

MODELLIERUNG DES GASWECHSELS DER KIEFER IN SEINER ABHÄNGIGKEIT VON KLIMATISCHEN FAKTOREN

Andreas Faensen-Thiebes und Reiner Cornelius

ABSTRACT

The gas exchange of sun- and shadowparts of the crown of a 140 years old stand of *Pinus sylvestris* (L.) was continuously measured. The aim of the measurement was to determine the relative importance of some climatological factors, needle age, and nutrient content for limiting the amount of fixed CO₂. Special attention was drawn to the influence of air pollutants SO₂, NO₂, and O₃ in relation to natural limiting factors.

In a first step the mean-values of a 3 minutes measuring period were added up to the amount of total daily CO₂-uptake during the light period and the total CO₂-loss during the nighttime. For these values a multivariate regression was calculated with the data of the climate, immission, and the damage degree and nutrient concentration in the needles. The significance of these factors and their importance for generalizing production models is discussed.

keywords: *Pinus sylvestris*, gas-exchange, climatic factors, nutritional status, air pollution

EINLEITUNG

Modelle sind in der Produktionsökologie ein weitbenutztes Mittel, da sie sowohl für theoretische als auch angewandte Fragen von großer Bedeutung sind (DE WIT 1978, LOHAMMAR et al. 1980). Generell ist die Ausgangsbasis für diese Modelle folgende: Es werden unter Gleichgewichtsbedingungen Abhängigkeiten zweier Faktoren, z.B. Strahlung und Assimilation, gemessen. Die Beziehung zwischen diesen Faktoren läßt sich als mathematische Funktion formulieren, wobei die Parameter in dieser Funktion in einer mathematisch definierbaren Abhängigkeit von weiteren Parametern stehen können. Auf diese Weise werden die verschiedenen Funktionen in einem Modell verknüpft. Unter Zugrundelegung gemessener oder nachgefahrner Tages- und Jahresgänge von primären, d.h. in diesem Modell nicht mehr weiter hergeleiteten Parametern wird das Gaswechselverhalten im Freiland simuliert (RICHTER 1985). Dieses Verfahren bringt großen Gewinn bei der Entdeckung wichtiger Zusammenhänge zwischen einzelnen Faktoren, da es den Stellenwert einzelner Parameter bewerten kann, den diese auf die Assimilationshöhe ausüben.

Voraussetzung für ein solches Vorgehen ist jedoch, daß für alle in das Modell eingehenden Verknüpfungen mathematisch formulierbare Zusammenhänge gegeben und auch bekannt sind. Dies ist normalerweise unproblematisch, da es Wesenszug der Modellbildung ist, sich auf wenige systembestimmende Faktoren zu konzentrieren (JEFFERS 1978). Für diese liegen in der Tat für den Gaswechselbereich die Zusammenhänge vor, und es gelingt auch auf diese Weise, das Gaswechselverhalten im Freiland im Wesentlichen zu simulieren.

Voraussetzung für ein solches Vorgehen ist aber, daß die unter solchen Gleichgewichtsbedingungen gefundenen Zusammenhänge auch auf das Freiland anwendbar sind. In der hier dargestellten Untersuchung ging es aber darum, festzustellen, ob an Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) des Berliner Grunewaldes Änderungen des Gaswechselverhaltens in der Weise zu erkennen sind,

daß eine verminderte Produktivität auf Grund der Immissionsbelastung zu befürchten ist. Dafür war es notwendig, die natürlichen und die anthropogenen limitierenden Faktoren des Gaswechsels im Freiland zu bestimmen. Unter diesen Faktoren zählten neben den gut bekannten und quantifizierbaren wie Strahlung und Temperatur auch solche, für die keine quantitative Beziehungen bekannt oder gesichert ist: Immissionsbelastung durch Schadgase wie SO_2 , NO_2 und Ozon, Frostwirkung usw. Bisherige Modelle, die diese Faktoren miteinbeziehen (u.a. BOSSEL et al. 1985) sind für die Darstellung prinzipiellen Verhaltens zwar geeignet, erlauben jedoch noch keinerlei realistische Rückschlüsse. Gerade aus der Immissionsforschung ist es gut bekannt, daß eindeutige Dosis-Wirkungs-Beziehungen (noch?) nicht aufstellbar sind (SMITH 1981, GUDERIAN et al.1983), da der Einfluß weiterer Parameter so gravierend und so umfassend ist, daß eine Aufstellung mathematisch beschreibbarer Beziehungen z.Zt. nicht zu erwarten ist.

Von daher erschien es sinnvoller, das Gaswechselmodell nicht aus isoliert unter Gleichgewichtsbedingungen gefundenen Beziehungen aufzubauen, sondern mit Hilfe der multiplen Regression die Wirkung einzelner Faktoren aus dem Gesamtkomplex zu isolieren (BAHRENBERG und GIESE 1975) und daraus ein Modell zu entwickeln.

MATERIAL UND METHODEN

Gaswechsellmessungen wurden an ca. 140-jährigen Kiefern (*Pinus silvestris* L.) im Berliner Grunewald mit einer Anlage der Fa. Walz (Effeltrich) durchgeführt. Das offene System arbeitet mit klimatisierten Küvetten und einem IR-Gasanalysator (Fa. Leybold-Heraeus). Es geht im Prinzip auf das Verfahren von KOCH et al.(1968) zurück, bietet aber - wie bereits beschrieben - die Möglichkeit der Filterung gasförmiger Luftschadstoffe in einer Kammer, arbeitet ohne Nebenschluß und wurde um einen Rechner zur Steuerung der Anlage und zur Datenerfassung ergänzt (FAENSEN-THIEBES und CORNELIUS 1989)

Mit dieser Anlage wurde im Lichtkronenbereich von 3 Kiefern im Juli/August 87 und von November 87 bis Februar 89 kontinuierlich der Gaswechsel der benadelten Triebe gemessen. Die Zweige wurden entweder alle 10 Tage gewechselt (bei Vergleichen zwischen verschieden alten Nadeln), oder wurden möglichst lange in der Kammer belassen (bei Messungen zum Vergleich von gefilterter und ungefilterter Luft). Die geernteten Zweige wurden auf die Schäden an Nadeln hin bonitiert, auf Nährstoffe untersucht, das Trockengewicht und die projizierte Blattfläche bestimmt.

