

# Modellierung der CO<sub>2</sub>-Nettoaufnahme von Buchenbeständen bei erhöhten Kohlendioxidkonzentrationen

Alfred Stille, Manfred Forstreuter, Dieter Overdieck

## Synopsis

A new model for CO<sub>2</sub> flux was developed using information available from three years of continuous gas exchange measurement on young beech stands growing in mini-greenhouses at 350 and 700 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> in natural homogenized soil at outside microclimatic conditions.

The process-oriented simulation model was based on the assumption that these stands would be able to grow at the given conditions until the age of 150 years without water stress or nutrient deficiency. Driving parameters were air temperature within the stand and photosynthetic photon flux density (PPFD) above canopy for which new functions were found representing the means of natural oscillation of temperature and photon flux in diurnal rhythm throughout a year. A reciprocal exponential function was adopted for quantifying photon flux of PPFD into the stands through leaf layer in dependency on the accumulated LAI (leaf area index) in the layers above.

The structure of the stand is included as distribution of biomass in certain layers.

Net assimilation rates were calculated by subtracting total dark respiration rates from leaf gross photosynthesis rates.

In a first approach the experimental output was modelled and the routines were used for extrapolation to year 150.

*Buchenbestände, erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration, Klimaänderung, Modellierung*

*beech stands, elevated CO<sub>2</sub> concentration, climate change, modelling*

## 1. Einleitung

Es standen Daten aus einem dreijährigen Untersuchungszeitraum über die Wirkung von erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf juvenile Buchenbestände zur Verfügung (FORSTREUTER 1993, 1995). Die Buchen waren während des gesamten Versuches Konzentrationen von 350 bzw. 700 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> ausgesetzt. Da sich derartige Versuche an adulten Beständen wegen der großen räumlichen Ausdehnung

und der langen Entwicklungszeiten der Bäume nicht durchführen lassen, sollen die langfristigen Auswirkungen der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf die einheimischen Waldbestände mit Hilfe von mechanistischen Simulationsmodellen abgeschätzt werden. Die Modelle MAESTRO (WANG & JARVIS 1990a, 1990b), BIOMASS (McMURTRIE & WANG 1993), PGEN (FRIEND 1991) und HYBRID (FRIEND & al. 1993) wurden bereits verwendet, um den Einfluß von erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen und Temperaturen auf diverse Nadelhölzer und *Quercus alba* zu untersuchen. Ein derartiges Modell für Buchenbestände existiert aber bisher noch nicht, obwohl die durchgeführten Versuche (FORSTREUTER 1995) gerade bei dieser Art langfristige Effekte erwarten lassen.

## 2. Material und Methoden

Kernstück des hier vorgestellten Modelles sind Gleichungen, die aus den Ergebnissen eines dreijährigen CO<sub>2</sub>-Begasungsversuches abgeleitet sind und die Abhängigkeit der Photosyntheserate vom Photonenfluß (Gleichung 1 und 2) sowie der Respirationsrate von der Temperatur (Gleichung 3) beschreiben (FORSTREUTER 1995).

$$P_{(350)} = 4,88 \cdot (1 - e^{-0,0096 \cdot Q}) \quad (1)$$

$$P_{(700)} = 6,63 \cdot (1 - e^{-0,0093 \cdot (Q-3)}) \quad (2)$$

$$R = -0,346 + 0,288 \cdot e^{0,046 \cdot T} \quad (3)$$

An einen Datenbestand aus drei Jahren, der unter anderem die Halb-Stunden-Mittelwerte für Temperatur und Photonenflußdichte (PPFD) enthielt (FORSTREUTER 1993), wurden FOURIER-Reihen angepaßt, die durch die Gleichungen 7 und 8 beschrieben werden. Die Zeitkonstanten wurden bewußt nicht zusammgezogen, damit Periodendauer und Phasenverschiebungen der einzelnen Schwingungen leichter erkennbar sind. Sowohl die täglichen als auch die überlagerten jahreszeitlichen Fluktuationen von Temperatur und PPFD wurden als mittlerer Verlauf jeweils durch eine Gleichung beschrieben. Dieses Verfahren wurde gewählt, um das Modell ohne Verlust an Stabilität über weite Bereiche der Zeit skalierbar zu halten.

Die Blattbiomasse wurde auf sieben Schichten entsprechend der Ergebnisse aus dem Versuch ver-

teilt. Die prozentuale Verteilung des LAI (Blattflächenindex) auf die einzelnen Schichten ist in Abb. 1 im Beitrag von FORSTREUTER (1995) dargestellt.

