

# Stoffproduktion junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot

Dieter Overdieck und Manfred Forstreuter

## Synopsis

Small stands of young beech plants grew continuously in mini-greenhouses on homogenized sandy loam at outside microclimatic conditions under  $\approx 370$  (concentration of the ambient air) and  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> for three years (1<sup>st</sup> year: n = 48, 2<sup>nd</sup> year: n = 36, 3<sup>rd</sup> year: n = 25, i.e. 3<sup>rd</sup>-5<sup>th</sup> year of their life).

Towards the end of the 1<sup>st</sup> vegetation period less above-ground than below-ground phytomass was additionally accumulated (enhancement of 41% in roots and 63% in shoots) whereas at the end of the 2<sup>nd</sup> vegetation period the above-ground parts of the plant had increased more than those below-ground (73% resp. 47%). At the final total harvest after three years the increase of above-ground phytomass was even greater than in the year before (92% resp. 52%). Stems and twigs had gained additional mass at the most (100%) under elevated CO<sub>2</sub> supply. At the end of the experiment mean diameter of stems (2 cm above the first lateral roots) was increased by 21%, stem height by 67%, and the mean number of leaves per tree by 36%. Leaf area per leaf was not influenced. It is concluded that especially stems and twigs in young stands of beech act as sinks for additional amounts of CO<sub>2</sub>.

*Netto-Primärproduktion, Phytomasse, Wachstum, Buche, erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration*

*Net primary production, phytomass, growth, beech, elevated CO<sub>2</sub> concentration*

## 1. Einführung

Stoffproduktion und Wachstum von Holzpflanzen können durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationsniveaus mehr oder weniger langfristig gesteigert sein. So fanden NORBY & al. (1986) und O'NEILL & al. (1987b), daß Sämlinge von *Quercus alba* nach 30 bzw. 40 Wochen unter  $690 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> gegenüber der Kontrolle 71% bzw. 85% insgesamt mehr an Trockengewicht hinzugewonnen hatten als bei aktueller Umgebungsluft-Konzentration. HOLLINGER (1987) fand eine mit 17% vergleichsweise nur geringfügige Erhöhung des Gesamttrockengewichtes

bei *Nothofagus fusca* nach 100 Tagen unter  $640 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub>; wohingegen EL KOHEN & al. (1993) bei einer gegenüber der heutigen Außenluft verdoppelten CO<sub>2</sub>-Konzentration bei *Castanea sativa* feststellen konnten, daß die Trockenmasse nach einem Jahr um 20% zugenommen hatte, bei *Fagus sylvatica* waren es 60%. Bei unseren eigenen Voruntersuchungen hatten Buchensetzlinge (*Fagus sylvatica* L.) nach einem Jahr Wachstum unter  $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> 53% mehr Trockenmasse gebildet (OVERDIECK 1993).

Es bleibt jedoch offen, inwieweit sich ein solch anfangs stark positiver Effekt in dem darauffolgenden Jahr abschwächt, wenn es zu stärkerer intraspezifischer Konkurrenz in immer dichter werdendem Bestand kommt (»Dickungseffekt«). So fanden KÖRNER & ARNONE (1992) bei Begasung mit  $610 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> nach 100 Tagen im Gewächshaus unerwartet keine oder eine nur sehr geringfügige Zunahme der Phytomasse in einem sehr dichten, schnell wachsenden Bestand tropischer Pflanzen – darunter auch einige Holzpflanzen. Es ist daher denkbar, daß in einem mit der Zeit immer dichter werdenden Bestand, ohne Nährstoffmangel und Wasserstreß, die Zunahme der Masse vieler Arten durch gleichzeitig anwachsende Atmungsverluste und Wurzelauausscheidungen mittel- bis langfristig limitiert ist. Eine weitere Möglichkeit ist, daß ein größeres Angebot von unmittelbar aus der Photosynthese stammenden, nicht strukturbildenden Kohlenhydraten eine Umverteilung der Masse zwischen verschiedenen Kompartimenten der Bäume zur Folge hat, d. h. mögliche Senken vergrößert werden und so doch wieder die Phytomasse des Bestandes unter Einfluß eines erhöhten CO<sub>2</sub>-Angebotes mittel- bis langfristig anwachsen kann. Dies setzt jedoch voraus, daß auch die CO<sub>2</sub>-Netto-Assimilationsraten der Blätter nicht nur anfangs, sondern auf Dauer erhöht bleiben, was nicht ohne Einschränkung gelten muß, wie u. a. Ergebnisse aus neueren Arbeiten von EL KOHEN & al. (1993), GRULKE & al. (1993) und PETERSON & Mc DONALD (1994) zeigen.

Für unsere Untersuchung wurden daher folgende Arbeitshypothesen formuliert, die es zu bestätigen oder zurückzuweisen galt:

1) Bei langfristig (3 Jahre) aufrechterhaltenen, erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationsniveaus nimmt die lebende Phytomasse nicht zu.

- 2) Die Verteilung der Masse auf verschiedene Organe verändert sich bei der Buche unter dem Einfluß lang anhaltender  $\text{CO}_2$ -Konzentrationserhöhung nicht.

