

Aus dem Institut für Agrarökologie

Hans-Joachim Weigel

**Der CO₂-Anstieg in der Atmosphäre: Folgen für
Vegetation und Böden**

Veröffentlicht in: Landbauforschung Völkenrode Sonderheft 280

Braunschweig

Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL)

2005

14 Der CO₂-Anstieg in der Atmosphäre: Folgen für Vegetation und Böden

Hans-Joachim Weigel

14.1 Einführung

Die globale CO₂-Konzentration der Atmosphäre lag über >100000 Jahre hinweg bis etwa zum Ende des 19. Jahrhunderts bei ca. 280-290 ppm (z.B. PETIT *et al.* 1999). Seitdem steigt sie rasch an und beträgt gegenwärtig bereits ca. 375 ppm. Dieser Trend wird sich mit noch größerer Intensität fortsetzen und in nur 50 Jahren dürfte die CO₂-Konzentration bereits bei ca. 450-500 ppm liegen (IPCC 2001). Der Austausch von Kohlenstoff (C) zwischen den Speichern Atmosphäre, Vegetation und Böden erfolgt über die photosynthetische CO₂-Fixierung bzw. die CO₂-Freisetzung aus auto- und heterotropher Atmung. Da die heutige CO₂-Konzentration in der Atmosphäre für die meisten C₃-Pflanzen limitierend ist, kommt der Frage nach den möglichen Folgen des atmosphärischen CO₂-Anstieges für die Nettoprimärproduktion von Land-Ökosystemen unter dem Aspekt des C-Umsatzes im System Pflanze-Boden hohe Bedeutung zu.

Mögliche Auswirkungen erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen auf verschiedene terrestrische Ökosystemtypen sind im Laufe der letzten Jahrzehnte in >3000 Experimenten bzw. Modellabschätzungen untersucht worden (z.B. KÖRNER 2000), wobei der Schwerpunkt meist auf der Reaktion der Pflanzen und weniger des betroffenen Systems insgesamt lag. Die Zahl der Untersuchungen an Kulturpflanzen (z.B. ROSENZWEIG & HILLEL 1998; BENDER *et al.* 1999; REDDY & HODGES 2000; KIMBALL *et al.* 2002) dürfte größer sein als die an Baumarten (z.B. SAXE *et al.* 1998; SCARASCIA-MOGNOZZA *et al.* 2001; KARNOSKY 2003). Eine dieser Informationsfülle gerecht werdende Darstellung ist hier nicht möglich. Der folgende Beitrag fasst ausgewählte Befunde vorwiegend aus

experimentellen Studien zusammen, die die Reaktionen des ober- und unterirdischen Wachstums von Agrarpflanzen- und Baumarten und Prozesse des C-Umsatzes in Böden auf erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen beschreiben. Die zahlreichen Wechselwirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen mit anderen Wachstumsfaktoren (Wasser- und Nährstoffversorgung; sonstige klimatische Faktoren) und die Implikationen z.B. für Biodiversitätsfragen werden nicht ausdrücklich berücksichtigt.

14.2 Ökophysiologische Effekte erhöhter CO₂-Konzentrationen

Eine unmittelbar festzustellende Wirkung bei Pflanzen des C₃-Typs unter erhöhten CO₂-Konzentrationen ist die deutliche Stimulation der Blatt- oder Nadel-Photosyntheserate (vgl. **Abbildung 1** oben). Ursache dieser Reaktion ist die Aufhebung der CO₂-Substratlimitierung der Carboxylierungsreaktion des Enzyms Ribulose1,5-Bisphosphat Carboxylase/Oxygenase. Zusätzlich wird durch die Verschiebung des CO₂/O₂ Partialdruckverhältnisses im Blattinneren die Oxygenase-Funktion des Enzyms unterdrückt, wodurch die Photorespiration abnimmt. Pflanzen des C₄-Typs reagieren aufgrund des anderen CO₂-Fixierungsmechanismus nicht in dieser Weise auf eine erhöhte CO₂-Konzentration.

Durch die Zunahme des CO₂-Partialdruckes im Blattinneren wird über den CO₂-Regelkreis der Spaltöffnungen gleichzeitig auch die Stomataöffnungsweite der Blatt- bzw. Nadelorgane beeinflusst. Daraus resultiert eine Reduktion der stomatären Leitfähigkeit bzw. der Transpiration (vgl. **Abbildung 1** unten). Eine derartige Reaktion ist bei fast allen krautigen Pflanzen (auch denen des C₄-Typs) unter erhöhten CO₂-

Konzentrationen beobachtet worden (z.B. MORRISON 1998; POLLEY 2002), differiert aber stark zwischen verschiedenen Pflanzenarten. Für adulte Baumarten gibt es allerdings keine eindeutigen Hinweise auf eine derartige Reduktion der Stomata auf hohe CO₂-Konzentrationen (z.B. KARNOSKY 2003). Von den beiden Primärreaktionen der photosynthetischen CO₂-Fixierung und des H₂O-Gaswechsels auf der Ebene des Einzelblattes leiten sich zahlreiche Folge-Effekte auf den höheren biologischen Organisationsstufen ab, die letztlich bis zur Ökosystemebene reichen (z.B. KÖRNER & BAZZAZ 1996; KÖRNER 2000). Wesentlich im vorliegenden Zusammenhang sind drei "Wirkmuster" erhöhter CO₂-Konzentrationen:

- Auswirkungen auf die chemische Zusammensetzung des pflanzlichen Gewebes,
- Auswirkungen auf den Wasserhaushalt von Beständen,
- Auswirkungen auf die C-Allokation innerhalb der Pflanze bzw. die Biomasseproduktion.

Eine in fast allen CO₂-Anreicherungsstudien beobachtete Reaktion ist eine Veränderung der chemischen Zusammensetzung des pflanzlichen Gewebes (z.B. IDSO & IDSO 2001; COTRUFO *et al.* 1998; POORTER *et al.* 1997). Betroffen sind neben der unmittelbaren aus der Photosynthesestimulation resultierenden Zunahme der Konzentrationen zahlreicher nicht-struktureller Kohlenhydrate (Stärke, Saccharose, Fructane) die Gehalte an Makro- und Mikroelementen sowie die Konzentrationen sonstiger Inhaltsstoffe (z.B. Vitamine, sekundäre Pflanzenstoffe wie Phenole). Herausragendes Beispiel ist die Reduktion des Stickstoffgehaltes sowohl in vegetativen Organen als auch in Früchten, Samen bzw. Körnern, die bei krautigen Pflanzen – unter Berücksichtigung unterschiedlicher Versuchsbedingungen und CO₂-Konzentrationen – im Bereich von ca. -5 % bis -15 % liegen kann (z.B. SCHENK *et al.* 1997; COTRUFO *et al.* 1998; WEIGEL & MANDERSCHIED 2004). CO₂-Anreicherungssexperimente mit

