

DIREKTE WIRKUNGEN DER ATMOSPHERISCHEN CO₂-ANREICHERUNG AUF DIE EINHEIMISCHE VEGETATION (PFLANZENGEMEINSCHAFTEN DES GRÜNLANDES UND DER WÄLDER)

Dieter Overdieck

ABSTRACT

The global atmospheric CO₂ concentration increases continuously since the begin of the industrial revolution because of the world-wide fossil fuel burning, forest devastation and soil degradation. Near the town of Osnabrück (52°18' N 8°2' O) the CO₂ concentration increases 4.5 ppm per year at present.

The results of long-term experiments documented in this paper contribute to the understanding of the direct effects of the global and regional CO₂ concentration-increase on certain aspects of plant physiology, leaf anatomy, growth, production and performance of species in competition in Central-European managed grassland and forest ecosystems.

CO₂ gas exchange balances of entire model-ecosystems (managed grassland) at long-term exposure to additional CO₂ are presented.

Investigations about the mineral content and storage of herbaceous plants at elevated CO₂ concentration levels are comprehensively summarized and discussed.

Since the relationship between the increasing CO₂ concentration and the water use efficiency of plants is a major aspect accompanying the CO₂ increase, the result of an ecophysiological experiment on this topic is also presented.

keywords: *atmospheric CO₂ concentration, Central Europe, plants, plant communities, model-ecosystem, physiology, leaf anatomy, production, competition, CO₂ gas exchange, mineral contents, water use efficiency*

1. EINFÜHRUNG

Seit 1958 damit begonnen wurde, kontinuierlich die troposphärische CO₂-Konzentration in der Station auf dem Mauna Loa (Hawaii) zu messen (KEELING 1986), ist der Aufwärtstrend der CO₂-Gehalte der Luft eindeutig nachgewiesen. Im Jahresdurchschnitt 1984 lag dort die Konzentration bei 344 ppm (SOLOMON et al. 1985) und ist bis 1988 auf 351 ppm angestiegen (BODEN 1988, persönl. Mitteilung, Oak Ridge National Laboratory). Dies entspricht einem durchschnittlichen jährlichen Anstieg von 1.4 ppm. Detaillierte Analysen von Gasblasen, die in datierbares Grönland- und Antarktiseis eingeschlossen waren, haben ergeben, daß die CO₂-Konzentration der Luft zu Beginn der vorindustriellen Revolution zwischen 275 und 285 ppm gelegen haben dürfte (NEFTEL et al. 1985). Ausgehend von 275 ppm bedeutet dies einen globalen Anstieg von 76 ppm in ca. 100 Jahren, entsprechend + 28 %, wenn man die Werte vom Mauna Loa näherungsweise als globale Mittelwerte auffaßt. Verursacht wird dieser kontinuierliche Anstieg durch den seit dem vergangenen Jahrhundert bis heute gewachsenen Verbrauch fossiler Brennstoffe, aber auch durch eine Reihe anderer Vorgänge, wie Rodungen großer Teile des tropischen Regenwaldes, Feuer, Bodenerosion, Umwandlung von Acker- in Weideland, Abtorfung, Trockenlegung und Versumpfung. Der qualitative und quantitative Einfluß solcher Prozesse auf den CO₂-Umsatz von terrestrischen Ökosystemen wird unterschiedlich bewertet (AJTAY et al. 1979; HAMPICKE 1979; BROECKER et al. 1979; SEI-

LER und CRUTZEN 1980; SIEGENTHALER und OESCHGER 1980; ESSER 1987). In der Nähe von Ballungszentren unserer Breiten liegen die CO₂-Konzentrationen heute höher als auf dem Mauna Loa und sind in den letzten Jahren auch stärker angestiegen, wie unsere kontinuierlichen, auf Halbstundenmittelwerten (Meßintervall: 144 s) basierenden Monatsmittelwerte vom Westerberg bei Osnabrück seit Juli 1984 zeigen (Abb. 1). Das Jahresmittel lag zu Beginn bei angenähert 348 und ist bis 1988 auf 366 ppm angestiegen (+ 5 %). Dies entspricht einem Anstieg des Mittelwertes von ca. 4.5 ppm von Jahr zu Jahr. Anscheinend reichen also die natürlichen Senken für CO₂: die Tiefen der Ozeane, die marine und die terrestrische Biosphäre nicht aus, den ständigen Konzentrationsanstieg zu bremsen. Wenn daher gilt, daß überall mehr CO₂ angeboten wird und eventuell im nächsten Jahrhundert ein doppelt so hohes CO₂-Konzentrationsniveau erreicht werden wird wie vor der industriellen Revolution, dann werden Pflanzen und alle anderen von ihnen abhängenden Organismen direkt davon betroffen sein.

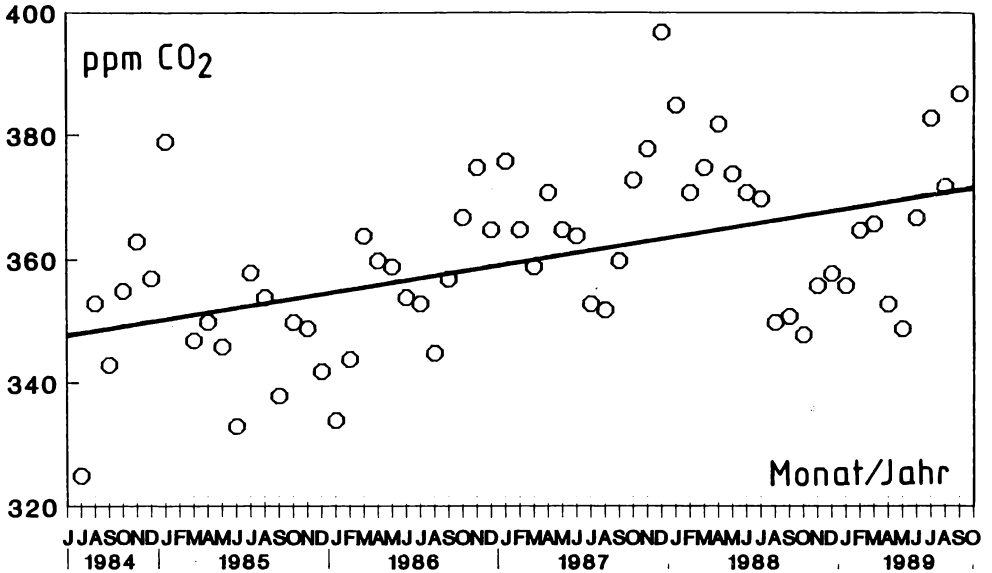


Abb. 1: Arithmetisches Monatsmittel der CO₂-Konzentration auf dem Westerberg (Osnabrück, 90 m über NN, 52°18' N, 8°2' O) in 4 m über der Bodenoberfläche von Juli 1984 bis Februar 1989 (Meßintervall: 144 s); lineare Regression: $y = 348 + 0.38 x$; (nach OVERDIECK und FORSTREUTER, unveröffentlicht, 1989).

Die Produktivität von landwirtschaftlich genutzten Pflanzen kann gesteigert werden, wenn ihnen mehr CO₂ angeboten wird. "CO₂-Begasung" von Gewächshauskulturen sind schon seit dem vergangenen Jahrhundert bekannt (GODLEWSKI 1873; KREUSLER 1885). KIMBALL hat (1983 a,b) Literaturrecherchen veröffentlicht, die auf 430 bzw. 770 Beobachtungen vornehmlich an Nutzpflanzen beruhen. Danach nehmen die Erträge im Mittel um etwa 36 % zu, wenn die heutige CO₂-Konzentration auf etwa das Doppelte angehoben wird. In vielen Fällen scheint also der heutige, mittlere CO₂-Gehalt der Troposphäre für Pflanzen noch suboptimal zu sein. BOTKIN (1977) ging daher von der Annahme aus, daß die Gesamtmasse der Landvegetation wie eine Senke für anthropogen freigesetztes CO₂ wirken, und dabei ihre Masse in Zukunft zunehmen dürfte. Trotz dieser Kenntnisse und dieser gut begründeten Hypothese, stehen wir aus ökologischer Sicht vor noch ungelösten Problemen.

Bei den Untersuchungen an Nutzpflanzen sind nämlich überwiegend CO₂-Konzentrationsniveaus eingestellt worden, die z.T. sehr weit oberhalb von den für die nächsten Jahrzehnte

prognostizierten Werten lagen. Aus diesem Grunde haben wir für unsere Experimente realistische CO₂-Konzentrationen von 270-700 ppm gewählt.

Außerdem fehlen weitgehend Untersuchungen an Pflanzengemeinschaften unter freilandähnlichen Bedingungen, die langfristig, d.h. Monate und wenn möglich Jahre, erhöhten CO₂-Konzentrationen ausgesetzt waren. Aus den Ergebnissen der zahlreichen Untersuchungen an Einzelpflanzen läßt sich nicht ablesen, ob und wann Einheiten aus Boden und Pflanzendecke eine Quelle oder eine Senke für CO₂ sind. Wir haben daher Mischungen von Weißklee und Weidelgras (*Trifolium repens/Lolium perenne*) und solche aus Rotklee und Wiesenschwingel (*Trifolium pratense/Festuca pratensis*) mehr als zwei Jahre lang, kontinuierlich erhöhten CO₂-Konzentrationen unter den Klimabedingungen des Freilandes ausgesetzt. Vergleichbare Untersuchungen zur langfristigen Wirkung von CO₂ auf ganze Pflanzengemeinschaften sind bisher in der Tundra Alaskas und in Salzmarschen des östlichen Nordamerikas durchgeführt worden (HILBERT et al. 1987; CURTIS et al. 1989; DRAKE et al. 1989).

Weniger als 10 % der vorliegenden Publikationen beschäftigen sich mit den Wirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf Holzpflanzen, die global und regional die wichtigste Rolle im terrestrischen Kohlenstoffkreislauf spielen und eine bedeutende Senke für zusätzliches CO₂ bilden könnten. Die wenigen neueren, langfristigen, autökologischen Untersuchungen an Bäumen weisen - ähnlich wie bei den Kräutern - auf gesteigertes Wachstum und ansteigende CO₂-Nettoassimilationsraten, bei gleichzeitig sinkenden Raten der Transpiration hin (ROGERS et al. 1983; DAHLMANN et al. 1985; HOLLINGER 1987, GAUDILLÈRE und MOUSSEAU 1989). Untersuchungen über die Wirkungen auf ganze Waldökosysteme stützen sich bisher nur auf Experimente an einzelnen Baumarten (WILLIAMS et al. 1986). Wir waren daher bemüht, unsere Kenntnisse über Holzpflanzen mit Hilfe von langfristigen CO₂-Begasungsexperimenten zu erweitern und Kräuter des Unterwuchses in die Untersuchungen einzubeziehen.