Die Auswertung erfolgte in allen Fällen folgendermaßen: Von den in 3-minütigen Abstand gemessenen Werten werden die Tagesbilanzen errechnet, d.h. es wird berechnet:

- die Menge des in der Zeit mit mehr als $20 \mu\text{Einstein m}^{-2}$ aufgenommen CO_2 (Assimilationssumme)
- die Strahlungssumme
- die Zeit mit mehr als $20 \mu\text{Einstein m}^{-2}$ (Lichtstunden)
- die mittlere Temperatur in dieser Zeit
- das höchste Wassersättigungsdefizit der Luft (d.h. das Mittel der 5 höchsten Werte).

Für die übrige Zeit, die Nachtstunden, werden entsprechende Daten errechnet, zusätzlich wird noch die tiefste Temperatur festgehalten.

Aus der Assimilationssumme und den Atmungsverlusten wird die CO_2 -Tagesbilanz errechnet. Die Transpirationsverluste wurden in ihrer Tagessumme berechnet; es zeigte sich jedoch, daß aus folgenden Gründen eine Bilanzierung in der Form nicht sinnvoll ist: Es ließ sich nicht verhindern, daß es zu Taupunktunterschreitung an den Peltierelementen in den Gaswechsellkammern kam. Die zu dieser Zeit und ca. 1 Stunde danach erfaßten Werte wurden nicht in die Auswertung der Transpiration einbezogen. Aus diesem Grunde werden die Transpiration und die stomatare Leitfähigkeit über die 3-Minuten Einzelwerte berechnet. Die Auswertung dieser 3-minütigen Einzelwerte erfolgt z. Zt. jedoch noch nicht. Die statistische Berechnung der Werte erfolgte mit dem SPSS-Programmpaket auf einem PC.

ERGEBNISSE

Für die Modellbildung wurden die Einzelfaktoren zu Gruppen geordnet, um verschieden komplexe Modelle darzustellen. Das einfachste Modell enthält lediglich die Klimafaktoren Temperatur, Strahlung und Tageslänge. Für die Temperatur erwies sich die Einschränkung auf die Tagestemperatur, d.h. auf das Temperaturmittel in der hellen Zeit (mit Strahlung von mehr als $20 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) als besser korreliert mit der Assimilationssumme als das Gesamttagesmittel. Ebenfalls eine bessere lineare Korrelation ergab der Logarithmus der Strahlung gegenüber der Strahlungssumme selbst.

In der nächsten Stufe geht das Nadelalter ein. Dies aus der Überlegung heraus, daß eine Modellanwendung in der Weise keiner weiteren Messungen außer der Klimamessung bedarf.

Für den nächsten Schritt sind dann bereits weitere Messungen nötig: die Nährstoffgehalte der Nadeln sowie deren Schädigungsgrad werden als neue Größen eingeführt. Sie werden zusammenfassend als Nadelzustand bezeichnet. In der vollständigen Gleichung werden dann auch die Schadgase Ozon, Schwefeldioxid und Stickstoffdioxid mit ihren Tagesmittelwerten einbezogen, zusammengefaßt als Immission.

Die Bodenwasserspannung ergab keinen signifikanten Zusammenhang mit den Gaswechsellmessungen, so daß dies in diesem Modell nicht berücksichtigt wurde.

Die Unterschiede in der Erklärungsgüte der Modelle ist in der Abb. 1 in Gestalt des multiplen r^2 dargestellt. Sie macht deutlich, daß die Temperatur im Jahresverlauf den stärksten Einfluß hat, und schon 63 % der Streuung erklärt. Die Hinzunahme der Strahlung erhöht diesen Prozentsatz auf 71 %. Tageslänge und Nadelalter erhöhen das r^2 nur noch unwesentlich. Erst die genauere Beschreibung des Nadelzustandes und dann die Hinzunahme der Immissionsbelastung bewirken einen deutlichen Sprung in der Bestimmtheit des Modells.

Geht man ohne Gruppierung der Faktoren vor und beläßt es bei den Einzelfaktoren, so werden in das Modell die Faktoren in folgender Reihe nach der jeweils höchsten Korrelation eingebaut: Temperatur, Strahlung, Mg-Gehalt der Nadeln, mittlere SO_2 -Konzentration, mittlere Ozonkonzentration, maximale SO_2 -Konzentration, Tageslänge, Luftfeuchte, Nadelalter, Ca-Gehalt der Nadeln, Schädigungsgrad der Nadeln und als letztes der Nachtfrost (Abb. 1). Die Hinzunahme der Faktoren ab dem O_3 -Mittel führen jedoch zu keiner wesentlichen Verbesserung des Modells.

Wie sich die Hinzunahme weiterer Faktoren auf die Modellgüte auswirkt, ist in der Abb. 2 dargestellt. Hier sind für das einfachste Modell (nur Klimadaten) die Meßwerte und das jeweilige Simulationsergebnis für 2 verschiedene Nadeljahrgänge im Jahresverlauf dargestellt. Der Hauptunterschied zwischen dem einfachen Klimamodell und dem in Tab. 1 aufgelisteten Modell liegt in dem Verhalten jeweils im Sommer des ersten und des dritten Jahres. Dies wird deutlich, wenn die Simulation 1 (Abb. 2) mit den Ergebnissen von Simulation 3 (Abb. 3) verglichen wird; ohne auf die Einzelheiten einzugehen, läßt sich klar erkennen, daß die einfachen Simulationen, die nur das Klima (1) oder nur Klima und Nadelalter (2) berücksichtigen, zu großen Abweichungen gegenüber den Meßwerten bei jungen und alten Nadeln führen, wohingegen bei den mittelalten Nadeln im 2. Jahr die Modelle nur geringe Unterschiede aufweisen.