Baumarten ergaben für verschiedene Gymno- bzw. Angiospermenarten, dass die N-Gehalte der Blätter bzw. Nadeln um durchschnittlich ca. 11 % bzw. 13 % abnahmen, wobei allerdings eine erhebliche Schwankungsbreite der Ergebnisse festzustellen war (z.B. NORBY *et al.* 1999). Derartige Qualitätsänderungen können verschiedene Konsequenzen haben. Die CO₂-Erhöhung führt zu negativen Effekten im Hinblick auf die Qualität des Erntegutes in der Land- und Forstwirtschaft (z.B. Kornqualität bei Getreide; Futterqualität bei Grünlandarten; Holzqualität) und beeinflusst herbivore Organismen, z.B. in Pflanzen-Insekten-Interaktionen (z.B. KÖRNER 2000). Für den ökosystemaren Stoffumsatz bedeutet das erweiterte C-/N-Verhältnis von Wurzeln und anfallenden pflanzlichen Rückständen, dass der Streuabbau bzw. die C-Mineralisierung im Boden verzögert werden kann (z.B. COTRUFO *et al.* 1998; vgl. auch Kap.14.4).

Bei erhöhter Nettphotosyntheserate und gleichzeitig reduzierter Transpiration verbessert sich die Wassernutzungseffizienz von Pflanzen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen. Inwieweit die Bestandeswasserflüsse (Evapotranspiration) auf erhöhte CO₂-Konzentrationen reagieren und es dadurch zu einem reduzierten Wasserverbrauch kommt, ist noch nicht eindeutig geklärt. Auf der Bestandesebene werden weitere Rückkoppelungseffekte wirksam (u.a. aus der Zunahme der Blatt- bzw. der Biomasse, aus erhöhten Blatttemperaturen durch verminderte Transpirationskühlung, aus der Koppelung Bestand-Atmosphäre, aus dem Beitrag der Evaporation), die zu einer Dämpfung des CO₂-Effektes führen. Für landwirtschaftliche Kulturpflanzen bzw. Grünlandbestände konnte in einigen Freiland-CO₂-Anreicherungsversuchen gezeigt werden, dass die Evapotranspiration unter erhöhten CO₂-Konzentrationen abnimmt, wobei Effekte in der Größenordnung von < -5 % bis -20 % festgestellt wurden (z.B. KIMBALL *et al.* 2002; POLLEY 2002). Insbesondere für Waldbäume liegen bisher zu

wenige Feld-Untersuchungen auf Bestandesebene vor, die eine bessere Bewertung erlauben. Gegenwärtig muss es daher offen bleiben, ob es in Waldökosystemen bei mehr CO₂ in der Atmosphäre zu einer nennenswerten "Wassersparnis" kommt (z.B. KÖRNER 2000; KARNOSKY 2003).

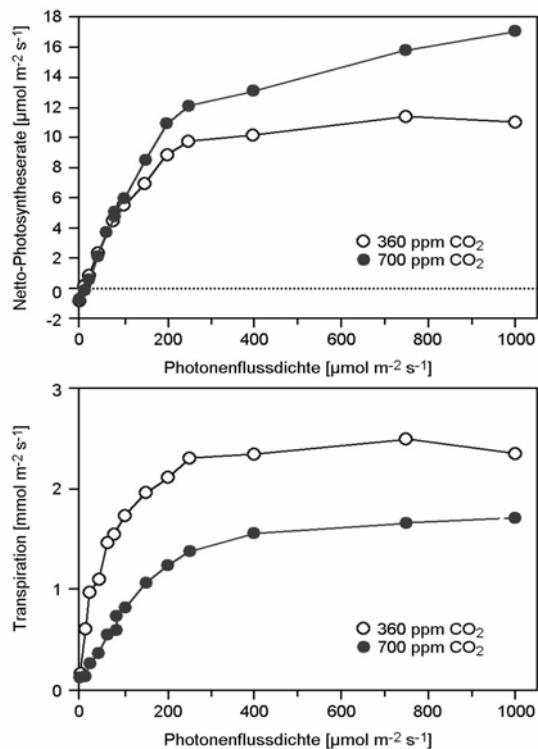


Abbildung 1: Photosynthese (oben) und Transpiration (unten) eines Sommerweizenblattes in Abhängigkeit von der eingestrahlichten Lichtintensität bei gegenwärtiger (360 ppm; offene Symbole) und erhöhter (700 ppm; geschlossene Symbole) CO₂-Konzentration in der Atmosphäre (BURKART, unveröffentlicht)

Obwohl man generell feststellen kann, dass die "anti-transpirative" Wirkung erhöhter CO₂-Konzentrationen auf der Bestandesebene deutlich kleiner ist als auf der Ebene der Stomata einzelner Blätter, kann sich der Effekt langfristig auf den Bodenwasserhaushalt auswirken. Als Konsequenz der Auswirkungen erhöhter

CO₂-Konzentrationen auf die Wasserflüsse pflanzlicher Bestände ist in einigen Untersuchungen eine erhöhte Bodenfeuchte festgestellt worden (z.B. VOLK *et al.* 2000; MORGAN *et al.* 2004). Änderungen der Bodenfeuchte wirken sich auf bodenbiologische Prozesse bzw. die Stoffumsetzungen im Boden aus. Aufgrund der verbesserten Wassernutzungseffizienz können Pflanzen unter erhöhten CO₂-Konzentrationen zudem Trockenstress besser ertragen (z.B. DRAKE *et al.* 1997).

Die durch erhöhte CO₂-Konzentrationen verursachte Photosynthesestimulation verbunden mit verbesserter Ressourcenausnutzung (z.B. DRAKE *et al.* 1997) führen in der Regel zu verbesserten Wachstumsleistungen bei Pflanzen (inkl. besserer Erträge bei Kulturpflanzen) ("CO₂-Düungeeffekt"). Diese positiven Effekte wirken sich auf die ober- und unterirdische Biomassebildung aus (Beispiele dazu werden in Kap. 14.3 vorgestellt). Das Ausmaß einer CO₂-Wirkung, d.h. der Umfang, indem eine Pflanze von dem zusätzlichen CO₂ profitiert, wird jedoch erheblich von der Verfügbarkeit anderer Ressourcen bzw. von den sonstigen Randbedingungen (Nährstoffe, Pflanzenart bzw. -sorte, Vegetationstyp, An- bzw. Abwesenheit weiterer abiotischer und biotischer Stressoren etc.) bestimmt. Eine zentrale Rolle spielt die Nährstoffverfügbarkeit und hier insbesondere die Stickstoff- und Phosphorversorgung. Aus der überwiegenden Zahl der zahlreichen dazu vorliegenden Studien kann man generell folgern, dass bei guter Nährstoffversorgung deutlich höhere CO₂-Effekte erzielt werden als bei schlechter Nährstoffversorgung (z.B. CURTIS & WANG 1998; KÖRNER 2000). Die Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die unterirdische Biomassebildung sind von besonderer Bedeutung, da bis zu 40 % des photosynthetisch fixierten C in die Wurzelsysteme verlagert werden können (z.B. GREGORY *et al.* 1996). In vielen Studien hat eine erhöhte CO₂-Konzentration zu einer Veränderung der C-Allokation zwischen Spross und Wurzel

geführt, indem relativ mehr C in die Wurzel verlagert wird (vgl. auch Kap. 14.4). Die Ausprägung dieses Effektes hängt stark von der Nährstoffversorgung ab (ROGERS *et al.* 1997).