Und da schließlich anzunehmen ist, daß Nährstoff- und Wasserbedarf mit der potentiell wachsenden CO₂-Nettoassimilation gekoppelt sind, und dies die Umsetzung in Pflanzenwachstum wesentlich modifizieren dürfte (WONG 1979), haben wir zusätzlich einige Aspekte des Mineralstoffhaushalts und der Wasserversorgung untersucht.

2. MATERIAL UND METHODEN

Die Experimente zu direkten Wirkungen von erhöhten CO₂-Konzentrationen wurden seit 1981 auf dem Westerberg bei Osnabrück durchgeführt (52°18' N, 8°2' O). Die langfristigen und kontinuierlichen Hauptversuche fanden von 1982 bis 1989 in 2-4 gleichen Plexiglas-Minigewächshäusern im Freiland statt, die homogenisierten, natürlichen, nicht gedüngten Oberboden mittlerer Güte einschlossen. Dieser Boden wurde als "sandiger Lehm" klassifiziert und wies ein C/N-Verhältnis von 13:1 auf. Das geschlossene Bodenvolumen betrug in der Endausbaustufe 0.38 m³ und das Luftvolumen 0.51 m³. Das Innenklima wurde den äußeren Bedingungen mit Hilfe automatischer, elektronischer Regler unmittelbar angeglichen (Lufttemperatur: ± 0.5 °C, Rel. Luftfeuchtigkeit: ± 15 %). Die Deckplatte der Mini-Gewächshäuser bestand aus UV-durchlässigem Acrylglas und die Lichtintensität im Innern war je nach Einfallswinkel der Strahlung um 2-18 % erniedrigt. Bis 1986 wurde die innere Windgeschwindigkeit auf 0.5-1 m s⁻¹ gehalten. Danach wurde sie bis zu einer maximalen Windgeschwindigkeit von 2.5 m s⁻¹ automatisch der äußeren proportional nachgeregelt (vgl. FORSTREUTER 1991).

Es wuchsen dort zunächst Mischungen (1:1, 40 Sämlinge dm⁻²) von Weißklee (*Trifolium repens* L. var. Milka Paybjerg) und Weidelgras (*Lolium perenne* L. var. Printo) und seit 1985 von Rotklee (*Trifolium pratense* var. Lero) und Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* HUDS. var. Cosmos 2) im Verhältnis 1:1 heran (25 Sämlinge dm⁻²). Die Pflanzen wurden mit den Leitungswassermengen gegossen, die den Niederschlagsraten an der Meßstation entsprachen. Zur Kontrolle eventuell noch verbliebener Küvetteneffekte wurden vor den Mini-Gewächshäusern offene Becken mit dem gleichen Boden und den gleichen Pflanzenmischungen angelegt.

Seit 1984 entwickelten sich die Systeme dort bei CO₂-Konzentrationen, die angenähert der Außenkonzentration entsprachen und bei ca. 600 ppm CO₂. Seit 1987 wurden außerdem die Konzentrationen 450 und 800 ppm aufrechterhalten. In vorbereitenden Experimenten (1981/82) wurde der gleiche Experimentaufbau verwendet; es wurden jedoch nur zwei CO₂-Konzentrationsniveaus eingestellt: 300 und 600 ppm CO₂. Auf Ergebnisse aus den Vorversuchen wird teilweise im folgenden Text zurückgegriffen. Einige Details der Konstruktion und Arbeitsweise der Versuchseinrichtung sind von OVERDIECK und BOSSEMEYER (1985) und OVERDIECK und FORSTREUTER (1987) beschrieben worden.

Der Versuchsaufbau erlaubte in zwei Richtungen zu arbeiten:

- 1) Daten zur Entwicklung, zum Wachstum und zum Konkurrenzverhalten der Arten zu gewinnen und
- 2) den langfristigen CO₂-Gaswechsel und den Wasserumsatz ganzer kleiner Vegetationseinheiten bei verschiedenen mikroklimatischen Bedingungen zu bestimmen.

Die Mikroklima- und Gaswechselfeßgrößen fielen im 48s-Rhythmus an; daraus wurden Halbstundenmittelwerte und Tagesgänge auf der Basis der Halbstundenmittelwerte und Monats- und Jahresgänge mit Hilfe der Tagesbilanzen ermittelt. Gehalte an ausgewählten Mineralstoffen (N, P, K, Ca, Mg, Zn) und Kohlenhydraten wurden in Pflanzenproben bestimmt, die in zeitlich unterschiedlichen Abständen aus den Minigewächshäusern entnommen worden waren. Außerdem wurde die initiale RuBISCO-Aktivität einzelner Proben gemessen.

Von 1985-1988 wurden kontinuierlich Sämlinge und Setzlinge (z.T. auch geklonte Stecklinge) von *Acer pseudoplatanus* L. (Bergahorn) und *Fagus sylvatica* L. (mitteleuropäische Buche) in drei nach den Außenbedingungen klimatisierten Gewächshauskammern mit einem Luftvolumen von je ca. 100 m³ unterschiedlichen CO₂-Konzentrationsniveaus und Bodenvolumina ausgesetzt: 390, 520 und 660 ppm CO₂. Jedes der Gewächshausabteile war an drei Seiten auf dem Boden mit einem sich verjüngenden Umluftkanal mit Öffnungen auf der Oberseite und begehbaren Deckenrosten ausgestattet, und jeder dieser drei Kanäle war mit je einem Klimaaggregat auf dem Gewächshausgang zur Regelung der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchte nach den Außenbedingungen verbunden. Auf diese Weise konnten die Unterschiede zwischen den Abteilen bei Temperatur und rel. Luftfeuchte an der Grenze der Meßgenauigkeit der Fühler gehalten werden. Die Abweichungen gegenüber außen erreichten maximal + 1.8 °C bzw. + 7 % rel. Luftfeuchte. Die Photonenflußdichten im Bereich der photosynthetisch-aktiven Strahlung waren in allen drei Kammern im Mittel angenähert gleich; an Strahlungstagen betrug die relative Photonenflußdichte 13-15 % (innen gegenüber außen).

Mitte April 1987 wurden dort außerdem vorgezogene Keimlinge der Sternmiere (*Stellaria holostea* L.) und Ausläuferabschnitte der Goldnessel (*Lamium galeobdolon* (L.) NATHH.) den drei verschiedenen CO₂-Konzentrationen ausgesetzt. Diese Pflanzen wuchsen so vier Monate lang in Monokultur mit 4 Individuen und in Mischkultur 2:2 pro 8 l-Behälter (20 x 20 x 20 cm). Alle Pflanzen in dieser Versuchsanlage erhielten den gleichen, natürlichen Boden mittlerer Güte, wurden nicht gedüngt und mit Leitungswasser nach gärtnerischer Erfahrung gegossen.

In diesen Gewächshaus-Abteilen wurde außerdem *Trifolium repens* für anatomische Untersuchungen der Blätter kultiviert (OVERDIECK und UNGEMACH 1989).

3. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

3.1. Kohlenhydratbildung

Bei dem meist großen Überschuß des Enzyms Ribulose-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase zu seinem Substrat CO₂ (HELDT et al. 1986) scheint die in vivo-Steigerung der Photosyntheseleistung bei erhöhtem CO₂-Angebot leicht erklärbar. Schwierigkeiten bereitet es zu begründen, warum in vielen Fällen die Photosyntheseleistung bereits bei CO₂-Konzentrationen limitiert oder optimiert ist (OVERDIECK 1989), die an der oberen Grenze des Bereiches des

prognostizierten Konzentrationsanstieges liegen. VON CAEMMERER und FARQUHAR (1981) nehmen an, daß die Aktivierung von RuBP bei höheren CO₂-Konzentrationen begrenzt ist, und sich deshalb der mit wachsendem CO₂-Angebot zunächst lineare Anstieg der CO₂-Fixierung nicht fortsetzen kann. Möglicherweise ist die Kapazität des photosynthetischen Elektronentransports zur Regeneration des Enzyms eingeschränkt. Dementsprechend fanden wir eine in der Tendenz erhöhte, initiale RuBISCO-Aktivität bei Weißkleeblättern unter 600 ppm CO₂ im Vergleich zur Kontrolle (340 ppm) nur bei sehr hohen (> 1000 µE m⁻² s⁻¹) Photonenflußdichten der photosynthetisch aktiven Strahlung (MEER und OVERDIECK, unveröffentlicht 1987). Wiederholungen der Aktivitätsmessungen, kombiniert mit Bestimmungen der absoluten Enzymmengen sind noch zur eindeutigen Klärung der Zusammenhänge notwendig. Darüberhinaus müßte dabei auch der Einfluß des O₂-Partialdruckes berücksichtigt werden.

Einige Experimentatoren nehmen an, daß infolge wachsender photosynthetischer Aktivität immer mehr Assimilationsstärke in den Chloroplasten akkumuliert und sich daraus eine negative Rückkoppelung für die Photosyntheseleistung ergibt (MADSEN 1968; CAVE et al. 1981; SASEK et al. 1985).

Eine Reihe von Untersuchungsergebnissen belegen, daß die Gehalte an Kohlenhydraten in den photosynthetisch aktiven Organen bei erhöhtem CO₂-Angebot zunehmen:

- 1) MAUNEY et al. (1979) stellten für Baumwolle, Sojabohne, Sonnenblume und Sorghum nach zweimonatiger Begasung mit 630 ppm CO₂ fest, daß die Gehalte der Stärke, nicht jedoch die der äthanol-löslichen Zucker zunahmen.
- 2) FINN und BRUN (1982) fanden, daß die Gehalte an nichtstrukturbildenden Kohlenhydraten bei ca. 1000 ppm CO₂ bereits nach 36 Stunden deutlich anstiegen.

Unsere Untersuchungen an Rotkleeblättern bestätigen diese Befunde tendenziell (BRUNS und OVERDIECK, unveröffentlicht 1990): Am wenigsten veränderten sich die Gehalte der äthanol-löslichen Glucose und Fructose. Jedoch in den Blattspreiten, die während ihrer Entwicklung 450, 600 und 800 ppm CO₂ ausgesetzt waren, wurden im Mittel höhere Saccharose- und Stärkegehalte als in der Kontrolle (350 ppm) gefunden. Auch die Cellulosegehalte der Blattspreiten aus unseren nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern mit erhöhten CO₂-Konzentrationen lagen in den meisten Fällen über denen der Kontrolle. Vor allem die höheren Stärkegehalte lassen ein negatives "feed-back" für die Photosynthese möglich erscheinen.

3.2. Anatomische Veränderungen

Die bei erhöhtem CO₂-Angebot größere CO₂-Aufnahme könnte dadurch limitiert sein, daß die Zahl der Stomata pro Blattflächeneinheit abnimmt, wenn sich die Pflanzen bei erhöhter CO₂-Konzentration entwickeln (WOODWARD 1986, 1987). Eine Hypothese, die nach Untersuchungen von 200 Pflanzenarten nicht unbestritten geblieben ist (KÖRNER 1988). Denkbar wäre auch, daß die Stomata kleiner werden oder sich auch nur generell weniger weit öffnen.