Ein einjähriger Dauerbegasungsversuch ( $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ ) an jungen Buchensetzlingen (OVERDIECK 1993) wurde daher um zwei weitere Jahre verlängert und Massezunahme und Wachstumsraten ermittelt.

## 2. Material und Methoden

### Experimentaufbau

Es wurden zwei selbstkonstruierte Mini-Gewächshäuser mit einer Grundfläche von  $0,8 \times 0,8 \text{ m}$  und einer lichten Höhe von  $1,2 \text{ m}$  verwendet (modifiziert nach OVERDIECK & BOSSEMEYER 1985; FORSTREUTER 1991). Sie umschlossen ein Bodenvolumen von  $0,4 \text{ m}^3$ . Wände, Decke und Bodenplatte bestanden aus  $5 \text{ mm}$  dicken Acrylglasplatten, die von einem  $20 \times 20 \text{ mm}$  Aluminium-Rahmen zusammengehalten wurden (Abb. 1). Für die Oberteile wurde Acrylglas benutzt, das für Strahlung der Wellenlängen  $> 300 \text{ nm}$  durchlässig ist. Die fest mit den Oberteilen verbundenen Bodenteile wurden mit der gleichen nährstoffreichen, homogenisierten Sand-Lehmmischung gefüllt (C/N-Verhältnis 13:1, Dichte:  $1,1 \text{ g cm}^{-3}$ ).

Über elektronische Reglersysteme wurde das innere Mikroklima kontinuierlich den äußeren Bedingungen mit Hilfe von selbstkonstruierten Klimaanlagen nachgeregelt (Werkstatt der Universität Osnabrück, Rathmann). Die Wärmetauscher waren jeweils an den Nordseiten der Oberteile der Mini-Gewächshäuser angebracht. Jeweils ein Ventilator im Inneren diente der Luftzirkulation am Wärmetauscher und ein zweiter der Luftbewegung im ge-

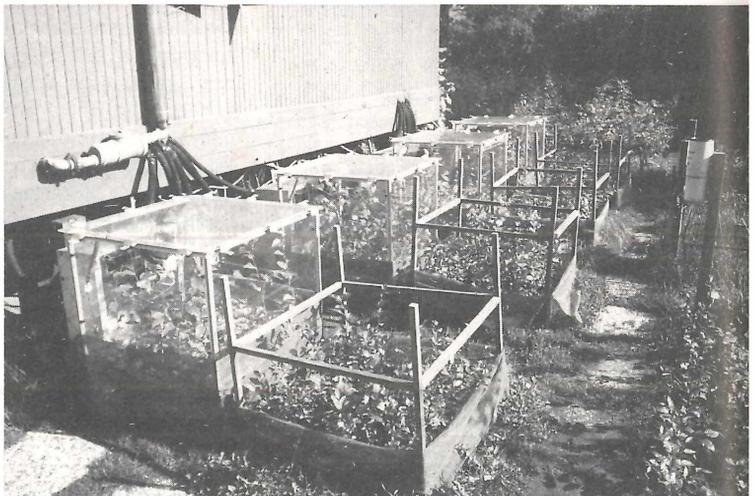
samten Kammer-Innenraum. Die äußere Windgeschwindigkeit wurde  $4 \text{ m}$  über dem Boden mit einem Anemometer (Typ 1469, Lambrecht, Göttingen) erfaßt und ihre Änderungen bis zur maximalen Luftbewegung von  $2,5 \text{ m s}^{-1}$  im Inneren der Mini-Gewächshäuser simuliert, indem die Drehzahl der Ventilatoren elektronisch geregelt wurde. Die Temperaturen – innen und außen – wurden mit Hilfe von Kupfer-Konstantan-Thermoelementen und die relativen Luftfeuchtigkeiten mit kapazitiven Feuchtefühlern gemessen (Typ 163, Testotherm, Lenzkirch). Die Innentemperaturen wichen  $\pm 0,5^\circ\text{C}$  und die relativen Luftfeuchten innen  $\pm 15\%$  von den Außenwerten ab. Abhängig vom Sonnenstand war die Photonenflußdichte des photosynthetisch aktiven Strahlungsanteils – gemessen mit einem Quanten-Sensor (LI-190 SB, LICOR, Lincoln, Nebraska, USA) – durch die Acrylglaswände um bis zu max.  $17\%$  reduziert.

Durch jedes Mini-Gewächshaus wurden ständig ca.  $2500 \text{ dm}^3 \text{ h}^{-1}$  Luft mit Diaphragma-Pumpen (KFN Neuberger, Freiburg) über Schwebekörper-Durchflussmengenmesser (Brooks Instruments, USA) und Gasuhren gepumpt. Über stufenlos regelbare thermische Massenflußmesser (Typ 5850 TR, Brooks Instruments, USA) wurde dem Luftstrom vor Eintritt in die Kammern reines  $\text{CO}_2$  aus einer Gasflasche beigegeben. So konnte über ein elektronisches Reglersystem in der einen Kammer 3 Vegetationsperioden (1. April – 1. Dez.) lang  $371 \pm 46 \mu\text{mol mol}^{-1}$  (Kontrolle: » $\approx 350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ -Stufe«) und in der zweiten Kammer  $703 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  (» $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  Stufe«) aufrechterhalten werden.