14.3 Beeinflussung des oberirdischen Wachstums

14.3.1 Krautige Pflanzen bzw. landwirtschaftliche Kulturpflanzen

Von Bedeutung für die Landwirtschaft bzw. für den Stoff- bzw. den C-Umsatz im Agrarökosystem ist, ob und inwieweit die oberirdische Biomassebildung bzw. der Ertrag von Kulturpflanzen (Ackerbau und Grünland) durch erhöhte CO₂-Konzentrationen beeinflusst werden. Die überwiegende Anzahl der hierzu vorliegenden Informationen stammt aus Experimenten, die unter eher naturfernen Bedingungen durchgeführt wurden, d.h. in Labor- oder Freiland-Kammern mit getopferten Einzelpflanzen oder in mehr oder minder komplex angelegten Mesokosmen unter optimaler Wasser- und Nährstoffversorgung durchgeführt wurden (z.B. CURE & ACOCK 1986). KIMBALL (1983) wertete ältere Versuche aus und leitete daraus mittlere Ertragssteigerungen bei Kulturpflanzen (C₃) von ca. +33 % bei einer Verdopplung der CO₂-Konzentration gegenüber dem vorindustriellen Wert von ca. 280 ppm ab. In vielen weiteren Versuchen mit landwirtschaftlich Kulturpflanzen des Ackerbaus und des Grünlandes bzw. anderen krautigen Pflanzenarten wurden teilweise hohe Biomasse- bzw. Ertragszuwächse ermittelt (**Abbildung 2**) (z.B. POORTER 1993; WALKER & STEFFEN 1996; DRAKE *et al.* 1997; ROSENZWEIG & HILLEL 1998; BENDER *et al.* 1999; REDDY & HODGES 2000; AMTHOR 2001). Allerdings variieren diese Wachstums- und Ertragsergebnisse erheblich zwischen den untersuchten Arten und selbst innerhalb von Arten.

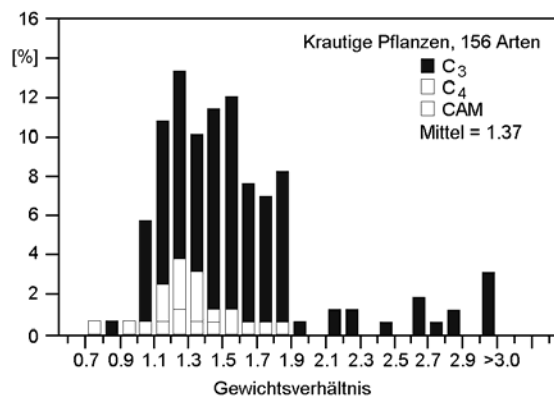


Abbildung 2: Reaktionen von verschiedenen Pflanzenarten auf erhöhte CO₂-Konzentrationen in der Umgebungsluft: Häufigkeitsverteilung des Verhältnisses der Gesamtbiomassebildung unter zukünftigen (erhöhten) und heutigen CO₂-Konzentrationen in der Umgebungsluft ermittelt in Experimenten (verändert n. POORTER 1993)

Inwieweit die Wachstums- und Ertragsabschätzungen, die in derartigen Kammerversuchen unter optimierten Randbedingungen erzielt wurden, auf die Situation im Feld übertragen werden können, ist immer wieder hinterfragt worden (z.B. KIMBALL *et al.* 2002; PARRY *et al.* 2004). Die Auswertung der wenigen Versuchsanstellungen, in denen unter realen Feldbedingungen mit Freiland-CO₂-Anreicherungs-systemen (z.B. Free Air Carbon dioxide Enrichment = FACE) und CO₂-Konzentrationen gearbeitet wurde, wie sie im Laufe der nächsten 50 Jahre relevant sein werden, ergab für wichtige Ackerkulturen und Futterpflanzen des Grünlandes z.T. deutlich niedrigere, z.T. ähnlich hohe Wachstumszuwächse (**Tabelle 1**) (z.B. KIMBALL *et al.* 2002; MANDERSCHIED *et al.* 2002). Im Rahmen der Abschätzung möglicher Klimafolgen für die Landwirtschaft – vor allem im Hinblick auf die Situation konkreter Regionen – bleibt die realistische Bewertung des Ausmaßes des positiven CO₂-Effektes auf die Biomassebildung von Kulturpflanzen ein kritischer Punkt (z.B. PARRY *et al.* 2004). Folgen für

das Agrarökosystem insgesamt aufgrund des CO₂-Effektes ergeben sich aus den veränderten quantitativen und qualitativen Biomasseeinträgen in den Boden sowie aus veränderten Wasserflüssen (vgl. auch Kap. 14.4).

Tabelle 1: Oberirdische Gesamtbiomassebildung von Kulturpflanzenarten ermittelt aus Freiland-CO₂-Anreicherungsversuchen (FACE-Versuche; ca. 550 ppm CO₂) (n=7-8) unter Feldbedingungen in den Ländern USA, Japan, Italien, Schweiz (verändert n. KIMBALL *et al.* 2002)

Pflanzenart	Mittlere Veränderung durch CO ₂ in %
C ₃ -Gräser: Weizen, Reis, Weidelgras Kartoffel	+11,5 ± 1,4 -21,0 ± 8,6
Leguminosen: Klee, Luzerne	+24,0 ± 4,5
Mehrjährige: Wein, Baumwolle	+31,5 ± 2,2

