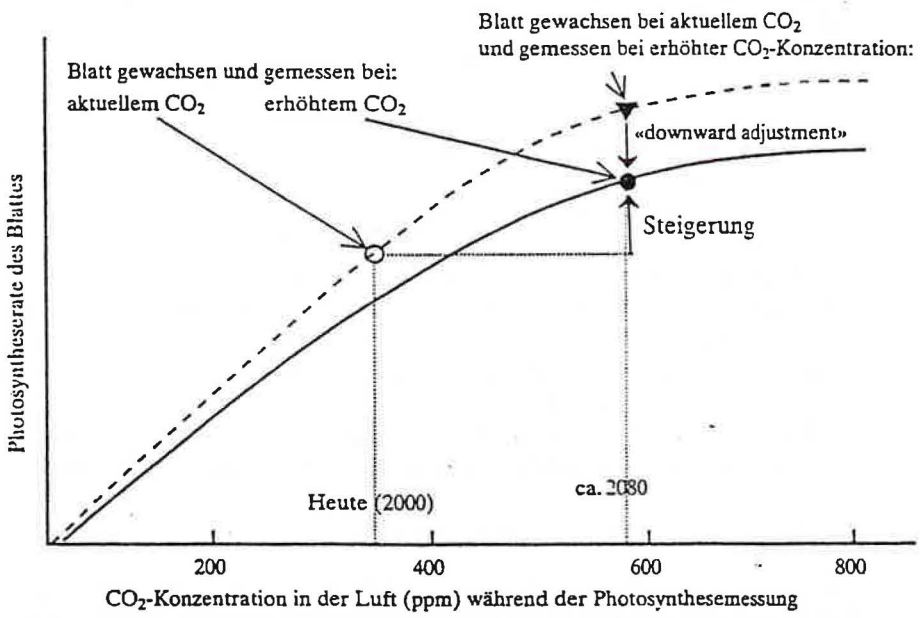

Abb. 6: Abhängigkeit der Photosynthese eines Blattes von der CO_2-Konzentration in der Umgebungsluft. Die Photosyntheserate steigt mit zunehmendem CO_2-Angebot an – aber nur bis zu einem bestimmten Sättigungswert. Misst man die Photosynthese bei einer kurzfristig angebotenen *einheitlichen* CO_2-Konzentration, so zeigt ein Blatt, das unter der gegenwärtigen CO_2-Konzentration gebildet wurde, eine höhere Photosyntheserate als ein Blatt, welches bei erhöhter CO_2-Konzentration gebildet wurde (sog. *downward adjustment* der Photosynthese, vgl. gestrichelte und schwarze Kurve). Misst man die Photosyntheseraten dagegen bei genau denjenigen CO_2-Konzentrationen, welche die Pflanzen *dauernd* erhalten (siehe leeren und gefüllten Kreis), so zeigt das «Hoch-CO_2»-Blatt eine grössere Photosyntheserate als das «Tief-CO_2»-Blatt. Diese Steigerung ist der Ausgangspunkt aller *direkten* CO_2-Wirkungen auf die Biosphäre.

Trotz *downward adjustment* steigerte die höhere CO_2-Konzentration immer noch die Photosynthese (Abb. 7). Das verbesserte Angebot des Rohstoffs CO_2 (siehe den Zusammenhang zwischen CO_2-Konzentration und Photosynthese in Abb. 6) wog also die hemmende Wirkung auf der regulatorischen Ebene wie gedrosselte Rubisco-Aktivität mehr als auf – ein bekanntes Reaktionsmuster (siehe z.B. KÖRNER und HÄTTENSCHWILER 1998). Die Fichte reagierte deutlich stärker als die Buche, sie profitierte nämlich auch nach vier Behandlungsjahren auf beiden Böden vom erhöhten CO_2-Angebot, während die

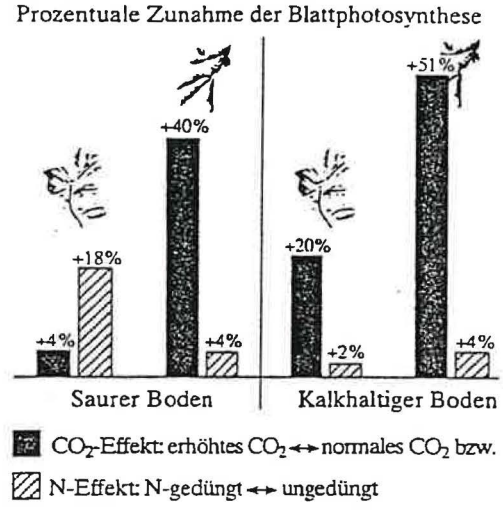

Abb. 7: Prozentuale Zunahmen der Blattphotosynthese von Buchen und Fichten (Balken mit entspr. Grafiken gekennzeichnet) unter dem Einfluss von erhöhter atmosphärischer CO_2-Konzentration und N-Düngung im Mittel über die Vegetationsperioden 1996–1998 (Versuchsende). Der CO_2-Effekt gibt die durchschnittliche Reaktion der ungedüngten *und* der N-gedüngten Pflanzen auf die CO_2-Erhöhung an. Gleiches gilt für den N-Effekt: Er fasst die Auswirkungen der N-Düngung für beide CO_2-Behandlungen zusammen. Die Fichte profitierte auf beiden Böden von der höheren CO_2-Konzentration, die Buche dagegen nur auf dem kalkhaltigen. Die N-Düngung wirkte nur auf dem nährstoffarmen sauren Boden.