Dieser Experimentaufbau erlaubte, das Wachstum von jungen Bäumen, die  $\text{CO}_2$ -Gaswechselraten, sowie die Evapo-Transpirationsraten kleiner Bestände kontinuierlich zu messen. /

Abb. 1  
Nach den Außenbedingungen klimatisierte Mini-Gewächshäuser zur kontinuierlichen  $\text{CO}_2$ -Begasung von Gruppen junger Bäume inklusive natürlichem Boden.

Fig. 1  
Mini-greenhouses climatized according to outside conditions for continuous  $\text{CO}_2$  enrichment of groups of young trees inclusive natural soil.



**Pflanzenmaterial**

Aus 2000 Baumschul-Buchenstecklingen (*Fagus sylvatica* L.) gleicher Provenienz (Norddeutsches Tiefland) wurden für jeden Versuchsansatz 48 Exemplare aus den mittleren Klassen der normalverteilten Stammhöhe »zufällig« ausgewählt, in 1,5-dm<sup>3</sup>-Plastiksäcke gepflanzt und in den Boden der Mini-Gewächshäuser und in unmittelbar angrenzende, offene Vergleichsbecken gleicher Größe eingesetzt. Während des gesamten Versuches wurden die Bodenwassergehalte durch Gießen mit Leitungswasser annähernd auf 20 Vol.% gehalten. Zur Kontrolle wurden alle 6–8 Wochen Bodenproben (100 cm<sup>3</sup>) gezogen und bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Wassergehalte je Gewichtseinheit wurden mit Hilfe der bekannten Bodendichte 1,1 g cm<sup>-3</sup> in Wassergehalte je Volumeneinheit umgerechnet.

Nach der ersten Vegetationsperiode wurden überall die sechs kleinsten und die sechs größten Bäumchen entfernt (9.–16. Okt. 91) und so die Zahl der Individuen auf jeweils 36 reduziert. Die verbliebenen Bäumchen wurden mit handelsüblichen, leicht verrottbarem Jutegewebe balliert und erneut eingesetzt. Bei der 2. Ernte (1. – 10. Dez. 92) wurden jeweils 11 zufällig ausgewählte Bäumchen entnommen und der Vorgang noch einmal ohne Ballierung wiederholt. In der letzten September- und der ersten Oktoberwoche 1993 wurden dann die restlichen 25 Bäumchen geerntet.

Folgende Teile der Bäumchen wurden getrennt getrocknet (85 °C) und gewogen: Knospen, Blätter, Stämmchen, Wurzeln Ø > 2 mm und Wurzeln Ø < 2 mm. Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten bei ≈350 und ≈700 μmol mol<sup>-1</sup> wurden statistisch mit Hilfe des STUDENT-t-Tests geprüft (Abb. 2) und dann mittlere Gesamtgewichte und Gewichte der

ober- und unterirdischen Teile berechnet. Mittlere relative Wachstumsraten (RWR = Relative Growth Rate = RGR) der einzelnen Organe nach dem Verfahren der klassischen Wachstumsanalyse (KVÉT & al.: 1971) als Zunahme der Trockenmasse pro Tag und pro jeweils vorhandener Phytomasse der einzelnen Pflanzenorgane [g d<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup>] = [d<sup>-1</sup>] für die 2. und 3. Vegetationsperiode berechnet (Tab. 1). Die Gewichte der einzelnen Pflanzenteile wurden zueinander ins Verhältnis gesetzt. Fünf- bis siebenmal je Vegetationsperiode wurden im Abstand von 4–6 Wochen folgende Meßgrößen an den Beständen in den beiden Mini-Gewächshäusern und in den offenen Vergleichsbecken nicht destruktiv ermittelt (Abb. 3):

- 1) Stammdurchmesser (2 cm oberhalb der ersten Seitenwurzeln) [mm],
- 2) Stammhöhe [cm],
- 3) Blattzahl,
- 4) Einfache Blattfläche (4–5 mal je Vegetationsperiode).

Die einfache Blattfläche wurde von jeweils 5 zufällig ausgewählten Bäumen aus den Beständen mit Hilfe der folgenden Gleichung ermittelt:

$$y = c_0 + c_1 x \quad [cm^2] \quad \begin{matrix} c_0 = 0,26 \\ c_1 = 0,67 \\ x = L_1 L_2 \end{matrix}$$

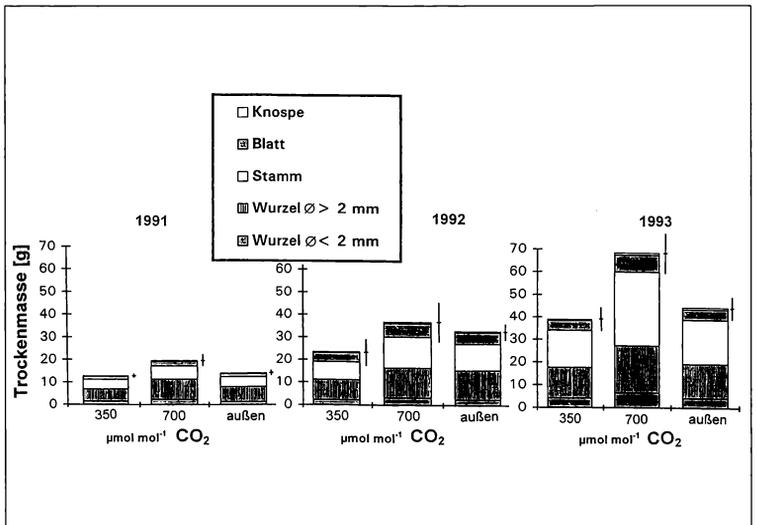
L<sub>1</sub> = Länge des Blattes [cm]