14.3.2 Baumarten

Projektionen über das zukünftige Verhalten von Waldökosystemen gegenüber steigenden CO₂-Konzentrationen in der Atmosphäre im Kontext der sonstigen Klimaänderungen sind aufgrund der überragenden Rolle von Wäldern im globalen C-Kreislauf bzw. bei der C-Freisetzung und -speicherung von besonderem Interesse. Eine noch weitgehend offene Frage ist das Ausmaß der möglichen langfristigen Wachstumsreaktionen von Baumarten bzw. der resultierenden Auswirkungen auf Waldökosysteme insgesamt als Folge des atmosphärischen CO₂-Anstieges. Die Gründe dafür liegen nicht allein darin, dass fast

nur Kurzzeituntersuchungen mit Jungbäumen unter artifiziellen Bedingungen vorliegen, sondern auch darin, dass – ähnlich wie krautigen Pflanzen – zahlreiche sonstige Faktoren das Ausmaß der Reaktion auf erhöhte CO₂-Konzentrationen beeinflussen (z.B. KÖRNER 2000). Zahlreiche Kurzzeitstudien mit unterschiedlichen Baumarten ergaben, dass die Photosyntheseraten im Mittel um ca. 60 % durch erhöhte CO₂-Konzentrationen stimuliert wurden (NORBY *et al.* 1999). Auch auf die oberirdische Biomassebildung sind bei Untersuchungen mit Jungbäumen unter mehr oder weniger artifiziellen Wachstumsbedingungen z.T. stark positive Wirkungen einer CO₂-Anreicherung festgestellt worden (**Tabelle 2**). Inwieweit derartige Stimulationseffekte über den gesamten Lebenszyklus von Baumarten unter ökosystemaren Wachstumsbedingungen anhalten, ist umstritten, da es fast keine entsprechenden Untersuchungen gibt. Ergebnisse aus zwei Langzeit-CO₂-Anreicherungsversuchen in Beständen (FACE) sowie Beobachtungen in der Umgebung natürlicher CO₂-Quellen deuten darauf hin, dass Baumarten während der (frühen) exponentiellen Wachstumsphase offensichtlich deutlich auf eine CO₂-Anreicherung reagieren, dass die positiven Wachstumsreaktionen nach dieser Phase jedoch zurückgehen bzw. gänzlich unterbleiben (vgl. **Tabelle 3**). Als Hauptursache dafür wird eine Nährstofflimitierung angesehen (OREN *et al.* 2001). Die vorliegenden Befunde zur Reaktion der Biomasseproduktion von Baumarten und Waldökosystemen lassen keine Aussagen über die zukünftige C-Bindung dieser Ökosysteme aufgrund eines "CO₂-Düungeffektes" zu (KÖRNER 2002).

Tabelle 2: Oberirdische Holz trockenmassebildung (TM) verschiedener Baumarten ermittelt in unterschiedlichen CO₂-Anreicherungsversuchen unter naturnahen Bedingungen. Angegeben ist der Quotient der Biomassereaktionen unter erhöhten und ambienten CO₂-Konzentrationen (verändert n. NORBY *et al.* 1999)

Art / Behandlung	Zahl der Vegetationsperioden	Holz-TM CO ₂ -Quotient hoch / ambient	Quelle (Lit. bei NORBY <i>et al.</i> 1999)
<i>Acer saccharum</i> / <i>A. rubrum</i>	4	1,10 - 1,73	Norby <i>et al.</i> 1997, 1998
<i>Betula pendula</i>	4	1,55	Rey & Jarvis 1997
<i>Citrus aurantium</i>	8	2,17	Idso & Kimball 1997
<i>Fagus sylvatica</i>	2	1,91	Mousseau <i>et al.</i> 1996
<i>Fagus sylvatica</i> / <i>Picea abies</i>	1	0,99 - 1,13	Egli & Körner 1997
<i>Liriodendron tulipifera</i>	2,5	1,22	Norby <i>et al.</i> 1992
<i>Pinus eldarica</i>	2	3,90	Idso & Kimball 1994
<i>Pinus ponderosa</i>	3	1,54 - 1,73	Walker <i>et al.</i> 1997
<i>Pinus taeda</i>	4	1,90	Tissue <i>et al.</i> 1997
<i>Populus deltoides</i> x <i>P. nigra</i>	1	1,19 - 1,45	Pregitzer <i>et al.</i> 1995
<i>Populus</i> hybrids	2	1,44 - 1,73	Ceulemans <i>et al.</i> 1996
<i>Quercus alba</i>	4	2,52	Norby <i>et al.</i> 1995
<i>Populus grandidentata</i>	1	1,06	Zak <i>et al.</i> 1993

Tabelle 3: Reaktionen verschiedener Baumarten in Langzeit-CO₂-Anreicherungsversuchen unter Bestandesbedingungen.

Art	CO ₂ Exposition	Effekt	Quelle
<i>Quercus ilex</i> L.	30 Jahre; natürl. CO ₂ -Quelle	Verdoppelung der Jahrringbreite in frühen Phasen; nach 25 Jahren starke Abnahme der Stimulation	HÄTTENSCHWILER <i>et al.</i> (1997)
<i>Pinus taeda</i> L. (10 Jahre alt)	3-4 Jahre; Free Air Carbon dioxide Enrichment (FACE)	ca. 26 % Wachstumsstimulation nach 3 Jahren Rückgang der Stimulation im 4. Jahr (Nährstoffmangel ?)	DELUCIA <i>et al.</i> (1999); OREN <i>et al.</i> (2001)
<i>Liquidambar styracifolia</i> L. (15 Jahre alt)	3 Jahre; Free Air Carbon dioxide Enrichment (FACE)	Rückgang der anfänglichen (1./2. Jahr) Wachstumsstimulation	NORBY <i>et al.</i> (2001)

14.4 Reaktionen von Bodenparametern

Prozesse und Poolgrößen im Boden werden durch veränderte atmosphärische CO₂-Konzentrationen nicht direkt beeinflusst, sondern reagieren auf Veränderungen der Vegetation, die durch eine CO₂-Anreicherung ausgelöst werden. Die durch Pflanzen vermittelten CO₂-Effekte auf den Boden basieren auf folgenden Zusammenhängen:

- einem vermehrten Anfall oberirdischer Biomasse (z.B. Pflanzenrückstände, Streu) aufgrund der pflanzlichen Wachstumsstimulation (vgl. auch Kap. 14.3)
- einer Stimulation des Wurzelwachstums (basierend auf einer veränderten C-Allokation in der Pflanze)
- einer veränderten Wurzelexsudation bzw. Rhizodeposition
- einer veränderten chemischen Zusammensetzung (z.B. erweitertes C-/N-Verhältnis) der anfallenden pflanzlichen Biomasse
- einer Zunahme der Bodenfeuchte (basierend auf einer verminderten Evapotranspiration bzw. erhöhten Wassernutzungseffizienz (vgl. auch Kap. 14.2).

