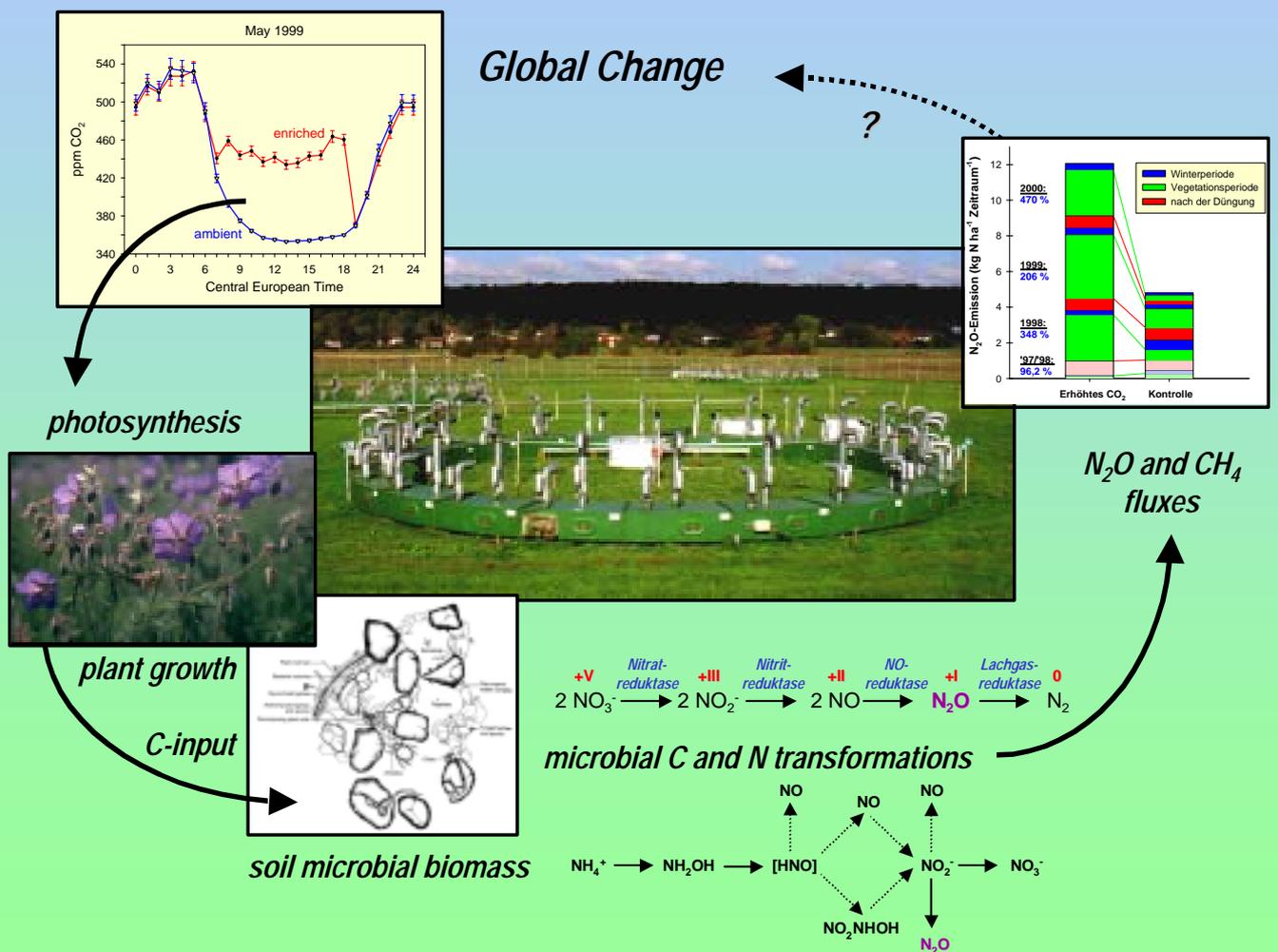


# Die Auswirkung steigender atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf die Flüsse der Klimaspurengase N<sub>2</sub>O und CH<sub>4</sub> in einem Grünlandökosystem



**Dissertation**

vorgelegt von Claudia Kammann

Naturwissenschaften der Justus-Liebig-Universität Gießen



**Die Auswirkung steigender atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentrationen  
auf die Flüsse der Klimaspurengase N<sub>2</sub>O und CH<sub>4</sub>  
in einem Grünlandökosystem**

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
an den Naturwissenschaften (Fachrichtung Biologie)  
der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von  
**Claudia Kammann**

D26

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Janek  
Erster Gutachter: Prof. Dr. Dr. h.c. Hans-Jürgen Jäger  
Zweite Gutachterin: Prof. Dr. Sylvia Schnell

Tag der mündlichen Prüfung: 13.06.2001

**Gießen, im Mai 2001**

*Meinem Sohn Sören,  
der in der Zukunft leben wird,  
um deren Erforschung wir uns bemühen.*

## INHALTSVERZEICHNIS

|          |   |    |
|----------|---|----|
| <b>1</b> | <b>Einleitung</b>   |    |
| 1.1      | <b>Thema und Ziele der vorliegenden Arbeit</b> .....  | 1  |
| 1.2      | <b>Die klimawirksamen Spurengase Kohlendioxid, Lachgas und Methan</b> .....   | 2  |
| 1.3      | <b>Die Auswirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf Pflanzen und Ökosysteme</b> .....   | 7  |
| 1.3.1    | Kurzfristige und unmittelbare CO <sub>2</sub> -Effekte: Monate bis wenige Jahre .....   | 7  |
| 1.3.2    | Langfristige CO <sub>2</sub> -Effekte: Veränderte C- und N-Flüsse in den Ökosystemen...   | 12 |
| 1.4      | <b>Die Auswirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flüsse</b> .....   | 14 |
| 1.4.1    | Die CO <sub>2</sub> -Wirkung auf die N <sub>2</sub> O-Flüsse.....   | 14 |
| 1.4.2    | Die CO <sub>2</sub> -Wirkung auf die CH <sub>4</sub> -Flüsse .....  | 15 |
| 1.5      | <b>Die Hypothesenbildung: Spurengasflüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub></b> .....   | 16 |
| 1.5.1    | N <sub>2</sub> O-Flüsse im Lindener Grünland unter erhöhtem CO <sub>2</sub> .....   | 18 |
| 1.5.2    | CH <sub>4</sub> -Flüsse im Lindener Grünland unter erhöhtem CO <sub>2</sub> .....   | 20 |
| <b>2</b> | <b>Material und Methoden</b>  |    |
| 2.1      | <b>Die Versuchsfläche Linden</b> .....  | 23 |
| 2.1.1    | Beschreibung der Versuchsfläche: Lage, Klima, Pflanzenbestand .....   | 23 |
| 2.1.2    | Das Versuchsgelände: bisheriges Management der Untersuchungspartellen....   | 25 |
| 2.1.3    | Charakterisierung des Grünland-Bodens .....   | 26 |
| 2.2      | <b>Die gaschromatographische Analytik</b> .....   | 28 |
| 2.2.1    | Die GC-Probenanalytik bis März 1997.....  | 28 |
| 2.2.2    | Die GC-Probenanalytik von April 1997 bis heute .....  | 29 |
| 2.2.3    | Fehlende Daten durch Analytik-Probleme.....   | 31 |
| 2.3      | <b>Die <i>closed-chamber</i>-Methode zur Messung von Spurengasflüssen</b> .....   | 31 |
| 2.3.1    | Die verwendeten Gas auffang-Hauben.....   | 31 |
| 2.3.2    | Maßnahmen zur Qualitätssicherung der <i>closed-chamber</i> -Messungen .....   | 32 |
| 2.3.3    | Berechnung der Spurengas-Flußraten.....   | 33 |
| 2.3.4    | Die Probennahme während der Kammerbedeckung.....  | 36 |
| 2.4      | <b>Vor- und Hauptversuchsreihe: Durchführung und Zusatzversuche</b> .....   | 36 |
| 2.4.1    | Die Vorversuchs-Meßreihe .....  | 36 |
| 2.4.2    | Die Hauptversuchs-Meßreihe .....  | 37 |
| 2.5      | <b>Bodenchemische Analysen</b> .....  | 48 |
| 2.5.1    | Quantifizierung der mineralischen N-Verbindungen NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> und NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ..... | 48 |
| 2.5.2    | Die Quantifizierung des KCl-extrahierbaren organischen Kohlenstoffs .....   | 52 |