L<sub>2</sub> = Breite des Blattes an der breitesten Stelle [cm]

Der Korrelationskoeffizient für die lineare Beziehung zwischen Blattflächen von Buchen, wie sie mit dem Blattflächenmeßgerät (LI-Cor, Modell Li-3000, Lincoln, Nebraska, USA) gemessen wurden und Werten, wie sie mit Hilfe der obigen Formel berechnet werden konnten, betrug: r = 0,99 (n = 44).

Abb. 2  
Trockenmassen junger Buchen (3.–5. Jahr) jeweils am Ende von drei aufeinander folgenden Vegetationsperioden bei ≈350 und ≈700 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> in Mini-Gewächshäusern und im Freiland;  
\*: Stamm + Zweige.

Fig. 2  
Dry masses of young beech plants (3rd – 5th year) at each end of three subsequent vegetation periods at ≈350 and ≈700 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> in mini-greenhouses and on open plots,  
\*: stems + twigs.



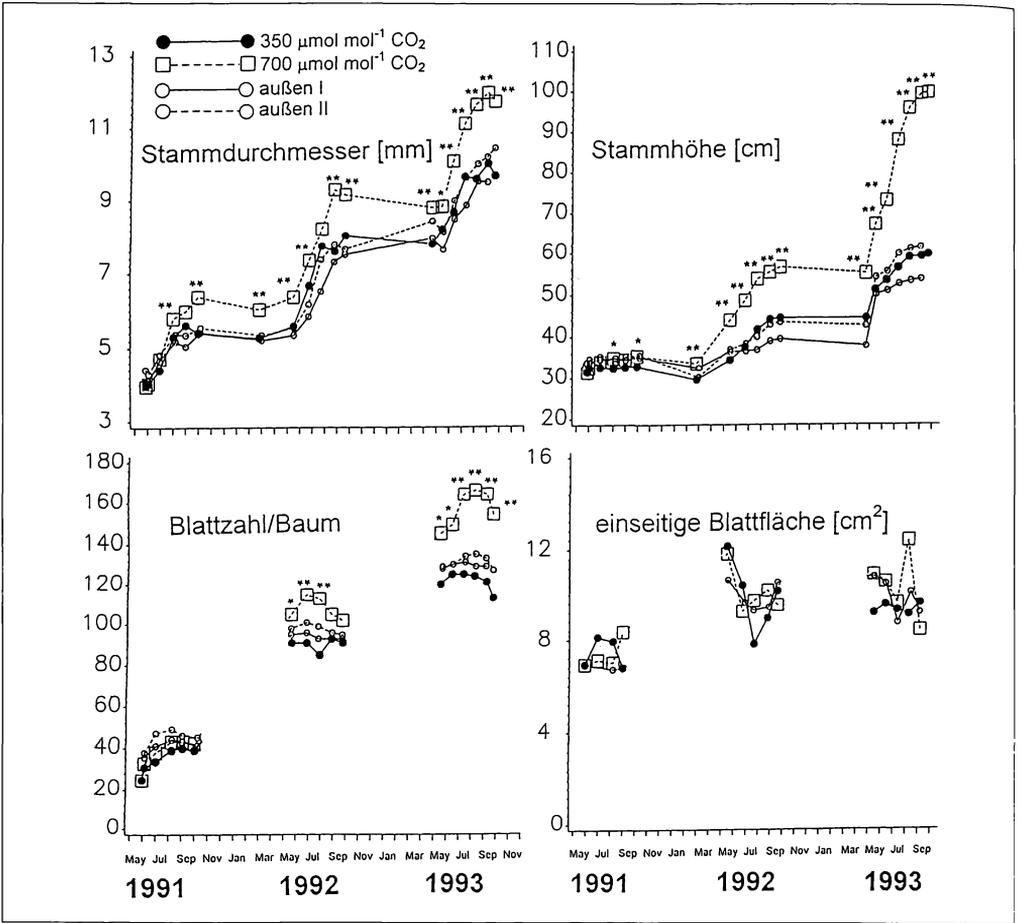


Abb. 3

Wachstum junger Buchen in Gruppen (3.–5. Jahr) im Verlauf von drei Jahren bei  $\approx 350$  und  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> in Mini-Gewächshäusern und im Freiland (außen);

1. Jahr: n = 48,

2. Jahr: n = 36,

3. Jahr: n = 25;

\*: signifikant,  $p < 0,05$ ;

\*\* : hoch signifikant,  $p < 0,01$ .