Daraus resultieren vielfältige Wirkungsketten, die die Zoozönosen des Bodens in ihrer Struktur und Funktion und damit den C- bzw. den Stoffumsatz im Boden insgesamt betreffen (z.B. ROGERS *et al.* 1997; KÖRNER 2000; ZAK *et al.* 2000; KIMBALL *et al.* 2002; TINGEY *et al.* 2000; NORBY *et al.* 2001; PRITCHARD *et al.* 2001; KARNOSKY 2003). Hohe CO₂-Konzentrationen können z.B. die Wurzelexsudation (z.B. ROUHIER *et al.* 1996; HODGE *et al.* 1998) beeinflussen und damit die Leistungen und die Zusammensetzung mikrobieller Lebensgemeinschaften der Rhizosphäre und bzw. des "bulk soil" verändern, was weitergehende Folgen für die daran anschließenden Nahrungsnetze der Bodenfauna haben kann. Verbunden mit diesen

Reaktionen sind Änderungen in der Bodenatmung, über die CO₂ wieder in die Atmosphäre freigesetzt wird.

Zurzeit ist nicht schlüssig zu beantworten, welche Folgen aus diesen Reaktionen für den C-Umsatz bzw. die C-Speicherung in terrestrischen Ökosystemen insgesamt abzuleiten sind. Denkbar ist z.B. einerseits eine Beschleunigung des C-Umsatzes im Boden durch den atmosphärischen CO₂-Anstieg, die auf einer Stimulation der mikrobiellen Aktivität ("priming effect") beruht. Andererseits kann durch das erweiterte C/N-Verhältnis der anfallenden Pflanzenreste eine Verzögerung des Streuabbaus bzw. der C-Mineralisierung eintreten, die zumindest vorübergehend zu einer C-Speicherung führt. Auf die Vielzahl der zu beiden Hypothesen existierenden Einzelergebnisse kann hier nicht eingegangen werden. (vgl. z.B. KÖRNER 2000). Zu berücksichtigen ist bei diesen Überlegungen ferner die Koppelung von C- und N-Umsatz über eine Reihe von Feedback-Mechanismen, da der C-Umsatz unter erhöhten CO₂-Konzentrationen durch den N-Status des Bodens modifiziert wird. Aus der zusätzlichen Bereitstellung von leicht verfügbarem C in der Rhizosphäre kann z.B. einerseits eine verstärkte mikrobielle N-Immobilisierung resultieren, die Rückwirkungen auf das Pflanzenwachstum hat, weil es zu N-Limitierungen kommt (z.B. DIAZ *et al.* 1993), andererseits kann die zusätzliche C-Verfügbarkeit unter erhöhtem CO₂ den N-Umsatz durch eine Verstärkung der N-Mineralisation oder der N₂-Fixierung stimulieren (z.B. HUNGATE *et al.* 1997; HARTWIG *et al.* 2000). Nachfolgend werden Beispiele für die Reaktionen verschiedener Bodenparameter auf CO₂-Anreicherungszenarien gezeigt.

14.4.1 Wurzelwachstum

Unter anderem aufgrund des erheblich größeren experimentellen Aufwandes zur Untersuchung von Wurzelprozessen liegen im Vergleich zur Biomasseent-

wicklung oberirdischer Pflanzenteile unter dem Einfluss erhöhter CO₂-Konzentrationen vergleichsweise weniger Daten für Wurzeln vor (z.B. NORBY *et al.* 1999; TINGEY *et al.* 2000; PRITCHARD & ROGERS 2000). Unterschieden werden muss hierbei zwischen der CO₂-Wirkung auf die ältere (verholzte) Wurzelbiomasse und der auf die Feinwurzelanteile, die eine wichtige funktionelle Rolle im C-Umsatz des Bodens spielen (NORBY *et al.* 1999). Kritisch zu bewerten sind zudem Versuche zur CO₂-Anreicherung, in denen die Pflanzen oder Pflanzenkollektive in Töpfen oder ähnlichen Behältern kultiviert wurden, da das Wurzelwachstum in Topfversuchen anders verläuft als im ungestörten Boden. Für krautige Pflanzen (C₃-Gramineenarten) ergaben Auswertungen vorliegender Versuche, die meist in Kammern durchgeführt wurden, dass die unterirdische Biomasse bei einer CO₂-Konzentration von ca. 560 ppm und unter Abwesenheit sonstiger Stressfaktoren um durchschnittlich ca. 31 % zunahm (WAND *et al.* 1999). Aus den wenigen bisher vorliegenden Freiland-CO₂-Anreicherungsversuchen (FACE; ca. 550 ppm CO₂) mit landwirtschaftlichen Kulturpflanzen geht hervor, dass – gemittelt über die entsprechenden Versuche – die Wurzelbiomasse von C₃-Gräsern (Weizen, Reis, Weidelgras) um 47 %, von Leguminosen (Klee) um 25 % und von Baumwolle um 52-78 % zunahm (KIMBALL *et al.* 2002). Allerdings wiesen diese Resultate eine sehr hohe Schwankungsbreite auf. Aufgrund dieser und anderer Auswertungen vermuten KIMBALL *et al.* (2002), dass die Stimulationen des Wurzelwachstums auf hohe CO₂-Konzentrationen unter Feldbedingungen (z.B. FACE) größer sein können als dies in Kammerversuchen beobachtet wurde. PRITCHARD & ROGERS (2000) weisen zudem darauf hin, dass Wachstumsstimulationen bei Kulturpflanzen durch CO₂ ein vorübergehendes Phänomen sind, dass im Lauf der Vegetationsperiode wieder abnimmt.

Auch für verschiedene Baumarten ist nachgewiesen worden, dass erhöhte CO₂-Konzentrationen das Wurzelwachstum stimulieren können, obwohl mehrjährige Studien dazu selten sind (NORBY *et al.* 1999; KARNOSKY 2003). Insbesondere fehlt es an Beobachtungen zur Reaktion der verholzten Strukturwurzelanteile. Eine deutliche Wachstumsstimulation wird meist bei den Feinwurzelanteilen beobachtet, wie in **Abbildung 3** exemplarisch dargestellt ist.

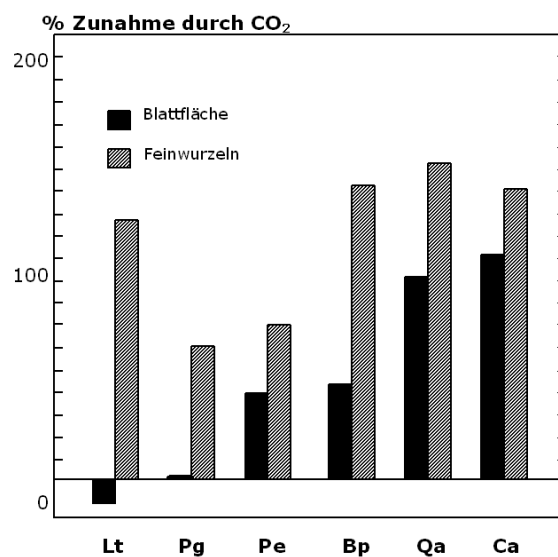


Abbildung 3: Reaktionen der Feinwurzelndichte (u. d. Blattfläche) verschiedener Baumarten (Lt = *Liriodendron tulipifera*; Pg = *Populus grandidentata*; Pe = *Populus deltoides* x *P. nigra*; Bp = *Betula pendula*; Qa = *Quercus alba*; Ca = *Citrus aurantium*) auf erhöhte CO₂-Konzentrationen in der Umgebungsluft unter Feldbedingungen (verändert n. NORBY *et al.* 1999)