|             |   |           |
|-------------|---|-----------|
| 2.5.3       | Quantifizierung des organischen Kohlenstoff im Boden (Glühverlust).....                   | 52        |
| 2.5.4       | Quantifizierung des organischen Stickstoff-Gehalts in der Bodensubstanz .....             | 53        |
| <b>2.6</b>  | <b>Bodenphysikalische und klimatische Parameter.....</b>                                  | <b>53</b> |
| 2.6.1       | Bodentemperatur .....   | 53        |
| 2.6.2       | Bodenfeuchte.....   | 53        |
| 2.6.3       | Lufttemperatur, Luftdruck, Niederschläge und Strahlung .....                              | 54        |
| <b>2.7</b>  | <b>Die Ernten der oberirdischen Biomasse.....</b>   | <b>55</b> |
| 2.7.1       | Ernten im Vorversuch.....   | 55        |
| 2.7.2       | Ernten im Hauptversuch.....   | 56        |
| <b>2.8</b>  | <b>Die Messungen des Blattflächenindex (LAI) .....</b>                                    | <b>56</b> |
| <b>2.9</b>  | <b>N<sub>2</sub>O-Anteile aus Nitrifikation und Denitrifikation .....</b>                 | <b>57</b> |
| 2.9.1       | Methodisches Vorgehen bei der Acetylen-Inhibierungs-Technik (AIT) .....                   | 57        |
| 2.9.2       | Durchgeführte AIT-Messungen .....   | 58        |
| 2.9.3       | Berechnung der AIT-Ergebnisse .....   | 59        |
| <b>2.10</b> | <b>Messungen der Denitrifikations -Enzym-Aktivität (DEA).....</b>                         | <b>60</b> |
| 2.10.1      | Theorie und Hintergrund .....   | 60        |
| 2.10.2      | Durchführung der DEA-Analysen .....   | 60        |
| 2.10.3      | Berechnung der DEA-Ergebnisse .....   | 63        |
| <b>2.11</b> | <b>Bestimmung der Netto-Nitrifikationsraten.....</b>                                      | <b>64</b> |
| 2.11.1      | Theorie, Auswahl der Methode und Durchführung .....                                       | 64        |
| 2.11.2      | Auswertung und Berechnung der Ergebnisse .....  | 67        |
| <b>2.12</b> | <b>Die Bodenluftsonden-Methodik (Anhang 2).....</b>                                       | <b>68</b> |
| <b>2.13</b> | <b>Methanproduktion: Inkubation von Bodenkernen.....</b>                                  | <b>68</b> |
| 2.13.1      | Entnahme der Bodenproben-Kerne .....  | 68        |
| 2.13.2      | Langzeit-Inkubation bei konstanter Temperatur .....                                       | 68        |
| 2.13.3      | Inkubation bei variablen Temperaturen .....   | 69        |
| <b>2.14</b> | <b>Statistische Auswertung.....</b>   | <b>70</b> |
| <b>3</b>    | <b>Ergebnisse</b>   |           |
| <b>3.1</b>  | <b>Entwicklung wichtiger Bodenparameter unter erhöhtem CO<sub>2</sub>.....</b>            | <b>71</b> |
| 3.1.1       | Lagerungsdichte der CO <sub>2</sub> -Ringe vor Versuchsbeginn .....                       | 71        |
| 3.1.2       | Die Entwicklung der Bodenfeuchte in den CO <sub>2</sub> -Ringen.....                      | 72        |
| 3.1.3       | Die Entwicklung der Bodentemperatur in den CO <sub>2</sub> -Ringen.....                   | 78        |
| <b>3.2</b>  | <b>Mineralische N- und organische C-Gehalte des Bodens der CO<sub>2</sub>-Ringe .....</b> | <b>83</b> |
| 3.2.1       | N-Gehalte bei der Lagerungsdichte-Bestimmung am 8./9.4.1998.....                          | 83        |
| 3.2.2       | N-Gehalte vor und während des laufenden CO <sub>2</sub> -Experiments.....                 | 84        |

|             |  |            |
|-------------|--|------------|
| 3.2.3       | Wasserlöslicher organischer Kohlenstoff (KCl-Extraktion).....                        | 89         |
| <b>3.3</b>  | <b>Biomasse-Erträge vor und nach Beginn des FACE-Experiments.....</b>                | <b>91</b>  |
| 3.3.1       | Erträge in Abhängigkeit von der Witterung.....                                       | 91         |
| 3.3.2       | Erträge der Gesamt-Biomasse.....   | 91         |
| 3.3.3       | Erträge der funktionellen Hauptgruppen (Gräser, Kräuter, Leguminosen) .....          | 97         |
| 3.3.4       | Erträge der Leguminosen.....   | 100        |
| 3.3.5       | Ertrags-Unterschiede innerhalb der einzelnen Ringflächen.....                        | 101        |
| <b>3.4</b>  | <b>Entwicklung des Blattflächenindex (LAI) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> .....</b>   | <b>102</b> |
| 3.4.1       | Allgemeine Beobachtungen bei der LAI-Messung.....                                    | 102        |
| 3.4.2       | LAI-Entwicklung auf den einzelnen CO <sub>2</sub> -Flächen.....                      | 103        |
| 3.4.3       | Der Bezug zwischen Biomasse-Ertrag und LAI-Wert.....                                 | 104        |
| <b>3.5</b>  | <b>Bestandesatmung in den FACE-Ringen .....</b>                                      | <b>106</b> |
| 3.5.1       | Jahreszeitlicher Verlauf der Bestandesatmung .....                                   | 106        |
| 3.5.2       | Der Einfluß des erhöhten CO <sub>2</sub> auf die Bestandesatmung .....               | 107        |
| 3.5.3       | Abhängigkeit der Bestandesatmung von Bodentemperatur und Bodenfeuchte                | 111        |
| <b>3.6</b>  | <b>Lachgasflüsse in den FACE-Ringen.....</b>   | <b>117</b> |
| 3.6.1       | Allgemeiner Verlauf und Extremwerte der Lachgasflüsse .....                          | 117        |
| 3.6.2       | Verlauf der N <sub>2</sub> O-Emissionen der Kontrollflächen im Jahresgang.....       | 118        |
| 3.6.3       | N <sub>2</sub> O-Flüsse unter erhöhtem CO <sub>2</sub> .....                         | 121        |
| 3.6.4       | Abhängigkeit der N <sub>2</sub> O-Flüsse von Bodenfeuchte und Bodentemperatur .....  | 125        |
| 3.6.5       | Jahresbilanzen der N <sub>2</sub> O-Emissionen unter erhöhtem CO <sub>2</sub> .....  | 128        |
| <b>3.7</b>  | <b>Methanflüsse in den FACE-Ringen.....</b>  | <b>129</b> |
| 3.7.1       | Allgemeiner Verlauf und Extremwerte der CH <sub>4</sub> -Flußraten.....              | 129        |
| 3.7.2       | Methanflüsse unter erhöhtem CO <sub>2</sub> .....                                    | 133        |
| 3.7.3       | Korrelation zwischen Bodenfeuchte, Bodentemperatur und Methanfluß.....               | 137        |
| <b>3.8</b>  | <b>Nitrifikations- und Denitrifikationsanteil am N<sub>2</sub>O-Fluß (AIT) .....</b> | <b>141</b> |
| <b>3.9</b>  | <b>Denitrifikations-Enzym-Aktivität (DEA) .....</b>                                  | <b>147</b> |
| <b>3.10</b> | <b>Netto-Nitrifikationsraten in den FACE-Ringen.....</b>                             | <b>151</b> |
| <b>4</b>    | <b>Diskussion</b>  |            |
| <b>4.1</b>  | <b>Die CO<sub>2</sub>-Anreicherungs-Technik .....</b>                                | <b>155</b> |
| <b>4.2</b>  | <b>Die oberirdische Biomasse .....</b>   | <b>156</b> |
| 4.2.1       | Erträge vor und nach Beginn der CO <sub>2</sub> -Anreicherung .....                  | 156        |
| 4.2.2       | Die Entwicklung der funktionellen Gruppen.....                                       | 161        |
| 4.2.3       | Blattflächenindex (LAI) und Blattflächengewicht .....                                | 163        |
| <b>4.3</b>  | <b>Die Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> .....</b>                       | <b>166</b> |