Wir haben lediglich die Blätter von Weißklee, der bei 370 (Kontrolle), 520 und 670 ppm CO₂ herangewachsen war, eingehend genug anatomisch untersucht und festgestellt, daß die Stomatadichte bei den erhöhten CO₂-Konzentrationen nicht signifikant geringer war (OVERDIECK und UNGEMACH 1989). Das Mesophyll war jedoch dichter, weil mehr Zellen auf Kosten der Interzellularen auf engerem Raum zusammengedrängt lagen. Dies stimmt überein mit den Ergebnissen von THOMAS and HARVEY (1983) bei *Pinus taeda* und *Liquidambar styraciflua* (340 → 910 ppm) und steht im Einklang mit zunehmenden spezifischen Blattgewichten (bzw. abnehmenden spezifischen Blattflächen), wie sie in einigen Fällen bei CO₂-Anreicherungsexperimenten festgestellt worden sind (SIONIT 1983, OVERDIECK 1986). Die anatomische Veränderung im Inneren des Weißklee-Blattes führte jedoch nicht zu so großen Diffusionswiderständen, daß eine positive Wirkung des steigenden CO₂-Angebotes auf Wachstum und Produktion ausgeblieben wäre.

3.3. Phytomasse von Kräutern

Abbildung 2 zeigt beispielhaft den zeitlichen Verlauf der Netto-Primärproduktion von Weißklee/Weidelgrasmischungen (1:1) über 100 Tage. Während dieser Zeit wurde viermal gemäht. Die Kurven stützen sich daher im oberen Bereich auf das Gewicht der oberirdischen Trockenmasse insgesamt und zufallsverteilte Stichproben der unterirdischen Phytomasse und im unteren Bereich ganz auf Zufallsstichproben.

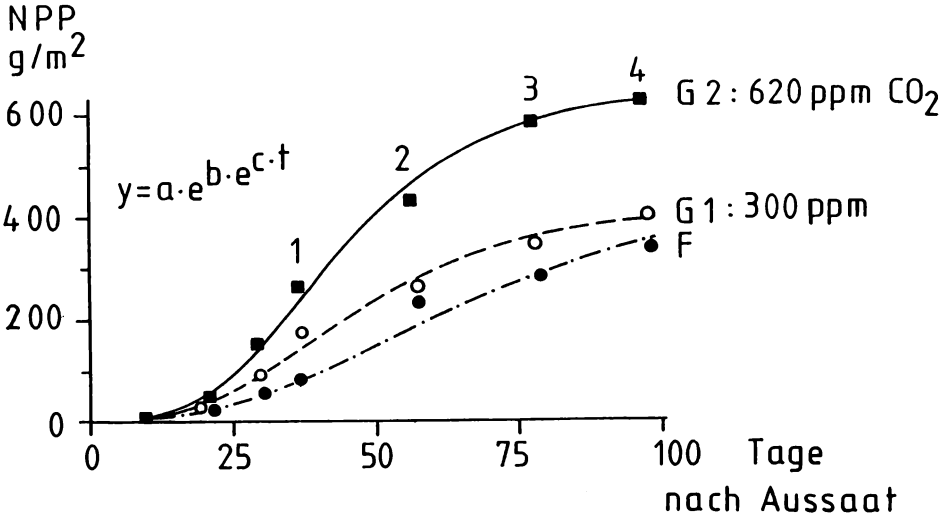


Abb. 2: Gesamt-Nettoprimärproduktion pro m² Bodenfläche (NPP) von *Trifolium repens*/*Lolium perenne*-Mischungen (1:1) bei 300 und 620 ppm CO₂ in nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern (G1, G2); F: offene Feldkontrolle; (nach OVERDIECK und F. REINING 1986).

300 ppm: a = 404, b = -7.5, c = -0.053, r = 0.992;
 620 ppm: a = 648, b = -8.6, c = -0.058, r = 0.996;
 F: a = 446, b = -6.2, c = -0.034, r = 0.988;
 1-4: Nummern der Schnitte.

Gegen Ende des Untersuchungszeitraumes erreichte der Unterschied zwischen den beiden Kulturen (300 und 620 ppm CO₂) einen nahezu konstanten Wert, entsprechend einem um 68 % größerem Gewicht auf dem angehobenen CO₂-Niveau (OVERDIECK und F. REINING 1986). Vergleichbare Mengen an zusätzlichem CO₂ (+ ca. 300 ppm) verursachten bei nicht gemähten Systemen nur Steigerungen von 20 bis 40 %. Solche Grünland-Modellökosysteme wirken also in ihrer Jugendphase und kurz nach einer Mahd, die physiologisch in mancher Hinsicht einen Neubeginn initiiert, überdurchschnittlich effektiv wie eine Senke für das zusätzlich angebotene CO₂. Die Ergebnisse der Untersuchungen an Rotklee/Wiesenschwingelmischungen, bei denen zusätzlich auch die Wirkungen von 450 und 800 ppm CO₂ berücksichtigt werden konnten, wiesen in eine ähnliche Richtung. So förderte das erhöhte CO₂-Angebot die Trockensubstanz-Akkumulation am stärksten in der Anfangsphase, zu Beginn und auch in der Mitte der Vegetationsperiode nach einem Gesamtschnitt. Während sich die Trockensubstanzmengen gegen Ende der Vegetationsperiode oder nach Alterung des eingeschlossenen Bestandes nicht mehr gravierend von der Kontrolle unterschieden. Den Ergebnissen aller Wägungen aus den Jahren 1984-88 ließ sich relativ zur Kontrolle, die = 1.0 gesetzt wurde, folgende Funktion angleichen:

$$F_{CO_2} = 1.65 \left(1 - \frac{1}{e^{0.0038(P_{CO_2} - 80)}} \right)$$

CO₂-Sättigung wurde bereits bei 800 ppm erreicht (Abb. 3). Der Kurvenverlauf macht deutlich, daß gerade in dem Bereich, in dem in wenigen Jahrzehnten die troposphärische CO₂-Konzentration erwartet wird (450-600 ppm), Grünland besonders viel Phytomasse zusätzlich akkumuliert. Für die Limitierung um 800 ppm können neben den bereits erwähnten physiologischen und anatomischen weitere Gründe geltend gemacht werden: z.B. die schnellere "Verdichtung" des Bestandes bei erhöhten CO₂-Konzentrationen und damit Beschattung tiefer liegender Blätter und verschiedene Formen der Konkurrenz um begrenzte Ressourcen. Das eine würde die Atmungsraten ansteigen lassen, das andere die Photosyntheseleistung schmälern.

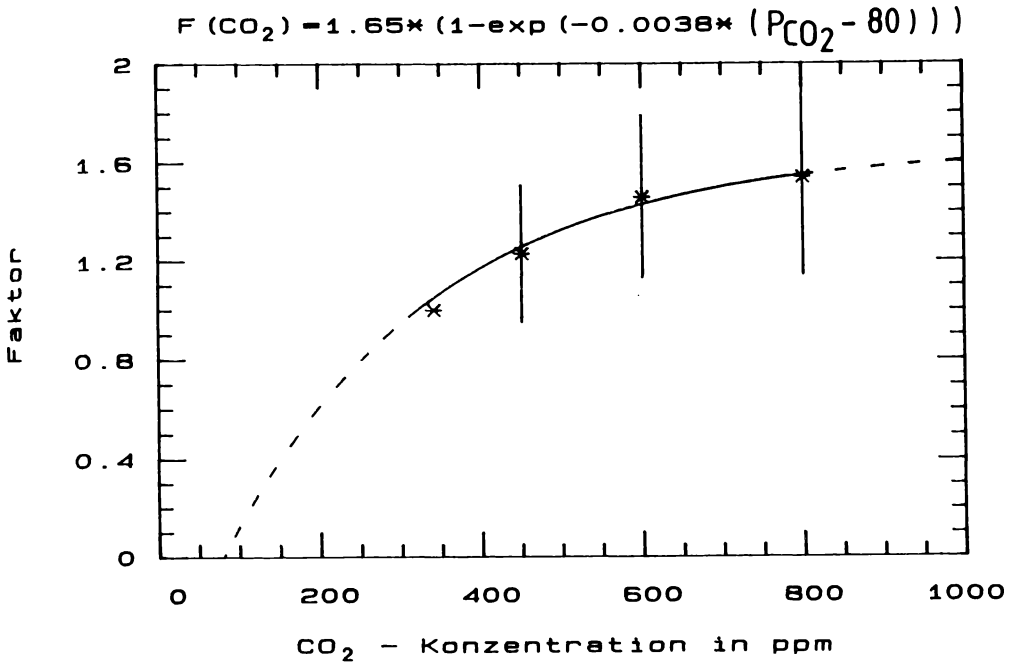


Abb. 3: "CO₂-Düngefaktor" (340 ppm = 1.0) in Abhängigkeit von der atmosphärischen CO₂-Konzentration der Umgebungsluft (ppm); ermittelt für die Trockensubstanz-Akkumulation (ober- + unterirdisch) ganzer Pflanzenbestände aus Rotklee und Wiesenschwingel (1:1) von 1984-88 bei vier verschiedenen CO₂-Konzentrationen in nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern (340 ppm: n = 16; 450 ppm: n = 8, 600 ppm: n = 16, 800 ppm: n = 8); (nach FORSTREUTER, unveröffentlicht, 1989).

Das mittlere Gewicht der Samen von Rotklee und das der Karyopsen von Wiesenschwingel nahm zu, wenn das CO₂-Konzentrationsniveau von 340 (Kontrolle) auf 450 ppm angehoben worden war (Tab. 1). Ein noch weiter gesteigertes CO₂-Angebot hatte keine Wirkung mehr. Eine signifikante Gewichtszunahme von durchschnittlich 28 % (gegenüber der Kontrolle) konnte auch bei den Samen des Weißklee jedoch nicht bei den Karyopsen des Weidelgrases unter 600 ppm festgestellt werden (OVERDIECK 1986). Für die kommenden Generationen zumindest der beiden untersuchten Kleearten bedeutet dies langfristig Vorteile, wenn gilt, daß eine enge positive Korrelation zwischen Samengewicht und anfänglichem Wachstum, der sich aus den Samen entwickelnden Pflanzen besteht (MYTTON 1973). Allerdings spielt bei beiden Arten die vegetative Vermehrung eine größere Rolle als die generative.

Tab. 1: Mittleres Trockengewicht von Samen bzw. Karyopsen nach einer Langzeitexposition unter verschiedenen CO₂-Konzentrationen (n = 10 x 10 Samen bzw. Karyopsen); (nach FORSTREUTER, unveröffentlicht, 1988).