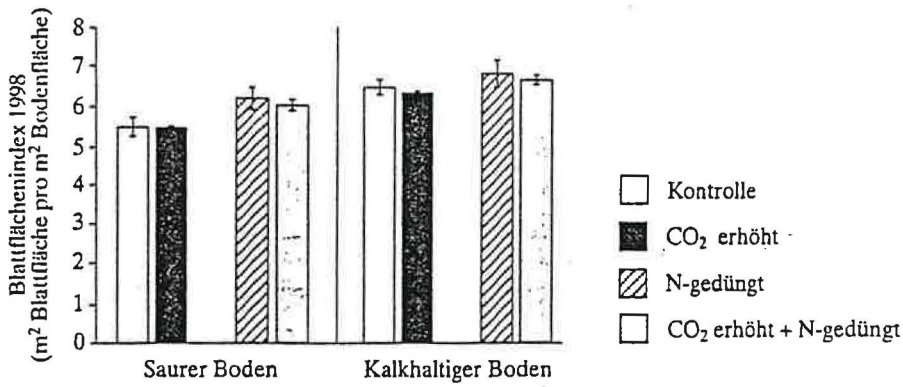

Abb. 8: Gesamte Blattfläche pro m^2 Bodenfläche (= Blattflächenindex) in den Buchen-Fichten-Modellökosystemen am Ende des vierjährigen Versuchs (1998). Die Balken zeigen Mittelwerte ± Standardfehler (n = 4). Der Blattflächenindex reagierte praktisch nicht auf die höhere CO_2-Konzentration, war dagegen unter N-Düngung leicht vergrössert. Letzteres besonders in den Systemen auf dem sauren Boden ($P<0{,}001$). Bei Versuchsende hatte die Bestandeshöhe 2 m überschritten und mit einem Blattflächenindex von ca. 6 m^2 pro m^2 Boden war auch der Kronenschluss erreicht – dieser Wert entspricht ungefähr dem eines reifen Waldes.

Buche nur auf dem nährstoffreichen kalkhaltigen Boden deutlich stimuliert wurde (Abb. 7). Das *downward adjustment* der Photosynthese war also, übereinstimmend mit den Reaktionen auf der Enzymebene, bei der Fichte viel weniger stark ausgeprägt als bei der Buche.

C) CO_2-Flüsse auf Systemebene: Bodenatmung und «NEC»

Kann man von der Photosynthese einzelner Blätter auf die photosynthetische Aktivität des gesamten Bestandes schliessen? Nur bedingt, denn die Photosyntheseleistung eines Pflanzenbestandes hängt nicht nur von der photosynthetischen Aktivität des einzelnen Blattes, sondern selbstredend auch von der Gesamtzahl aller arbeitenden Blätter ab – das Produkt aus Qualität *und* Quantität bestimmt die Bestandesphotosynthese.

Die Belaubungsdichte eines Bestandes lässt sich mit dem so genannten Blattflächenindex zahlenmässig erfassen (Abb. 8). Er drückt aus, wie gross die Oberfläche sämtlicher Blätter über einer bestimmten Bodenfläche ist (=Gesamtsumme der Blattflächen/Bodenfläche). Aufgrund theoretischer Überlegungen nahm man ursprünglich an, dass erhöhtes CO_2 den Blattflächenindex vergrössern wird. Bisher wurde diese Hypothese nur in wenigen CO_2-Versuchen mit Bäumen überprüft – und widerlegt, sofern der Versuch über eine ausreichend lange Laufzeit angelegt war, d.h. solange zugewartet wurde, bis die getesteten Modellbestände ihren Kronenschluss erreicht hatten. So reagierte der Blattflächenindex von Modellökosystemen mit tropischen Pflanzen einschliesslich Bäumen nicht auf ein erhöhtes Angebot von CO_2. Dasselbe gilt für die Modellökosysteme im Versuch «ICAT-Birmensdorf» (Abb. 8). Man kann somit davon ausgehen, dass in diesem Versuch die CO_2-Erhöhung nicht nur die Photosynthese des einzelnen Blattes, sondern auch diejenige des gesamten Bestandes stimulierte («Bestandesphotosynthese» in Abb. 1). In einer Studie mit Fichten-Modellbeständen im Basler Klimasimulator reagierte der Blattflächenindex sogar deutlich negativ auf erhöhtes CO_2 (Körner und Hättenschwiler 1998). Dies war auf eine grössere Biomasseinvestition in die Wurzeln auf Kosten der Benadelung zurückzuführen – eine hier nicht beobachtete Reaktion (siehe den Beitrag «Biodiversität, Kohlenstoffverteilung und Biomechanik» von Spinnler *et al.* in diesem Band). Eine solche Verschiebung in der Biomasseverteilung innerhalb des Baumes könnte, wie das *downward adjustment* der Photosynthese, als Abwehrreaktion der Pflanze auf eine drohende Überflutung mit Kohlenstoff, insbesondere Stärke, interpretiert werden.