Fig. 3

Growth of young beech (3<sup>rd</sup> – 5<sup>th</sup> year) during three years at  $\approx 350$  and  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> in mini-greenhouses and on open plots;

1<sup>st</sup> year: n = 48,

2<sup>nd</sup> year: n = 36,

3<sup>rd</sup> year: n = 25;

\*: signifikant,  $p < 0,05$ ;

\*\* : very signifikant,  $p < 0,01$ .

### 3. Ergebnisse

#### Trockenmasse

Unter dem Einfluß des erhöhten CO<sub>2</sub>-Angebotes nahm die Phytomasse insgesamt in allen drei Vegetationsperioden stärker als in der Kontrolle ( $\approx 350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) zu (Abb. 2). Nach der ersten Vegetationsperiode betrug die Steigerung der Gesamt-Trockenmasse 53 % (oberirdisch 41% und unterirdisch 63%). Nach der 2. Vegetationsperiode hatte sich der Unterschied zwischen den Gesamt-

Trockenmassen der beiden Kulturen auf 58 % vergrößert; im Gegensatz zum 1. Versuchsjahr war jedoch jetzt die oberirdische Phytomasse stärker (71%) gefördert als die unterirdische (47%). Bis zum Ende der 3. Vegetationsperiode nahm die Phytomasse weiterhin bei  $\approx 700$  stärker zu als bei  $\approx 350 \mu\text{mol mol}^{-1}$ : Insgesamt war 75 % mehr Trockenmasse gebildet worden; wobei sich weiterhin der Unterschied zwischen den oberirdischen Phytomassen stärker vergrößert hatte (92 %) als zwischen den Wurzeln (52 %). Während der Massenzuwachs der Grobwur-

zeln in der ersten Vegetationsperiode mit einem Plus von 70 % besonders gefördert worden war, nahmen die Stämmchen ab der 2. Vegetationsperiode stärker an Masse zu. Am Ende des 2. Jahres betrug die Steigerung bei den Grobwurzeln 47 % und bei den Stämmchen 74 %. Bei der Gesamternte am Ende des Versuches wurde die Steigerung bei den Grobwurzeln von 54 % mit 100 %-Steigerung bei den Stämmchen weit übertroffen. Auch die übrigen Pflanzenteile hatten gegenüber der Kontrolle an Trockenmasse hinzugewonnen (Tab. 1).

### Relative Wachstumsrate

Die Relative Wachstumsrate pro Baum (RWR) nahm bei den Knospen, die sich bei  $\approx 350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  bis zum Ende der 3. Vegetationsperiode entwickelt hatten, geringfügig ab, während sie bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  deutlich zunahm (Tab. 1). Die RWR der Blätter nahm bei beiden CO<sub>2</sub>-Stufen deutlich, jedoch bei  $\approx 350$  stärker als bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  ab. Bei den Stämmchen war schon in der 2. Vegetationsperiode unter  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  ein deutlich höherer Wert als in der Kontrolle erreicht worden. In beiden Fällen kam es zu einem Anstieg, der jedoch bei dem höheren CO<sub>2</sub>-Angebot stärker ausfiel (Tab. 1). Sowohl bei den Grob- als auch bei den Feinwurzeln »überholten« die relativen Wachstumsraten bei  $\approx 700$  die Raten bei  $\approx 350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  geringfügig bis zum Ende der 3. Vegetationsperiode.

Tab. 1

Mittlere Relative Wachstumsrate (RWR) pro Baum in  $[\text{g d}^{-1} \text{g}^{-1}] 10^{-4} = [\text{d}^{-1}] 10^{-4}$  im 2. und 3. Jahr bei zwei verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen.

	350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	
<b>Knospe</b>	16,92	14,42	1992
	13,95	24,33	1993
<b>Blatt</b>	63,09	59,09	1992
	9,614	20,76	1993
<b>Stamm</b>	33,48	47,85	1992
	64,98	76,64	1993
<b>Wurzel</b> ∅ > 2 mm	29,01	21,78	1992
	36,11	40,57	1993
<b>Wurzel</b> ∅ < 2 mm	21,05	20,84	1992
	56,44	61,18	1993

### Stammdurchmesser, Stammhöhe, Blattzahl und Blattfläche (Abb. 3)

Gegen Ende der 1. Vegetationsperiode hatte der mittlere Stammdurchmesser der Bäumchen bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  um 18 % gegenüber der Kontrolle zugenommen ( $n = 48$ ,  $t = 4,89$ ,  $p < 0,01$ ). Am Ende der 2. Vegetationsperiode betrug der Unterschied 14 % ( $n = 36$ ,  $t = 3,78$ ,  $p < 0,01$ ) und am Ende der 3. Vegetationsperiode 21 % ( $n = 25$ ,  $t = 5,17$ ,  $p < 0,01$ ).

Während der 1. Vegetationsperiode wurden die Stämmchen bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot allmählich stärker verlängert. Am Ende waren sie signifikant 7,6 % länger ( $n = 48$ ,  $t = 2,09$ ,  $p < 0,05$ ). Im September der 2. Vegetationsperiode betrug die Steigerung 27,4 % ( $n = 36$ ,  $t = 3,78$ ,  $p < 0,01$ ) und gegen Ende der 3. Vegetationsperiode 67 % ( $n = 25$ ,  $t = 7,79$ ,  $p < 0,01$ ).