Der Einfluß der einzelnen Faktoren ist in einer multiplen Regression nicht auf den ersten Blick erkennbar. In einer Korrelationsmatrix, die zunächst nur die einfachen Korrelationen zwischen den beteiligten Faktoren darstellt, lassen sich jedoch schon die überragenden Einflußgrößen erkennen. Ein Ausschnitt dieser Korrelationsmatrix ist in der Tab. 2 dargestellt.

Bei der Aufstellung des Modells verändert sich diese Reihenfolge jedoch sehr rasch, da die hier untersuchten Parameter in keiner Weise unabhängig voneinander sind. Beispielsweise erscheint hier das Sättigungsdefizit der Luft mit einer hohen positiven Korrelation. Da dieses jedoch parallel zur Temperatur verläuft, sinkt die Korrelation des Sättigungsdefizits nach Hineinnehmen der Temperatur in das Regressionsmodell erheblich.

Ohne weiter auf die methodischen Einzelheiten einzugehen, sollen im Folgenden die Werte für das vollständige Modell dargestellt werden, und anschließend auf den wesentlichen Punkt, die Rolle der einzelnen Parameter, eingegangen werden. Das endgültige Modell ist in der Tabelle 1 dargestellt.

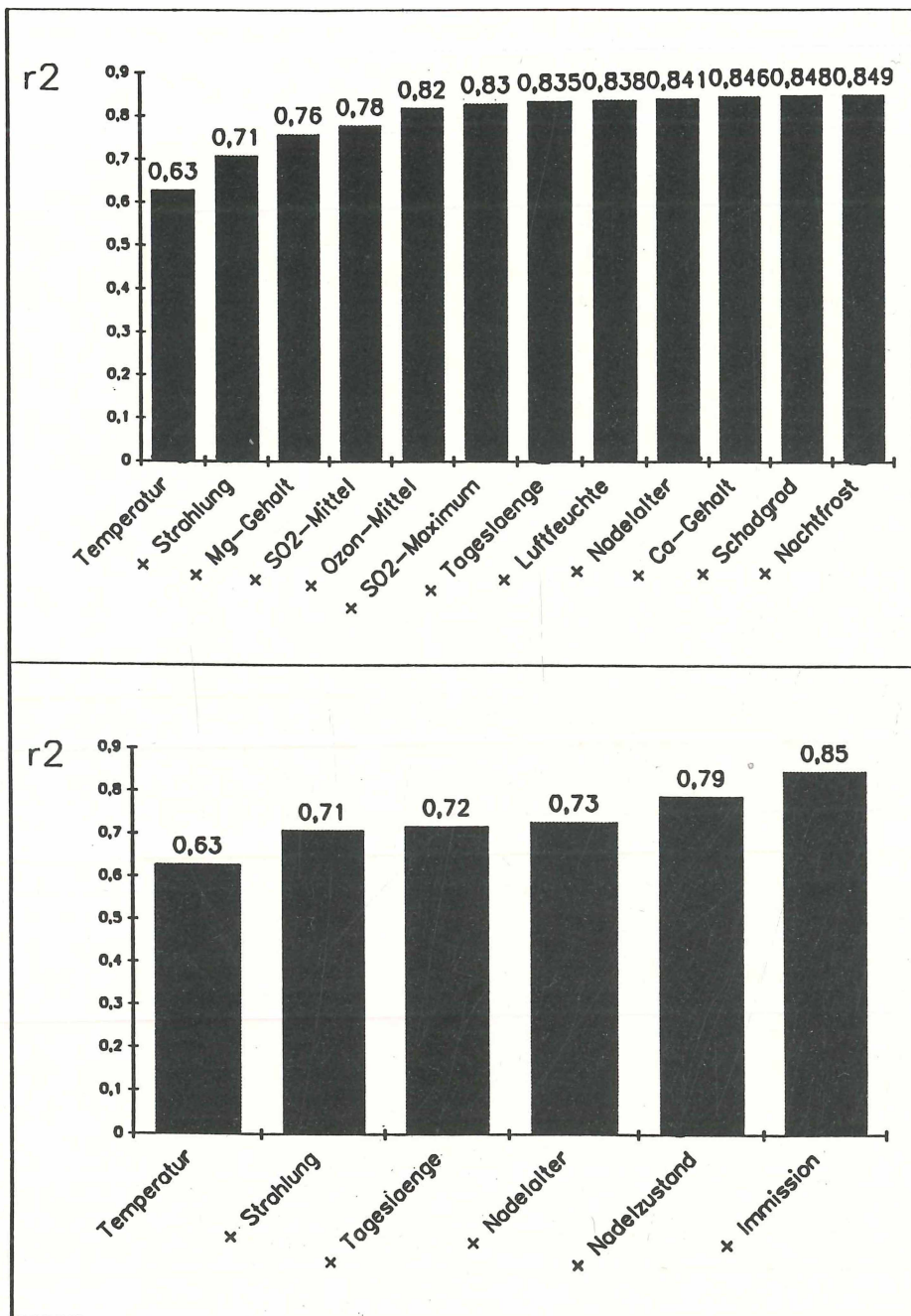


Abb. 1: Multiples r^2 bei multipler Regression der täglichen Assimilationssumme mit verschiedenen Einzelfaktoren (oben). Die Reihung der Faktoren ergibt sich durch die abnehmende Bedeutung der einzelnen Faktoren für das Regressionmodell. Die Reihung im unteren Teil geht aus von einzelnen Faktoren zu den Faktorengruppen 'Nadelzustand' (Schädigungsgrad, Ca- und Mg-Gehalte) und 'Immission' (O₃- und SO₂-Tagesmittel).