Die Bestandesphotosynthese ist eine Komponente des direkt gemessenen Netto-CO_2-Flusses zwischen Ökosystem und Umgebungsluft am Tag (NEC_d, Abb. 1). NEC_d ist nämlich das Netto-Signal aus (1) Bestandesphotosynthese, (2) Atmung der oberirdischen Pflanzenteile und (3) Bodenatmung.

Im letzten Versuchsjahr wurde unter erhöhter CO_2-Konzentration eine verstärkte Bodenatmung beobachtet, wobei die Zunahme nur im kalkhaltigen Boden in Kombination mit der N-Düngung statistisch signifikant war (Abb. 9). Diese Reaktionen wirkten sich aber nicht markant auf NEC_d aus: Die CO_2-Erhöhung stimulierte NEC_d bei schönem Wetter im Sommer deutlich, und zwar unabhängig vom Boden und der N-Düngung (Abb. 10). Solche Schönwetterlagen stellen natürlich ein Extrem dar – die Reaktion dürfte im Durchschnitt über alle Wetterlagen schwächer gewesen sein.

Gesteigerte NEC_d trotz stärkerer Bodenatmung fand sich auch in den bereits oben erwähnten Modellökosystemen mit Bäumen (Körner und Arnone 1992, Körner und Hättenschwiler 1998). Einige natürliche Graslandökosysteme zeigten ebenfalls eine Stimulation der NEC_d (Drake und Leadley 1991, Stocker *et al.* 1997), während andere nicht auf erhöhtes CO_2 ansprachen (Körner und Hättenschwiler 1998). Diese Grasland-

studien sind besonders wertvoll, da hier Reaktionen der natürlichen Vegetation *in situ* untersucht wurden. Aufgrund des sehr grossen technischen Aufwandes sind bislang keine entsprechenden Daten für einen reifen Wald verfügbar.

Zurück zum Versuch «ICAT-Birmensdorf»: Wie reagierte die respiratorische CO_2-Abgabe in der Nacht (NEC_n, Summe aus nächtlicher Boden- und Bestandesatmung) auf die atmosphärische CO_2-Erhöhung? Die Modellökosysteme auf dem kalkhaltigen Boden steigerten NEC_n, während diejenigen auf dem sauren Boden unbeeinflusst blieben (Abb. 10). NEC_n reagierte also ähnlich wie die Bodenatmung am Tag (Abb. 9). Übereinstimmend mit dem allgemein beobachteten Trend, kompensierte dieser nächtliche Anstieg die gesteigerte Tageseinnahme (NEC_d) nur zum Teil.

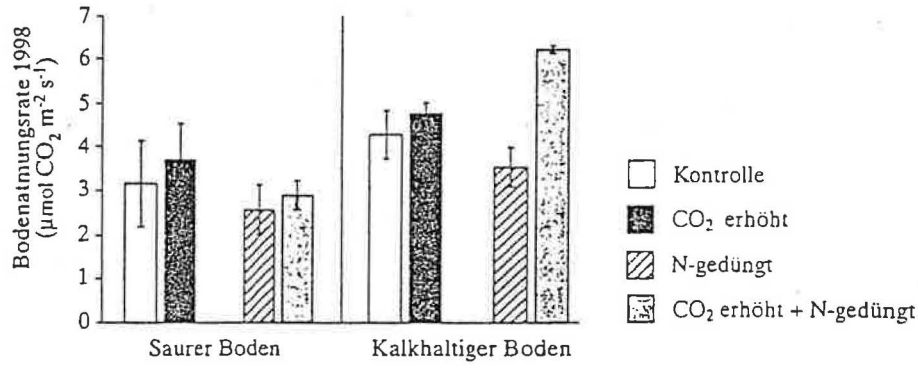

Abb. 9: Bodenatmungsraten (Mittelwerte ± Standardfehler, n = 3), gemessen *in situ* kurz vor Abbruch des Versuchs. Der CO_2-Ausstrom aus dem sauren Boden nahm unter erhöhter CO_2-Konzentration etwas zu und unter der N-Düngung leicht ab – die Unterschiede waren jedoch statistisch nicht signifikant. Im kalkhaltigen Boden beeinflussten sich der CO_2- und der N-Effekt gegenseitig: In den N-gedüngten Systemen führte die CO_2-Erhöhung zu einer wesentlich stärkeren Zunahme der Bodenatmung als in den ungedüngten Systemen.