Mittleres Tausend-Samen- bzw. Tausend-Korngewicht [g/1000]		
CO ₂ -Konzentration [ppm]	Trifolium pratense	Festuca pratensis
340	1.98 ± 0.11	1.05 ± 0.21
450	2.14 ± 0.13	1.62 ± 0.27
600	2.25 ± 0.09	1.40 ± 0.33
800	2.26 ± 0.10	1.63 ± 0.30

3.4. Konkurrenz bei Kräutern

Die von uns untersuchten Pflanzenarten reagierten nicht nur unterschiedlich stark auf angeho-bene CO₂-Konzentrationsniveaus, sondern ihre Reaktion wurde auch zusätzlich durch regel-mäßiges Abschneiden der oberirdischen Phytomasse verändert (vgl. Abb. 4).

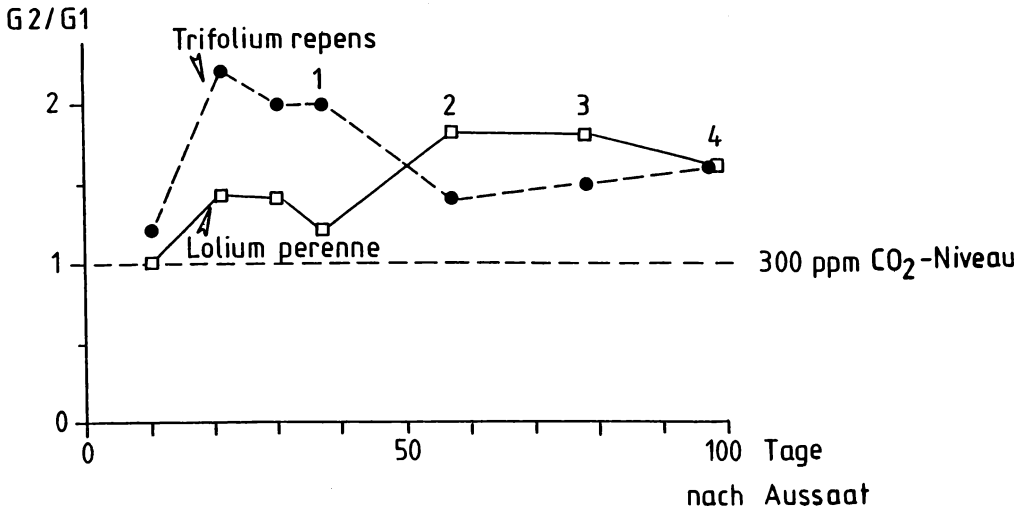


Abb. 4: Förderung der Netto-Primärproduktion durch 600 ppm CO₂ (G2) relativ zu 300 ppm CO₂ (G1) bei *Trifolium repens/Lolium perenne*-Mischungen (1:1) in nach den Außenbedingungen klimatisierten Mini-Gewächshäusern; 1-4: Totalschnitte, davor Zufallsproben; (nach OVERDIECK und F. REINING, 1986).

Ohne Mahd - wie zu Beginn des Versuchs - wurde der Weißklee durch das zusätzliche CO₂ stärker gefördert und überwucherte das Weidelgras. Nach dem ersten und den darauffolgenden Totalschnitten (hier durch die Nummern 1-4 gekennzeichnet) wurde die Grasart konkurrenzstärker. Da dieses Gras generell auch ohne sonstige Einflüsse durch regelmäßigen Schnitt stärker gefördert wird als der Weißklee, und außerdem die Phänophasen der beiden Arten im natürlichen Bestand gegeneinander verschoben sind, mußten die Arten relativ zu ihrer Entwicklung bei einem CO₂-Konzentrationsniveau von 300 ppm CO₂ gesehen werden. Dabei zeigte sich, daß beide Arten trotz gegenseitiger Verdrängung gefördert worden waren, jedoch ihre Trockengewichte pro Einheit Bodenoberfläche stärker als in der Kontrolle (300 ppm CO₂) oszillierten. Es ist denkbar, wenn auch hier nach 100 Tagen noch nicht nachweisbar, daß eine der beiden Arten unter dem Einfluß des zusätzlichen CO₂-Angebotes auf lange Sicht derart ins Minimum gerät, daß sie sich nicht wieder erholen kann.

Im Versuch mit den Waldbodenpflanzen wurde in der Kultur mit dem Artenverhältnis 1:1 nur das Wachstum der Sternmiere deutlich durch das erhöhte CO₂-Konzentrationsniveau gefördert, während der CO₂-Effekt bei der Goldnessel negativ war (Abb. 5). Wenn die Goldnessel schwach oder garricht - wie wir in Monokultur nachweisen konnten - auf zusätzlich angebotenes CO₂ reagiert, so mag dies daran liegen, daß diese Art an ihrem natürlichen Standort bereits an hohe CO₂-Konzentrationen adaptiert ist. Im Konkurrenzkampf muß sie deshalb unterliegen.

Diese Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß es sowohl im mitteleuropäischen Grünland als auch in der Krautschicht mitteleuropäischer Waldökosysteme infolge der atmosphärischen CO₂-Anreicherung zu Artenverschiebungen kommen wird.

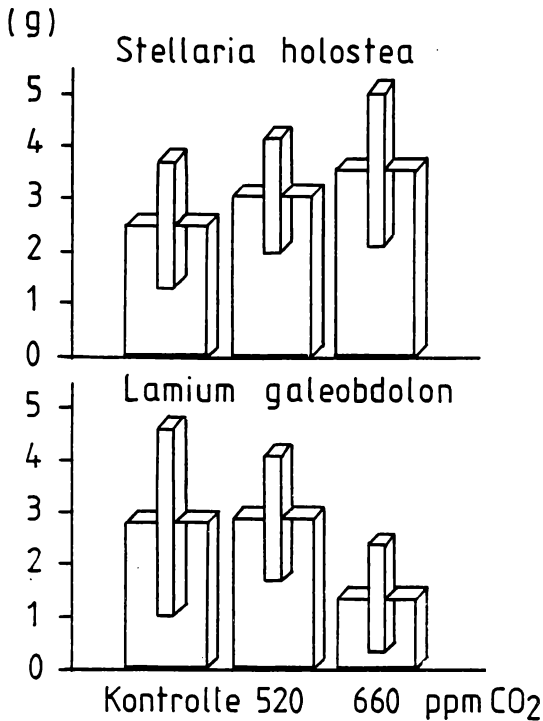


Abb. 5: Durchschnittliches Trockengewicht (TG) der oberirdischen Teile von *Stellaria holostea* und *Lamium galeobdolon* in Mischkultur (1:1) bei abgestuften CO₂-Angeboten in der Umgebungsluft; Topfvolumen: 8 l; Expositionsdauer: 4 Monate (n pro CO₂-Stufe = 13 Töpfe mit je 2 x 2 Pflanzen); (nach OVERDIECK und F. REINING, unveröffentlicht, 1989).

3.5. Phytomasse von Holzpflanzen

Das Wachstum aller von uns gemessenen Pflanzenorgane des Bergahorns und der Buche wurde durch das erhöhte CO₂-Angebot gesteigert, wobei die Steigerung des CO₂-Angebotes von 390 (Kontrolle) auf 520 ppm Wachstum und Produktion von unter- und oberirdischen Teilen durchschnittlich stärker förderte als die weitere Anhebung auf 660 ppm CO₂ (Abb. 6). Je größer der Wurzelraum, der dem Bergahorn zur Verfügung stand, desto stärker nahm das mittlere Gesamtrockengewicht unter dem Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration zu (Abb. 7). Der CO₂-Effekt (390 → 660 ppm) in Kombination mit anwachsenden Bodenvolumina (0.1 - 30 l/Baum) ließ sich in diesem Falle mit Hilfe eines nichtlinearen, dreidimensionalen Modells genauer als durch ein dreidimensionales, lineares Modell beschreiben.

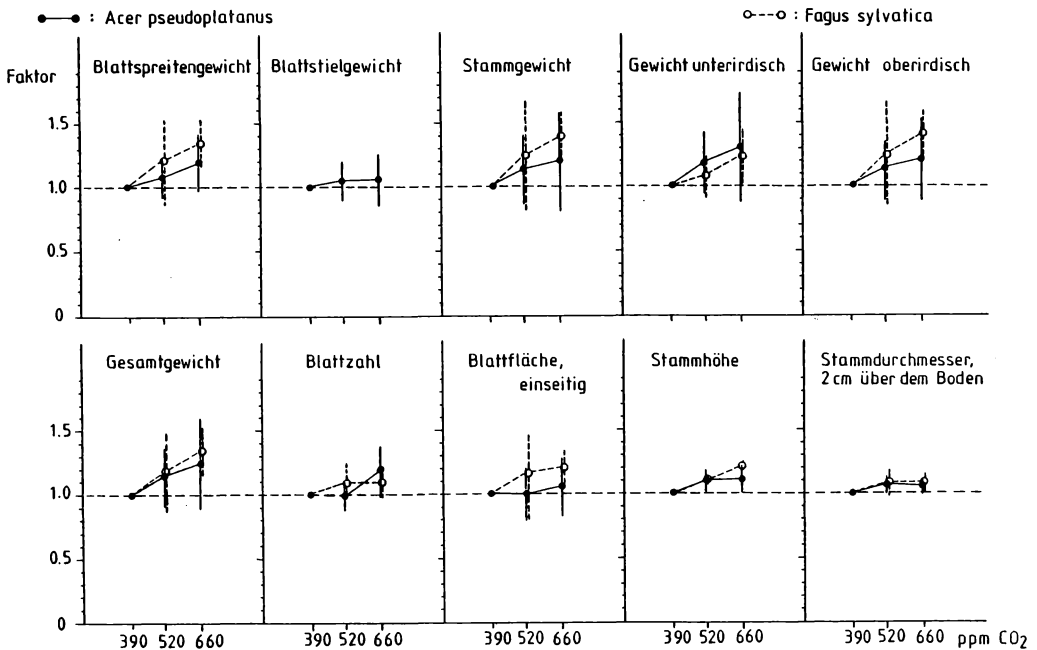


Abb. 6: Mittlere CO₂-Anreicherungs-faktoren ("CO₂-Düngefaktoren") für verschiedene Organe des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*) und der Buche (*Fagus sylvatica*) während eines Begasungszeitraumes von ca. zwei Jahren in nach den Außenbedingungen klimatisierten Gewächshauskammern;
 Bergahorn: 7.5 und 30 l/Baum Bodenvolumen, 270-330 cm²/Baum Bodenfläche, n = 10 und 30 Bäume/Entnahme/CO₂-Stufe;
 Buche: 12 und 32-36 l/Baum Bodenvolumen, 260-660 cm²/Baum Bodenfläche, n = 25-51 Bäume/Entnahme/CO₂-Stufe;
 Kontrolle (390 ppm) = 1.0;
 (nach OVERDIECK und F. REINING, unveröffentlicht, 1989).