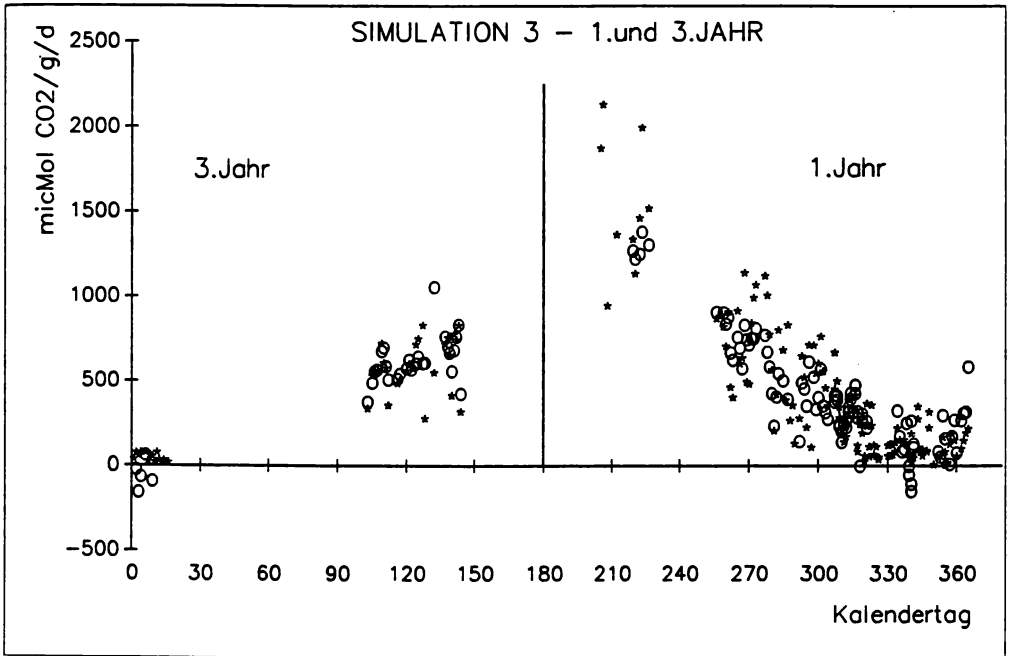


Abb. 2: Jahresgang der täglichen Assimilationsumme (Sterne) und deren Simulation mit einem einfachen Klimamodell (Modell 1, Kreise). Dargestellt sind die Werte für junge Nadeln im 1. Jahr ab Ende Juli und für ältere Nadeln im 3. Jahr bis Ende Mai.

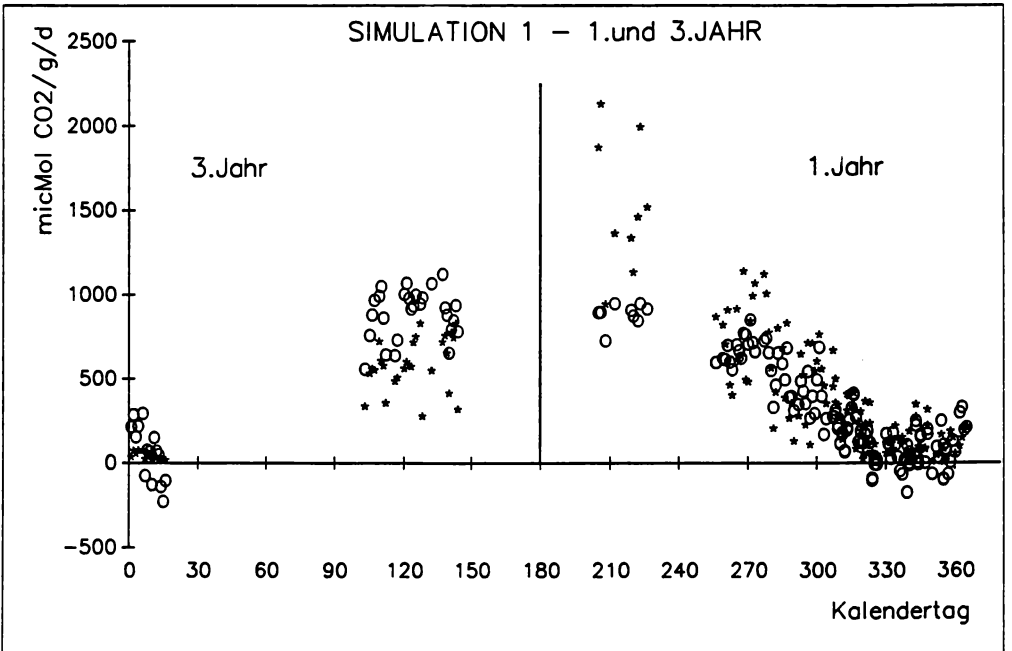


Abb. 3: Jahresgang der täglichen Assimilationsumme (Sterne) und deren Simulation mit dem in Tab. 1 dargestellten Modell (Modell 3, Kreise). Dargestellt sind die Werte für junge Nadeln im 1. Jahr ab Ende Juli und für ältere Nadeln im 3. Jahr bis Ende Mai.

Die Wirkung der einzelnen Glieder der Gleichung auf die Assimilationsleistung, das 'B', wird dann besonders augenfällig, wenn es verbunden ist mit dem Wertebereich des Faktors, der diesen Messungen zu Grunde liegt. Dies ist in der Tabelle 3 dargestellt.

Tab. 1: Ergebnisse der multiplen Regression zur Analyse des Einflusses verschiedener Parameter auf die CO₂-Bilanz im Jahresverlauf. Dargestellt sind alle signifikanten Abhängigkeiten mit ihrer Steigung (B) und dem oberen und unteren Wert des 95 %-Konfidenzbereichs. Die Einheit für die Assimilationssumme ist $\mu\text{Mol CO}_2/\text{g/d}$. Der Lichtgenuß pro Tag und die Immissionswerte sind nicht normalverteilt und wurden deswegen logarithmisch transformiert.