Am Ende der ersten Vegetationsperiode war die mittlere Anzahl Blätter pro Baum bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  nicht signifikant erhöht ( $n = 47/48$ ,  $t = 1,17$ ,  $p > 0,05$ ). Im Gegensatz dazu war ihre Zahl in der Mitte der 2. Vegetationsperiode signifikant um 33 % erhöht ( $n = 36$ ,  $t = 4,70$ ,  $p < 0,01$ ). Am Ende betrug die Steigerung 36 % ( $n = 25$ ,  $t = 3,99$ ,  $p < 0,01$ ).

Ein Effekt auf die einseitige, mittlere Blattfläche (je Blatt) konnte nicht festgestellt werden.

### Trockenmassen-Verhältnisse

Die spezifische Blattfläche war bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration nach der ersten Vegetationsperiode um 9 % und nach der dritten um 29 % geringer (Tab. 2).

Tab. 1

Mean relative growth rate (RGR) per tree in  $[\text{g d}^{-1} \text{g}^{-1}] 10^{-4} = [\text{d}^{-1}] 10^{-4}$  in the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> year under two different CO<sub>2</sub> concentrations.

Tab. 2

Relationen zwischen den mittleren Blattflächen und den mittleren Massen einiger Organe und den Massen dieser Organe untereinander bei jungen Buchen nach der ersten und dritten Vegetationsperiode bei  $\approx 350$  und  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ .

Verhältniszahlen	$350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$		$700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$	
	1991	1993	1991	1993
<b>Spezifische Blattfläche</b> [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	193	241	176	170
<b>Blattfläche/Gesamtgewicht</b> [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]	25	28	22	19
<b>Blattgewicht/Gesamtgewicht</b> [g g <sup>-1</sup> ] 10 <sup>-3</sup>	101	114	105	110
<b>Wurzel-/Sproßverhältnis</b> [g g <sup>-1</sup> ] 10 <sup>-2</sup>	116	83	134	67
<b>Blattgewicht/Stammgewicht</b> [g g <sup>-1</sup> ] 10 <sup>-2</sup>	30	27	35	23
<b>Blattgewicht/Wurzelgewicht</b> [g g <sup>-1</sup> ] 10 <sup>-2</sup>	19	25	18	28
<b>Stammgewicht/Wurzelgewicht</b> [g g <sup>-1</sup> ] 10 <sup>-2</sup>	62	92	51	119

Tab. 2

Relationship between mean leaf area and mean dry masses of different organs and between the masses of organs among one another after the 1<sup>st</sup> and 3<sup>rd</sup> vegetation period at  $\approx 350$  and  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ .

Pro Einheit Gesamt-Trockenmasse war zu Beginn 12 % und am Ende 32 % weniger Blattfläche bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  gebildet worden. Die Blattmasse war nach der 1. Vegetationsperiode geringfügig im Verhältnis zur Gesamt-Trockenmasse um 4% und nach der 3. um 3,5 % vermindert.

Die Wurzel/Sproß-Verhältniszahlen wurden bei beiden CO<sub>2</sub>-Stufen im Laufe der Zeit kleiner, wobei von einem höheren Wert ausgehend, die Abnahme bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$  deutlicher ausfiel als in der Kontrolle. Nach dem ersten Jahr war das Wurzel-/Sproß-Verhältnis im Mittel unter dem Einfluß erhöhten CO<sub>2</sub>-Angebotes um 16 % **zugunsten** der Wurzel, am Ende jedoch um 19 % **zuungunsten** der Wurzel verändert.

Relativ zum Stammgewicht war das Blattgewicht zunächst bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  um 17 % erhöht, jedoch am Ende um 15 % vermindert. Das Verhältnis von Blattgewicht zu Wurzelgewicht nahm bei beiden CO<sub>2</sub> Behandlungen ohne deutliche Unterschiede im Laufe der Zeit zu, während das Stammgewicht im Verhältnis zum Wurzelgewicht bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot zunächst um 18 % geringer, dann jedoch im letzten Jahr um 29 % größer war.

#### 4. Diskussion und Schlußfolgerungen

Unsere Arbeitshypothese, daß Bestände junger Buchen durch ein erhöhtes CO<sub>2</sub>-Angebot langfristig nicht zu stärkerem Wachstum angeregt werden können, muß aufgrund der vorliegenden Untersuchungsergebnisse in Frage gestellt werden. Denn sie zeigen

eindeutig, daß sich die Steigerung der Trockenmasse-Akkumulation im Verlaufe von drei Jahren noch verstärkt. Damit werden die Ergebnisse aus kurzfristigen Experimenten von CARLSON & BAZZAZ (1980) mit *Acer saccharinum*, *Populus deltoides* und *Platanus occidentalis*, von ROGERS & al. (1983 a,b), TOLLEY & STRAIN (1984), SIONIT & al. (1985) mit *Liquidambar styraciflua*, von O'NEILL & al. (1987 a), von NORBY & al. (1986) und O'NEILL (1987 b) mit *Quercus alba* und von MOUSSEAU & ENOCH (1989) mit *Castanea sativa* bestätigt, in denen gesteigertes Wachstum bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration festgestellt werden konnte.