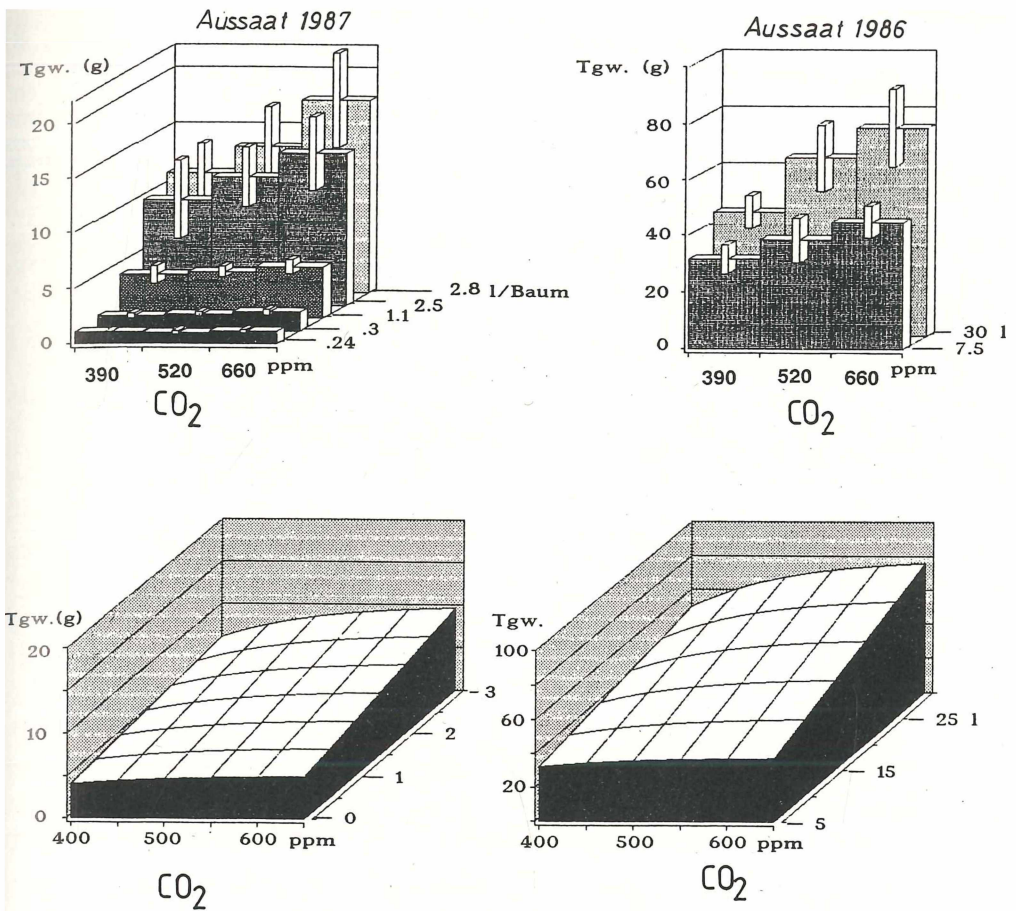


Abb. 7: Oben: Mittleres Gesamttrockengewicht des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus*) in nach den Außenbedingungen klimatisierten Gewächshauskammern nach ca. zweijähriger CO₂-Begasung (Ernte 02.08.-06.10.1988) bei unterschiedlichen Bodenvolumina. Unten: Für die oben dargestellten Werte berechnete Ausgleichsfunktion:

$$y = c_0 + c_1 \tanh c_2 x_1 + c_3 x_2 + c_4 x_3 + c_5 x_2 \tanh c_2 x_1;$$

$$r^2 = 0.91, s_{y,x} = 5.4, n = 198 \text{ Mittelwerte für 10 Bäume};$$

$$y = \text{Trockengew. (g)}, x_1 = \text{CO}_2 \text{ (ppm)}, x_2 = \text{Bodenvolumen (l/Baum)};$$

$$x_3 = \text{Indikatorvariable: } x_3 = 0 = 1987, x_3 = 1 = 1986;$$

$$c_0 = -23.9, c_1 = 29.0, c_2 = 0.005, c_3 = -24.1, c_4 = 24.6, c_5 = 25.8;$$

(nach F. REINING 1990).

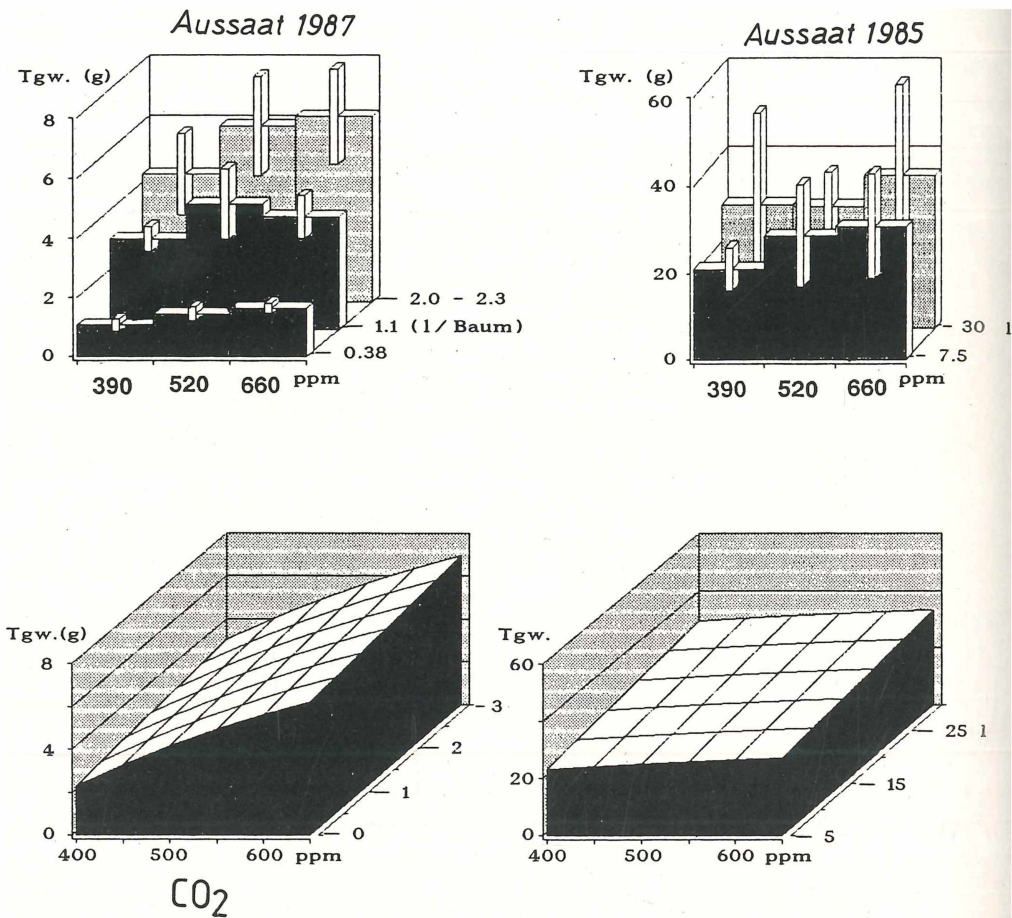


Abb. 8: Oben: Mittleres Gesamttrockengewicht der Buche (*Fagus sylvatica*) in nach den Außenbedingungen klimatisierten Gewächshauskammern nach ca. zweijähriger CO₂-Begasung unterschiedlicher Konzentration (Ernte: 20.09.-13.10.1988) und aufgewachsen bei unterschiedlichen Bodenvolumina. Unten: Für die oben dargestellten Werte berechnete Ausgleichsfunktion:

$$y = c_0 + c_1 \tanh c_2 x_1 + c_3 x_2 + c_4 x_3;$$

$$r^2 = 0.70, s_{y,x} = 8.0, n = 106 \text{ Mittelwerte für ca. 10 Bäume};$$

$$y = \text{Trockengew. (g)}, x_1 = \text{CO}_2 \text{ (ppm)}, x_2 = \text{Volumen (l/Baum)};$$

$$x_3 = \text{Indikatorvariable: } x_3 = 0 = 1987, x_3 = 1 = 1985;$$

$$c_0 = -8.9, c_1 = 18.7, c_2 = 0.0017, c_3 = 0.24, c_4 = 19.7;$$

(nach F. REINING 1990).

Da das mittlere Gesamttrockengewicht der Buche unter dem Einfluß der erhöhten CO_2 -Konzentrationen nicht so stark zunahm, wie das des Bergahorns, kann davon ausgegangen werden, daß auch das Konkurrenzgeschehen zwischen diesen beiden Arten durch den Anstieg der troposphärischen CO_2 -Konzentration beeinflusst wird. Mit wachsendem Bodenraum wurde jedoch auch bei dieser Art der CO_2 -Effekt deutlich positiver (Abb. 8). Dieser Befund stützt also nicht die Annahme, daß Streß (in diesem Falle durch den eingengten Wurzelraum) durch erhöhte CO_2 -Angebote deutlich gemildert wird (SIONIT 1983). Generell bestätigte sich jedoch, daß Wachstum und Produktion zumindest von einigen Holzpflanzenarten - wie bei den meisten bisher untersuchten Kräutern - durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen gefördert werden (ROGERS et al. 1983; TOLLEY und STRAIN 1984).

3.6. CO_2 -Gaswechsel von Modell-Ökosystemen

Abbildung 9 zeigt einen typischen Tagesverlauf der gemessenen Mikroklimaparameter in Beziehung zu den CO_2 -Gaswechselraten des Kontroll-Minigewächshauses und des Gewächshauses mit dem auf 600 ppm gehaltenen CO_2 -Konzentrationsniveau auf der Basis von Halbstundenmittelwerten. Die größten positiven Abweichungen der Gaswechselraten von der Kontrolle fielen mit den Maxima der Photonenflußdichte (PhAR) zusammen. Die nächtlichen CO_2 -Verluste waren im Minigewächshaus mit der erhöhten CO_2 -Konzentration stets deutlich größer als in der Kontrolle (350 ppm). An anderen Tagen (hier nicht dargestellt) fielen am Tage Phasen der CO_2 -Abgabe an die Umgebungsluft mit Zeiten geringer Photonenflußdichten zusammen. In dem hier dargestellten Beispiel (Abb. 9) betrug die Differenz zwischen den CO_2 -Netto-Fixierungsraten der beiden Versuchsansätze max. $1397 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (14.30 Uhr), entsprechend einer Erhöhung um 29 %. Bei der höchsten Nachttemperatur dieses Tages (21.6°C , um 21.30 Uhr) war die Differenz zwischen den Atmungsraten am größten; d.h. die Atmung war bei der höheren CO_2 -Konzentration um $383 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ angewachsen, entsprechend einer prozentualen Steigerung von 62 %.