Vorläufiges Modell:			
Multiples korrigiertes R ²		0,849	
Standard Fehler		168,1	
Variablen in der Gleichung:	Steigung	Konfidenzbereich von	bis
Temperatur im Licht (°C)	19,42	14,82	24,01
Lichtgenuß pro Tag (mEinst/m ² /d)	142,7	117,7	167,7
Magnesium-Gehalt (µg/g)	0,268	0,133	0,402
SO ₂ -Mittel (µg/m ³)	-160,8	-206,8	-114,7
Ozon-Mittel (µg/m ³)	-145,3	-169,4	-121,1
SO ₂ -Maximum (µg/m ³)	81,7	36,6	126,9
Stunden mit Strahlung > 20 micE/m ² /s	23,6	12,2	34,9
Sättigungsdefizit d. Luft (mb)	9,76	4,80	14,7
Nadelalter (Monate)	-10,9	-15,2	-6,62
Calcium-Gehalt (mg/g)	32,8	17,3	48,3
Schädigungsgrad (% gesch. Nadeln)	-0,658	-1,16	-0,161
Nachtfrost < -3,5 °C)	-74,5	-142,6	-6,4
Konstante	-861,1	-1089,6	-632,5

Tab. 2: Die Einzelwerte der Korrelationsmatrix aus der multiplen Regression zur Analyse des Einflusses verschiedener Parameter auf die CO₂-Bilanz im Jahresverlauf.

Teil der Korrelationsmatrix (r-Werte):	
Temperatur im Licht	0,792
Stunden mit Strahlung > 20 micE/m ² /s	0,772
Logarithmus des Lichtgen. pro Tag	0,669
Lichtgenuss pro Tag	0,627
Dampfdruckdefizit am Tag	0,611
Nadelalter	0,235
Nachtfrost	-0,182

Tab. 3: Der Einfluß der verschiedenen Modellparameter auf die tägliche Assimilationsleistung. Dargestellt ist der Wertebereich der Parameter, und wie sich eine Änderung dieses Parameters über den ganzen Wertebereich in der Assimilationsleistung (Delta Ass.) auswirken würde.

Faktoren:	von	Bereich bis	Delta Ass.
Temperatur im Licht (°C)	-3,8	25	608
Lichtgenuss pro Tag	6,95	11,4	629
Magnesium-Gehalt (µg/g)	450	950	190
SO ₂ -Mittel (µg/m ³)	0	100	-739
Ozon-Mittel (µg/m ³)	10	100	-336
SO ₂ -Maximum (µg/m ³)	20	500	504
Stunden mit Strahlung > 20 micE/m ² /s	5,1	17	283
Sättigungsdefizit d. Luft (mb)	0	28	273
Nadelalter (Monate)	1	24	-251
Calcium-Gehalt (mg/g)	3,5	9,5	197
Schädigungsgrad (% gesch. Nadeln)	0	100	-65,8
Nachtfrost	nein	ja	-74,5

Temperatur:

Bei sonst konstanten Bedingungen weist die Gleichung im Mittel eine Steigerung von 19,4 µMol CO₂ g⁻¹d⁻¹ pro Grad Celsius aus. Die Annahme einer linearen Beziehung scheint hier eigentlich problematisch, da bei nur geringen Strahlungen im Winter (< 200 µE m⁻²s⁻¹) eine Temperaturerhöhung über 10 Grad wegen der erhöhten Atmungsverluste eher zu geringeren Assimilationsleistungen führt und außerdem im Sommer durchaus auch wenigstens mit sättigenden (> 25 °C), wenn nicht sogar zu heißen Temperaturen (> 35 °C), gerechnet werden muß. In dem hier dargestellten Meßzeitraum von Juli 87 bis Februar 1989 waren jedoch nur 14 Tage mit einer extrem geringen Strahlung von weniger als 1,44 E m⁻²d⁻¹, bei denen die Temperatur außerdem unter 10 °C lag. Auch die heißen Tage mit > 20 °C fielen mit 36 Tagen oder 6 % der Werte nicht ins Gewicht, zumal deren Mitteltemperatur immer noch unter 25 °C lag.

Strahlung:

Die Zunahme der Assimilationsleistung ist mit dem Logarithmus der Strahlungssumme enger verknüpft als mit der Strahlungssumme selbst. Die dadurch etwas unanschauliche Größe besagt, daß bei einer Verdoppelung der Strahlungssumme die Assimilation um ca. 100 µMol CO₂ g⁻¹d⁻¹ steigt.

Luftfeuchte:

Dieser Faktor macht als erster deutlich, daß es sich hier um eine Korrelationsrechnung handelt, und nicht bereits eindeutige Ursache-Wirkungs-Beziehung darstellt. Das 'B' ist positiv, so daß mit zunehmender Lufttrockenheit die Assimilationsleistung ansteigt. Zu erwarten wäre jedoch eine umgekehrte Beziehung, da die Spaltöffnungen der Kiefer empfindlich auf Lufttrockenheit reagieren, und schon bei Sättigungsdefiziten der Luft von ca. 10 mbar mit verringerter Spaltöffnungsweite reagieren. Vermutlich liegt die positive Korrelation darin begründet, daß die hier als trocken erscheinenden Tage ja auch warm und sehr hell sind: die Korrelationsmatrix weist ein r von 0.669 bzw. von 0.582 für die Beziehung zwischen Lufttrockenheit einerseits und Temperatur bzw. Strahlungssumme andererseits aus.

Lichtstunden:

Die Anzahl der hellen Stunden, in denen eine Strahlung von mehr als $20 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ herrscht, geht nur noch mit geringer Signifikanz in die Regression ein, wenn bereits die Strahlung aus solche in die Gleichung aufgenommen ist. Der Standardfehler von B ist mit mehr als 25 % auch schon sehr hoch, so daß der Streubereich erheblich ist (Tab. 1).