|            |  |            |
|------------|--|------------|
| <b>4.4</b> | <b>Die N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>.....</b>                    | <b>174</b> |
| 4.4.1      | Die Veränderungen der N <sub>2</sub> O-Emissionen unter CO <sub>2</sub> -Anreicherung..... | 174        |
| 4.4.2      | Vergleich der Ergebnisse mit den Eingangshypothesen.....                                   | 180        |
| 4.4.3      | Die Suche nach den Ursachen der gesteigerten N <sub>2</sub> O-Emissionen .....             | 184        |
| <b>4.5</b> | <b>Die CH<sub>4</sub>-Flüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>.....</b>                        | <b>194</b> |
| 4.5.1      | Der Rückgang der Methanoxidation.....  | 194        |
| 4.5.2      | Das Methanemissionsereignis .....  | 199        |
| 4.5.3      | Vergleich der Ergebnisse mit den Eingangshypothesen.....                                   | 202        |
| <b>5</b>   | <b>Zusammenfassung.....</b>  | <b>205</b> |
| <b>6</b>   | <b>Literatur .....</b>   | <b>209</b> |

## **Danksagung**

**Anhang 1: N<sub>2</sub>O-Flüsse im Vorversuch** (KAMANN *et al.* 1998)

**Anhang 2: Die Bodenluftsonden-Methode** (KAMMANN *et al.* 2001a)

**Anhang 3: CH<sub>4</sub>-Flüsse im Vorversuch** (KAMMANN *et al.* 2001b)

**Anhang 4: Unveröffentlichte Vorversuchsergebnisse**

**Anhang 5: Zusätzliche Hauptversuchsergebnisse**

# 1 Einleitung

## 1.1 Thema und Ziele der vorliegenden Arbeit

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen von gesteigerten atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentrationen auf die Flüsse der klimawirksamen Spurengase Lachgas ( $\text{N}_2\text{O}$ ) und Methan ( $\text{CH}_4$ ) zwischen einem Dauergrünland und der bodennahen Atmosphäre zu quantifizieren. Ein weiteres Ziel war es, die  $\text{CO}_2$ -Wirkung auf den Pflanzenbestand zu charakterisieren, da sich die pflanzliche Reaktion auf die bodenmikrobiologischen (Spurengas-)Prozesse auswirken kann (vgl. 1.3 und 1.4). Weiterhin sollten Messungen zentraler mikrobiologischer Prozesse und Parameter begleitend zu den Spurengas-Flußmessungen im  $\text{CO}_2$ -Anreicherungs-Experiment helfen, die Wirkungsweise der erwarteten Auswirkungen des erhöhten  $\text{CO}_2$  auf die Spurengas-Prozesse zu verstehen.

Die Arbeiten wurden im Rahmen des Gießener Freiland- $\text{CO}_2$ -Anreicherungs-Experiments (kurz Gießen-FACE) durchgeführt, in dem die aktuelle  $\text{CO}_2$ -Konzentration während der Tageslichtstunden um 20 % erhöht wird. Dabei werden die  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen simuliert, die in 20 bis 30 Jahren auf unserer Erde herrschenden werden. Das untersuchte feuchte, extensiv gedüngte und seit Jahrzehnten unter Wiesennutzung stehende Dauergrünland ist ein sehr artenreiches, naturnahes Ökosystem. FACE-Systeme (= *free air carbon dioxide enrichment*) sind am besten geeignet, um eine  $\text{CO}_2$ -Anreicherung ohne "Kammereffekte", wie sie z.B. beim Einsatz von *open-top*-Kammern (OTC, *open top chambers*) auftreten, durchzuführen (HENDREY & KIMBALL 1994; PINTER *et al.* 2000; vgl. 4.1): Lichtverhältnisse, Niederschlag und Windbewegung (Mikroklima) entsprechen nahezu Freilandverhältnissen, und es steht (wie im Lindener Grünland) unbegrenzter und ungestörter Wurzelraum zur Verfügung.

In der Regel wurde in anderen Untersuchungen eine Verdoppelung des aktuellen oder des präindustriellen  $\text{CO}_2$ -Gehalts vorgenommen (Bsp. *Swiss FACE*, LÜSCHER *et al.* 1998; INESON *et al.* 1998; GLOSER *et al.* 2000; MONTEALEGRE *et al.* 2000; Bsp. OTC-Studie in Salzmarsch, ARP *et al.* 1993, BALL & DRAKE 1998, MATAMALA & DRAKE 1999; Bsp. OTC-Studie in Hochgras-Prärie, KEMP *et al.* 1994, OWENSBY *et al.* 1997, WILLIAMS *et al.* 2000, oder Bsp. OTC-Studie in anuellem Grasland, HUNGATE *et al.* 1996, FRANCK *et al.* 1997, HUNGATE *et al.* 1997b). Vergleichbare Ergebnisse bei einer eher geringen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationserhöhung von unter 50 %, appliziert auf ein extensiv bewirtschaftetes naturnahes oder natürliches Gasland, liegen derzeit aus keiner anderen Studie weltweit vor (Stand: März 2001).

Studien zur Auswirkung von erhöhtem  $\text{CO}_2$  an etablierten, natürlichen oder naturnahen Ökosystemen sind generell eher selten (vgl. auch GRÜNHAGE *et al.* 1996): In einem Überblick über die " $\text{CO}_2$ -Literatur" listet KÖRNER (2000) auf, daß sich zwischen 1987 und 1996 gerade 5,1 % der Untersuchungen mit natürlicher Vegetation befaßten – alle anderen Arbeiten beschäftigten sich mit Einzelpflanzen-Untersuchungen (45,4 %),

Nutzpflanzen (35,4 %) oder Überblick/Zusammenfassung und Theorie (14,1 %). Während über die physiologische Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf (Kultur-)Pflanzen, v.a. auf die Photosynthese, nach rund 15 Jahren intensiver Forschungstätigkeit bereits relativ umfangreiche Kenntnisse bestehen (vgl. 1.3; GRÜNHAGE *et al.* 1996), ist wesentlich weniger über die pflanzenvermittelten Auswirkungen auf die mikrobiell katalysierten C- und N-Umsetzungsprozesse im Boden bekannt (O'NEILL 1994; CURTIS *et al.* 1994; NORBY 1997; HUNGATE *et al.* 1997b, c). Gerade diese sind es aber, die an der Entstehung bzw. dem Verzehr der Spurengase N<sub>2</sub>O und CH<sub>4</sub> beteiligt sind (HUNGATE *et al.* 1997c; SCHIMEL & GULLEDGE 1998). Falls die steigende atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration eine positive Rückkopplung auf die Produktion und Freisetzung, und/oder eine negative Wirkung auf die Konsumption der untersuchten Spurengase haben sollte, würden sich die erwarteten globalen Konsequenzen noch verstärken (SCHIMEL & GULLEDGE 1998). Bis auf eine Ausnahme (SAARNIO *et al.* 2000, vgl. 1.4.2) existieren dennoch keine Meßreihen zu diesem Thema, die länger als 10 Tage am Stück oder unter verschiedenen Witterungsbedingungen im Jahresgang durchgeführt worden wären (vgl. 1.4). Die vorliegende Arbeit soll daher mit ihrer umfangreichen Datenbasis dazu beitragen, diese Wissenslücke zu schließen.

### **1.2 Die klimawirksamen Spurengase Kohlendioxid, Lachgas und Methan**

Klimawirksame Spurengase sind in sehr geringer Konzentration in der Atmosphäre vorhandene Gase, die in unterschiedlichen Wellenlängenbereichen langwellige von der Erdoberfläche zurückgestrahlte Wärmestrahlung absorbieren. Zu dieser Gruppe gehören die drei Spurengase Kohlendioxid (CO<sub>2</sub>), Lachgas (N<sub>2</sub>O) und Methan (CH<sub>4</sub>), die in den verschiedensten biologischen, aber auch physikalisch-chemischen Prozessen zwischen Geosphäre, Biosphäre und Atmosphäre umgesetzt werden. Sie verursachen einen "natürlichen Treibhauseffekt", ohne den die globale Oberflächen-Mitteltemperatur der Erde um etwa 30 °C niedriger liegen würde (GRAEDEL & CRUTZEN 1994).

