

Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO₂-Konzentration

Manfred Forstreuter

Synopsis

A CO₂ experiment was carried out from April 1991 to October 1993 (interrupted during winter months) on young beech stands in four semi-closed acrylic chambers. This microcosm – consisting of a plant stand of 48 (first year), 36 (second year), and 25 (third year) young beech plants (1.5 years old at beginning) in a soil block (loamy sand, bulk density 1.1 g cm⁻³) of 0.4 m³ and an air volume of 1 m³ – were exposed to CO₂ concentrations of unchanged ambient air (371 ± 46 μmol mol⁻¹) or of 700 μmol mol⁻¹ (703 ± 10 μmol mol⁻¹). Net CO₂ gas exchange (NCER) of the juvenile beech stands was measured continuously within the chambers and a mini-cuvette system (CMS 400, WALZ) was used to measure net photosynthesis and dark respiration of single leaves.

An average increase in LAI of 24% during the second and of 48% during the third vegetation period at elevated CO₂ was measured. The vertical distribution of leaf area was influenced by elevated CO₂. An increase of leaf area density in lower layers of the canopy up to 34% was observed at high CO₂, affecting penetration of incident light downward into the canopy. The specific leaf area [cm² g⁻¹] was decreased at elevated CO₂. Single leaf measurements showed that leaves grown and measured in elevated CO₂ had a higher net photosynthesis than leaves in present CO₂. The mean net photosynthetic rate at light saturation was enhanced by a factor of 1.56 from 3.0 (1991), 4.5 (1992), 4.9 μmol m⁻² s⁻¹ (1993) at 350 μmol mol⁻¹ to 6.5 (1991), 6.2 (1992) and 6.6 μmol m⁻² s⁻¹ (1993) at 700 μmol mol⁻¹.

At high photon flux density (PPFD) the NCER_{max} of the whole stands at 700 μmol mol⁻¹ increased by 90% in July and still increased by 51% in September. At elevated CO₂ light saturation of NCER and light compensation point of the stands occurred at higher PPFD. Whole stand respiration was clearly enhanced at high CO₂.

By means of mathematical models leaf and canopy measurements were combined. The results showed that canopy response to atmospheric CO₂ enrichment was weaker than single leaf responses. At high CO₂ the influence of the canopy structure on canopy photosynthesis increased. By using the models the results of the single leaf and whole stand measurements were within the confidence interval of 95% of the data.

Elevated CO₂, leaf area index, specific leaf area, net photosynthesis, dark respiration, net CO₂ gas exchange, canopy photosynthesis, canopy structure Fagus sylvatica L.

1. Einleitung

Es gibt nur wenige Untersuchungen an Pflanzengemeinschaften, die bei den zukünftig zu erwartenden atmosphärischen CO₂-Konzentrationen unter freilandnahen Bedingungen durchgeführt wurden. Nur etwa 10% der Experimente (STRAIN & CURE 1985, ROGERS & al. 1994) haben die direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf Holzpflanzen untersucht. Gerade Untersuchungen an langlebigen Holzpflanzen spielen bei der Frage: »Stellen terrestrische Ökosysteme eine zukünftige Kohlenstoffsänke im globalen Kohlenstoffkreislauf dar?« (KOHLMAYER & al. 1989) eine zentrale Rolle, da Holzpflanzen im Gegensatz zu den kurzlebigen krautigen Pflanzen den veränderten Umweltbedingungen in einer einzigen Lebensspanne ausgesetzt sein werden. Die wenigen Langzeituntersuchungen an holzigen Arten (Sträucher bzw. Bäumen) ergaben eine Zunahme des Wachstums und der Netto-Assimilation bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration (ROGERS & al. 1983, DAHLMANN & al. 1985, HOLLINGER 1987, GAUDILLERE & MOUSSEAU 1989). In der vorliegenden Langzeituntersuchung wurden mögliche Veränderungen der Parameter auf physiologischer Ebene des Blattes und strukturellen Bestandesebenen von juvenilen holzigen Pflanzenbeständen bei erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration erforscht.

2. Material und Methoden

Von 1991 bis 1993 wurden 1,5 Jahre junge Buchenbestände (Herkunft: 801 03, 1. Jahr n=48; 2. Jahr n=36; 3. Jahr n=25) atmosphärischen CO₂-Konzentrationen von 350 (371 ± 46) und 700 (703 ± 10) μmol mol⁻¹ ausgesetzt. Zwei Freilandbestände dienten als zusätzliche Kontrollen. Es wurden die Trockensubstanzakkumulation der Pflanzenorgane (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995), die Bestandesstruktur, der CO₂-Gaswechsel der Bestände und die

Nettophotosynthese- und Respirationsraten von einzelnen Buchenblättern untersucht.

Die Versuchsanlage bestand aus vier Expositionskammern (Oberteil 1 m^3 , abgeschlossener Bodenraum 0.4 m^3) aus UV-durchlässigem Acrylglas, in denen das Mikroklima den Außenbedingungen nachgeregelt wurde (FORSTREUTER 1991). Die Windgeschwindigkeit wurde mit einem Schalenstern-Anemometer (Typ 1469, LAMPRECHT, Göttingen) gemessen und innerhalb der Expositionskammern mit einem Ventilator im Bereich von $0,1$ bis $2,5 \text{ m s}^{-1}$ nachgeregelt. Die Photonenflußdichte (PPFD) wurde im Freiland und in den Kammern mit Hilfe von Quantum Sensoren (LI-190 SB, LI-COR) erfaßt. Die Messungen der CO_2 -Konzentrationen wurden mit Hilfe von Ultrarotabsorptionsspektroskopen (URAS 3G, HARTMANN & BRAUN) durchgeführt. Die Berechnung des CO_2 -Gaswechsels lehnte sich an die Methode von GAASTRA (1959) und JANAC, CATSKY & JARVIS (1971) an. 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 (Typ 5850 TR, BROOKS INSTRUMENTS) berechnet und auf die m^2 Grundfläche bezogen. Eine weiterführende Erläuterung zur Versuchsanlage samt Auflistung der erfaßten Meßparameter ist bei FORSTREUTER (1991, 1993) beschrieben.