Nadelalter:

Das Nadelalter weist eine Senkung der Assimilationsleistung von $12 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ je Monat aus, wenn es allein mit den Klimafaktoren Strahlung, Temperatur und Tageslänge in die multiple Regression einbezogen wird; die ein Jahr älteren Nadeln leisten also im Schnitt $144 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ weniger. Dieser Wert entspricht in etwa dem, der durch direkten Vergleich der Nadeljahrgänge gemessen wurde. Man muß dabei jedoch berücksichtigen, daß diese $144 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ ein Mittelwert für das ganze Jahr sind: aus dem direkten Einzelvergleich ergibt sich, daß im April/Mai die Senkung etwa dem Jahresdurchschnitt entspricht, im Winter ist sie niedriger, im September/Okttober höher als dieses Jahresmittel.

Wie unbefriedigend dieser Wert letztlich ist, zeigt die Abb. 1: das multiple r^2 steigt nur unwesentlich, wenn das Nadelalter hinzutritt. Die Ergebnisse von Modell 2 sind nahezu gleich dem von Modell 1 und sind deswegen nicht gesondert dargestellt.

Nun ist das Nadelalter aber nur eine integrierende Größe, die verschiedene Teilaspekte beinhaltet. So sinkt der Magnesium- und der Kaliumgehalt und es steigt der Calciumgehalt mit zunehmendem Alter. Diese Faktoren beeinflussen ihrerseits die Assimilation und gehen somit direkt in die Modellrechnung ein.

Sind diese Faktoren miteinbezogen, so ergibt sich mit einem B von -10.9 ein erwartungsgemäß niedrigerer Wert als ohne Berücksichtigung der Nährstoffgehalte.

Magnesium- und Calcium-Gehalte:

Der Einfluß dieser Nährelemente ist besonders interessant, da ihnen in verschiedener Thesen in der Waldschadensforschung eine gewisse Schlüsselrolle zugeteilt wurde. Wie zu erkennen ist, steigt die Assimilationsleistung mit dem Gehalt dieser Elemente. Sieht man sich jedoch den Konzentrationsbereich und die daraus veränderte Assimilationsleistung an (Tab. 3), so bleibt diese Änderung geringer als die, die unabhängig von den Nährstoffgehalten durch die Nadelalterung erfolgt.

Bei den Nährstoffgehalten ergibt sich für die Modellbildung ein nicht unerhebliches Problem: für das hier verwendete Modell wurden die real gemessenen Elementgehalte eingesetzt, sinnvoller wäre es jedoch eigentlich, eine Zeitfunktion für die Nährstoffgehalte einzusetzen. Es handelt sich bei der zeitlichen Veränderung der Elementgehalte in den Nadeln jedoch nur um eine schwache Korrelation, so daß beim Einsetzen der reinen Funktion die Aussagekraft des Modells deutlich verschlechtert wäre.

Schädigungsgrad:

Als Schädigungsgrad wurde hier lediglich der Prozentsatz geschädigter Nadeln eingesetzt. Es wurden zwar genauere Differenzierungen vorgenommen, jedoch läßt sich hieraus zum jetzigen Zeitpunkt noch kein einheitlicher Kennwert darstellen, der für die Regression einsetzbar wäre. Je Prozent geschädigter Nadeln sinkt die Leistung um $0,66 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$, was zu maximaler Senkung um $65,8 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ bei 100 % Schädigung führt. Diese Schädigung trat in den hier untersuchten Nadeln unabhängig vom Alter auf.

Immissionen:

Nach der multiplen Regression ergeben sich verminderte Assimilationsleistungen durch Erhöhung der mittleren Ozon- und SO_2 -Konzentration und eine erhöhte Assimilation mit erhöhtem SO_2 -Maximum. Besonders die widersprüchliche Situation durch die positive Korrelation der Assimilation mit dem SO_2 -Maximum und die negative mit dem SO_2 -Mittel wirft die Frage auf, ob es sich hier wohl eher um eine Korrelation als um echte Abhängigkeit handelt; dies soll jedoch an anderer Stelle ausführlicher dargestellt werden.

DISKUSSION

Wie sich aus der Abb. 2 erkennen läßt, liefert das Modell 1, das lediglich mit Klimagrößen arbeitet, für überschlägige Berechnungen durchaus brauchbare Ergebnisse. Solche Modelle wurden u.a. auch von MAKELÄ und HARI (1986), von RUNNING und COUGHLAN (1988) eingesetzt und erbrachten gute Ergebnisse zur Beschreibung der Standortsproduktivität. Diese Modelle sind zwar nicht wesentlich genauer gegenüber den einfachen Hochrechnungen aus einzelnen Tagesgängen (NEUWIRTH 1972, SCHULZE et al. 1977, AGREN und AXELSSON 1980), jedoch vereinfacht sich der Meßaufwand (KÜNSTLE und MITSCHERLICH 1975). Bei den letztgenannten Autoren ergaben sich ein multipler Korrelationskoeffizienten von 0.72 bis 0.75 bei der Korrelation der Tagesassimilationsleistung mit Klimafaktoren und dem Jahrestag als Maß für den Jahreszeitentrend. Die Einzelkorrelation ergab für Tagesmitteltemperatur und für die Strahlungssumme des Tages Werte um 0.5 und lag somit unter den hier gefundenen Werten von 0.79 bzw 0.67 (Tab. 1).