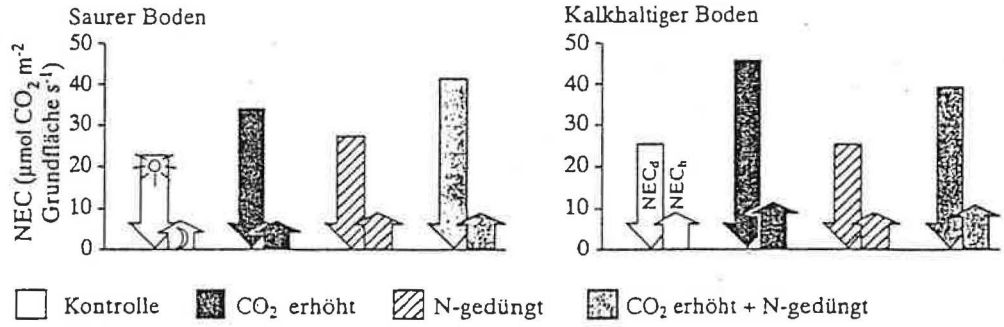

Abb. 10: Momentane Netto-CO_2-Flüsse zwischen (Modell-)Ökosystem und Atmosphäre am Tag (NEC_d) und in der Nacht (NEC_n) während einer Schönwetterperiode im Sommer des dritten Versuchsjahrs. Das Ökosystem nimmt tagsüber CO_2 auf, nachts gibt es CO_2 an die Atmosphäre ab (positive Bilanz über 24 Stunden!). Unter dem Einfluss der CO_2-Erhöhung nahm NEC_d und, in den Systemen auf dem kalkhaltigen Boden, auch NEC_n zu. Die Systeme auf dem sauren Boden reagierten auch auf die N-Düngung, während diejenigen auf dem kalkhaltigen Boden praktisch unbeeinflusst blieben.

Die Messungen im Versuch «ICAT-Birmensdorf» sprechen also unter dem Strich klar dafür, dass die «Hoch-CO_2»-Systeme an Schönwettertagen im Sommer in der Bilanz über 24 Stunden mehr Kohlenstoff aufnahmen als die Systeme, welche Normalluft erhielten. Ähnliches gilt für die N-gedüngten Systeme, jedoch *nur* für diejenigen auf dem nährstoffarmen sauren Boden (Abb. 10). Da NEC nicht ständig gemessen worden ist, können keine saisonalen oder gar jährlichen C-Bilanzen für die Modellökosysteme im Versuch «ICAT-Birmensdorf» angegeben werden. Es ist also nicht bekannt, wieviel extra-C im Verlaufe der Vegetationsperiode infolge des erhöhten CO_2-Angebots insgesamt fixiert wurde und wieviel davon längerfristig in den Systemen festgelegt (Biomasse, Boden-C) oder eben rasch wieder an die Atmosphäre abgegeben wurde. Solche Bilanzierungen sind aufgrund der messtechnischen Schwierigkeiten kaum machbar. Manche Autoren vermuten, dass unter erhöhtem CO_2 mehr zusätzlicher Kohlenstoff gebunden wird als dies aufgrund der Biomassereaktion zu erwarten wäre und gehen davon aus, dass dieser «verschwundene» Kohlenstoff wenigstens teilweise im Boden zu finden ist. Neueste Überlegungen lassen dies aber fraglich erscheinen, denn bereits kleinste systematische Messfehler führen zu einer beträchtlichen Überschätzung der CO_2-bedingten Steigerung der Kohlenstoffbindung im Ökosystem.

3.2 Biomasse

Ökosystemebene

Die Systeme auf dem kalkhaltigen Boden «akkumulierten» im Verlauf des vierjährigen Versuches deutlich mehr Biomasse unter dem Einfluss des erhöhten CO_2. In den Systemen auf dem sauren Boden war diese Stimulation dagegen statistisch nicht signifikant (Abb. 11). Die Auswirkungen der N-Düngung waren gegenläufig zu den CO_2-Effekten: N-Düngung hatte keine Wirkung auf dem nährstoffreichen kalkhaltigen Boden, vergrösserte

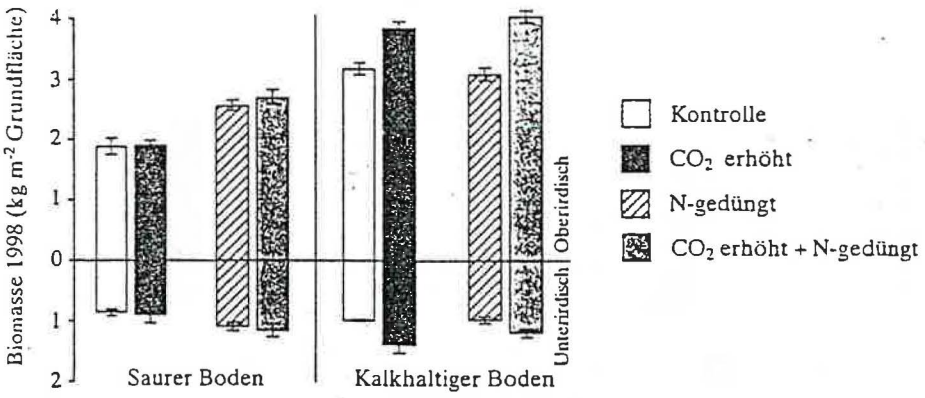

Abb. 11: Gesamte ober- und unterirdische Pflanzenbiomasse (Summe Buche + Fichte) pro Modellökosystem pro Quadratmeter Grundfläche bei Versuchsende. Höhere CO_2-Konzentration stimulierte die Biomasseakkumulation in den Systemen auf dem nährstoffreichen kalkhaltigen Boden deutlich. Die Systeme auf dem nährstoffarmen sauren Boden reagierten dagegen nicht signifikant. Die Auswirkungen der N-Düngung waren gegenläufig zu den CO_2-Effekten: Stimulation auf dem nährstoffarmen Boden, kein Effekt hingegen auf dem nährstoffreichen Boden.