Die Messungen der Nettophotosynthese- und der Respirationsraten der Buchenblätter in den verschiedenen Schichten des Bestandes erfolgten mit einem Kompakt-Mini-Küvettenystem (CMS 400, WALZ) mit integrierter Eingangsfuchteregelung (RSV 42, WALZ). Die CO_2 -Konzentrationsdifferenz im Luftstrom vor Eintritt und nach Ausgang aus der Küvette wurde mit einem BINOS 100 (ROSEMOUNT) ermittelt. Die Nettophotosyntheseraten wurden bei 20°C und einer Rel. Luftfeuchtigkeit von ca. 65 % unter natürlichen Strahlungsbedingungen gemessen. Die Respiration der Buchenblätter wurde über einen Zeitraum von 30 Minuten im Anschluß an die Photosynthesemessungen bei verschiedenen Temperaturstufen bestimmt.

Die Modellfunktionen wurden nach dem »Marquart Least Square«-Verfahren mit dem Programmpaket SAS (1988) erstellt.

Der Blattflächenindex (LAI) der »Modell-Bestände« wurde aus der Anzahl der Blätter aller Bäumchen und aus der mittleren Blattfläche pro Blatt ermittelt, die an fünf zufällig ausgewählten Bäumchen über eine allometrische Beziehung zwischen Blattlänge und Breite (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995) bestimmt wurde. Diese Messungen fanden in 4-wöchigen Abständen statt. Am Ende der dritten Vegetationsperiode unter erhöhter CO_2 -Kon-

zentration wurde das gesamte Blätterdach schichtweise geerntet. Dabei wurden 7 Schichten in Abständen von 20 cm unterschieden. Die Blattflächen wurden mit einem Blattflächenmessgerät (Modell LI-3000, LI-COR) erfaßt und deren Masse durch Trocknung bei 85°C bestimmt.

Vor der Ernte des Blätterdaches wurde die in der jeweiligen Schicht des Bestandes auftreffende Photonenflußdichte mit Hilfe eines Quantum Sensors an verschiedenen Punkten gemessen. Eine Funktion für die in den Bestand einfallende PFD wurde nach MONSI & al. (1953) unter Anwendung des Lambert-Beerschen-Gesetzes ($I = I_0 \cdot \exp(-K \cdot \text{LAI})$) erstellt, wobei I und I_0 die einfallende Photonenflußdichte über und in der jeweiligen Schicht des Bestandes, LAI den bis zur jeweiligen Schicht akkumulierten LAI und K den Extinktionskoeffizienten wiedergibt.

Ein Vergleich der Blatt- und Bestandesmessungen wurde für einen ausgewählten Zeitraum (14.–18. August 1992) wie folgt durchgeführt:

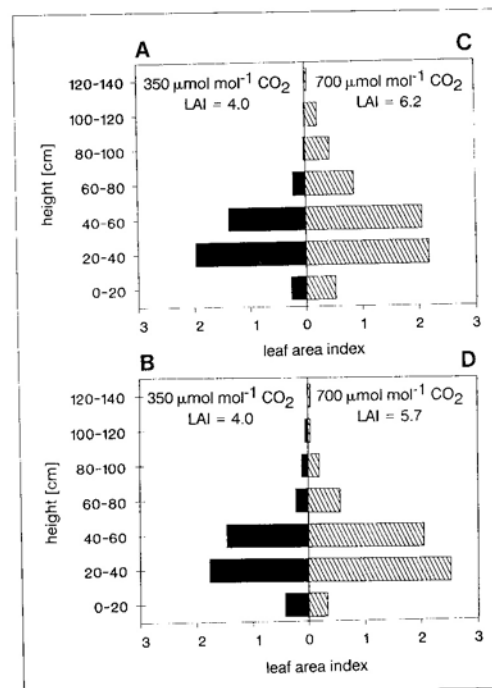


Abb. 1
Vertikale Blattflächenverteilung von vier juvenilen Buchenbeständen bei 700 (C,D) und 350 (A,B) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ nach 3-jähriger Begasungsdauer.

Fig. 1
Vertical distribution of leaf area in four juvenile beech stands at 700 (C,D) and 350 (A,B) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ after three years of exposure.

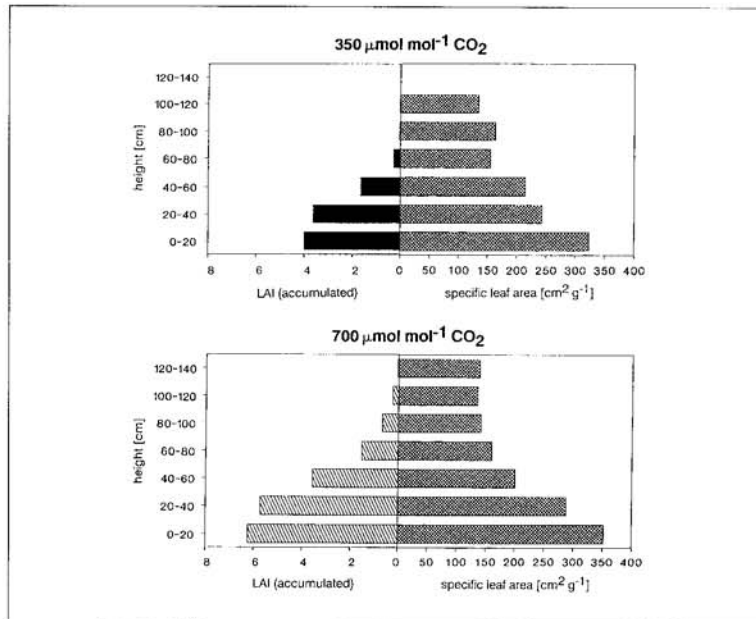


Abb. 2
Vertikalprofil der
Spezifischen Blattflächen-
Werte [$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$] im Vergleich
zum akkumulierten
Blattflächenindex (LAI)
[$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$] in juvenilen
Beständen nach 3-jähriger
Begasungsdauer bei 350 und
700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Fig. 2
Values of specific leaf area
(SLA) and accumulated
leaf area index (LAI) in vertical
line in juvenile beech stands
after three years of exposure
to 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