Auf der anderen Seite stehen Photosynthese- und Wachstumsmodelle, die sehr genau arbeiten, als entscheidende exogene Eingangsgrößen jedoch lediglich klimatische Faktoren enthalten (LOHAMMAR et al. 1980, CALDWELL et al. 1986, ARP und McGRATH 1987, ARP et al. 1987), die in günstigen Fällen noch um den Anteil der Nährstoffversorgung an der Zuwachsstleistung oder um sehr differenzierte Untermodelle zum Energieaustausch an der Blattoberfläche erweitert sind. Einen Übergang zwischen den genauen Modellen mit zeitlicher Auflöfung im Minutenbereich und der einfachen Interpolation von Einzelmeßwerten der Tagesassimilation bilden die Ergebnisse von LINDER und LOHAMMAR (1981): über die gesamte Vegetationsperiode hin betrachtet sind 2 Meßtage pro Woche notwendig, um den relativen Fehler in der Gesamtjahresbilanz auf 10 % zu senken. Werden an den fehlenden Tagen jedoch genauere Lichtmessungen durchgeführt und von den 2 Meßtagen die Strahlungsabhängigkeit der Assimilation gemessen und modelliert, so lassen sich die fehlenden Tage in ihrem Assimilationsverlauf modellieren, was den Fehler in der Gesamtbilanz unter 2 % senkt. Die dafür notwendigen Strahlungsmessungen und die Modellierung der Strahlung im Schattenkronenbereich wird von den Autoren als der größte Fehler angesehen. Für die Modellierung des Bestandeszuwachses bleiben somit doch erhebliche Fehlerquellen.

Problematisch ist auch die fehlende Berücksichtigung des Alterstrends der Assimilationsleistung. Es kann zwar festgestellt werden, daß sich die Fehler im Mittel ausgleichen, wie es durch die Mathematik der multiplen Regression gegeben ist (BAHRENBERG und GIESE 1975), dennoch bleibt es unbefriedigend, wenn gerade so wichtige Prozesse, wie der der normalen oder auch der pathologischen Nadelalterung, nicht durch das Modell erfaßt wird.

Im Zusammenhang mit der Waldschadensforschung ist es ein weiterer Nachteil, daß auch diese Modelle zu grob für die Bewertung des Immissionseinflusses sind: sie erlauben zwar eine prinzipielle Betrachtung der Bestandesentwicklung unter anhaltender, abnehmender oder zunehmender Immissionsbelastung (BOSSEL et al. 1985, KOHLMAYER und PLÖCHEL 1986, SCHNEIDER 1986), jedoch weisen sie große Fehler auf, wenn es um die realistische Quantifizierung der Immissionswirkung auf den Zuwachs geht.

Die Immissionsbelastung richtig zu simulieren ist zwar für die einjährige Produktion krautiger Pflanzen erfolgreicher (u.a. KING et al. 1988), die genaue Quantifizierung des Einflusses von Luftschadstoffen auf die Assimilationsleistung besonders langlebiger Gehölze ist jedoch kaum möglich: die Wirkung ist in der Regel viel zu sehr von weiteren Faktoren abhängig, als daß sich sinnvolle mathematische Funktionen finden lassen würden (DÄSSLER 1981).

Auch die in den hier dargestellten Ergebnissen gefundene linearlogarithmische Beziehung wird den Anforderungen eines exakten Modells nicht gerecht; die in der Tab. 2 dargestellten Veränderungen mit einer Assimilationsreduktion um bis zu $739 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ für den SO_2 -Einfluß liegen weit über den im Winter aus Licht und Temperaturgründen überhaupt erreichten Assimilationsleistungen, so daß im Winter bei den dann besonders hohen SO_2 -Belastungen ständig negative Tagesbilanzen auftreten müßten. Nimmt man nicht die endgültige Gleichung, in der alle signifikanten Faktoren einbezogen sind, sondern nimmt nur die Faktoren bis zum O_3 -Mittel (Abb. 1), dann ergibt sich auch für das SO_2 ein deutlich geringerer Steigerungsfaktor von ca. $100 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$, der nur noch eine maximale Senkung von $460 \mu\text{Mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{d}^{-1}$ über den gesamten Bereich der mittleren SO_2 -Konzentration bewirkt.

Es scheint ohnehin sinnvoll zu sein, bei dieser Form der Modellbildung sich auf die wirklich wesentlichen Faktoren zu beschränken, wie es bereits bei JEFFERS (1978) festgehalten wurde. Da auch in unserem Falle das r^2 als Wert der Modellgüte bei mehr als 5 Faktoren nur noch in der dritten Nachkommastelle ansteigt, sind diese Faktoren als unwesentlich und die dafür berechneten Werte als extrem unsicher anzusehen. Dies wird durch den extremen Konfidenzbereich verdeutlicht, der schon beim Magnesiumgehalt als dritten Faktor 50 % erreicht (Tab. 1).

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden kontinuierliche Messungen des Gaswechsels von *Pinus silvestris* L. im Licht- und Schattenkronenbereich eines ca. 140 jährigen Bestandes durchgeführt. Ziel der Messung war festzustellen, welchen Stellenwert einzelne klimatische und endogene (Nadelalter, Nährstoffgehalt) Faktoren in der Limitierung der CO_2 -Aufnahme haben; insbesondere interessierte, welchen Einfluß die Luftschadstoffe SO_2 , NO_2 und O_3 gegenüber den natürlichen limitierenden Faktoren ausüben.

In einem ersten Arbeitsschritt wurden die 3-Minuten-Werte zu Summen der täglichen CO_2 -Gesamtaufnahme und nächtlichen CO_2 -Abgabe addiert. Diese Tagessummen wurden mit den Klima-, Immissions- und Nährstoffdaten in einer multiplen Regression verrechnet. Die Bedeutung der einzelnen Faktoren und ihre Stellung als Teilmodelle für übergeordnete Produktionsmodelle wird diskutiert.

Publikation Nr. 35 aus den Projekt Ballungsraumnahe Waldökosysteme. Dieser Veröffentlichung zugrundeliegende Arbeiten sind Bestandteil des interdisziplinären Projekts Ballungsraumnahe Waldökosysteme, das als gemeinsames FE-Vorhaben vom Umweltbundesamt und der Senatsverwaltung für Stadtentwicklung und Umweltschutz Berlin finanziert und in dessen Auftrag durchgeführt wird.