Das Beispiel in **Abbildung 3** und andere Ergebnisse zeigen, dass Baumarten deutlich, aber mit unterschiedlichem Ausmaß mit ihrem Wurzelwachstum auf erhöhte CO₂-Konzentrationen reagieren. Diese Variabilität erschwert die Ableitung genereller Reaktionsmuster auf der Ökosystemebene. TINGEY *et al.* (2000)

werfen die Frage auf, inwieweit eine solche Stimulation des Wurzelwachstums dauerhaft ist. Die geschilderte Abnahme der Biomasseproduktion durch erhöhte CO₂-Konzentrationen in Experimenten im Laufe der Baumentwicklung (vgl. auch Kap.14.3) sowie Modellabschätzungen, die in eine ähnliche Richtung deuten (z.B. COMINS & MCMURTIE 1993) lassen vermuten, dass aufgrund der Koppelung der oberirdischen Biomasseentwicklung mit dem Wurzelwachstum der Stimulationseffekt auf die Wurzel mit der Zeit abnimmt.

14.4.2 Mikrobielle Biomasse, Bodenatmung und C-Speicherung im Boden

Obwohl Bodenmikroorganismen (Bakterien, Pilze, Actinomyceten) nur einen sehr geringen Teil der Gesamtbiomasse eines Ökosystems ausmachen, spielt die mikrobielle Biomasse eine Schlüsselrolle beim C- und N-Umsatz im Boden. Veränderungen der mikrobiellen Biomasse sind u.a. ein "früher" Indikator für Veränderungen im organischen C-Gehalt (C_{org}) des Bodens, sagen aber nichts über die Umsatzleistungen der beteiligten Mikroorganismen aus. Ausgehend von der unter erhöhten CO₂-Konzentrationen beobachteten veränderten Wurzelaktivität (Wachstum, Exsudation) haben sich eine Reihe von Untersuchungen mit den Auswirkungen auf die mikrobielle Biomasse befasst (z.B. ZAK *et al.* 2000; vgl. auch die Literaturhinweise in Kap. 15.1). Aus einer von ZAK *et al.* (2000) erarbeiteten Zusammenstellung dazu wird deutlich, dass zwar überwiegend (ca. 63 % der ausgewerteten Studien) eine Zunahme der mikrobiellen Biomasse unter CO₂-Anreicherung beobachtet wurde, dass aber in den übrigen Fällen keine Reaktion bzw. sogar eine Abnahme festgestellt wurde (vgl. auch Kap 15.3). In die o.g. Auswertung sind Untersuchungen an sehr unterschiedlichen Ökosystemen bzw. sehr unterschiedlichen Pflanzenarten (z.B. Grasslandökosysteme, diverse Baumarten, krautige Kulturpflanzen) mit sehr un-

terschiedlichen experimentellen Randbedingungen eingeflossen. Im Hinblick auf mögliche Konsequenzen für den C_{org}-Gehalt des Bodens ist eine generalisierende Vorhersage zur Reaktion der mikrobiellen Biomasse auf veränderte CO₂-Konzentrationen in der Atmosphäre daher schwierig.

Die Reaktion der CO₂-Freisetzung aus Böden (Bodenatmung) auf erhöhte atmosphärische Konzentrationen repräsentiert die integrierte Antwort der pflanzlichen Wurzeln (Wurzelatmung) und der Boden(mikro)organismen. Sie ist damit auch Indikator veränderter C-Flüsse im Boden. Zur Untersuchung möglicher Effekte erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen auf die *in situ* Bodenatmung liegen Untersuchungen an unterschiedlichen Vegetationstypen mit unterschiedlichen CO₂-Expositionsbedingungen vor. In stark aggregierter Form sind Ergebnisse dieser Untersuchungen in **Tabelle 4** zusammengefasst (ZAK *et al.* 2000). Es wird deutlich, dass im Mittel über alle ausgewerteten Studien eine deutliche Stimulation der Bodenatmung unter erhöhten CO₂-Konzentrationen festzustellen ist (vgl. z.B. auch SOE *et al.* 2004). Allerdings weisen die Ergebnisse sehr hohe Schwankungsbreiten auf. Darüber hinaus sind die meisten der beobachteten Stimulationseffekte nicht statistisch signifikant. Trotz der hohen Variabilität dieser Befunde und der offenen Frage, welche Anteile des CO₂-Flusses aus dem Boden aus der autotrophen bzw. der heterotrophen Bodenatmung stammen, deuten diese Ergebnisse an, dass der C-Umsatz im Boden als Reaktion auf erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen beschleunigt sein kann (vgl. z.B. auch SCHLESINGER & RICHTER 2001).

Tabelle 4: Reaktionen der *in situ* Bodenatmung (Wurzelatmung und mikrobielle Atmung) verschiedener Vegetationstypen bzw. Pflanzenarten auf erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen (n=47). Angegeben sind die prozentualen Veränderungen der Bodenatmung unter erhöhten CO₂-Konzentrationen (bis 700 ppm) gegenüber der Referenz (heutige CO₂-Konzentrationen) gemittelt über verschiedene Untersuchungen einschließlich der Standardabweichung (SD) (verändert nach ZAK *et al.* 2000)

Untersuchte Vegetationstypen	% Veränderung ± SD
<u>Gräser:</u> z.B. <i>Avena</i> , <i>Triticum</i> , <i>Lolium</i> , <i>Sorghum</i> , <i>Spartina</i> , div. Gräser	+51 ± 51,2
<u>Krautige:</u> z.B. <i>Glycine</i> , <i>Plantago</i> , sonst. Kräuter	+49 ± 24,1
<u>Gehölze:</u> z.B. <i>Acer</i> , <i>Pinus</i> , <i>Populus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Castanea</i> , <i>Liriodendron</i>	+42 ± 24,2