Bei jungen Kulturen (und kurz nach einem Schnitt) waren die Unterschiede zwischen den mit CO_2 begasten und den Kontrollansätzen besonders groß. Abbildung 10 zeigt die im Vorversuch (1981) in drei Monaten gewonnenen, vollständigen Tagesgänge des CO_2 -Gaswechsels in der Kontrolle und bei durchschnittlich 600 ppm CO_2 nach der Keimung von Weißklee/Weidelgrasmischungen (1:1). In diesem Fall erreichte das Minigewächshaus mit erhöhtem CO_2 -Angebot sehr schnell wesentlich höhere CO_2 -Netto-Aufnahmeraten während des Tages als die Kontrolle, wobei allerdings die nächtlichen CO_2 -Verlustraten gleichzeitig ebenfalls wesentlich stärker anwuchsen.

Zur Beantwortung der Frage, ob und wann solche Modell-Ökosysteme eine Quelle oder eine Senke für zusätzliches CO_2 bilden, sind die täglichen Aufnahmeraten gegen die nächtlichen Verluste zu bilanzieren und die Differenzen zwischen den Tagesbilanzen der verschiedenen Versuchsansätze aufzusummieren. Abbildung 11 zeigt den Verlauf der aufsummierten Differenzen von 1984 bis 1986. Der Unterschied zwischen den beiden hier verglichenen Minigewächshäusern (340 und 600 ppm CO_2) blieb bis zum Ende des ersten Jahres positiv; d.h. die Mischung aus Rotklee und Wiesenschwingel wirkte effektiv wie eine Senke für das zusätzlich angebotene CO_2 . Bis zum Ende des zweiten Jahres verblieb bei erhöhtem CO_2 -Angebot pro m^2 Bodenfläche netto 600 g mehr CO_2 im System. Während des Winters 1985/86 wurde jedoch dieses zusätzlich fixierte CO_2 wieder vollständig an die Atmosphäre zurückgegeben, und nach der dritten Vegetationsperiode im Dezember wurde nur ein Drittel des Niveaus im Vergleichsmonates des Vorjahres erreicht. Diese Befunde zeigen, daß bei erhöhter CO_2 -Konzentration zunächst zusätzlich CO_2 aufgenommen wird, jedoch diese zusätzliche Aufnahme auf Dauer geringer wird. (Während dieses Dauerversuchs wurden die Kulturen nur einmal pro Jahr geschnitten.)

Es gilt also, daß solche Systeme aus krautigen Arten, wegen ihres schnellen Kohlenstoffumsatzes, nur sehr bedingt Senken für zusätzlich emittiertes CO_2 bilden können. Auch wenn im mitteleuropäischen Raum, vom Menschen genutzt, ein wesentlicher Teil der Biosphäre von ihnen geprägt ist, so sind eher von Holzpflanzen dominierte Ökosysteme langfristig und global potentielle Senken für das zusätzlich emittierte CO_2 .

----- 600 ppm
 - - - - - 350 ppm
 ——— aussen

4. Juli 1989

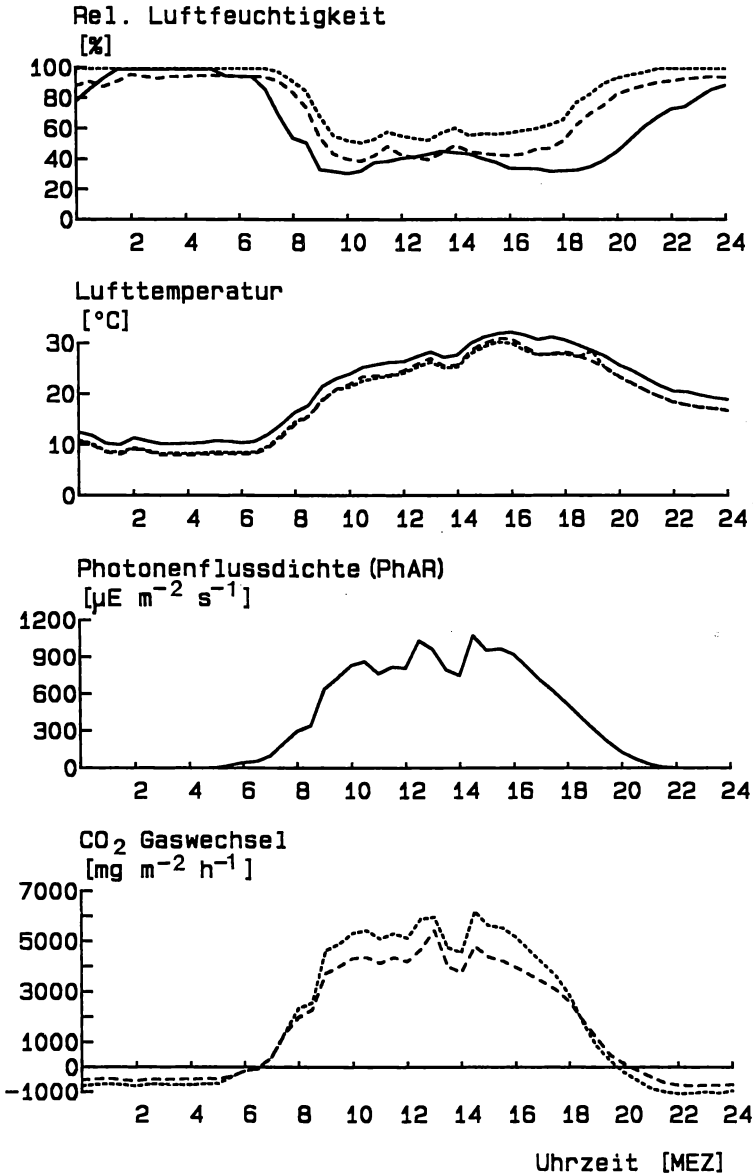


Abb. 9: Tagesgang (04.07.1989) des CO₂-Gaswechsels aus Halbstundenmittelwerten (n = 12) zweier Systeme bestehend aus natürlichem Boden und den gleichen Mischungen (1:1) von *Trifolium pratense* und *Festuca pratensis* in nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern bei 350 und bei 600 ppm CO₂; darüber die parallel gemessenen Mikroklimaparameter; (nach FORSTREUTER, unveröffentlicht, 1989).

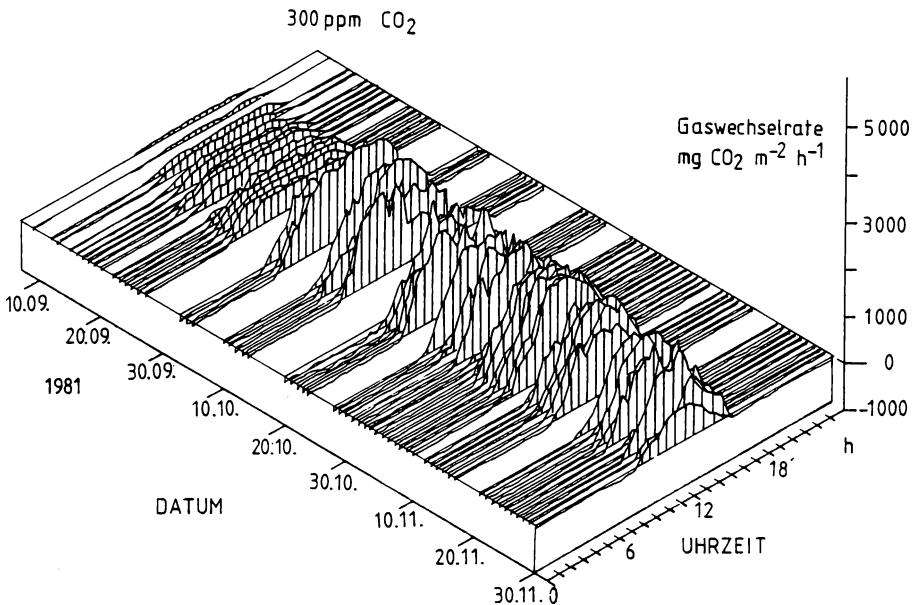
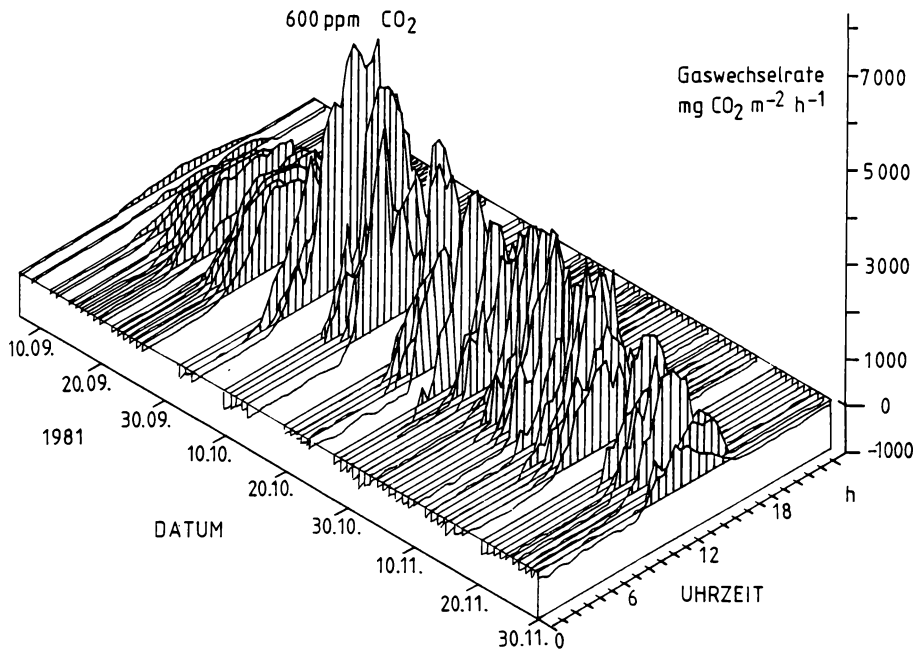


Abb. 10: Tagesgänge (Sept.-Nov. 1981) des CO₂-Gaswechsels von zwei Modell-Ökosystemen bestehend aus natürlichem Boden und den gleichen Mischungen (1:1) von *Trifolium repens* und *Lolium perenne* bei 300 und bei 600 ppm CO₂ in nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern; Bezugsgröße m² Bodenfläche; (nach OVERDIECK und BOSSEMEYER, unveröffentlicht, 1982)

Summe der Differenzen
zwischen den Tagesbilanzen
des

CO₂-Gaswechsels

Trifolium prat. / *Festuca prat.*

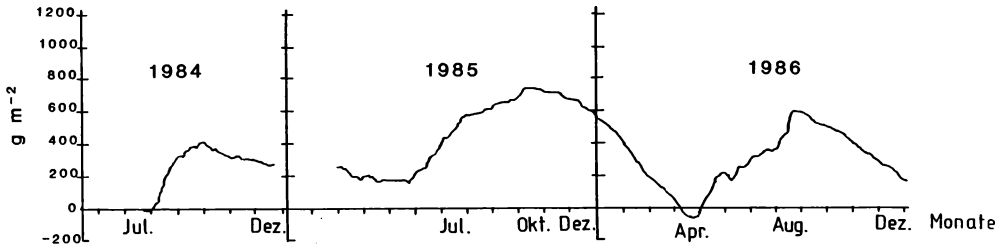


Abb. 11: Differenzen der Tagesbilanzen der CO₂-Gaswechselraten von zwei Modell-Ökosystemen mit den gleichen Mischungen (1:1) von *Trifolium pratense* und *Festuca pratensis* bei 340 und 600 ppm CO₂ in nach den Außenbedingungen klimatisierten Minigewächshäusern, aufsummiert über 3 Vegetationsperioden; (nach OVERDIECK, BERLEKAMP und FORSTREUTER, unveröffentlicht, 1987).