In einem **ersten Ansatz**, ausgehend von den Bestandesmessungen, wurden die Bruttophotosyntheseraten (P_G) der Bestände aus den Modellfunktionen der NCER und der R_D der Bestände ermittelt. Ausgehend von den Einzelblattmessungen wurde die P_G der Bestände aus den Funktionen der Nettophotosynthese (P_N), der Blattrespiration (R_D) und des bekannten LAI berechnet, wobei der Einfluß der Bestandesstruktur zunächst unberücksichtigt ist.

In einem **zweiten Ansatz** wurde die Bestandesstruktur in die Berechnung der Bruttophotosynthese einbezogen. Die einfallende PPF in die jeweilige Schicht des Bestandes wurde bei gegebener Blattflächenverteilung aus den o.g. Funktionen berechnet. Die errechneten Photosyntheseraten für die einzelnen Schichten des Bestandes wurden aufsummiert und ergaben die Bruttophotosyntheseraten (P_G) des Bestandes.

3. Ergebnisse

Blattflächenindex (LAI)

In den Buchenbeständen wurden im 1. Jahr mittlere LAI-Werte von 1,9 (350), 2,2 (Freiland) gegenüber 2,0 (700) ermittelt; im 2. Jahr von 5,0 (350), 5,4 (Freiland) gegenüber 6,2 (700) und im 3. Jahr von 4,4 (350), 5,1 (Freiland) gegenüber 6,5 (700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$). Unter erhöhter CO₂-Konzentration nahm der LAI im 1. Jahr unwesentlich, im 2. Jahr um 24% und im 3. Jahr um 48% im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ zu. Im 3. Begasungsjahr ergab die Ernte des gesamten Blätterdaches, das bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ her-

anwuchs, einen LAI von 4,0 und 4,0 (Parallelbestand) und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ von 6,2 bzw. 5,7 (Parallele). Die vertikale Blattflächenverteilung (Abb.1) wies unter erhöhter CO₂-Konzentration neben einer Veränderung in der Bestandeshöhe (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995) eine signifikante Zunahme der Blattflächen in den einzelnen Schichten auf. Unter erhöhter CO₂-Konzentration wurde ein dichteres bzw. kompakteres Blätterdach ausgebildet. Diese Zunahme betrug in den unteren Schichten bis zu 34 % gegenüber dem bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ herangewachsenem Blätterdach.

Spezifische Blattfläche (SLA)

Die Spezifische Blattfläche [$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$] (Abb.2) nahm in der Vertikalstruktur von oben nach unten mit ansteigendem LAI deutlich zu. Die Buchenblätter wiesen SLA-Werte zwischen 150 und 350 [$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$] auf, wobei ein linearer Zusammenhang zwischen dem bis zur jeweiligen Schicht akkumulierten LAI und der Spezifischen Blattfläche in der Schicht bestand. Die Zunahme des LAI um 1 bedingte eine Zunahme der SLA-Werte zwischen 31 und 38 [$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$]. Die SLA-Werte der Blätter, die unter erhöhter CO₂-Konzentration gebildet wurden, waren im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ geringer und somit die Blätter pro Flächeneinheit schwerer (Abb.3).

Strahlungsverteilung

Die veränderte Bestandesstruktur beeinflusste die Lichtverhältnisse innerhalb des Bestandes. Die Werte der Photonenflußdichte (PPFD), die direkt über dem Boden gemessen wurden, betragen in dem Bestand

Abb. 3
Beziehung zwischen den spezifischen Blattflächen-Werten (SLA) und des bis zur jeweiligen Schicht akkumulierten Blattflächenindex (LAI) in juvenilen Buchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.) bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

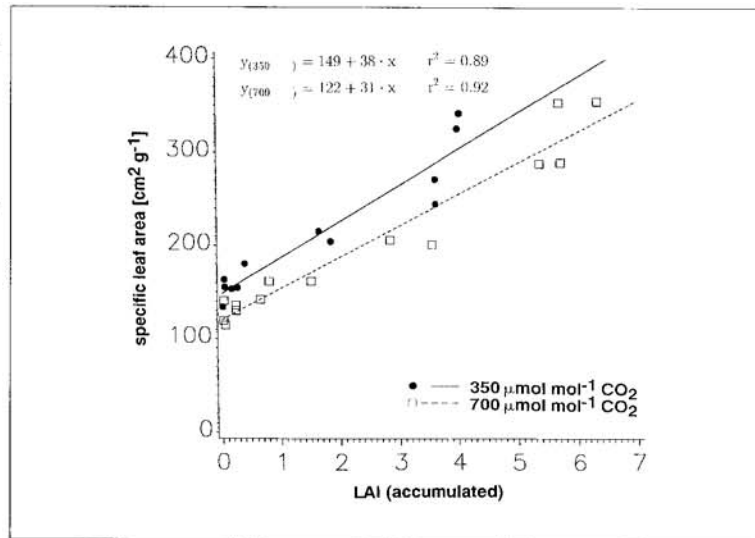


Fig. 3
Relationship between the specific leaf area (SLA) in a certain canopy layer and the accumulated leaf area index (LAI, above) in four juvenile beech stands (*Fagus sylvatica* L.) at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