Der in die jeweilige Schicht eintretende Anteil des Photonенflusses (PPFD) errechnet sich dann nach Gleichung 4 (FORSTREUTER 1995).

$$Q_{(l)} = Q \cdot e^{-0,849 \cdot L_{ac}} \quad (4)$$

Der Verlauf des LAI über die zeitliche Entwicklung des Bestandes während der Vegetationsperiode wird durch die Gleichung 5 beschrieben. Außerhalb der Vegetationsperiode wird er gleich Null gesetzt.

$$L = 5,55 \cdot \left(1 - e^{-0,102454 \cdot \frac{t}{365-24 \cdot 12}}\right) \quad (5)$$

Die Atmung der holzigen oberirdischen und der unterirdischen Biomasse wird mit 5% der gesamten Biomasse pro Jahr und die Produktion von Bestandesabfall mit 1% der gesamten Biomasse geschätzt (BOSSEL 1985, 1986).

Begrenzungen der Photosyntheseraten durch Wasser- bzw. Nährstoffverfügbarkeit werden in diesem Modell noch vernachlässigt. Die Vegetationsperiode im Modell hat eine konstante Dauer von 183 Tagen, beginnend mit dem 119. Tag des Jahres.

Die Nettoassimilation errechnet sich dann aus der Differenz der Photosynthese und der Atmungsrate (Gleichung 6).

$$N = \frac{dM}{dt} = P - R \quad (6)$$

Diese Differentialgleichung wird mit einem Zeitschritt von fünf Minuten über 150 Jahre integriert.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Funktionen für den mittleren Verlauf von Temperatur und PPFD

Die Funktionen für den idealisierten täglichen und jährlichen Verlauf des Photonенflusses und der Temperatur werden durch die Gleichungen 7 und 8 beschrieben.

#### 3.2 Validierung

Die Biomasse erreicht nach einer Laufzeit von 150 Jahren im Modell einen Wert von 29,5 kg m<sup>2</sup>. Eine lineare Regressionsanalyse zwischen den vorhergesagten und den Daten aus einem eigenen Versuch und dem Solling-Projekt (ELLENBERG & al. 1986), ergibt einen Wert für R<sup>2</sup> von 0,88, für die Steigung von 0,91 und für den Achsenabschnitt von -0,69 (Abb. 1).

#### 3.3 Szenarien

Ein Szenariolauf mit einer gegenüber den durch Gleichung 8 beschriebenen Temperaturen um konstant 2°C erhöhten Temperaturen ergibt bei einem Bestandesalter von 150 Jahren 2,6 kg m<sup>2</sup> weniger, ein Szenariolauf mit um konstant 2 °C erniedrigten Temperaturen 2,1 kg m<sup>2</sup> mehr Biomasse (Abb. 2).

Ein Modelllauf mit den durch Gleichung 8 beschriebenen Temperaturen, aber der LAI-Verteilung für eine CO<sub>2</sub>-Konzentration von 700 µmol mol<sup>-1</sup> und der durch Gleichung 2 beschriebenen Photosyntheserate führt nach einer Laufzeit von ebenfalls 150 Jahren

Tab. 1  
Liste und Erklärung der verwendeten Variablen.

Tab. 1  
Explanation of variables used.

Variable	Bedeutung	Einheit
<i>P</i>	Bruttphotosyntheserate	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>R</i>	Atmungsrate	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>N</i>	Nettoassimilationsrate	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>M</i>	Kohlenstoffvorrat in der Biomasse	µmol C
<i>L</i>	LAI Blattflächenindex	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>
<i>L<sub>ac</sub></i>	akkumulierter Blattflächenindex über einer Schicht	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>
<i>A</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der PPFD	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>B</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der Temperatur (Tag)	° C
<i>C</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der Temperatur (Nacht)	° C
<i>x</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der PPFD	5 min
<i>y</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der Temperatur (Tag)	5 min
<i>z</i>	Hilfsvariable für die Berechnung der Temperatur (Nacht)	5 min
<i>Q</i>	Photonенflußdichte (PPFD)	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
<i>T</i>	Lufttemperatur	° C

$$\begin{aligned}
 A &= 523,35 \cdot \left( \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t - 81 \cdot 24 \cdot 12)}{365 \cdot 24 \cdot 12} \right) + 1,18 \right) \\
 x &= \left( t + \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t - 261 \cdot 24 \cdot 12)}{365 \cdot 24 \cdot 12} \right) \cdot 2,19 \cdot \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t + 12 \cdot 12)}{24 \cdot 12} \right) + 12 \cdot 12 \right) \cdot \frac{2 \cdot \pi}{24} \\
 Q &= \frac{A}{\pi} + \frac{A}{2} \cdot \cos(x) + \frac{2 \cdot A}{\pi} \cdot \left( \frac{\cos(2 \cdot x)}{1 \cdot 3} - \frac{\cos(4 \cdot x)}{3 \cdot 5} + \frac{\cos(6 \cdot x)}{5 \cdot 7} - \dots \right) \quad (7)
 \end{aligned}$$