die Gesamtbiomasse dagegen auf dem nährstoffarmen sauren Boden (Abb. 11). Mit anderen Worten: Das CO_2-Angebot aus der Luft war ein limitierender Faktor für das Wachstum auf dem nährstoffreichen Boden, während das Wachstum auf dem nährstoffarmen Boden von anderen Faktoren wie z.B. der N-Verfügbarkeit begrenzt wurde. Knappe Stickstoffversorgung war aber nicht der einzige limitierende Faktor im sauren Boden. Dieser war nämlich selbst unter N-Düngung weniger produktiv als der ungedüngte kalkhaltige Boden (Abb. 11).

Im Einklang mit den Resultaten aus dem Versuch «ICAT-Birmensdorf» reagierte die Gesamtbiomasse der jungen Fichten-Modellbestände im Basler Klimasimulator auf einem *nährstoffarmen* natürlichen Waldboden nicht auf erhöhte CO_2-Konzentrationen, wohl aber auf gesteigerte N-Einträge (KÖRNER und HÄTTENSCHWILER 1998). Nährstofflimitierte Pflanzen scheinen also punkto Wachstum weniger stark auf erhöhte CO_2-Konzentration zu reagieren als gut gedüngte Pflanzen. Salopp gesagt, kann die schlecht versorgte Pflanze nicht viel mit dem zusätzlich angebotenen Kohlenstoff anfangen, weil sie für ihr Wachstum eben Kohlenstoff *und* Nährstoffe braucht. Die Ergebnisse aus weiteren Versuchen mit Modellökosystemen und Versuchen in (halb)natürlicher Vegetation bestätigen diese Hypothese: Unter dem Strich bewirkte erhöhte CO_2-Konzentration in den fruchtbareren Systemen eine Steigerung der Biomasseproduktion, während wenig fruchtbare Systeme kaum reagierten. Natürlich lässt sich die grosse Spannbreite in der «Reaktivität» auf erhöhte CO_2-Konzentration nicht allein auf unterschiedliche Nährstoffverfügbarkeit zurückführen – weitere Wechselwirkungen mit anderen, nicht erfassten Einflussfaktoren können zu Überraschungen führen.

Artebene

Wie reagierten die beiden getesteten Baumarten separat betrachtet auf das erhöhte CO_2-Angebot? Die Biomasseproduktion der Fichte nahm auf beiden Böden zu. Die Buche profitierte auf dem kalkhaltigen Boden ebenfalls vom erhöhten CO_2-Angebot, zeigte dagegen auf dem sauren Boden eine negative (!) Reaktion. Auf diesem Boden reagierten die beiden Arten also *entgegengesetzt* auf erhöhte CO_2-Konzentration – mit der Konsequenz, dass die Gesamtbiomasse des Systems nur wenig änderte. Biomasse- und Photosynthesesignal stimmten miteinander überein: Die Buche zeigte ein stärkeres *downward adjustment* der Photosynthese und eine schwächere Wachstumsreaktion auf die CO_2-Erhöhung als die Fichte.

3.3 Organischer Kohlenstoff im Boden

Nach vier Versuchsjahren war der Kohlenstoffgehalt der obersten 25 cm im sauren Boden um ungefähr 7% grösser als bei Versuchsbeginn (Wert gemittelt über alle CO_2- und N-Behandlungskombinationen; Einzelheiten siehe Abb. 12, links). Die Bäume scheinen also einen Teil des von ihnen gebundenen Kohlenstoffs über abgeworfene Blätter und abgestorbene Wurzeln sowie durch Wurzelausscheidungen (Abb. 1) dem Boden zugeführt zu haben. Obwohl auf dem kalkhaltigen Sandboden mehr Streu anfiel als auf dem sauren Lehmboden, war der Kohlenstoffgehalt des kalkhaltigen Bodens bei Versuchsende um 17% tiefer als zu Beginn (Abb. 12, rechts). Wie könnte dies zu erklären sein?

Im Versuch «ICAT-Birmensdorf» bot sich die Möglichkeit, das für die CO_2-Anreicherung der Luft benutzte Kohlendioxid über die Pflanzen bis in den Boden zu verfolgen, da

es einen geringeren Anteil des stabilen Isotops ^{13}C aufwies als das CO_2 der normalen Umgebungsluft. Damit bestand die Möglichkeit, nachträglich zu ermitteln, wieviel Kohlenstoff aus der erhöhten CO_2-Atmosphäre während der vierjährigen Versuchsdauer in den Boden eingetragen wurde (nachstehend als neuer C bezeichnet) und wieviel Kohlenstoff während dieser Zeit aus dem bereits bei Versuchsbeginn vorhandenen Humus veratmet wurde (alter C in der Folge). Diese Isotopenanalysen ergaben, dass während der vier Versuchsjahre netto ca. 540 g C m^{-2} neuer Kohlenstoff von den Bäumen in die obersten 25 cm des sauren Bodens eingebracht wurden (Abb. 13). Dies entspricht ungefähr 30% der in der pflanzlichen Biomasse fixierten Kohlenstoffmenge! In den Kalkboden wurde nur halb soviel neuer Bodenkohlenstoff «gepumpt», obwohl dort 40% mehr Biomasse akkumulierte als im sauren Boden.