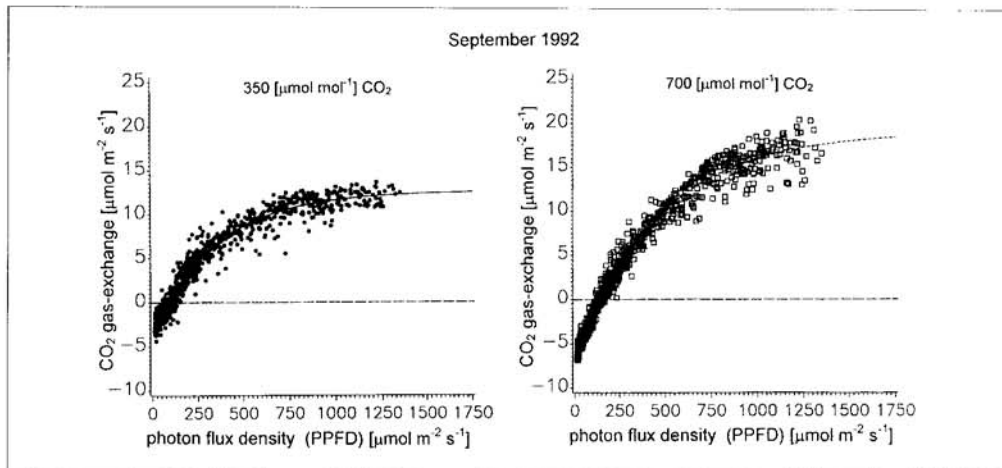


Abb. 4
Lichtkurven der Netto CO_2 Gaswechselraten (NCER) der juvenilen Buchenbestände bei den CO_2 -Konzentrationen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ in der zweiten Begasungsperiode (September 1992, Modellfunktionen siehe Tab.2).

Fig. 4
Light curve of the net CO_2 gas exchange rates of juvenile beech stands in the second vegetation period (September 1992, look for models in Tab.2) at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 3 %, in dem Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 1,8 % der auf der obersten Schicht einfallenden PPFD. Die Beziehung zwischen der vertikalen Blattflächenverteilung und den gemessenen Lichtprofilen in den Beständen ergab unter Anwendung des Lambert-Beerschen Gesetzes $I = I_0 \exp(-K \cdot \text{LAI})$ einen Extinktionskoeffizienten K für den Bestand unter 350 von 0,88 und unter 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ von 0,64 (Tab.1).

Netto- CO_2 -Gaswechselraten (NCER) der Bestände

Die Meßreihen der NCER der »Modell-Ökosysteme«,

der PPFD, der Luft- und Bodentemperaturen und der Relativen Luftfeuchtigkeiten in den Expositions-kammern und im Freiland lagen als Halbstundenmittelwerte ($n=40$) über die gesamte Vegetationsperiode (Abb.4, Beispiel September 1992) vor. Bei Lichtsättigung des CO_2 -Gaswechsels wurden im Bestand bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ maximale Raten von 12,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 19,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Die Steigerung bei erhöhter CO_2 -Konzentration betrug demnach 51 %. Während der Vegetationsperiode 1992 blieben die maximalen NCER der Bestände in der jeweiligen CO_2 -Stufe annähernd auf

Leaf models	
$P_{N_{leaf}}$	Leaf net photosynthetic rate [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I	Photon flux density (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
1992:	$P_{N_{leaf}(350)} = 4.48 \cdot (1 - e^{-0.0097(1-8)})$ (1)
	$P_{N_{leaf}(700)} = 6.21 \cdot (1 - e^{-0.0093(1-10)})$ (2)
1993:	$P_{N_{leaf}(350)} = 4.86 \cdot (1 - e^{-0.0085(1-4)})$ (3)
	$P_{N_{leaf}(700)} = 6.55 \cdot (1 - e^{-0.0085(1-6)})$ (4)
$R_{D_{leaf}}$	Leaf dark respiration [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
T_l	Leaf temperature [$^{\circ}\text{C}$]
1992:	$R_{D_{leaf}} = -0.346 + 0.288 \cdot e^{0.046 \cdot T_l}$ (5)
1993:	$R_{D_{leaf}} = 0.024 \cdot e^{0.115 \cdot T_l}$ (6)
$P_{G_{leaf}}$	Leaf gross photosynthetic rate [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I	Photon flux density (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
1992:	$P_{G_{leaf}} = P_{N_{leaf}} + R_{D_{leaf}}$ (7)
	$P_{G_{leaf}(350)} = 4.88 \cdot (1 - e^{-0.0096(1-0)})$ (8)
	$P_{G_{leaf}(700)} = 6.63 \cdot (1 - e^{-0.0093(1-3)})$ (9)
Light models	
I_{top}	Incident photon flux density (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I_{layer}	Photon flux density (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in a canopy layer
LAI_{acc}	accumulated leaf area index (LAI) [$\text{m}^{-2} \text{m}^{-2}$] above a certain canopy layer
1992:	$I_{layer(350)} = I_{top} \cdot e^{-0.64 \cdot (LAI_{acc})}$ (10)
	$I_{layer(700)} = I_{top} \cdot e^{-0.64 \cdot (LAI_{acc})}$ (11)

Tab. 1

Modell-Funktionen der Netto-photosynthese-, der Dunkelrespirations- und der Brutto-photosyntheseraten und ein Lichtmodell der in den Bestand einfallenden Photonenflußdichte wurden aus den Blattmessungen mit einem Mini-Küvettenystem und aus den Lichtmessungen in den Beständen mit einem Quantum Sensor mit Hilfe statistischer Regressionsverfahren (SAS INSTITUTE 1988) erstellt.

Tab. 1

Leaf models of net photosynthesis, dark respiration and gross photosynthesis and a light model of incident PPFD into the canopy were calculated from the leaf measurements with a mini-cuvette system and the light measurements in the canopy with a Quantum sensor by using statistical regression procedures (SAS INSTITUTE 1988).

dem gleichen Niveau, wobei die Variabilität der Werte zum Ende der Vegetationsperiode abnahm. Die Lichtsättigung der NCER wurde im Bestand bei 350 bei geringeren Photonenflußdichten als im Bestand bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ erreicht. Die Modellfunktionen der NCER machen deutlich, daß sich der Lichtkompensationspunkt des Bestandes unter erhöhter CO₂-Konzentration erst bei höheren PPFD einstellte.