Gleichung 7:  
Photosynthetisch aktive  
Strahlung

$$\begin{aligned}
 B &= 3,03 \cdot \left( \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t - 91 \cdot 24 \cdot 12)}{365 \cdot 24 \cdot 12} \right) + 2,50 \right) \\
 C &= 2,22 \cdot \left( \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t - 56 \cdot 24 \cdot 12)}{365 \cdot 24 \cdot 12} \right) + 2,03 \right) \\
 y &= \left( t + \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t - 263 \cdot 24 \cdot 12)}{365 \cdot 24 \cdot 12} \right) \cdot 2,98 \cdot \sin \left( \frac{2 \cdot \pi \cdot (t + 11 \cdot 12)}{24 \cdot 12} \right) + 11 \cdot 12 \right) \cdot \frac{2 \cdot \pi}{24} \\
 z &= y + 3 \cdot \frac{\pi}{2} \\
 T &= \frac{B}{\pi} + \frac{B}{2} \cdot \cos(y) + \frac{2 \cdot B}{\pi} \cdot \left( \frac{\cos(2 \cdot y)}{1 \cdot 3} - \frac{\cos(4 \cdot y)}{3 \cdot 5} + \frac{\cos(6 \cdot y)}{5 \cdot 7} - \dots \right) \\
 &\quad - \left( \frac{C}{4} + \frac{C}{\pi} \cdot \left( \sin(z) - \frac{\sin(2 \cdot z)}{2} + \frac{\sin(3 \cdot z)}{3} - \frac{\sin(4 \cdot z)}{4} \dots \right) \right) \\
 &\quad - \frac{2 \cdot C}{\pi^2} \cdot \left( \cos(z) + \frac{\cos(3 \cdot z)}{3^2} + \frac{\cos(5 \cdot z)}{5^2} + \frac{\cos(7 \cdot z)}{7^2} + \dots \right) + 0,736 \quad (8)
 \end{aligned}$$

Gleichung 8:  
Temperatur

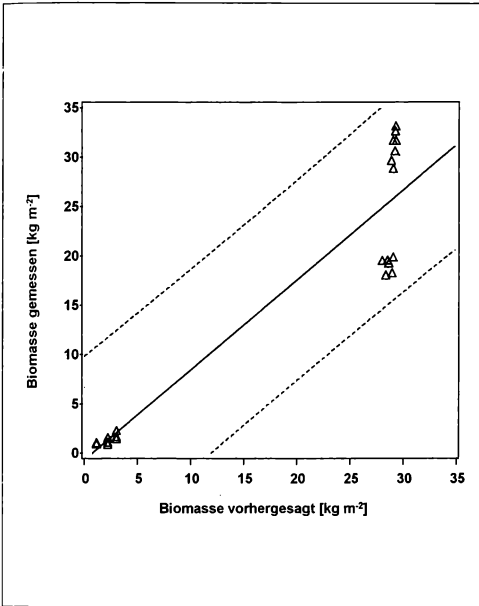


Abb. 1  
Beziehung zwischen gemessenen und durch das Modell vorhergesagten Biomassen (gestrichelte Linie: 95 % Vertrauensintervall).

Fig. 1  
Correlation between measured biomass and biomass predicted by the model (the dotted line outlines the 95 % confidence interval).

zu einer Biomasse von 63,9 kg m<sup>-2</sup>. Das ist mehr als das Doppelte der Biomasse, die von dem Modell bei einer atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration von 350 μmol mol<sup>-1</sup> vorhergesagt wird (Abb. 2). Demgegenüber erreicht die Biomasse bei einer Erhöhung der Temperatur um konstant 2 °C unter sonst gleichen Bedingungen einen Wert von 61,3 kg m<sup>-2</sup> (Abb. 2).