Frau Dr. Meyer von Teilprojekt "Diagnostik und Schadsymptome" und Herrn Rakei vom Teilprojekt "Bodenwasserhaushalt" danke ich für die Bonitierung der Nadeln bzw. für die Überlassung von Daten über den Bodenwasserhaushalt.

LITERATUR

- AGREN G., AXELSSON B., FLOWER-ELIS J.G.K., LINDER S., PERSSON H., STAAF H., TROENG E., 1980: Annual carbon budget for a young Scots pine. - In: PERSSON, T. (ed.): Structure and Function of Northern Coniferous Forests - An Ecosystem Study. Ecol. Bull. (Stockholm) 32: 307-313.
- AGREN G.I., AXELSSON B., 1980: PT - a tree growth model. - In: PERSSON, T. (ed.): Structure and Function of Northern Coniferous Forests - An Ecosystem Study. Ecol. Bulletin (Stockholm) 32: 525-536.
- ARP P.A., McGRATH T.P., 1987: A parameter-based method for modelling biomass accumulations in forest stands: theory. - Ecological Modelling 36: 29-48.
- ARP P.A., McGRATH T.P., BECK J.A., 1987: A parameter based method for modelling biomass accumulations in forest stands: an application. - Ecological Modelling 36:49-64.
- BAHRENBERG G., GIESE E., 1975: Statistische Methoden und ihre Anwendung in der Geographie. - Teubner, Stuttgart.
- BOSEL H., METZLER W., SCHÄFER H., 1985: Dynamik des Waldsterbens: Mathematisches Modell und Computersimulation. - Springer Verlag, Heidelberg, New York, Tokyo.
- CALDWELL M.M., MEISTER H.-P., TENHUNEN J.D., LANGE O.L., 1986: Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements on different canopy layers and simulations with a canopy model. - Trees 1: 25-41.
- DÄSSLER H.-G., 1981 (ed.): Einfluß von Luftverunreinigungen auf die Vegetation. - 2. Aufl., Gustav-Fischer-Verlag Jena.

- FAENSEN-THIEBES A., CORNELIUS R., 1989: Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen. - Verh. Ges. f. Ökologie (Göttingen 1987) Band XVII: 457-464.
- GUDERIAN R., TINGEY D.T., RABE R., 1983: Wirkungen von Photooxidantien auf Pflanzen. - In: UBA (Hrsg.): Luftqualitätskriterien für photochemische Oxidantien. UBA-Berichte 5/83: 205-427.
- JEFFERS JOHN.N.R., 1978: An Introduction to System Analysis: with ecological applications. - Edward Arnold, London.
- KING D.A., HEAGLE A.S., FLAGLER R.B., 1988: Evaluation of an ozone X moisture stress interaction model for soybean. - Ecological Modelling 41: 269-279.
- KOCH W., KLEIN E., WALZ H., 1968: Neuartige Gaswechsellmessanlage für Pflanzen in Laboratorien und Freiland. - Siemens Zeitschr. 42: 392-404.
- KOHLMAIER G.H., PLÖCHL M., 1986: Das Waldsterben in Mitteleuropa unter chronischer Luftschadstoffbelastung: ein dynamisches Modell mit nicht linearen Dosis-Wirkungsbeziehungen. - IMA-Querschnittsseminar zur Waldschadensforschung. Belastung und Schäden auf Ökosystemebene und ihre Folgen. UBA Texte 17/86: 41-53.
- KÜNSTLE E., MITSCHERLICH G., 1975: Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. I. Teil Photosynthese. - Allg.Forst u. Jagd Ztg. 146: 45-63.
- LINDER S., LOHAMMAR T., 1981: Amount and quality of information on CO₂-exchange required for estimating annual carbon balance of coniferous trees. - In: S. LINDER (ed.): Understanding and predicting tree growth. Studia Forestalia Suecica 160: 73-87.
- LOHAMMAR T., LARSSON S., LINDER S., FALK S.O., 1980: FAST - Simulation models of gaseous exchange in Scots pine. - In: PERSSON, T. (ed.): Structure and Function of Northern Coniferous Forests - An Ecosystem Study. Ecol. Bulletin (Stockholm) 32: 505-523.
- MÄKELÄ A., HARI P., 1986: Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. - Ecological Modelling 33: 205-229.
- NEUWIRTH G., 1972: Bestandesstruktur, Stoffproduktion und Stoffbilanz eines 35jährigen Kiefernbestandes. - Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 12: 101-120.
- RICHTER O., 1985: Simulation des Verhaltens ökologischer Systeme: mathematische Methoden und Modelle. - Verlag Chemie Weinheim, Deerfield Beach, Florida.
- RUNNING S.W., COUGHLAN J.C., 1988: A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. - Ecological Modelling 42: 125-154.
- SCHNEIDER T.W., 1986: Abschätzung der ertraglichen Folgen der neuartigen Waldschäden im Bereich der Landesforstverwaltung Hamburg mit Hilfe dynamischer Modelle des Waldwachstums. - IMA-Querschnittsseminar zur Waldschadensforschung. Belastung und Schäden auf Ökosystemebene und ihre Folgen. UBA Texte 17/86: 71-95.
- SCHULZE E.D., FUCHS M.L., FUCHS M., 1977: Spatial distribution of photosynthesis capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. - Oecologia 29: 43-61.
- SMITH W.H., 1981: Air Pollution and Forests. - Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- WIT C.T. de, 1978: Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. - Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

ADRESSE

PD Dr. Andreas Faensen-Thiebes
 PD Dr. Reiner Cornelius
 Institut für Ökologie (Botanik)
 Rothenburgstraße 12
 D-1000 Berlin 41

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): Faensen-Thiebes Andreas, Cornelius Reiner

Artikel/Article: [Modellierung des Gaswechsels der Kiefer in seiner Abhängigkeit von klimatischen Faktoren 681-691](#)