Ein höherer C-Umsatz würde bedeuten, dass ein erheblicher Teil des C, der aufgrund der Stimulation des ober- und unterirdischen pflanzlichen Wachstums durch erhöhte CO₂-Konzentrationen in der Atmosphäre vermehrt in den Boden gelangt, wieder an die Atmosphäre abgegeben wird. Es stellt sich daher die Frage, ob und inwieweit es durch die atmosphärische CO₂-Anreicherung zu einer (dauerhaften) C-Anreicherung bzw. C-Sequestrierung im Boden kommen kann. Die Beantwortung dieser Frage ist z.Z. nicht möglich. Vor dem Hintergrund der sehr großen Vorräte an C_{org} im Boden lassen sich die vergleichsweise sehr geringen Änderungen, die aus der jährlichen zusätzlichen Nettozufuhr aufgrund der Wirkung erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen resultieren, kaum auflösen. Gleichzeitig liegen nur sehr wenige Langzeit-CO₂-Anreicherungsversuche unter entsprechend ungestörten Bodenbedingungen vor, aus denen sich überhaupt entsprechende Tendenzen ableiten lassen. Die unter den Bedingungen einer Freiland-CO₂-Anreicherung (FACE) erzielten Ergebnisse mit Baumwolle und Weizen in den USA sowie Weidelgras und Klee in der Schweiz ergaben, dass nach 2- bzw. max. 6-jähriger CO₂-Anreicherung (ca. 550 ppm CO₂) zwar eine Tendenz einer leichten Zunahme (6-15 % bzw. 5-12 % gegenüber der heutigen CO₂-Konzentration) der C_{org}- bzw. der Gesamt-Gehalte im

Boden in Tiefen bis zu 30 cm zu erkennen war, dass diese Ergebnisse aber statistisch nicht signifikant waren und sehr weit streuten (vgl. KIMBALL *et al.* 2002).

Für Forstökosysteme ist ebenfalls keine schlüssige Aussage möglich. Die bisher aus zwei gegenwärtig noch andauernden Freiland-CO₂-Anreicherungsexperimenten vorliegenden Befunde (z.B. SCHLESINGER & RICHTER 2001; KING *et al.* 2001) lassen nur den Schluss zu, dass eine C-Sequestrierung in Böden von Forstökosystemen als Reaktion auf erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen bisher noch nicht nachgewiesen werden kann (z.B. KARNOSKY 2003; vgl. auch SUWA *et al.* 2004).

14.5 Schlussfolgerung

Die Zunahme der CO₂-Konzentration der Atmosphäre hat neben ihrer Wirkung auf das globale Klima direkte Auswirkungen auf Vegetation und Böden. Nachgewiesene primäre Effekte erhöhter CO₂-Konzentrationen sind eine Stimulation der Photosynthese, eine Reduktion der Transpiration und eine Zunahme löslicher Kohlenhydrate in der Pflanze. Daraus leiten sich zahlreiche Folgeeffekte ab, die bis zur Beeinflussung ökosystemarer Eigenschaften reichen können. Das Potential erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen für Wachstumsstimulationen ist für

Pflanzen zahlreicher Vegetationstypen belegt. Das Ausmaß dieser positiven Wirkung hängt jedoch von der Verfügbarkeit der sonstigen Wachstumsressourcen ab und ist daher selbst für einen bestimmten Vegetationstyp schwer zu generalisieren. Dazu fehlt es nach wie vor noch an Langzeituntersuchungen insbesondere unter *in situ* Bedingungen, d.h. unter Berücksichtigung der komplexen Interaktionen in Ökosystemen. Dies gilt besonders für Waldökosysteme. Über die durch die Pflanze vermittelten veränderten quantitativen und qualitativen C-Einträge (sowie über eine Beeinflussung des Wasserhaushaltes) wirken sich erhöhte CO₂-Konzentrationen auf den C- bzw. Stoffhaushalt im Boden sowie auf bodenbiologische Parameter insgesamt aus. Hierzu existieren zwar kaum ökosystemrelevante Untersuchungen, es gibt jedoch Hinweise auf eine Beschleunigung des C-Umsatzes des Bodens infolge der Reaktionen von Pflanzen und Bodenorganismen auf erhöhte CO₂-Konzentrationen. Im Hinblick auf die C-Bindung durch terrestrische Ökosysteme bzw. die Produktion von Biomasse (Nahrungs-, Futtermittelbereich; Bioenergie) sollte die erhebliche Breite der inter- und intraspezifischen Reaktionen von Pflanzen auf erhöhte CO₂-Konzentrationen auch Optionen für eine gezieltere Suche nach optimaler Nutzung des positiven CO₂-Effektes eröffnen. Eine realistischere Bewertung der Folgen der atmosphärischen CO₂-Anreicherung für den Boden bzw. für den C-Umsatz im Boden erfordert ein besseres Verständnis der Wechselwirkungen zwischen unterirdischen Pflanzenwachstumsprozessen und den Aktivitäten von Bodenorganismen.

14.6 Literatur

AMTHOR JS (2001) Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration. *Field Crops Res* 73:1-34

BENDER J, HERTSTEIN U, BLACK CR (1999) Growth and yield responses of spring wheat to increasing carbon dioxide, ozone and physiological stresses: a statistical analysis of ESPACE wheat results. *Eur J Agron* 10:185-196

COMINS HN, McMURTIE RE (1993) Long-term response of nutrient-limited forests to CO₂-enrichment: equilibrium behaviour of plant-soil models. *Ecol Appl* 3:666-681.

COTRUFO MF, INESON P, SCOTT A (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissue. *Global Change Biol* 4: 43-54

CURE JD, ACOCK B (1986) Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agri Forest Meteorol* 38:127-145

CURTIS PS, WANG XZ (1998) A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form and physiology. *Oecologia* 113:299-313

DELUCIA EH, HAMILTON JG, NAIDU SL, THOMAS RB, ANDREWS JA *et al.* (1999) Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂-enrichment. *Science* 284:1177-1179

DIAZ S, GRIME JP, HARRIS J, MCPHERSON E (1993) Evidence of feedback mechanisms limiting plant responses to elevated carbon dioxide. *Nature* 364:616-617

DRAKE BG, GONZALEZMELER MA, LONG SP (1997) More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 48:609-639

GREGORY PJ, PALTA SA, BATTIS GR (1996) Root systems and root:mass ratio – carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. *Plant & Soil* 187:221-228

HÄTTENSCHWILER S, MIGLIETTA F, RASCHI A, KÖRNER CH (1997) Morphological adjustments of mature *Quercus ilex* trees to elevated CO₂. *Acta Oecologica* 118:361-365