#### 4. Diskussion

In der juvenilen Phase gibt es keine nennenswerten Abweichungen zwischen den gemessenen und den von dem Modell vorhergesagten Daten (Abb. 1). Die Biomassenentwicklung in der Juvenilphase wird in den älteren Modellansätzen von BOSSEL (1985) stark unterschätzt. In der Sättigungsphase besteht ein Gleichgewicht zwischen Atmungs- und Photosyntheseraten, das durch klimatische Umweltbedingungen und einen »optimalen LAI« (SCHULTE 1993) bestimmt wird. Dieses Gleichgewicht kann durch das Modell gut beschrieben werden. Die Sättigungsphase wird jedoch von unseren Modellbeständen früher erreicht, so daß eine Überschätzung des Biomassenzuwachses im mittleren Bestandesalter wahrscheinlich ist. Diese Abweichungen lassen sich dadurch erklären, daß Begrenzungen der Photosyntheseleistungen durch Wasser- und Nährstoffmangel im Modell zur Zeit nicht berücksichtigt sind, die den Biomassenzuwachs im mittleren Bestandesalter reduzieren würden (BOSSEL 1985). Unsere vorhergesagten Zuwachs-

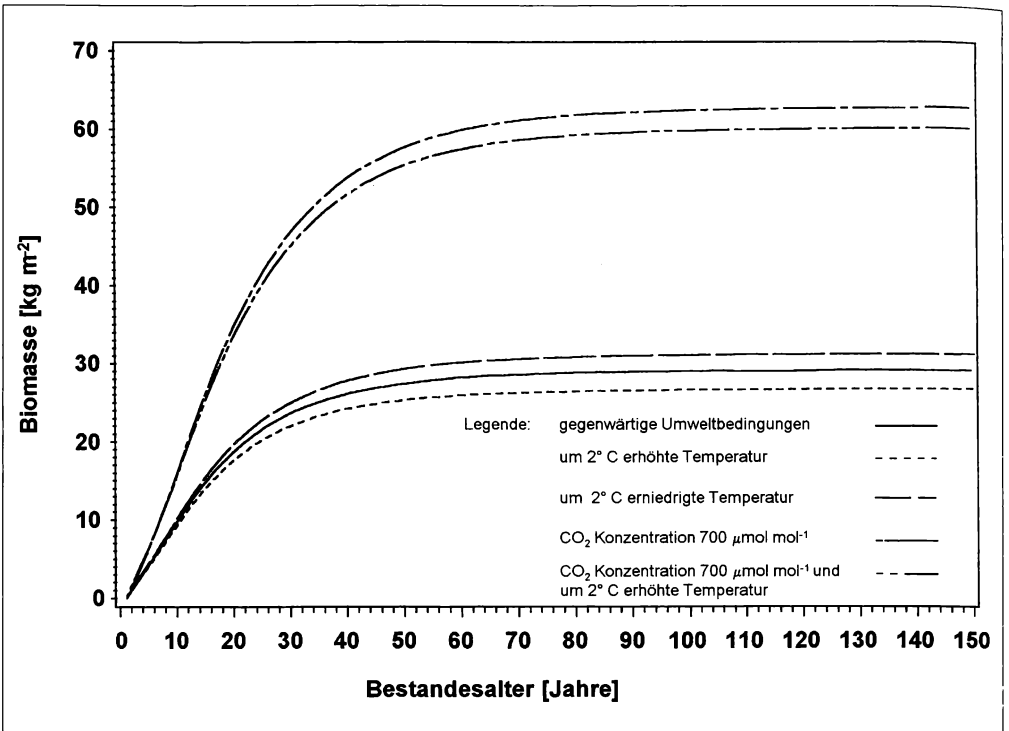


Abb. 2

Szenariolauf mit um 2°C herab- bzw. heraufgesetzter Temperatur sowie ein Szenariolauf mit einer atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration von 700 µmol mol<sup>-1</sup> und einer mit zusätzlich um 2°C erhöhter Temperatur im Vergleich zur vom Modell vorhergesagten Bestandesentwicklung unter gegenwärtigen Umweltbedingungen.

raten sind in der Sättigungsphase geringer als die bei gleich alten Beständen im Solling-Projekt gemessenen. Diese höheren Zuwachsraten an den Solling-Standorten führen wir auf forstliche Eingriffe wie z. B. wiederholtes Auslichten zurück (ELLENBERG & al. 1986). In unserem Modell sind sie noch nicht berücksichtigt.

Da die Temperatur auf die Atmung einen größeren Einfluß ausübt als auf die Photosynthese, ist in den Szenarioläufen die Tendenz der Reaktion des Bestandes auf Temperaturerhöhung bzw. Temperatursenkung richtig wiedergegeben, vgl. McMURTRIE & WANG (1993).