Den Gewinnen an neuem Kohlenstoff standen die C-Verluste aus dem Humus gegenüber. Folgende Unterschiede zwischen dem Kalk- und dem Lehmboden lassen auf günstigere Lebensbedingungen für Mikroorganismen und damit auf einen schnelleren Abbau des Humus im Kalkboden schliessen: höherer pH-Wert, bessere Durchlüftung und grösseres Nährstoffangebot. Im kalkhaltigen Boden veratmeten die Mikroorganismen tatsächlich etwa viermal mehr alten Kohlenstoff als im sauren Boden (Abb. 13) – und deutlich mehr als über die Bäume dem Boden wieder zugeführt wurde, was die oben gestellte Frage beantworten dürfte. Wenn im kalkhaltigen Boden mehr alter Humus zersetzt wurde als im sauren Boden, dann dürften auch die während des Versuchs neu

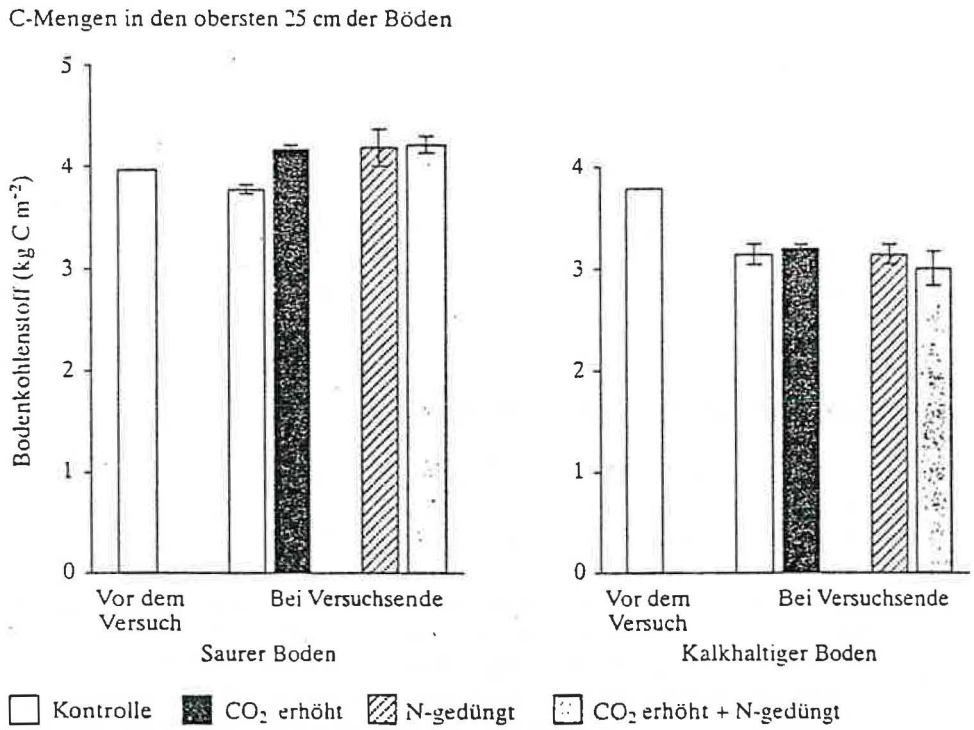

Abb. 12: Kohlenstoffmengen in den obersten 25 cm des sauren und des kalkhaltigen Bodens vor und nach vier Versuchsjahren. Mittelwerte ± Standardfehler (n = 4).