Die Entnahme von 25% der Bäumchen am Ende der ersten und von 30% nach der zweiten Vegetationsperiode in unserem Versuch entspricht annähernd den natürlichen Bedingungen in von Menschen genutzten Buchenforsten und mag zur Stabilisierung des im ersten Jahr bereits positiven CO<sub>2</sub>-Effektes über den gesamten Zeitraum von drei Jahren beigetragen haben. Dieses »Auslichten« kann jedoch nicht allein zur Begründung der Stärke des Effektes im zweiten und dritten Jahr herangezogen werden, weil die Unterschiede zwischen den CO<sub>2</sub>-Stufen deutlich mehr als 30% betragen, und weil sie sich bis zum Ende des dritten Jahres noch vergrößerten. Bei CO<sub>2</sub>-Sättigung der  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ -Kultur hätten die Unterschiede entweder allmählich schwinden oder zumindest konstant bleiben müssen. Bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot fanden wir am Ende einen um 2,2 Einheiten höheren Blattflächenindex. Auch dies spricht gegen die Sättigungshypothese. Wir führen

dies auf größere Blattzahlen pro Baum zurück. Ähnlich erhöhte Blattflächenindices wurden bereits bei einigen anderen Arten – darunter auch *Populus euphratica* – gefunden (GOUDRIAAN & DE RUITER 1983, JONES & al. 1984, MORISON & GIFFORD 1984, NIJS & al. 1989).

Dies bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot stärkere Trockenmasse-Akkumulation ging im Versuch einher mit einem überproportionalen Wachstum der Wurzeln und später der Stämmchen. Dies bestätigt die für das Verhalten von Kräutern formulierte Hypothese, daß es bei Pflanzen mit Speicherorganen unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration zu verstärkter Allokation von Folgeprodukten der Photosynthese in deren Senken kommt und sich so ein verändertes Allokationsmuster ausbildet (BHATTACHARYA & al. 1985, OVERDIECK & al. 1988). Jedoch auch an den Quellen, den »Assimilationsflächen«, konzentrierte sich bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot stets dauerhaft mehr Masse (kleinere spezifische Blattflächen). Wenn man die Poolgröße für die kurz- bis mittelfristig verlagerbaren Kohlenhydrate quantifizieren will, muß deshalb noch geklärt werden, wie groß jeweils der Anteil an strukturbildenden und nicht strukturbildenden Kohlenhydraten an einem solchen Massenzuwachs der Blätter werden kann.

Die jungen Bäume benötigten für die gesamte Versuchsdauer bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  eine kleinere »photosynthetisch-aktive Oberfläche« pro Baum für ihr Wachstum, denn im Verhältnis zur gesamten Trockenmasse je Pflanze war die mittlere Blattfläche stets kleiner. Dies dürfte sich auch günstig auf die Wassernutzungs-Effizienz der Bäumchen ausgewirkt haben (OVERDIECK & FORSTREUTER 1994).

Ein unter dem Einfluß des höheren CO<sub>2</sub>-Angebotes erhöhtes Wurzel/Sproß-Verhältnis (TOLLEY & STRAIN 1984, 1985; NORBY & al. 1986) ließ sich in unserem Versuch nur nach der ersten Vegetationsperiode feststellen. Dieser Verhältniswert wurde bei beiden CO<sub>2</sub>-Stufen im Laufe der Zeit merklich kleiner, bei  $\approx 700 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  nahm er jedoch stärker ab als in der Kontrolle. Einerseits schlägt demnach eine mit der Entwicklung von Holzpflanzen in dichten Beständen langfristig verbundene Änderung der Allokation von Stoffen in Richtung Stamm durch, andererseits wird deutlich, daß ein erhöhtes CO<sub>2</sub>-Angebot diesen naturbedingten Vorgang verstärken kann. Generell kann daher angenommen werden, daß heranwachsende Baumbestände, die nicht nährstoff- und/oder wasserlimitiert sind und die keinen überdurchschnittlichen Schadstoffbelastungen ausgesetzt sind, auf steigende atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zunächst mit einem besonders starken Zuwachs bei den Wurzeln reagieren, auf Dauer jedoch stärkere und höhere Stämme ausbilden.

## Danksagung

Für die technische Hilfe gilt unser besonderer Dank Frau E. West. Das Vorhaben wurde aus Mitteln der EG-Kommission gefördert (The likely impact of rising CO<sub>2</sub> and temperature on European forests, R & D, EG-EV 50 CT92-0127).