Netto-Photosyntheseraten (P_N) der Buchenblätter

Bei Lichtsättigung wurden mittlere Nettophotosyntheseraten (Abb.5), ausgedrückt in $\mu\text{mol m}^{-2}$ Blattfläche s^{-1} , von 3,0 (1991), 4,5 (1992) und 4,9 (1993) im Bestand unter 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ und von 6,5 (1991) 6,2 (1992) und 6,6 (1993) im Bestand unter 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ gemessen. Die Modellfunktionen sind in Tab.1 (Gleichungen 1 bis 4) aufgelistet. Die Nettophotosyntheseraten waren unter erhöhter CO₂-Konzentration im Mittel um 56 % gesteigert. Die große Variabilität der Nettophotosyntheseraten der Blätter aus den verschiedenen Schichten des Bestandes, die sich bei konstanten Umgebungsbedingungen

(20 °C, 65% RF) ergaben, spiegelte die unterschiedliche Photosynthese-Kapazität wider. Bei steigendem Lichtangebot war die Zunahme der Nettophotosyntheseraten in den Blättern unter 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ deutlich größer.

Respirationsraten (R_D) der Buchenblätter

Die Respirationsraten des Blätter (Abb.5) wiesen gegenüber der Temperatur einen zu erwartenden exponentiellen Zusammenhang auf (Tab.1, Gleichung 5 und 6). Aus den Respirationsraten wurde ein Temperaturkoeffizient (Q_{10}) von 2.1 (1992) und 3.1 (1993) ermittelt. Die mittleren Respirationsraten, die im 2. Begasungsjahr bei 20°C gemessen wurden, wiesen signifikante Unterschiede auf. Die Werte betragen $0,31 \pm 0,18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) und $0,57 \pm 0,42 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $n=35/40$, $t=3,48$, ($\alpha < 0,05$). Die Atmungsraten der Blätter, die unter erhöhter CO₂-Konzentration heranwuchsen, nahmen im Vergleich zu 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ um 84 % zu. Diese Unterschiede wurden anhand der Messungen im 3. Begasungsjahr nicht bestätigt.

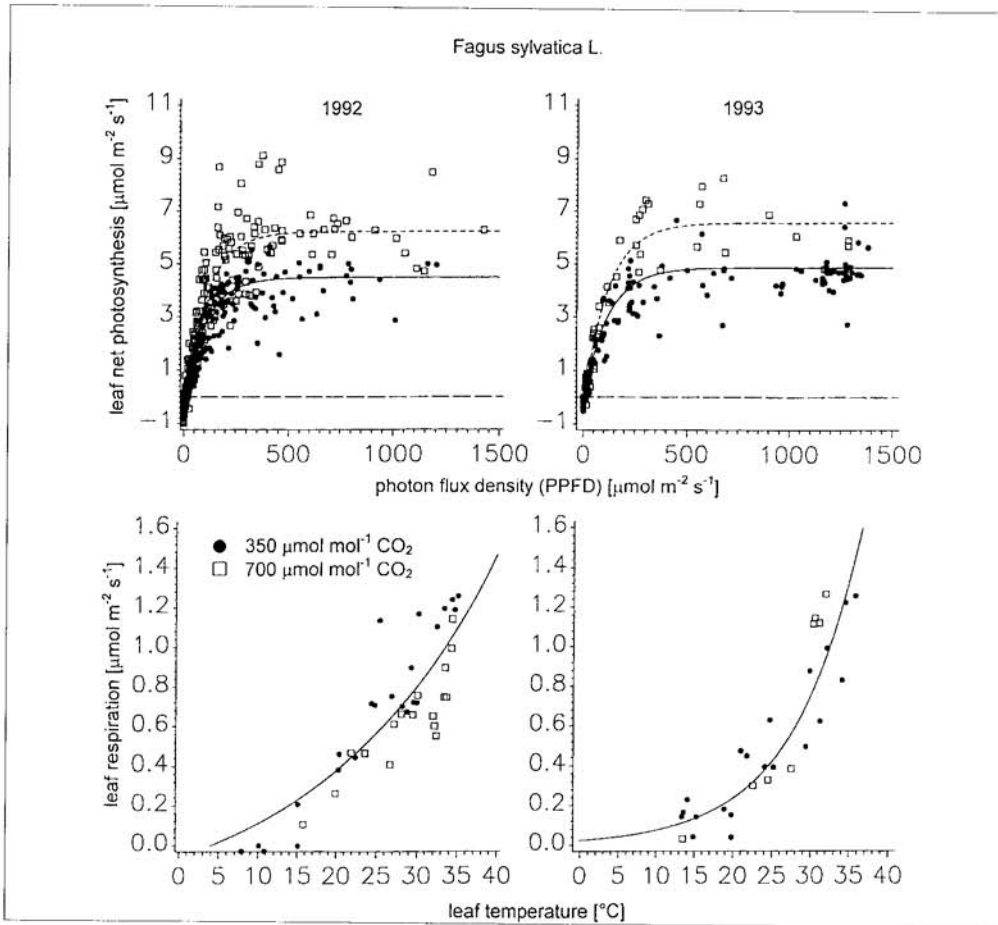


Abb. 5

Licht- bzw. Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese- bzw. der Dunkelrespirationsraten von Buchenblättern aus verschiedenen Schichten der juvenilen Buchenbestände (Juli 1992: LAI= 4,2 350, LAI= 6,1 700; August 1993: LAI=4,0 350, LAI= 6,2 700) bei den CO_2 -Konzentrationen von 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Modell-Funktionen siehe Tab.1).