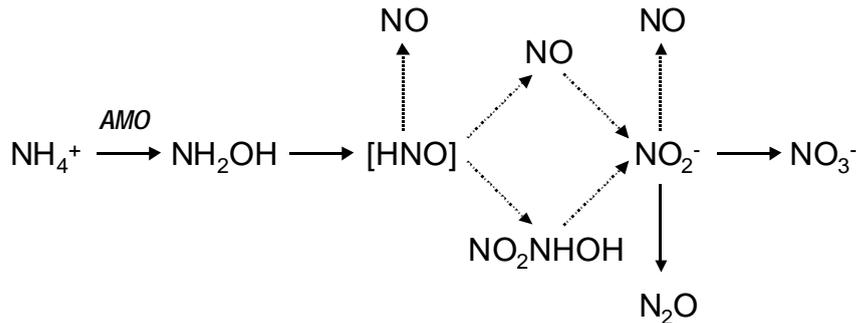
Eine gewisse Schwankung in den atmosphärischen Konzentrationen dieser Gase und der Globaltemperatur hat es in der jüngeren Erdgeschichte, die sich durch Eisbohrkerne erschließen läßt, im Wechsel zwischen Glazialen und Interglazialen immer gegeben – die Korrelation zwischen der Mitteltemperatur und den Konzentrationen von CO<sub>2</sub> und CH<sub>4</sub> ist sehr gut (NAKAZAWA *et al.* 1993a; GRAEDEL & CRUTZEN 1994; BROOK *et al.* 1996). Die Geschwindigkeit aber, mit der derzeit die atmosphärischen Konzentrationen von CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> und N<sub>2</sub>O aufgrund menschlicher Aktivitäten in die Höhe schnellen, ist in geologischen Zeiträumen betrachtet nur mit katastrophalen Ereignissen wie z.B. dem (vermuteten) Kometeneinschlag an der Grenze zwischen Kreidezeit und Tertiär vergleichbar (der wahrscheinlich u.a. eine stoßartige Freisetzung von Methanhydraten verursachte, vgl. MAX *et al.* 1999): So hat die CO<sub>2</sub>-Konzentration von glazialen Werten von etwa 190 ppm und interglazialen (präindustriellen) Konzentrationen von um die

280 ppm bereits jetzt bis auf 368,4 ppm (Mauna-Loa-Observatorium, Wert für 1999, vgl. <http://cdiac.esd.ornl.gov/ftp/ndp001/maunaloa.co2>) zugenommen, wobei sie mit einer Rate von 1,5 ppm pro Jahr steigt. (Zum Vergleich: Rasche Schwankungsraten in den letzten 200.000 Jahren betragen etwa 1 ppm CO<sub>2</sub> in 200 Jahren.)

Im Laufe der Evolutionsgeschichte unseres Planeten waren die atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration und die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen stets untrennbar miteinander verbunden: So erfolgte die Entwicklung von Blättern (d.h. einer vergrößerten assimilierenden Fläche) wahrscheinlich infolge des über 90 %igen Konzentrationsabfalls der ursprünglich hohen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen am Ende des Palaeozoikums vor etwa 380 bis 400 Millionen Jahren (BEERLING *et al.* 2001). Die rapide Ausbreitung der Angiospermen mit Beginn des Tertiär fiel zusammen mit dem dramatischen Fall der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration an der Grenze der Kreidezeit zum Tertiär (EHLERINGER & CERLING 1995). Die Anzahl der Stomata pro Blattfläche spiegelte sowohl im Palaeozoikum (MCELWAIN & CHALONER 1995) als auch während der letzten Jahrhunderte (WOODWARD 1993) die Schwankungen in der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration wieder. Weiterhin wird heute angenommen, daß die Entwicklung des C<sub>4</sub>-Photosynthesetyps und die rasche Ausbreitung der C<sub>4</sub>-Pflanzen vor 7 bis 5 Millionen Jahren mit den geringen glazialen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen einherging (EHLERINGER *et al.* 1991; EHLERINGER & CERLING 1995) – Ausbreitung und Rückzug von C<sub>4</sub>-dominierter Graslandvegetation war und ist vor allem mit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration gekoppelt (COLLATZ *et al.* 1998). Da der CO<sub>2</sub>-fixierende Prozeß der Photosynthese die Basis allen Lebens auf der Erde ist, ist die Frage nach der Wirkung des menschengemachten CO<sub>2</sub>-Konzentrationsanstiegs auf die Photosynthese und Ökophysiologie der Pflanzen von zentraler Bedeutung und fand in den vergangenen 20 Jahren in der Forschung entsprechende Beachtung. Die Ausdehnung der Fragestellung auf die ökosystemare Ebene, vor allem die Verknüpfung mit den globalen (Spurengas)-Stoffkreisläufen, hat jedoch gerade erst begonnen.

Das **Spurengas N<sub>2</sub>O** entsteht zu über 90 % biologisch über die mikrobiellen Prozesse der Nitrifikation (Nebenprodukt) und Denitrifikation (Zwischenprodukt) in terrestrischen Böden (FIRESTONE & DAVIDSON 1989; Übersicht bei GRANLI & BØCKMANN 1994), aber auch in den nährstoffreichen Schelfmeeren (NAQVI *et al.* 2000). Lachgas besitzt derzeit eine atmosphärische Konzentration von 312 ppb (HOUGHTON *et al.* 1996) im Vergleich zu einer präindustriellen Konzentration von etwa 275 ppb. Es zeichnet sich durch sein über 300 mal höheres globales Erwärmungspotential verglichen mit CO<sub>2</sub> aus (pro Mol, Zeithorizont 100 Jahre) und besitzt aufgrund seiner Reaktionsträgheit eine hohe atmosphärische Lebensdauer von 120 bis 150 Jahren (IPCC 1990). Aus dem gleichen Grund kann es nur in der Stratosphäre durch hochenergetische UV-Strahlung abgebaut werden, wobei es über reaktive NO<sub>x</sub>-Radikale zur Zerstörung der stratosphärischen Ozonschicht beiträgt (CRUTZEN 1981; BRASSEUR & CHATFIELD 1991; GRAEDEL & CRUTZEN 1994).

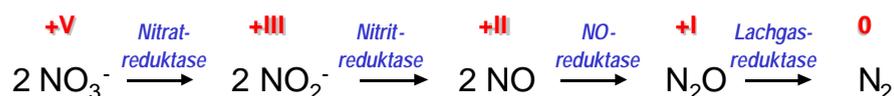
Im chemolithoautotrophen, O<sub>2</sub>-abhängigen Prozeß der **Nitrifikation** werden zwei Organismengruppen unterschieden, die entweder NH<sub>4</sub><sup>+</sup> zu NO<sub>2</sub><sup>-</sup> umsetzen (*Nitroso*-), oder NO<sub>2</sub><sup>-</sup> zu NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (*Nitro*-). Ein Großteil der bei der NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Oxidation gewonnenen Energie (bis zu 80 %) wird für die Fixierung von CO<sub>2</sub> verbraucht, wodurch die Wachstumseffizienz der autotrophen Nitrifizierer nicht sehr groß ist. In der Regel sind diese beiden Gruppen *in-situ* so stark miteinander assoziiert, daß sich Nitrit nicht akkumulieren kann. In Abb. 1.2-A sind die Oxidationsschritte und die Möglichkeiten gasförmiger N-Verluste (NO, N<sub>2</sub>O) dargestellt (Angaben nach PAUL & CLARK 1996).



**Abbildung 1.2-A:** Die Intermediärprodukte der autotrophen Nitrifikation, mit den Orten für gasförmige N-Verluste während der Umsetzungen (aus PAUL & CLARK 1996); AMO = Ammonium-Monooxygenase.