## Literatur

- BHATTACHARYA, N.C., BISWAS, P.K., BHATTACHARYA, Sh., SIONIT, N. & B.R. STRAIN, 1985: Growth and yield response of sweet potato to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Crop Science* 25: 975–981.
- CARLSON, R.W. & F.A. BAZZAZ, 1980: The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on growth, photosynthesis, transpiration and water use efficiency of plants. – In: J.J. SINGH & A. DEEPAK (eds.): *Environmental and climatic impact of coal utilization*, Academic Press, New York: 609–623.
- EL KOHEN, A., VENET, L. & M. MOUSSEAU, 1993: Growth and photosynthesis of two deciduous forest tree species exposed to elevated carbon dioxide. *Functional Ecology* 7: 480–486.
- FORSTREUTER, M., 1991: Langzeitwirkungen der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. – *Verh. Ges. Ökol.* XIX/III: 265–279.
- GOUDRIAAN, J. & H.E. DE RUITER, 1983: Plant growth in response to CO<sub>2</sub> enrichment at two levels of nitrogen and phosphorus supply. – I. Dry matter, leaf area and development. – *Neth. J. Agric. Sci.* 31: 157–169.
- GRULKE, N.E., HOM, J.L. & S.W. ROBERTS, 1993: Physiological adjustment of two full-sib families of ponderosa pine to elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiology* 12: 391–401.
- HOLLINGER, D.Y., 1987: Gas exchange and dry matter allocation responses to elevation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations in seedlings of tree species. – *Tree Physiology* 3: 193–202.
- JONES, P., ALLEN, L.H., JONES, J.W., BOOTE, K.J. & W.J. CAMPBELL, 1984: Soybean canopy growth, photosynthesis, transpiration responses to whole-season carbon dioxide enrichment. – *Agronomy Journal* 76: 633–637.
- KÖRNER, Ch. & J.A. ARNONE, 1992: Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. – *Science* 257: 1672–1675.
- KVET, J., ONDOK, J.P., NECAS, J. & P.G. JARVIS, 1971: Methods of growth analysis. – In: Z. SESTAK, J. CATSKY & P.G. JARVIS (eds.): *Plant photosynthetic production. Manual of methods*. – Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague: 343–391.

- MORISON, J.I.L. & R.M. GIFFORD, 1984: Plant growth and water use with limited water supply in high CO<sub>2</sub> concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration. – Aust. J. Plant Physiol. 11: 361–374.
- MOUSSEAU, M. & Z.H. ENOCH, 1989: Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill). – Plant, Cell and Environment 12: 927–934.
- NIJS, I. & IMPENS, I. & T. BEHAEGHE, 1989: Effects of different CO<sub>2</sub> environments in the photosynthesis-yield relationship and the carbon and water balance of white clover (*Trifolium repens* L. cv Blanca) sward. – J. Exp. Bot. 212: 353–359.
- NORBY, R.J., O'NEILL, E.G. & R.J. LUXMOORE, 1986: Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. – Plant Physiology 82: 83–89.
- O'NEILL, E. G., LUXMOORE, R. J. & R. J. NORBY, 1987a: Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> effect on seedling growth, nutrient uptake and rhizosphere bacterial populations of *Liriodendron tulipifera* L. – Plant and Soil 104: 3–11.
- O'NEILL, E. G., LUXMOORE, R. J. & R. J. NORBY, 1987b: Increases in mycorrhizal colonization and seedling growth of *Pinus echinata* and *Quercus alba* in enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. – Canadian Journal of Forest Research 17: 878–883.
- OVERDIECK, D. & D. BOSSEMEYER, 1985: Langzeit-Effekte eines erhöhten CO<sub>2</sub>-Angebotes auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel eines Modell-Ökosystems. – Angewandte Botanik 59: 179–198.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1994: Evapotranspiration of beech stands and transpiration of beech leaves at atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. Tree Physiology 14: 997–1003.
- OVERDIECK, D., 1993: Erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration und Wachstum junger Buchen (*Fagus sylvatica*). – Verh. Ges. Ökol. 22: 431–438.
- OVERDIECK, D., REID, Ch. & B.R. STRAIN, 1988: The effects of preindustrial and future CO<sub>2</sub> concentrations on growth, dry matter production and the C/N relationship in plants at low nutrient supply: *Vigna unguiculata* (cowpea), *Abelmoschus esculentus* (okra), and *Raphanus sativus* (radish). – Angewandte Botanik 62: 119–134.
- PETTERSON, R. & A.J.S. Mc DONALD, 1994: Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub>. Photosynthesis Research 39: 389–400.
- ROGERS, H.H., BINGHAM, G.E., CURE, J.D., SMITH, J.M. & K.A. SURANO, 1983 a: Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. – Journal of Environmental Quality 12: 569–574.
- ROGERS, H.H., THOMAS, J.F. & G.E. BINGHAM, 1983 b: Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. – Science 220: 448–449.
- STRONITZ, N., STRAIN, B.R., HELLMERS, H., RIECHERS, G.H. & C.H. JAEGER, 1985: Long-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment affects the growth and development of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. – Canadian Journal of Forest Research 15: 468–471.
- TOLLEY, L.C. & B.R. STRAIN, 1984: Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings grown under different irradiance levels. – Canadian Journal of Forest Research 14: 343–350.
- TOLLEY, L.C. & B.R. STRAIN, 1985: Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and water stress on gas exchange of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings grown under different irradiance levels. – Oecologia (Berl.) 65: 166–172.

#### Adresse

Prof. Dr. D. Overdieck  
 Dr. M. Forstreuter  
 Technische Universität Berlin  
 Institut für Ökologie  
 Fachgebiet Ökologie der Gehölze  
 Königin-Luise-Str. 22, D-14195 Berlin

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24\\_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Overdieck Dieter, Forstreuter Manfred

Artikel/Article: [Stoffproduktion junger Buchen \(\*Fagus sylvatica\* L.\) bei erhöhtem CO<sub>2</sub>-Angebot 323-330](#)