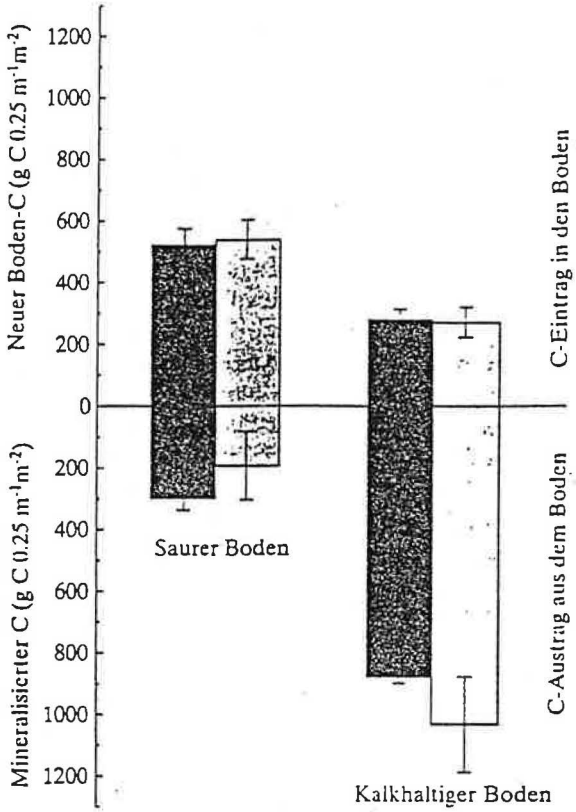

Abb. 13: Mengen an Kohlenstoff (Mittelwerte ± Standardfehler, n = 4), welche während vier Jahren Exposition in erhöhter atmosphärischer CO_2-Konzentration neu über die Pflanzen in die obersten 25 cm des sauren und des kalkhaltigen Bodens eingebracht wurden (obere Hälfte), bzw. durch mikrobielle Zersetzung aus dem bereits bei Versuchsbeginn im Boden enthaltenen Humus dieser Schicht freigesetzt wurden (untere Hälfte). Die Mengen wurden aufgrund der Verschiebungen des Isotopenverhältnisses $^{13}C/^{12}C$ in Pflanzen- und Bodenproben errechnet. In den sauren Boden wurde insgesamt mehr Kohlenstoff eingetragen als aus ihm freigesetzt. Die C-Bilanz des kalkhaltigen Bodens war dagegen negativ in der Summe über die vier Versuchsjahre.

angefallenen pflanzlichen Abfälle im Kalkboden rascher zersetzt worden sein. Dies würde den geringeren Eintrag von neuem C in diesen Boden erklären.

Diese Ergebnisse lassen darauf schliessen, dass die Festlegung von Kohlenstoff im Boden nicht nur von der C-Eintragsrate in den Boden, sondern auch von der Verweilzeit des organischen Kohlenstoffs im Boden und damit von den mikrobiologischen Eigenschaften des Bodens abhängt. Der starke Humusabbau im kalkhaltigen Boden wäre übrigens an dessen ursprünglichen Standort kaum zu beobachten gewesen. Es ist bekannt, dass Bodenumwälzung die mikrobiologischen Prozesse stark stimulieren kann (Pflügen!). Genau dies geschah bei der Verfrachtung der Böden vom ursprünglichen Standort in die Versuchsanlage. Interessanterweise schien der saure Boden weit weniger stark auf diese Störung zu reagieren als der Kalkboden, was wohl auf seine ungünstigeren Lebensbedingungen für Mikroorganismen zurückzuführen ist.

Doch nun zu den eigentlichen experimentellen Behandlungen. Wie wirkte sich ein höheres CO_2-Angebot in der Luft und die N-Düngung auf den Kohlenstoff im Boden aus? Die Reaktionen fielen im Vergleich zu den Unterschieden zwischen den Böden gering aus und sie hingen wiederum vom Bodentyp ab. Nach vier Jahren unter erhöhter CO_2-Konzentration bzw. gesteigertem N-Eintrag hatten sich die Kohlenstoffgehalte im kalkhaltigen Boden im Vergleich zu den jeweiligen Kontrollen nur unwesentlich verändert (Abb. 12, rechts). Der C-Gehalt des sauren Bodens war geringfügig (aber statistisch

signifikant) grösser bei erhöhter CO_2-Konzentration, sofern nicht zusätzlich mit Stickstoff gedüngt wurde. Die N-Düngung selbst erhöhte den Kohlenstoffgehalt des sauren Bodens, sofern sie nicht mit der CO_2-Erhöhung kombiniert wurde. Diese Wechselwirkung zwischen der CO_2- und der N-Behandlung ist links in Abbildung 12 illustriert.

Neben der Abgabe von CO_2 an die Luft durch die Bodenatmung ist die Auswaschung von gelöstem organischem Kohlenstoff («DOC», *disolved organic carbon*) ein zweiter Weg, über den Kohlenstoff aus dem Boden gelangen kann. Organische Abbauprodukte pflanzlicher und mikrobieller Biomasse können im Bodenwasser gelöst und über das Sickerwasser dem Ökosystem schliesslich entzogen werden. Bisher ist nicht bekannt, inwieweit eine höhere CO_2-Konzentration diese Form des C-Verlusts beeinflusst. Im Versuch «ICAT-Birmensdorf» wurde das Sickerwasser aufgefangen und darin die DOC-Konzentrationen bestimmt. Die Erhöhung des atmosphärischen CO_2 wirkte sich nicht auf die Auswaschungsrate von gelöstem organischem Kohlenstoff und dessen Eigenschaften aus. Auch die DOC-Konzentrationen im Bodenwasser im Oberboden änderten sich kaum. Das Isotopenverhältnis $^{13}C/^{12}C$ des gelösten organischen Kohlenstoffs wies darauf hin, dass nur geringe Mengen von Luft-CO_2 über die Pflanzen in diesen C-*Pool* gelangten. Der gelöste organische Kohlenstoff war somit wahrscheinlich keine wichtige Senke für atmosphärisches CO_2.