Es wird empfohlen, durch die Aufbereitung von Datensätzen aus der Forstwirtschaft eine größere Datenbasis für die Parametrisierung und für die Validierung des Modelles zu gewinnen. Bei einer Weiterentwicklung des Modelles sollte auch der Wasser- und der Nährstoffhaushalt mit einbezogen werden (FRIEND & al. 1993).

Fig. 2

Scenarios with temperature elevated by 2°C, temperature reduced by 2°C, atmospheric CO<sub>2</sub> concentration of 700 µmol mol<sup>-1</sup> and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration of 700 µmol mol<sup>-1</sup> and temperature elevated by 2°C in comparison to the stand development at ambient environmental conditions.

Mit der Gesamtblattfläche und der Blattflächenverteilung in der Kronenschicht sind die Strukturparameter berücksichtigt worden, die sich in anderen Modellen (WANG & JARVIS 1990a) als die bedeutendsten für den Gaswechsel im Bestand herausgestellt haben. Will man außerdem noch die Dynamik des Gaswechsels des Unterwuchses in kurzen Lichtflecken (SCHNEIDER & al. 1994, PALIWAL & al. 1994) detailliert beschreiben, müssen auch noch weitere Strukturparameter wie z.B. das Verhältnis von Kronenhöhe zu Kronendurchmesser berücksichtigt werden (WANG & JARVIS 1990a).

## Literatur

- BOSEL, H., 1985: Umweltdynamik. – te-wi Verlag, München: 173–234.  
 BOSEL, H., 1986: Introduction to Model Building and Simulation. – In: E. F. BRUENIG, H. BOSEL, K.-P.

- EPEL, W.-D. GROSSMANN, T. W. SCHNEIDER, WANG ZHU-HAO & ZUO-YUE YU(eds.): Ecologic-Socioeconomic System Analysis and Simulation. – Library of the Federal Research Centre for Forestry and Forest Products, Hamburg: 133–162.
- ELLENBERG, H., MAYER, R. & J. SCHAUERMANN, 1986: Ökosystemforschung-Ergebnisse des Sollingprojekts. Eugen Ulmer GmbH, Stuttgart: 103–127.
- FRIEND, A. D., 1991: Use of a model of photosynthesis and leaf microenvironment to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. *Plant, Cell and Environment* 14: 895–905.
- FRIEND, A. D., SCHUGART, H. H. & S. W. RUNNING, 1993: A physiology based gap model of forest dynamics. *Ecology* 74 (3): 792–797.
- FORSTREUTER, M., 1993: Langzeitentwicklung der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf den Kohlenstoff- und Wasserhaushalt von Rotklee-Wiesenschwingelgemeinschaften. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* (Berlin) 91: 208 S.
- FORSTREUTER, M., 1995: Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration. *Verh. Ges. Ökol.* 1995.
- McMURTRIE, R. E. & Y. P. WANG, 1993: Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO<sub>2</sub> concentrations and temperatures. *Plant, Cell and Environment* 16: 1–13.
- PALIWAL, K., KÜPPERS, M. & H. SCHNEIDER, 1994: Leaf gas exchange in lightflecks of plants of different successional range in the understorey of a Central European beech forest.. *Current Science* 67 (1): 29–33.
- SCHNEIDER, H., KÜPPERS, M. & G. SWAN, 1991: Nettophotosynthese- und Stomataverhalten der Blätter von Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) in Lichtflecken. *Verh. Ges. Ökol.* 20: 967–972.
- SCHULTE, M., 1993: Saisonale und interannuelle Variabilität des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) – Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. *Reihe Biologie – Verlag Shaker* (Aachen): 131–133.
- WANG, Y. P. & P. G. JARVIS, 1990a: Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model, (MAESTRO). *Tree Physiology* 7: 297–316.
- WANG, Y. P. & P. G. JARVIS, 1990b: Description and validation of an array model, MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology* 51: 257–280.

## Danksagung

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 CT 92-0127).

## Adresse

Alfred Stille, Dr. Manfred Forstreuter,  
Prof. Dr. Dieter Overdieck  
TU-Berlin, Institut für Ökologie  
Fachgebiet Ökologie der Gehölze  
Königin-Luise-Str. 22  
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): Forstreuter Manfred, Overdieck Dieter, Stille Alfred

Artikel/Article: [Modellierung der C02-Nettoaufnahme von Buchenbeständen bei erhöhten Kohlendioxidkonzentrationen 337-341](#)