Fig. 5

Correlation between photon flux density and net photosynthesis; and between temperature and dark respiration rates of leaves (*Fagus sylvatica* L.) at various canopy layers (July 1992: LAI= 4.2 350, LAI= 6.1 700; August 1993: LAI=4.0 350, LAI= 6.2 700) in plant stands at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 (models in Tab.1).

Verknüpfung der Messungen auf Blatt- und Bestandesebene

Unter erhöhter CO_2 -Konzentration waren die Photosyntheseraten (P_G , Tab.1 Gleichung 7 bis 9) pro Blattflächeneinheit, ermittelt aus den Blattmessungen 1993, um 39 % gesteigert. Die Steigerung der Photosyntheseraten (P_G) pro Blattflächeneinheit, ermittelt aus den Bestandesmessungen, betrug für diesen Zeitraum nur 12 %. Diese Unterschiede wiesen auf den Einfluß der Bestandesstruktur auf die NCER der Bestände hin.

Im ersten Ansatz (Tab.2, Gleichung 16 und 17) wurden die Ergebnisse aus den Einzelblattmessungen

und den Bestandesmessungen miteinander verglichen (Abb.6 A, C). Bei Lichtsättigung waren die Brutto-photosyntheseraten, ausgehend von den Blattmessungen, im Vergleich zu den Bestandesmessungen bei 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (LAI: 4,4) um 6 % höher und bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (LAI: 6,1) um 30 % höher. Noch größere Unterschiede traten besonders bei geringen PPF-D-Werten auf und dokumentierten den Einfluß der Bestandesstruktur.

Die Ergebnisse des zweiten Ansatzes (Tab.2 Gleichungen 18 bis 20), ausgehend von den Blattmessungen und den Bestandesmessungen, zeigten eine gute Übereinstimmung (Abb. 6 B, C). Die aus den Blatt-

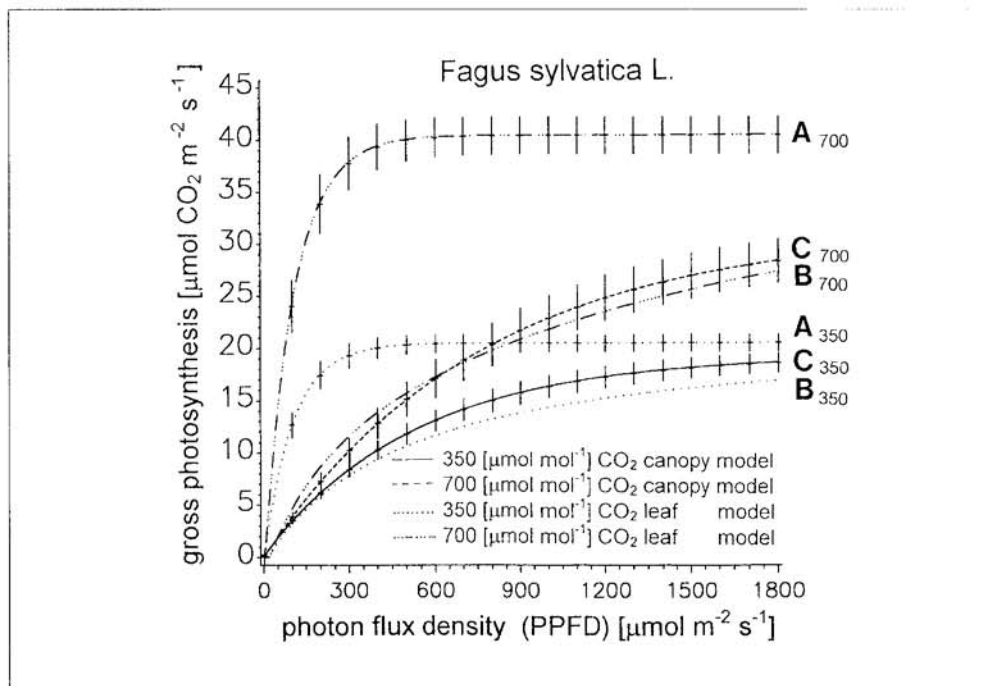


Abb. 6

Lichtkurven der Bestandes-Bruttophotosyntheseraten auf der Grundlage der Modellfunktionen des CO₂-Gaswechsels und der Dunkelrespiration ausgehend von den Messungen auf der Bestandesebene (canopy models, C) und der Blattebene (leaf models, A, B) (Tab.1 und Tab.2) an *Fagus sylvatica* L. bei CO₂-Konzentrationen von 350 und 700 µmol mol⁻¹. Die vertikalen Balken geben das Konfidenz-Intervall für 95 % der Daten an. A: Bestandes-Bruttophotosyntheseraten, ausgehend von den Blattmessungen von Juli 1992, wurden mit Hilfe des Blattflächenindex (LAI) ermittelt (LAI= 4,2, 350; LAI=6,1, 700). B: Bestandes-Bruttophotosyntheseraten, ausgehend von den Blattmessungen von Juli 1992, wurden mit Hilfe der vertikalen Blattflächen- und Lichtverteilung (light models, Tab.1) des Bestandes bei 350 und 700 µmol mol⁻¹ ermittelt.

Fig. 6

Light response curves of canopy gross photosynthesis calculated from the stand measurements (canopy models, C) and from single leaf measurements (leaf models, A, B) by using net CO₂ gas exchange and respiration models (Tab.1 and Tab.2) at 350 and 700 µmol mol⁻¹. Vertical lines represent the 95-percent confidence limit of nonlinear model (least square procedure, SAS INSTITUTE 1988).

A: Canopy gross photosynthesis was calculated from leaf measurements by using the LAI of the plant stands from July 1992 (LAI: 4.2, 350; LAI: 6.1, 700).