Die Ammoniumoxidierer (Nitroso-) können Nitrit als alternativen Elektronenakzeptor verwenden, wenn die O<sub>2</sub>-Versorgung limitiert ist (FIRESTONE & DAVIDSON 1989; VENTEREA & ROLSTON 2000). Dies wird häufig als "Nitrifizierer-Denitrifikation" bezeichnet, und man nimmt an, daß die Nitritreduktion bei (zu) geringen O<sub>2</sub>-Konzentrationen dem Erhalt eines günstigen Redoxpotentials und der Ammoniumoxidation dient, und daß sie hilft, toxische NO<sub>2</sub><sup>-</sup>-Konzentrationen zu vermeiden (PAUL & CLARK 1996). Von der v.a. durch Pilze (Bsp. Mykorrhiza) ausgeführten **heterotrophen Nitrifikation** (Oxidation von NH<sub>4</sub><sup>+</sup> und organischem N zu Nitrat, ohne Energiegewinn) nimmt man an, daß sie nur in sauren Waldböden eine nennenswerte Rolle spielt (BARRACLOUGH & PURI 1995; PAUL & CLARK 1996).

Im Prozeß der **Denitrifikation** wird Nitrat schrittweise über die gasförmigen Zwischenprodukte NO und N<sub>2</sub>O zu N<sub>2</sub> reduziert (Abb. 1.2-B). Im Gegensatz zu den Nitrifizierern gewinnt der überwiegende Anteil der Denitrifizierer die Energie aus der Oxidation organischer Substrate, die auch als Kohlenstoffquellen dienen. Bisher sind keine obligaten Anaerobier bekannt; stellt sich Anaerobiose ein, so weichen die zur Denitrifikation befähigte Organismen auf die "Nitrat-Atmung" aus (SCHLEGEL 1985). Die Organismengruppen, die generell denitrifizieren können, sind sehr heterogen: Sie können wie die meisten Bodenbakterien organotroph sein (Bsp. Arten der Gattungen *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Agrobacterium*), aber auch lithotroph (Elektronendonator Schwefel: *Thiobacillus denitrificans*), phototroph (*Rhodospseudomonas* sp.) oder diazotroph sein (*Rhizobium*, *Azospirillum*) (Angaben nach PAUL & CLARK 1996).



**Abbildung 1.2-B:** Schrittweise Reduktion von Nitrat während der Denitrifikation. In Rot über der Verbindung: Oxidationsstufe. In blau über den Pfeil: Katalysierendes Enzym.

Das Mischungsverhältnis der gasförmigen Endprodukte ist von vielerlei Faktoren abhängig. Die  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase ist beispielsweise das am wenigsten persistente Enzym unter oxischen Bedingungen (DENDOOVEN & ANDERSON 1994), und wird bei Einsetzen von Anaerobiose größtenteils neu gebildet. Generell ist die Denitrifikation am größten, wenn folgende Bedingungen gegeben sind: **(1)** in Abwesenheit von  $\text{O}_2$  (oder bis max. 0,5 %  $\text{O}_2$ ), was im Boden fast immer mit hohen Wassergehalten verbunden ist, **(2)** eine hohe Verfügbarkeit von Nitrat oder anderen als Elektronenakzeptoren dienenden N-Oxiden, und **(3)** ausreichende Mengen von reduziertem Substrat (Bsp. Kohlenhydrate). Solche Bedingungen treten beispielsweise nach Gülledüngung im Herbst oder Winter (hohe Bodenwassergehalte) auf (alle Angaben nach GRANLI & BÖCKMANN 1994 und PAUL & CLARK 1996). Auch das Mischungsverhältnis der Endprodukte  $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$  ist außer vom Status und Vorhandensein der  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase von zahlreichen weiteren Faktoren abhängig: Bei vollständiger Anaerobiose wird Nitrat hauptsächlich zu  $\text{N}_2$  reduziert, bei unvollständiger Anaerobiose steigt der  $\text{N}_2\text{O}$ -Anteil mit der  $\text{O}_2$ -Konzentration, während die Gesamt-Denitrifikationsrate sinkt (PAUL & Clark 1996). Ein sinkender pH-Wert hat eine ähnliche Wirkung: Die Gesamtrate sinkt und der  $\text{N}_2\text{O}$ -Anteil steigt (vgl. EATON & PATRIQUIN 1989; FLESSA *et al.* 1998). Weitere Einzelheiten hierzu siehe KAMMANN *et al.* (2000a).

Weltweit hat die Herstellung und der Einsatz mineralischem N-Dünger (Haber-Bosch-Verfahren) und der Anbau  $\text{N}_2$ -fixierender Pflanzen für einen enormen Eintrag von zuvor atmosphärischem Stickstoff in den globalen N-Kreislauf gesorgt (Bsp. MOSIER *et al.* 1998). Mit den beschleunigten und verstärkten Umsatzraten der N-Verbindungen in den globalen Kreisläufen steigt auch der Durchsatz durch die Prozesse Nitrifikation und Denitrifikation, und damit die Menge der an die Atmosphäre abgegebenen "Abfallprodukte" oder Zwischenprodukte wie  $\text{N}_2\text{O}$  ("hole-in-the-pipe"-Modellvorstellung von FIRESTONE & DAVIDSON 1989). Die atmosphärische Konzentration des  $\text{N}_2\text{O}$  war in der Vergangenheit sehr stabil und betrug etwa 275 ppb (MACHIDA *et al.* 1995; BATTLE *et al.* 1996). Bis 1950 war sie kaum gestiegen; mit Beginn der "grünen Revolution" in der Landwirtschaft aber begann eine rasche Zunahme (BRUNKE *et al.* 1989) bis auf den heutigen Wert von 312 ppb (HOUGHTON *et al.* 1996). Da die atmosphärische Lebensdauer des  $\text{N}_2\text{O}$  so groß ist, dauert eine neue Gleichgewichtseinstellung sehr lange: Selbst wenn die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen auf dem heutigen Stand eingefroren würden und nicht weiter zunehmen, hätte sich erst in 250 bis 300 Jahren ein neues Gleichgewicht bei etwa doppelter vorindustrieller Konzentration (ca. 560 ppb) eingestellt (GSF 1996).

Während der letzten beiden Glaziale lag die **atmosphärische CH<sub>4</sub>-Konzentration** stets um 350 ppb, in den Interglazialen betrug sie bis vor etwa 250 Jahren maximal 700 ppb (vgl. NAKAZAWA *et al.* 1993b; GRAEDEL & CRUTZEN 1994). Danach begann sie zunächst langsam und dann immer schneller anzusteigen – sie beträgt derzeit 1720 ppb (HOUGHTON *et al.* 1996) und steigt mit einer Rate von 5 bis 10 ppb pro Jahr. Methan besitzt ein 21 mal so großes globales Erwärmungspotential wie CO<sub>2</sub> (pro Mol, Zeitraum 100 Jahre) und eine atmosphärische Verweilzeit von 12 Jahren. Die Hauptsenke für Methan ist die troposphärische und zu einem geringeren Anteil die stratosphärische Reaktion des CH<sub>4</sub> mit Hydroxylradikalen, wobei es schrittweise zu CO und letztendlich CO<sub>2</sub> abgebaut wird. Aufgrund des vermehrten Verbrauchs von Hydroxylradikalen in der Atmosphäre (u.a. durch antropogene Emissionen anderer mit  $\cdot$ OH reagierender Spezies) hat sich die atmosphärische Lebensdauer gegenüber dem letzten glazialen Maximum bereits verlängert (THOMPSON *et al.* 1993), was mit zum CH<sub>4</sub>-Konzentrationsanstieg beiträgt. Die zweite, kleinere Methansenke ist die CH<sub>4</sub>-Oxidation in terrestrischen Böden (siehe weiter unten).