Eine entscheidende Frage im globalen C-Kreislauf ist, wie lange der neu in den Boden eingebrachte Kohlenstoff im Boden verbleibt bis er diesen über die Bodenatmung oder als gelöster organischer Kohlenstoff wieder verlässt. Wie kann man aber von einem vier Jahre dauernden Versuch Schlüsse auf langfristige Veränderungen ziehen? Hierzu wurde der Bodenkohlenstoff in verschiedene Fraktionen aufgeteilt, von denen die C-Umsatzraten aus anderen Versuchen bekannt sind. Es zeigte sich, dass sich am Versuchsende ungefähr 40% des gesamten neuen Bodenkohlenstoffs im sauren Boden in den gröberen Bodenpartikeln (Sandfraktion, Partikeldurchmesser 0,25–2 mm) befanden. Die organische Substanz dieser Bodenfraktion besteht hauptsächlich aus Partikeln von Pflanzenrückständen und weist Halbwertszeiten von weniger als zehn Jahren auf. Dies weist darauf hin, dass ein beträchtlicher Teil des neu in den Boden eingebrachten Kohlenstoffs dort nicht langfristig festgelegt, sondern rasch wieder zurück an die Atmosphäre abgegeben wird.

Die Ergebnisse aus dem Versuch «ICAT-Birmensdorf» legen nahe, dass nicht allein die Menge an produzierter Biomasse und damit der zu erwartende Kohlenstoffeintrag in den Boden den C-Gehalt im Boden bestimmt, sondern dass vielmehr die Eigenschaften der Böden selbst eine wichtige Rolle bei deren Festlegung von Kohlenstoff spielen. Diese Schlussfolgerung ist wichtig für globale Kohlenstoffkreislaufmodelle, da diese viel Wert auf die Menge an oberirdischer Biomasse und Lufttemperaturen legen, Bodeneigenschaften aber nicht berücksichtigen.

4 Schlussfolgerungen

Aus den vorliegenden Resultaten lässt sich schliessen, dass eine erhöhte atmosphärische CO_2-Konzentration zumindest vorübergehend (1) die Kohlenstoffassimilation und das Wachstum von Waldbäumen bei guter Nährstoffversorgung erhöhen, (2) den C-Gehalt des Bodens manchmal leicht steigern und (3) verschiedene Baumarten unterschiedlich beeinflussen und somit die Konkurrenzverhältnisse in Ökosystemen verändern kann (möglicher Biodiversitätseffekt). Der Versuch hat klare Hinweise geliefert, dass Eigenschaften des

Bodens das Ausmass all dieser Reaktionen entscheidend mitbestimmen – der Boden ist der Schlüssel für ein besseres Verständnis der Reaktionen der Vegetation auf die zu erwartenden Umweltveränderungen!

Obwohl die erhöhte CO_2-Konzentration (und N-Düngung) die Biomasse im Verlauf der vier Versuchsjahre zum Teil deutlich vergrösserte, ist fraglich, ob dadurch langfristig mehr Kohlenstoff im Ökosystem festgelegt wird. Schnelleres Pflanzenwachstum kann mit kürzeren Verweilzeiten des Kohlenstoffs in der Biomasse verknüpft sein (Umsatz ist nicht gleichzusetzen mit Kapital): Eine raschere Bestandesentwicklung führt zwar vorübergehend zu einer grösseren C-Festlegung im Ökosystem, kann aber auch mit kürzeren Lebenszeiten und somit mit einem schnelleren Rückfluss des in der Biomasse gebundenen Kohlenstoffs in die Atmosphäre verbunden sein. Auch in diesem Versuch fand sich kein klarer Hinweis dafür, dass der Boden als CO_2-Senke für vom Menschen zusätzlich freigesetztes CO_2 wirken könnte. Diese Frage bleibt offen – nicht zuletzt deshalb, weil eine solche Kompensation durch den Boden von kurzfristiger Natur sein könnte. Ein beträchtlicher Teil des neu in den Boden eingebrachten Kohlenstoffs dürfte nämlich in «kurzlebige» Humusfraktionen gelangen. Eine beschleunigte Bestandesdynamik könnte aber praktische Konsequenzen für die Waldbewirtschaftung haben. So ist ein schnellerer Aufwuchs auf Verjüngungsflächen und raschere Regeneration nach Sturm- und Lawinenwürfen, aber auch eine frühere Überalterung von reifen Beständen denkbar. Offen ist, wie qualitative Veränderungen im Holz diese Risiken verändern (vgl. dazu auch den Beitrag «Biodiversität, Kohlenstoffverteilung und Biomechanik» von SPINNLER *et al.* in diesem Band).

Literatur

DRAKE, B.G.; LEADLEY, P.W., 1991: Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated CO_2. Plant Cell Environ. 14: 853–860.

EGLI, P.; MAURER, S.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; KÖRNER, C., 1998: Effects of elevated CO_2 and soil quality on leaf gas exchange and above-ground growth in beech-spruce model ecosystems. New Phytol. 140: 185–196.

KÖRNER, C.; ARNONE III, J.A., 1992: Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. Science 257: 1672–1675.

KÖRNER, C.; HÄTTENSCHWILER, S., 1998: Die Alpen und das CO_2 Problem. Biologische Perspektiven. Zürich, vdf. 137 S.

LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Stuttgart, Ulmer. 394 S.

LOEHLE, C., 1995. Anomalous responses of plants to CO_2 enrichment. Oikos 73: 181–187.

SCHIMEL, D. S., 1995: Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biol. 1: 77–91.

STOCKER, R.; LEADLEY, P. W.; KÖRNER, C., 1997: Carbon and water fluxes in a calcareous grassland under elevated CO_2. Funct. Ecol. 11: 222–230.