3.7. Mineralstoffhaushalt

Bei verschiedenen krautigen Arten konnten wir feststellen, daß der prozentuale Kjeldahl-Stickstoffgehalt ab- und das C/N-Verhältnis zunimmt, wenn die CO₂-Konzentration der Umgebungsluft erhöht ist (OVERDIECK und Eva REINING 1986; OVERDIECK et al. 1988). Wenn also eine Pflanze wie die Sojabohne trotz vermindertem N-Angebot im Substrat bei erhöhtem CO₂-Angebot bis zu einem gewissen Grade dennoch mehr produziert als bei einem mittleren N-Angebot und der derzeit herrschenden CO₂-Konzentration (SIONIT 1983), ohne daß ihre N₂-fixierenden Symbionten dabei eine Rolle spielen, so wird dies nur möglich sein, wenn die prozentualen N-Gehalte ihrer Gewebe in Grenzen abnehmen können, ohne daß es zu wesentlichen Störungen des Stoffwechsels kommt. Dies scheint nicht nur für den Stickstoff zu gelten, sondern auch für andere physiologisch wichtige Mineralstoffe. Jedenfalls auf Kalium läßt sich diese Überlegung inzwischen auf der Basis eindeutiger Analysenergebnisse übertragen (OVERDIECK und IKELS 1991). Inwieweit dieses Phänomen (Abb. 12) auch bei Holzpflanzen auftritt, wird noch zu untersuchen sein, denn zwei ökologische Konsequenzen dieses Effektes sind zu diskutieren:

- 1) Bei sinkenden prozentualen Mineralstoffgehalten sinkt auch der Nährwert der Pflanzen für Herbivore.
- 2) Aus dem gleichen Grunde setzen Mikroorganismen den Bestandsabfall eventuell langsamer um.

Dennoch konnten wir bei erhöhten CO₂-Konzentrationen feststellen, daß ganze Pflanzengemeinschaften auch bei den vergleichsweise geringfügig abgesenkten prozentualen Mineralstoffgehalten (z.B. um 10 % weniger N und K bei 600 ppm CO₂) dem Boden pro Bodenflächeneinheit wegen steigender Produktion absolut stets größere Mengen an Mineralstoffen entziehen. So ist auch die Feststellung von ZANGERL und BAZZAZ (1984) zu verstehen, die Reaktion einer ganzen Pflanzengesellschaft auf die CO₂-Anreicherung werde nicht (so wesentlich wie erwartet) von der Verfügbarkeit der Mineralstoffe beeinflußt.

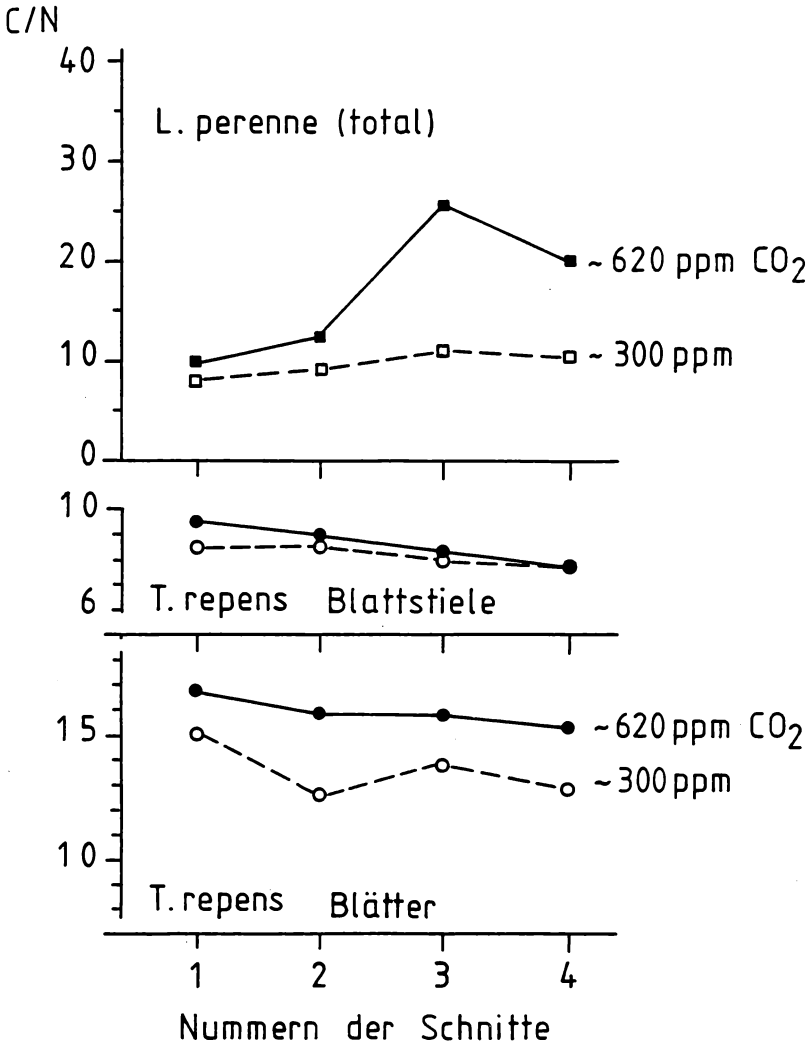


Abb. 12: C/N-Verhältnis der Trockensubstanz (105 °C) der oberirdischen Phytomasse von Mischungen (1:1) aus *Lolium perenne* und *Trifolium repens* bei 300 (offene Symbole) und 620 ppm CO₂ (geschlossene Symbole) unter freilandähnlichen Bedingungen (19-21 Tage zwischen den Schnitten); (nach OVERDIECK und E. REINING 1986).

3.8 Wasserhaushalt

Wenn die troposphärische CO₂-Konzentration auch weiterhin ansteigt, wird sich die bodennahe Luftschicht immer stärker erwärmen. Dies muß zwangsläufig die aktuellen Evapo-Transpirationsraten ansteigen lassen; d.h. für viele Wildpflanzen an trockenen Standorten dürfte sich der Wasserstreß erheblich verschlimmern und auch Nutzpflanzen müßten stärker als bisher unter Wassermangel leiden.

Höhere Evaporations- und Transpirationsraten würden andererseits auch die Wassermengen vergrößern, die am atmosphärischen Wasserkreislauf teilhaben. Nicht zuletzt wäre davon auch die Wolkenbildung betroffen. Mehr troposphärische Wolken würden jedoch höhere Temperaturen am Boden verhindern.

Bereits 1965 wiesen BIERHUIZEN und SLATYER an Baumwollblättern nach, die in Gaswechselmeßküvetten mit bis zu 2000 ppm CO₂ begast worden waren, daß das Verhältnis der Transpirationsrate zur produzierten Kohlenhydratmenge mit steigender CO₂-Konzentration schnell abnimmt; d.h. der Wasserverlust via Transpiration wird geringer, während bei CO₂-Anreicherung der Luft mehr Phytomasse produziert wird. Einzelergebnisse von meist kurzfristigen CO₂-Begasungsversuchen an krautigen Arten (17 C₃-, 8 C₄-Pflanzen) hat ROSENBERG (1981) zu einer Übersicht zusammengetragen, die deutlich macht, daß die Quotienten aus Transpirations- und CO₂-Nettoassimilationsraten sowohl bei C₃- als auch bei C₄-Pflanzen mit steigendem CO₂-Angebot abnehmen (CO₂-Konzentrationsniveaus: 200-800 ppm). KIMBALL und IDSO (1983) berechneten aus zahlreichen Literaturangaben, daß bei einer gegenüber heute verdoppelten CO₂-Konzentration mit einer um 34 % geringeren Transpiration zu rechnen ist. Nur ca. 8 % der von ihnen gesammelten Untersuchungsergebnisse stammen jedoch von Bäumen, die auch im Wasserkreislauf die wichtigste Rolle in der terrestrischen Biosphäre spielen.

Parallele Messungen des CO₂-Gaswechsels und der Transpiration an ganzen, jungen Individuen der strauchigen Ericacee *Lyonia mariana* zeigten (Abb. 13), daß bei 600 ppm CO₂ im Vergleich zum vorindustriellen CO₂-Niveau von 270 ppm bei gleicher Transpiration netto etwa dreimal soviel CO₂ fixiert wird (OVERDIECK 1989).

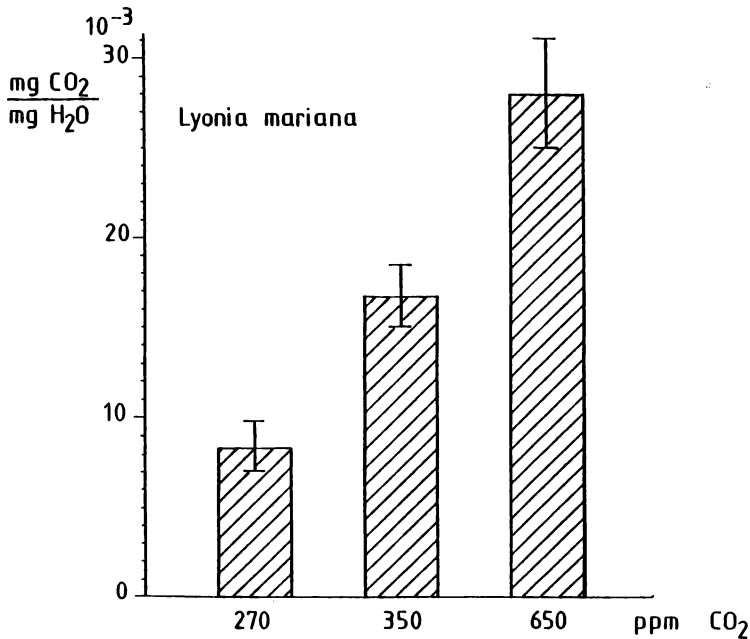


Abb. 13: Mittlere Effizienz der Wassernutzung (mg CO₂/mg H₂O) bei Lichtsättigung der oberirdischen Teile von jungen *Lyonia mariana*-Sträuchern, die zwei Monate lang bei konstanten Umweltbedingungen verschiedenen CO₂-Konzentrationen ausgesetzt waren; (nach OVERDIECK 1989).