Die biologische **Methanproduktion** durch methanogene Archebakterien besitzt den größten Anteil am Anstieg der atmosphärischen CH<sub>4</sub>-Konzentration. Etwa ein viertel der globalen Methanproduktion stammt aus der Kohle- und Gasförderung und der Verbrennung von Biomasse, während der Rest auf die biologische Methanogenese zurückgeht (vgl. KAMMANN *et al.* 2000a). Diese findet überall dort statt, wo unter anaeroben Bedingungen organisches Substrat zur Verfügung steht: In natürlichen Feuchtgebieten wie Mooren, Sümpfen und Marschen, in Reisfeldern, in der Tiefe von Mülldeponien, in den Eingeweiden und Exkrementen wiederkäuender Tiere und im Darm von Termiten. Die weltweite Ausdehnung des Reisanbaus und der Viehhaltung im Zuge der steigenden Weltbevölkerung trägt erheblich zur steigenden atmosphärischen CH<sub>4</sub>-Konzentration mit bei. Man hielt methanogene Bakterien lange Zeit für sehr O<sub>2</sub>-empfindlich (vgl. SCHLEGEL 1985). Allerdings konnte jüngst gezeigt werden, daß (reaktivierbare) Methanogene auch in aeroben Böden überdauern (Wüstenböden, PETERS & CONRAD 1995; PETERS & CONRAD 1996), und daß sie auch in Anwesenheit von O<sub>2</sub> in tonhaltigen Böden Methan produzieren können (WAGNER *et al.* 1999).

Die **biologische Methanoxidation** ist nicht nur als atmosphärische Methansenke von Bedeutung (ca. 6 %, IPCC 1996), sondern auch als "biologischer Methanfilter": Dieser oxidiert das in der Tiefe produzierte CH<sub>4</sub>, bevor es in die Atmosphäre gelangen kann (KNOWLES 1993; REEBURGH *et al.* 1993; WHALEN & REEBURGH 1996; BUTTERBACH-BAHL *et al.* 1997). Methanotrophe sind weltweit in allen (bisher untersuchten) Böden anzutreffen (vgl. Zitate in KAMMANN *et al.* 2000a). Die methanotrophen Bakterien oxidieren schrittweise Methan über Methanol, Formaldehyd und Ameisensäure zu CO<sub>2</sub> und gewinnen daraus ihre Stoffwechsel-Energie (BÉDARD & KNOWLES 1989; KING 1992). Einige Arten wie *Methylomonas*, *Methylococcus* oder *Methylosinus* können das Zwischenprodukt Formaldehyd über verschiedene Stoffwechselwege in die

Zellsubstanz inkorporieren; sie können daher mit  $\text{CH}_4$  als der einzigen Kohlenstoffquelle wachsen (KING 1992, und Zitate hierin). Die Methanotrophen werden nach ihrer Membranstruktur und Zellform, ihren Überdauerungsstadien, den Wegen der C-Assimilation und der Fähigkeit,  $\text{N}_2$  zu fixieren, in die Methanotrophen-Typen I, II und X unterschieden (KNOWLES 1993; MANCINELLI 1995). Das erste Enzym der Oxidationskette, die Methan-Monooxygenase ist funktionell (BÉDARD & KNOWLES 1989) und evolutiv (HOLMES *et al.* 1995) eng mit dem ersten Enzym der Nitrifizierer, der Ammonium-Monooxygenase verwandt: Beide Organismengruppen können das jeweils andere Substrat kooxidieren, weshalb die Aktivität der Methanotrophen von hohen  $\text{NH}_4^+$ -Konzentrationen inhibiert werden kann (Bsp. KING & SCHNELL 1994; HÜTSCH *et al.* 1994; POWLSON *et al.* 1997).

Die  $\text{CH}_4$ -Oxidation der geringen, atmosphärischen Methan-Konzentrationen ist in der Regel substratlimitiert (d.h. eine diffusive Limitierung), weshalb die Temperaturabhängigkeit in verschiedenen Studien oft schwach ausgeprägt war (Bsp. KING & ADAMSEN 1992; MOSIER *et al.* 1993; JONES & NEDWELL 1993; CRILL *et al.* 1994). Die Korrelation der Methanoxidationsraten mit dem Bodenwassergehalt hingegen war häufig sehr gut (Bsp. JONES & NEDWELL 1993; CASTRO *et al.* 1994; CASTRO *et al.* 1995; BOECKX & VAN CLEEMPUT 1996; MOSIER *et al.* 1997), da die Diffusion von  $\text{CH}_4$  in Wasser  $10^4$ fach langsamer ist als in Luft. Somit wird die Bodenfeuchte häufig als dominante Steuergröße der Methanoxidation *in-situ* betrachtet.

Am höchsten sind die Methanoxidationsraten generell in Waldböden, gefolgt von nativen Grasländern, Weiden und Grünland und am geringsten (bzw. oft nicht mehr vorhanden, vgl. GOULDING *et al.* 1996) sind sie in Ackerböden. Anthropogene Landnutzung und Nutzungsänderungen wie Waldrodung, Pflügen, Düngen, Konversion von z.B. Prärie in Ackerland reduzieren daher generell die  $\text{CH}_4$ -Oxidationskapazität von terrestrischen Böden beträchtlich (vgl. Ergebnisse von KELLER *et al.* 1990; MOSIER *et al.* 1991; HÜTSCH *et al.* 1994; HÜTSCH 1998c; BRADFORD *et al.* 2000; Bilanzen bei OJIMA *et al.* 1993; POWLSON *et al.* 1997) und bei einer stetig steigenden (und zu ernährenden) Weltbevölkerung wird dieser Trend in Zukunft kaum rückläufig sein.

### 1.3 Die Auswirkung von erhöhtem $\text{CO}_2$ auf Pflanzen und Ökosysteme

#### 1.3.1 Kurzfristige und unmittelbare $\text{CO}_2$ -Effekte: Monate bis wenige Jahre

Die steigenden atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentrationen wirken sich mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nicht direkt auf die Spurengas produzierenden Organismen aus (PATERSON *et al.* 1997; SCHIMEL & GULLEDGE 1998; NORBY & JACKSON 2000), da die Bodenorganismen ohnehin sehr viel höheren  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen ausgesetzt sind. (Jahresmittelwerte der  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in 5 cm Tiefe im Lindener Grünland: 4520 ppm bzw. 7770 ppm im Boden der trockenen bzw. feuchten

40-kg-N-Parzelle, vgl. Anhang 2 und 3.) Vielmehr wirkt das zusätzliche CO<sub>2</sub> indirekt über die assimilierende Phytomasse auf den Boden des Ökosystems ein. Die Pflanzen-"Antworten" auf erhöhtes CO<sub>2</sub> sind vielfältig, vor allem auf Ökosystemebene; sie sind vom gesamten Faktorendesign eines Experiments abhängig (Düngung, CO<sub>2</sub>-Anreicherungsmethode, Boden usw.) und oft widersprüchlich. Es gibt jedoch einige wiederholt oder zumindest häufiger auftretende Grundmuster in der CO<sub>2</sub>-Antwort:

So tritt unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fast immer eine **Erhöhung der Photosyntheseleistung** (Netto-Assimilationsrate) auf. Bisweilen war die erhöhte Assimilationsrate nach einiger Zeit wieder leicht rückläufig ("Akklimatisierung", z.B. OECHEL *et al.* 1991; OECHEL *et al.* 2000); dennoch verbleibt sie in der Regel über der bei aktuellem CO<sub>2</sub> (CURE & ACOCK 1986; SAGE *et al.* 1989; KÖRNER & ARNONE 1992) oder ist unter der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration höher als die der Kontroll-CO<sub>2</sub>-Pflanzen bei aktuellem CO<sub>2</sub> (FREDEEN *et al.* 1998; STOCKER *et al.* 1997). Häufig ist der Gehalt an wasserlöslichen und nicht-strukturellen Kohlenhydraten (TNC = *total non-structural carbohydrates*) in den Pflanzenorganen, v.a. den Blättern, erhöht (z.B. SCHÄPPI & KÖRNER 1997; DRAKE *et al.* 1996; SILD *et al.* 1999). Ein ausreichend guter *sink* für die zusätzlich gewonnenen Kohlenhydrate kann diesen Rückgang der Photosyntheseleistung (= *downregulation, acclimation*) verhindern oder geringer ausfallen lassen (z.B. Mycorrhizierung, STADDON & FITTER 1998; FITTER *et al.* 2000). Fast immer profitieren C<sub>3</sub>-Pflanzen stärker von erhöhtem CO<sub>2</sub> als C<sub>4</sub>-Pflanzen (z.B. BAZZAZ 1990; ARP *et al.* 1993; POORTER 1993).