- HARTWIG UA, LÜSCHER A, DAEPP M, BLUM H, SOUSANA JF, NÖSBERGER J (2000) Due to symbiotic N₂-fixation, five years of elevated atmospheric pCO₂ had no effect on the N concentration of plant litter in fertile, mixed grassland. *Plant & Soil* 224: 43-50
- HODGE A, PATERSON E, GRAYSTON SJ, CAMPBELL CD, ORD BG, KILLHAM K (1998) Characterisation and microbial utilisation of exudate material from the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under CO₂ enrichment. *Soil Biol Biochem* 30:1033-1043
- HUNGATE BA, LUND CP, PEARSON HL, CHAPIN FS (1997) Elevated CO₂ and nutrient addition alter soil cycling and N trace gas fluxes with early season wet-up in a California annual grassland. *Biogeochem* 37:89-109
- IDSO SB, IDSO KE (2001) Effects of atmospheric CO₂ enrichment on plant constituents related to animal and human health. *Environ Exp Bot* 45:179-199
- IPCC (2001) In: Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Xiaosu D (eds.). *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, UK
- KARNOSKY DF (2003) Impacts of elevated CO₂ on forest trees and forest ecosystems: knowledge gaps. *Environ Intern* 29:161-169
- KIMBALL BA (1983) Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron J* 75:779-788
- KIMBALL BA, KOBAYASHI K, BINDI M (2002) Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Adv Agron* 77: 293-368
- KING JS, PREGNITZER KS, ZAK DR, KARNOSKY DF, ISEBRANDS JG, DICKSON RE *et al.* (2001) Fine root biomass and fluxes of carbon in young stands of paper birch and trembling aspen is affected by elevated CO₂ and tropospheric O₃. *Oecologia* 128:237-250
- KÖRNER CH, BAZZAZ FA (1996) (eds.) *Carbon dioxide, populations and communities*. Academic Press. San Diego, New York, Boston, 465 p
- KÖRNER CH (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecol Appl*: 1590-1619
- KÖRNER CH (2002) CO₂ enrichment: effects on ecosystems. In: *Encyclopedia of Global Environmental Change 2*. Munn T. (ed.), John Wiley & Sons Chichester, 215-224
- MANDERSCHIED R, FRÜHAUF C, WEIGEL HJ (2002) Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) and soil nitrogen fertilizer on radiation absorption, radiation use efficiency and yield of winter barley. *Proceedings of VII Congress of the European Society for Agronomy, Cordoba/Spain*, 207-208
- MORGAN JA, PATAKI DE, KÖRNER CH, CLARK H, DELGROSSO SJ, GRÜNZWEIG JM *et al.* (2004) Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* 140:11-25
- MORISON JIL (1998) Stomatal response to increased CO₂ concentration. *J Exp Bot* 49:443-452
- NORBY RJ, WULLSCHLEGER SD, GUNDERSON CA, JOHNSON DW, CEULEMAN R (1999): Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell Environ* 22:683-714
- NORBY RJ, COTRUFO MF, INESON P, O'NEILL EG, CANADELL JG (2001) Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: A synthesis. *Oecologia* 127:153-165
- OREN R, ELLSWORTH DS, JOHNSON KH, PHILLIPS N, EWERS BE *et al.* (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature* 411:247-253
- PARRY ML, ROSENZWEIG C, IGLESIAS A, LIVERMORE M, FISCHER G (2004) Effects of climate change on global food production under SRES emissions and

- socio-economic scenarios. *Global Environ Change – Human and Policy Dimensions* 14:53-67
- PETIT JR, JOUZEL J., RAYNAUD D, BARKOV NI, BARNOLA JM, BASILE I *et al.* (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostoc ice core, Antarctica. *Nature* 399:429-436
- POLLEY HW (2002) Implications of atmospheric and climatic change for crop yield. *Crop Sci* 42:131-140
- POORTER H (1993) Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. In: Rozema J, Lambers H, Van de Geijn SC, Cambridge ML (eds.) CO₂ and biosphere. Kluwer Academic Dordrecht, 77-99
- PRITCHARD S, ROGERS H (2000) Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂-enriched environments. *New Phytol* 147: 55-71
- REDDY KR, HODGES HF (eds.) (2000) *Climate Change and Global Productivity*, CABI Publishing, Wallingford
- ROGERS HH, RUNION GB, KRUPA SV, PRIOR SA (1997) Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment: implications in root-soil-microbe interactions. In Allen, L.H. *et al.* (eds.) *Advances in carbon dioxide effects research*. ASA Special Publications No.61. pp. 1-34
- ROSENZWEIG C, HILLEL D (eds.) (1998) *Climate Change and the Global Harvest*. Oxford University Press, Oxford, UK
- ROUHIER H, BILLES G, BILLES L, BOTTNER P (1996) Carbon fluxes in the rhizosphere of sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa*) grown under two atmospheric CO₂ concentrations: ¹⁴C partitioning after pulse labeling. *Plant & Soil* 180: 101-111
- SAXE H, ELLSWORTH DS, HEATH J (1998) Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytol* 139: 395-436
- SCARASCIA-MUGNOZZA GE, KARNOSKY DF, CEULEMANS R, INNES JL (2001) The impact of CO₂ and other greenhouse gases on forest ecosystems: an introduction. In: Karnosky DF, Scarascia-Mugnozza GE, Ceulemans R, Innes JL (eds.) *The impact of CO₂ and other greenhouse gases on forest ecosystems*. Wallingford:CABI Press,1-6
- SCHENK U, JÄGER HJ, WEIGEL HJ (1997) The response of perennial ryegrass/white clover swards to elevated atmospheric CO₂ concentrations. II. Effects on yield, fodder quality and water use. *Grass For Sci* 52: 232-241
- SCHLESINGER WH, RICHTER J (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 411:466-469
- SOE A, GIESEMANN A, ANDERSON TH, WEIGEL HJ, BUCHMANN N (2004): Influence of elevated CO₂ on soil respiration and its partitioning into recently assimilated and older carbon sources. *Plant & Soil* 262: 85-94
- SUWA M, KATUL GG, OREN R, ANDREWS J, PIPPEN J *et al.* (2004) Impact of elevated atmospheric CO₂ on forest floor respiration in a temperate pine forest. *Glob Biogeochem Cyc* 18: in press
- TINGEY DT, PHILLIPS DL, JOHNSON MG (2000) Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover. *New Phytol* 147:87-103
- VOLK M, NIKLAUS PA, KÖRNER C (2000) Soil moisture effects determine CO₂ responses of grassland species. *Oecologia* 125: 380-388
- WALKER B, STEFFEN W (1996) *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, 619 S
- WAND SJE, MIDGLEY GF, JONES MH, CURTIS PS (1999) Responses of wild C₄ and C₃ grasses (*Poaceae*) species to elevated atmospheric CO₂ concentrations: a meta-analytic test of current

theories and perceptions. *Global Change Biol*
5:723-741

WEIGEL HJ, MANDERSCHIED R (2004) CO₂ enrichment effects on forage and grain nitrogen content of pasture and cereal plants. *J Crop Production* 13: 73-89

ZAK DR, PREGNITZER KS, KING JS, HOLMES WE (2000) Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytol* 147: 201-222

Adresse des Autors

Hans-Joachim Weigel
Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft
Institut für Agrarökologie
Bundesallee 50
D-38116 Braunschweig
E-Mail: hans.weigel@fal.de