B: Canopy gross photosynthesis was calculated from leaf measurements by using the vertical distribution of LAI and PPFD (light models Tab.1) in the canopy of juvenile beech stands at 350 and 700 µmol mol⁻¹ CO₂.

messungen errechneten Werte lagen im Vertrauensintervall von 95 % der Daten aus den Bestandesmessungen. Unter erhöhter CO₂-Konzentration wurde eine Steigerung der Bruttophotosyntheseraten von 50 % bei hohen Photonenflußdichten aus den beiden Modellen ermittelt.

4. Diskussion

Die Zunahme der Nettophotosyntheserate bei erhöhter CO₂-Konzentration von 56 % macht die Photosynthese-Kapazität von Buchenblättern bei optimalen Umweltbedingungen deutlich. In einem Experiment

von WULLSCHLEGER & al. (1992) wurden Sämlinge von *Liriodendron tulipifera* L. und *Quercus alba* L. 24 Wochen erhöhter CO₂-Konzentration (Umgebungsluft+300 µmol mol⁻¹) und Umgebungsluft ausgesetzt. Die Assimilation pro Blattfläche nahm bei erhöhter CO₂-Konzentration um 60 % für *Liriodendron* und um 39 bis 51 % für *Quercus* zu. Die Photosyntheseraten in Blättern von *Castanea sativa* Mill. (MOUSSEAU 1993) zeigten bei Vegetationsbeginn eine Steigerung von 29 % und von 57% unter 700 µmol mol⁻¹ im Vergleich zu 350 µmol mol⁻¹ CO₂. Mit fortschreitender Vegetationsperiode nahm die Photosyntheserate bei erhöhter CO₂-Konzentration ab. In der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode wurden

Canopy models

$R_{D_{system}}$: Total system respiration [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 T_s : Soil temperature [$^{\circ}\text{C}$]

$$1992: R_{D_{system}(350)} = -0.514 + 1.14 \cdot e^{0.065 \cdot (T_s)} \quad (12)$$

$$R_{D_{system}(700)} = -0.514 + 2.28 \cdot e^{0.055 \cdot (T_s)} \quad (13)$$

$P_{G_{canopy}}$: Canopy gross photosynthesis [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 I : Photon flux density (PPFD) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

$$1992: P_{G_{canopy}(350)} = 19.3 \cdot (1 - e^{-0.00187 \cdot (I - 6)}) \quad (14)$$

$$P_{G_{canopy}(700)} = 31.3 \cdot (1 - e^{-0.00131 \cdot (I - 11)}) \quad (15)$$

$NCER_{system}$: Net CO_2 gas exchange [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 $P_{G_{canopy}}$: Canopy gross photosynthesis [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 $P_{N_{leaf}}$: Leaf net photosynthesis [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 $R_{D_{leaf}}$: Leaf dark respiration [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
 LAI : Leaf area index [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$]
 k : Light penetration coefficient

$$A: P_{G_{canopy}} = NCER_{system} + R_{D_{system}} \quad (16)$$

$$P_{G_{canopy}} = (P_{N_{leaf}} + R_{D_{leaf}}) \cdot LAI \cdot k \quad (17)$$

$$B: P_{G_{canopy}} = \sum_{\text{layer } i} P_{G_{layer}} \quad (18)$$

$$P_{G_{layer}(350)} = 1.88 \cdot (1 - e^{-0.0096 \cdot (I_{\text{layer}})}) \cdot LAI_{\text{layer}} \quad (19)$$

$$P_{G_{layer}(700)} = 6.63 \cdot (1 - e^{-0.0093 \cdot (I_{\text{layer}})}) \cdot LAI_{\text{layer}} \quad (20)$$

base units: * leaf area ** ground area

Tab. 2

Modellfunktionen der Dunkelrespiration, der Brutto-photosynthese aus Bestandesmessungen vom 14. - 18. August 1992 bei den CO_2 -Konzentrationen 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ und die Netto CO_2 Gaswechselraten (NCER) der Buchenbestände für die zwei CO_2 -Stufen im September 1992.

Tab. 2

Canopy models of dark respiration and gross photosynthesis calculated from the CO_2 gas exchange measurements over five days (August 14-18, 1992) at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 and canopy models of net CO_2 gas exchange rates (NCER) in September 1992 at 350 and 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 in semi-closed chambers by using statistical regression procedures (SAS INSTITUTE 1988).

keine signifikanten Unterschiede in den Photosyntheseraten bei 700 und 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ gemessen. Dieser Akklimations-Effekt (down regulation effect) (JARVIS 1993) der Photosynthese bei erhöhter CO_2 -Konzentration trat bei Experimenten mit Bäumen besonders in Topf- und Containerversuchen auf. Die Reduktion der Photosynthese-Kapazität bei erhöhter CO_2 -Konzentration war vielfach verbunden mit hohen Kohlenhydratgehalten der Blätter und geringen Speichermöglichkeiten des zusätzlich akkumulierten Kohlenstoffes in die Pflanzenorgane. Pflanzen am natürlichen Standort wiesen gegenüber solchen, die in Töpfen aufgezogen wurden, keine Reduktion der Photosynthese-Kapazität auf (ARP 1991). Im vorliegenden Experiment konnte keine Reduktion der Photosyntheseraten (down regulation) bzw. Akklimation in den Blättern bei erhöhter CO_2 -Konzentration auf das Niveau der Photosyntheseraten bei den Kontrollblättern (350) nachgewiesen werden. *Fagus sylvatica* ist nach unserem Experiment eine Spezies, die langfristig von einer erhöhten CO_2 -Konzentration

profitiert und mit einem gesteigerten Wachstum reagiert (OVERDIECK 1993, OVERDIECK & FORSTREUTER 1995). Somit zeichnen sich von *Fagus* dominierte Waldökosysteme langfristig als potentielle »Kohlenstoff-Senken« aus.