Die gesteigerte Nettoassimilation führt oft zu einer **Steigerung der Nettoprimärproduktion**. Am ausgeprägtesten ist dieser Effekt i.d.R. bei Kulturpflanzen und raschwüchsigen C<sub>3</sub>-Wildpflanzen bei guter Nährstoff- und Wasserversorgung (vgl. CURE & ACOCK 1986; POORTER 1993; LUO *et al.* 1998; NIKLAUS *et al.* 1998a). In Grasländern wird häufig ein größerer unterirdischer Zuwachs beobachtet: So fanden z.B. WARWICK *et al.* (1998) in artenreich angesäten, nährstoffreichen, FACE-exponierten Kalkgrünland-Ausschnitten eine um 36 % und 89 % erhöhte ober- und unterirdische Biomasse. Nach 8 Jahren CO<sub>2</sub>-Anreicherung in *tallgrass prairie* (*Open-top*-Kammern) waren die Rhizom-, Grobwurzel- und Feinwurzelmasse um 87 %, 46 % und 40 % erhöht (JASTROW *et al.* 2000). Bei starker Nährstofflimitierung waren bisweilen keine (ARP *et al.* 1998) oder nur unterirdische Zuwächse zu beobachten (ARNONE & KÖRNER 1995, VAN GINKEL *et al.* 1996). Ein gesteigertes Wurzel/Sproß-Verhältnis ist bei suboptimaler Nährstoff- und/oder Wasserversorgung fast die Regel (STULEN & DEN HERTOOG 1993).

Ein weiterer häufiger Befund ist der **Rückgang der (Evapo-)Transpirationsrate** unter erhöhtem CO<sub>2</sub> durch Verringerung der stomatären Leitfähigkeit (oft bis zu 50%, z.B. OWENSBY *et al.* 1997). Neben einem weniger negativen Xylem-Wasserpotential mit verringerten Saftflußraten kann dies zu einer mehr oder weniger ausgeprägten **Verbesserung der Bodenwasser-Verhältnisse** führen, vor allem in Ökosystemen mit zeitweiligen Wassermangelzuständen, oder in (z.T. experimentell erzeugten) Dürreperioden (z.B. RICE *et al.* 1994; BREMER *et al.* 1996; OWENSBY *et al.* 1997, ARP *et al.* 1998; VOLK *et al.* 2000). Besonders ausgeprägt war diese Verbesserung (bei gleichzeitig

höherem Biomasse-Ertrag) oft in Agrarökosystemen mit guter N-Versorgung (stark erhöhte *water use efficiency* = *WUE*, Bsp. FACE-Experiment mit Weizen von HUNSAKER *et al.* 2000). Gestiegene Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> könnte auch eine Beschleunigung des N-Umsatzes im Ökosystem (= *soil N cycling*) bewirken (HUNGATE *et al.* 1997c). RICE *et al.* (1994) machen eine erhöhte WUE für den beobachteten Anstieg der mikrobiellen Biomasse und deren Aktivität verantwortlich.

In einem natürlichen, ariden Ökosystem tritt aber nicht automatisch ein WUE-Biomasse-Zuwachs durch erhöhtes CO<sub>2</sub> ein: So fanden SMITH *et al.* (2000) in einem FACE-Experiment in der Nevada-Wüste nur in einem besonders regenreichen Jahr eine starke CO<sub>2</sub>-Antwort der Biomassen-Produktion der dominanten nativen Art, sowie einer besonders invasiven (= konkurrenzstarken, s.o.) Grasart. In einem normalen ariden Jahr jedoch waren keine CO<sub>2</sub>-Reaktionen feststellbar – es kann also auch "zu trocken" für eine CO<sub>2</sub>-Antwort über den Wasserhaushalt sein.

Fast immer ist unter erhöhtem CO<sub>2</sub> eine stark **gesteigerte Abgabe niedermolekularer kohlenstoffhaltiger Verbindungen in den Wurzelraum** zu beobachten (Steigerung der Wurzelexudation und in geringerem Maße auch des *fine-root-turnover*; Bsp. HUNGATE *et al.* 1997a,  $\delta^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ -Isotopen-Studie). Dies gilt als Ursache der fast ausnahmslos **erhöhten Bodenatmungsraten** (Wurzeln und mikrobielle Biomasse, z.B. LUO *et al.* 1996, PATERSON *et al.* 1997, BALL & DRAKE 1998, HU *et al.* 1999, ALLEN *et al.* 2000). Dabei ist die Respiration von Wurzeln und Rhizosphäre stärker temperatursensitiv als die Respiration des übrigen Bodens (*bulk soil*), wie BOONE *et al.* (1998) an Waldböden zeigen konnten. Den Autoren zufolge hat dies globale Implikationen, da ja beides, die Rhizodepositionsrespiration *und* die globale Temperatur mit dem ansteigenden CO<sub>2</sub> zunehmen werden. In einem Literaturüberblick über 47 verschiedene CO<sub>2</sub>-Anreicherungsstudien geben ZAK *et al.* (2000) an, daß 96 % der Untersuchungen einen z.T. signifikanten Anstieg der Bodenatmung verzeichneten und nur 4 % eine Abnahme. Die Erhöhung der Bodenatmung betrug nach ZAK *et al.* (2000) im Mittel 45 % (Variationskoeffizient 80 %, = Standardabweichung in % des Mittelwerts).

Fast ausnahmslos wurde eine **Verringerung der N-Konzentration** (und der anderer Nährstoffe mit Ausnahme von Phosphor) im Pflanzengewebe unter erhöhtem CO<sub>2</sub> festgestellt (NORBY *et al.* 1986; OVERDIECK & FORSTREUTER 1991; POORTER *et al.* 1997; COTRUFO *et al.* 1998; FANGMEIER *et al.* 1997). Zum Teil ist dies einem Verdünnungseffekt durch stimuliertes Pflanzenwachstum und Akkumulation von nicht-strukturellen Kohlehydraten (TNC) bei Bezug auf die Gewichtsbasis zurückzuführen (z.B. SCHÄPPI & KÖRNER 1997; Überblick: POORTER *et al.* 1997). In der Regel steigt aber auch die N-Nutzungseffizienz (*NUE* = *nitrogen use efficiency*), da mit der gleichen Menge N im Ökosystem mehr Biomasse bzw. eine größere assimilierende Blattfläche (oder auch Samen) aufgebaut werden kann (FANGMEIER *et al.* 1997; NIKLAUS *et al.* 1998a). Dabei erfolgt i.d.R. eine veränderte, effizientere Nutzung des Stickstoffs, von dem weniger in der Ribulose-1,6-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) gebunden wird, und statt dessen mehr in den Enzymen der Elektronentransportkette der

Photosysteme sowie in den Zucker-Transportproteinen der Chloroplastenmembran (STITT & KRAPP 1999; FANGMEIER & JÄGER 2001). Nach der Literaturübersicht von COTRUFO *et al.* (1998) ändert sich auch die N-Allokation innerhalb der Pflanzen: Der N-Gehalt nahm in der oberirdischen Biomasse stärker ab als in der unterirdischen; hier änderte sich das C/N-Verhältnis oftmals nicht. HIRSCHHEL *et al.* (1997) und SCHÄPPI & KÖRNER (1997) fanden an verschiedenen Arten des alpinen und temperaten Graslands, daß sich weder die Qualität noch die Zersetzungsrates von unter erhöhtem CO<sub>2</sub> entstandener Streu von normal-CO<sub>2</sub>-Streu signifikant unterschieden, wenn die Streu *natürlich seneszent* geworden war (mit Ausnahme einer Art, *Carex curvula*). (Zu veränderten Streuabbauraten bei steigendem C/N-Verhältnis siehe weiter unten.)

**Die symbiontische N<sub>2</sub>-Fixierung** scheint mit ihrem hohen Energie-(C-)Bedarf generell von steigenden atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zu profitieren (*Alnus glutinosa*: NORBY 1987; *Trifolium repens*: ZANETTI *et al.* 1996; SCHORTEMAYER *et al.* 1996), wenn nicht ein fehlender Nährstoff wie Phosphor limitierend wirkt (STÖCKLIN *et al.* 1998; NIKLAUS *et al.* 1998a). KÖRNER (2000) ist der Ansicht, daß P global und auf lange Sicht betrachtet über die Begrenzung der CO<sub>2</sub>-Antwort der N<sub>2</sub>-Fixierer eher ein negatives *feedback* liefern könnte als die N-Verfügbarkeit.