Die bisher verfügbaren Ergebnisse ökologischer Untersuchungen lassen sich jedoch nur sehr bedingt auf ganze Pflanzenbestände übertragen, denn dort nimmt die transpirierende Phytomasse insgesamt unter dem Einfluß der atmosphärischen CO₂-Anreicherung zu und die freie Evaporation vom Boden ab. Es sammeln sich größere Mengen an Bestandsabfall an, die die Wasserdampfabgabe der Bodenkrume ebenfalls verändern. Es ist deshalb mit Experimenten zum Wasserhaushalt ganzer kleiner Pflanzenbestände bei atmosphärischer CO₂-Anreicherung begonnen worden (FORSTREUTER 1991).

LITERATUR

- AJTAY G.L., KETNER P., DUVIGNEAUD P., 1979: Terrestrial primary production and phytomass. - In: BOLIN, B. (Hrsg.): The global carbon cycle. WILEY and Son, Chichester, New York, Brisbane, Toronto: 129-172.
- BIERHUIZEN J.F., SLATYER R.D., 1965: Effect of atmospheric concentration of water vapor and carbon dioxide in determining transpiration and photosynthesis relationship of cotton leaves. - *Agricultural Meteorology* 2: 259-270.
- BOTKIN D.B., 1977: Forests, lakes and the anthropogenic production of carbon dioxide. - *Bioscience* 27: 325-331.
- BROECKER W.S., TAKAHASHI T., SIMPSON H.J., PENG T.-H., 1979: Fate of fossil fuel carbon dioxide and the global carbon budget. - *Science* 206: 409-418.
- CAEMMERER S. von, FARQUHAR G.D., 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. - *Planta* 153: 376-387.
- CAVE G., TOLLEY L.C., STRAIN B.R., 1981: Effect of carbon dioxide enrichment and chlorophyll content, starch content and starch grain structure in *Trifolium subterraneum* leaves. - *Physiologia Plantarum* 51: 171-174.
- CURTIS P.S., DRAKE B.G., LEADLEY P.W., ARP W.J., WHIGHAM D.F., 1989: Growth and senescence in plant communities exposed to elevated CO₂ concentrations on an estuarine marsh. - *Oecologia* (Berlin) 78: 20-26.
- DAHLMANN R.C., STRAIN B.R., ROGERS H.H., 1985: Research on the response of vegetation to elevated atmospheric carbon dioxide. - *Journal of Environmental Quality* 14: 1-8.
- DRAKE B.G., LEADLEY P.W., ARP W.J., NASSIRY D., CURTIS P.S., 1989: An open top chamber for field studies of elevated atmospheric CO₂ concentration on salt marsh vegetation. - *Functional Ecology* 3: 363-371.
- ESSER G., 1987: Sensitivity of global carbon pools and fluxes to human and potential climatic impacts. - *Tellus* 39 B: 245-260.
- FINN G.A., BRUN W.A., 1982: Effect of atmospheric CO₂ enrichment on growth, non-structural carbohydrate content and root nodule activity in soybean. - *Plant Physiol.* 69: 327-331.
- FORSTREUTER M., 1991: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. - *Verh. Ges. Ökol.* (Osnabrück 1989) XIX: (in Druck).
- GAUDILLÈRE J.-P., MOUSSEAU M., 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.
- GODLEWSKI E., 1873: Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlendioxidgehalt der Luft. - *Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, Leipzig*: 343-370.
- HAMPICKE U., 1979: Man's impact on the earth's vegetation cover and its effects on carbon cycle and climate. - In: BACH, W. (Hrsg.): Man's impact on climate.- Elsevier, Amsterdam: 139-159.
- HELDT H.W., FLÜGGE U.I., STITT M., 1986: Kohlenhydratstoffwechsel der pflanzlichen Photosynthese. - *Biologie in unserer Zeit* 4: 97-105.
- HILBERT D.W., PRUD'HOMME T.I., OECHEL W.C., 1987: Response of tussock tundra to elevated carbon dioxide regimes, analysis of ecosystem CO₂ flux through nonlinear modeling. - *Oecologia* (Berlin) 72: 466-472.

- 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.
- KEELING C.D., 1986: Atmospheric CO₂ concentrations - Mauna Loa Observatory, Hawaii 1958-1986. - Prepared by T.A. BODÉN. U.S. Department of Energy (Oak Ridge, Oak Ridge National Laboratory. Environmental Science Division, TN), Publication No. 2798.
- KIMBALL B.A., 1983: Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. - *Agronomy Journal* 75: 779-788.
- KIMBALL B.A., 1983: Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 770 prior observations. - WCL Report 14, U.S. Dept. of Agric., Agric. Res. Serv.: 71 ff.
- KIMBALL B.A., IDSO S.B., 1983: Increasing atmospheric CO₂: Effects on crop yield, water use and climate. - *Agricultural Water Management* 7: 55-72.
- KÖRNER Ch., 1988: Does global increase of CO₂ alter stomatal density? - *Flora* 181: 253-257.
- KREUSLER U., 1885: Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. - In: THIEL, H. (Hrsg.): *Landwirtschaftl. Jahrbücher* 14: 913-965.
- MADSEN E., 1968: Effect of CO₂ concentration on accumulation of starch and sugar in tomato leaves. - *Physiologia Plantarum* 21: 168-175.
- MAUNEY J.R., GUINN G., FRY K.E., HESKETH J.D., 1979: Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. - *Photosynthetica* 13: 260-266.
- MYTTON L.R., 1973: The effects of seed weight on the early growth and nodulation of white clover. - *Ann. appl. Biol.* 73: 329-338.
- 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.
- OVERDIECK D., 1986: Long-term effects of an increased CO₂ concentration on terrestrial plants in model-ecosystems. Morphology and reproduction of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. - *Int. J. Biometeor.* 30: 323-332.
- OVERDIECK D., 1989: The effects of preindustrial and predicted future atmospheric CO₂ concentration on *Lyonia mariana* L.D. DON. - *Functional Ecology* 3: 569-576.
- OVERDIECK D., BOSSEMAYER D., 1985: Langzeit-Effekte eines erhöhten CO₂-Angebotes auf den CO₂-Gaswechsel eines Modell-Ökosystems. - *Angewandte Botanik* 59: 179-198.
- OVERDIECK D., FORSTREUTER M., 1987: Langzeit-Effekte eines erhöhten CO₂-Angebotes bei Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. - *Verh. Ges. Ökol. (Gießen 1986)* XVI: 197-206.
- OVERDIECK D., IKELS P., 1991: Mineralstoffe in Rotklee und Wiesenschwingel bei atmosphärischer CO₂-Anreicherung (*Trifolium pratense* L. und *Festuca pratensis* HUDS.). - *Verh. Ges. Ökol. (Osnabrück 1989)* XIX/III: 281-287.
- OVERDIECK D., REID Ch., STRAIN B.R., 1988: The effects of preindustrial and future CO₂ concentrations on growth, dry matter production and the C/N-relationship in plants at low nutrient supply: *Vigna unguiculata* (cowpea), *Abelmoschus esculentus* (okra) und *Raphanus sativus* (radish). - *Angewandte Botanik* 62: 119-134.
- OVERDIECK D., REINING E., 1986: Effect of atmospheric CO₂ enrichment on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and white clover (*Trifolium repens* L.) competing in managed model-ecosystems. II. Nutrient uptake. - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 7: 367-378.
- OVERDIECK D., REINING F., 1986: Effect of atmospheric CO₂ enrichment on perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and white clover (*Trifolium repens* L.) competing in managed model-ecosystems. I. Phytomass production. - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 7: 357-366.
- OVERDIECK D., UNGEMACH E., 1989: Wirkungen der atmosphärischen Kohlendioxid-Anreicherung auf die Blattanatomie des Weißklee (*Trifolium repens* L.). - *Verh. Ges. Ökol. (Essen 1988)* XVIII: 431-436.
- REINING F., 1990: Langzeiteffekte von erhöhtem CO₂-Angebot auf das Wachstum von *Acer pseudoplatanus* und *Fagus sylvatica*. - *Dissertation, Osnabrück*.
- ROGERS H.H., BINGHAM G.E., CURE J.D., SMITH J.M., SURANO K.A., 1983: Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. - *Journal of Environmental Quality* 12: 569-574.

- ROSENBERG N.J., 1981: The increasing CO₂ concentration in the atmosphere and its implication on agricultural productivity. I. Effects on photosynthesis, transpiration and water use efficiency. - *Climatic Change* 3: 265-281.
- SASEK T.W., LUCIA E.H. de, STRAIN B.R., 1985: Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO₂ concentrations. - *Plant Physiology* 78: 619-622.
- SEILER W., CRUTZEN P.J., 1980: Estimates of gross and net fluxes of carbon between the biosphere and the atmosphere from biomass burning. - *Climate Change* 2(3): 225-247.
- SIEGENTHALER U., OESCHGER H., 1980: Prediction of future CO₂ concentrations in the atmosphere. - *Experientia* 36: 783-786.
- SIONIT N., 1983: Response of soybean to two levels of mineral nutrition in CO₂-enriched atmosphere. - *Crop Science* 23: 329-333.
- SOLOMON A.M., TRABALKA J.R., REICHLIE D.E., VOORHEES L.D., 1985: 1. The global cycle of carbon. - In: J.R. TRABALKA (Hrsg.): Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle. United States Department of Energy, DOE/ER-0239, p. 5. Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN (USA).
- THOMAS J.F., HARVEY CH.N., 1983: Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. - *Bot. Gaz.* 144: 303-309.
- TOLLEY L.C., STRAIN B.R., 1984: Effects of CO₂ enrichment on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings under different irradiance levels. - *Can. J. For. Res.* 14: 343-350.
- WILLIAMS W.E., GARBUTT K., BAZZAZ F.A., VITOUSEK P.M., 1986: The response of plants to elevated CO₂. IV. Two deciduous-forest tree communities. - *Oecologia* (Berlin) 69: 454-459.
- WONG S.C., 1979: Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. - *Oecologia* (Berl.) 44: 68-74.
- WOODWARD F.I., 1986: Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. - *Oecologia* 70: 580-586.
- WOODWARD F.I., 1987: Stomatal numbers are sensitive to increase in CO₂ from preindustrial levels. - *Nature* 327: 617-618.
- ZANGERL A.R., BAZZAZ F.A., 1984: The response of plants to elevated CO₂. II. Competitive interactions among annual plants under varying light and nutrients. - *Oecologia* 62: 412-417.

ADRESSE

Prof. Dr. D. Overdiek
 TU-Berlin
 FB Landschaftsentwicklung
 Institut für Ökologie der Gehölze
 FG Ökologie der Gehölze
 Königin-Luisen-Str. 22
 D-W-1000 Berlin 33

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19 3 1991](#)

Autor(en)/Author(s): Overdieck Dieter

Artikel/Article: [Direkte Wirkungen der Atmosphärischen CO₂-Anreicherung auf die einheimische Vegetation \(Pflanzengemeinschaften des Grünlandes und der Wälder\) 243-263](#)