Bislang sind nur wenige Untersuchungen verfügbar, die die Dunkelrespiration an laubwerfenden Baumarten bei erhöhter CO_2 -Konzentration untersucht haben. Sämlinge von *Liriodendron tulipifera* L. und *Quercus alba* L. wiesen eine Reduktion der Respirationsraten pro Blattfläche bei erhöhter CO_2 -Konzentration in Vergleich zu Blättern bei normaler Umgebungsluft um 37 % und 52 % auf (WULLSCHLEGER & al. 1992). Auch Sämlinge von *Castanea sativa* Mill., die in Töpfen bei 350 und 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 aufwuchsen, besaßen eine geringere Dunkelrespirationsrate bei erhöhter CO_2 -Konzentration (MOUSSEAU 1993). Die Unterschiede wurden hierbei mit zunehmender Versuchsdauer geringer und waren mit fortschreitender Vegetationsperiode nicht mehr nachweisbar.

Im Gegensatz zu diesen Untersuchungen waren die Respirationsraten der Buchenblätter bei 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ gegenüber den Kontrollblättern (350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) in der Meßreihe 1992 signifikant erhöht. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Ergebnissen der Spezifischen Blattfläche (SLA), die im vorliegenden Fall bei erhöhter CO₂-Konzentration verringert waren und somit mehr atmende Blattmasse pro Flächeneinheit auswiesen.

Der zunehmende Einfluß der Struktur des Blätterdaches unter erhöhter CO₂-Konzentration auf die Photosyntheseleistung eines Bestandes konnte nachgewiesen werden. Die Veränderungen in der Bestandesstruktur interagieren wiederum mit den abiotischen Faktoren innerhalb des Bestandes und verändern das Mikrobekandesklima. Schon STRAIN & CURE (1985) wiesen auf die möglichen Veränderungen des Lichtes hin, das durch das Pflanzendach dringt. Auch die Evapotranspirationsraten können beeinflusst werden (OVERDIECK & FORSTREUTER 1994). In weiterführenden Untersuchungen sollten daher die Veränderungen auf der Bestandesebene stärker berücksichtigt werden.

Danksagung

Für die technische Hilfe gilt mein besonderer Dank Frau E. West und Frau R. Ehrenberg. Herrn R. Stark danke ich für die Betreuung und Wartung der Meßanlage. Das Vorhaben wurde aus Mitteln der EU gefördert (The likely impact of rising CO₂ and temperature on European forests, R&D, EG-EV 50 CT92-0127).

Literatur

- ARP, W. J., 1991: Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 14: 869–875.
- DAHLMANN, R.C., STRAIN, B.R. & H.H. ROGERS, 1985: Research on the response of vegetation to elevated atmospheric carbon dioxide. *J. Environ. Qual.* 14: 1–8.
- FORSTREUTER, M., 1991: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Verh. Ges. Ökol.* (Osnabrück) XIX/III: 265–279.
- FORSTREUTER, M., 1993: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* (Berlin) 91: 208 S.
- GAASTRA, P., 1959: Photosynthesis of crops plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen, Nederland* 59: 1–68.
- GAUDILLERE, J.-P. & M. MOUSSEAU, 1989: Short term effect of CO₂ enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* cv I 214). *Acta Oecologica. Oecol. Plant.* 10: 95–105.
- HOLLINGER, D.Y., 1987: Gas exchange and dry matter allocation responses to elevation of atmospheric CO₂ concentration in seedlings of three tree species. *Tree Physiology* 3: 193–202.
- JANAC, J., CATSKY, J. & P.G. JARVIS, 1971: Infrared gas analysers and other physical analysers. In: SESTAK, Z., CATSKY, J. & P.G. JARVIS (eds): *Plant Photosynthetic Production. Manual of methods.* Jung, The Hague: 111–193.
- JARVIS, P., 1993: An investigation into the impact of elevated CO₂ upon the response of European forests. Chapter 6. Gas exchange. Final report EPOC-0013, Edingburgh, U.K.: 119–154.
- KOHLMAIER, G.H., SIRE, E.O. & A. JANECEK, 1989: Modelling the seasonal contribution of a CO₂ fertilization effect of the terrestrial vegetation to the amplitude increase in atmospheric CO₂ at Mauna Loa Observatory. *Tellus* 41B: 487–510.
- MONSI, M. & T. SAEKI, 1953: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* 14: 22–52.
- MOUSSEAU, M., 1993: Effects of elevated CO₂ on growth, photosynthesis and respiration of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.). In: ROZEMA, I., LAMBERS, H., VAN GEJN, S.C. & M.L. CAMBRIDGE (eds.): *CO₂ and Biosphere.* Kluwer Academic Publishers. Dordrecht: 413–420. Reprinted from *Vegetatio* 104/105.
- OVERDIECK, D., 1993: Erhöhte CO₂-Konzentration und Wachstum junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.). *Verh. Ges. Ökol.* Band 22 (Zürich): 431–438.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1994: Evapotranspiration of beech stands and transpiration of leaves (*Fagus sylvatica* L.) at atmospheric CO₂-enrichment. *Tree Physiology* 14: 997–1003.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1995: Stoffproduktion junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) bei erhöhtem CO₂-Angebot. *Verh. Ges. Ökol.* 24: 323–330.
- ROGERS, H.H., BINGHAM, G.E., CURE, J.D., SMITH, J.M. & K.A. SURANO, 1983: Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *J. Environ. Qual.* 12: 569–574.
- ROGERS, H.H., RUNION, G.B. & S.V. KRUPA, 1994: Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ. Pollution* 83: 155–189.
- SAS INSTITUTE, 1988: *SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition.* Cary NC: pp 675–712.

- STRAIN, B.R. & J. CURE, 1985: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation.— Durham, N.C., US DOE/ER-0238: 286 pp.
- WULLSCHLEGER, S. D., NORBY, R. J. & D. L. HENDRIX, 1992: Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiol.* 10: 21–31.

Adresse

Dr. rer. nat. Manfred Forstreuter
Technische Universität Berlin, Institut für Ökologie
Fachgebiet: Ökologie der Gehölze
Königin-Luise-Str. 22, D-14195 Berlin.