In artenreichen Modell-Grünlandauschnitten (Swiss FACE) nahmen von 7 Kalkgrünland-Arten die beiden N<sub>2</sub>-fixierenden Leguminosen auf Kosten der Gräser zu (WARWICK *et al.* 1998). Auch auf Seiten der *Rhizobium*-Populationen veränderte sich unter erhöhtem CO<sub>2</sub> die Zusammensetzung (MONTEALEGRE *et al.* 2000), wobei die +CO<sub>2</sub>-Stämme eine um 17 % verstärkte Nodulationshäufigkeit bewirkten. Ein hoher Klee-Anteil im Grünlandsystem konnte sogar die in Monokultur sinkenden N-Konzentrationen von *Lolium perenne* auffangen (Swiss FACE, HARTWIG *et al.* 2000). Auch freilebende, heterotrophe N<sub>2</sub>-Fixierer im Marschboden, sowie assoziativ auf bzw. an Pflanzenteilen lebende diazotrophe N<sub>2</sub>-Fixierer, und mit ihnen der N-Eintrag, profitierten vom erhöhten CO<sub>2</sub>, wie DAKORA & DRAKE (2000) in der Salzmarsch (Chesapeake Bay) feststellten. Modellierungsanalysen deuten darauf hin, daß gerade dieser mengenmäßig geringe zusätzliche N-*input* durch alle Formen der N<sub>2</sub>-Fixierung maßgeblich an einer langfristigen Erhöhung der C- und N-Bindung in den Ökosystemen einer CO<sub>2</sub>-reicheren Welt beteiligt sein wird (THORNLEY & CANNELL 2000; MCMURTRIE *et al.* 2000; die Zeitskalen sind aber hier Jahrzehnte bis Jahrhunderte).

Bodentiere wie **Regenwürmer** könnten nach Ergebnissen von ZALLER & ARNONE (1997) die N- und C-Umsetzungsprozesse im Boden beschleunigen, da die Produktion von Regenwurm-Kot (*surface casts*), dessen Gesamt-N- und -C-Gehalt unverändert blieb, unter erhöhtem CO<sub>2</sub> um 35% zunahm (vgl. 3.7). Sie bzw. ihre Ausscheidungen können Einfluß auf die Spurengasproduktion und -Konsumption haben (vgl. SVENSSON *et al.* 1986; KARSTEN & DRAKE 1997; BORKEN *et al.* 2000).

Die Reaktionen der **mikrobiellen Biozönose** sowie der **mikrobiellen N- und C-Gehalte** unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sind sehr widersprüchlich und lassen sich schlecht in ein simples Reaktionsmuster fassen (vgl. KLIRONOMOS *et al.* 1996; KAMPICHLER *et al.*

1998). In einigen Untersuchungen stieg die mikrobielle Biomasse (C) und z.T. auch die Menge mikrobiellen Stickstoffs an (Bsp. RICE *et al.* 1994; WILLIAMS *et al.* 2000), in anderen war dies nicht der Fall (Bsp. NIKLAUS & KÖRNER 1996; KAMPICHLER *et al.* 1998). Nach Untersuchungen von HODGE *et al.* (1998) an Rhizosphärenboden von *Lolium perenne* profitierte die Gruppe der raschwüchsigen Verwerter niedermolekularer C-Verbindungen am stärksten von erhöhtem CO<sub>2</sub>. Auch hier ist die Reaktion oft spezifisch an die Pflanzenart gebunden und zudem von der Predation durch Bodenorganismen abhängig (ZAK *et al.* 2000). Die Autoren fanden in ihrem Überblick über 47 Studien eine im Schnitt 19 %ige Erhöhung der mikrobiellen Biomasse, allerdings mit einem Variationskoeffizienten von 326 %. Dabei ergab sich in 62 % der Studien eine Erhöhung, in 20 % keine Veränderung und in 18 % eine Abnahme.

Zur mikrobiellen Biomasse zählt die **Mykorrhiza-Symbiose**, die in der CO<sub>2</sub>-Forschung weniger beachtet wurde und erst jüngst ins Blickfeld rückt (STADDON & FITTER 1998; FITTER *et al.* 2000; TRESEDER & ALLEN 2000; RILLIG *et al.* 2000). In einem nährstoffreicheren und in einem nährstoffarmen kalifornischen Grasland (*Jasper-Ridge-Station*) stellten RILLIG *et al.* (1999a) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> größere Hyphenlängen der AM-Mykorrhiza fest (nährstoffarmer Standort), sowie eine erhöhte Wurzel-Infektionsrate an beiden Standorten. Zudem legen ihre Ergebnisse nahe, daß generell eine Verschiebung von der bakteriellen hin zur "pilzlichen" Nahrungskette eingetreten sei (Zusatzuntersuchungen an der Bodenmikrofauna). Weiterhin beschreiben RILLIG *et al.* (1999a) einen "trade-off" zwischen Feinwurzeln und Mykorrhiza, je nachdem, welches die günstigere "C-Investition" für die Pflanze am betreffenden Standort darstellte: Im nährstoffarmen Sandstein-Grasland war die AM-Pilzhyphen-Länge größer, die Feinwurzellänge jedoch unverändert. Im nährstoffreicheren Serpentin-Grasland war es umgekehrt: Die Feinwurzellänge war erhöht, die AM-Hyphenlänge hingegen nicht. Die Konzentration eines auf Mykorrhiza zurückgehenden Proteins, des Glomalins, war im o.g. *Jasper Ridge-Experiment* sowie in einer Studie an Eichenbeständen in Gewächshäusern in Südkalifornien signifikant erhöht, was die Stabilisierung und Anzahl von Bodenaggregaten förderte (RILLIG *et al.* 1999b). RILLIG *et al.* (2000) konnten in Neuseeland auf Grasland-Transsekten nahe einer natürlichen CO<sub>2</sub>-Quelle zeigen, daß nach Jahrzehnten der CO<sub>2</sub>-Anreicherung die AM-Kolonisation von Wurzeln, die Glomalin-Konzentration sowie die AM-Hyphenlänge linear und positiv mit der mittleren herrschenden CO<sub>2</sub>-Konzentration korreliert waren. Die Ergebnisse solcher Langzeitstudien sind wesentlich aussagekräftiger als Topfexperimente, da hier der verfügbare Boden von Pflanzenwurzeln und Mykorrhiza erst noch kolonisiert werden muß (was unter erhöhtem CO<sub>2</sub> schneller geschieht, FITTER *et al.* 2000). Untersuchungen mit gleichen Erntezeitpunkten messen somit nur die CO<sub>2</sub>-geförderte Pflanzenwachstumsgeschwindigkeit und die assoziierte Kolonisation des Topfraums durch die Mykorrhiza (STADDON & FITTER 1998). Damit gelten völlig andere Bedingungen als in "reifen" Ökosystemen wie z.B. dem Lindener Grünland. Gerade Langzeitstudien an etablierten Ökosystemen sind bezüglich der Rolle der Mykorrhiza in der C-Speicherung in Ökosystemen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> essentiell (TRESEDER & ALLEN 2000).

**Verschiebungen in der Artenzusammensetzung der Pflanzen** sind bisher aufgrund der Kurzfristigkeit vieler Untersuchungen schwer abzusichern. Sie sind aber wahrscheinlich und in einigen Fällen belegt (Bsp. BAZZAZ 1990; KÖRNER & ARNONE 1992; ARNONE 1996; STÖCKLIN *et al.* 1998). Generell scheinen Arten, die konkurrenzstärker sind, mehr von erhöhtem CO<sub>2</sub> zu profitieren als langsam wachsende Spezialisten (STÖCKLIN *et al.* 1998; FRANCK *et al.* 1997; SMITH *et al.* 2000). Veränderungen in der N-Zirkulation durch **Artenverschiebungen in Ökosystemen** werden nach Ansicht von KEMP *et al.* (1994), HUNGATE *et al.* (1996) und FRANCK *et al.* (1997) vermutlich größer sein als die CO<sub>2</sub>-induzierten physiologischen Veränderungen *innerhalb* einer Art.

### 1.3.2 Langfristige CO<sub>2</sub>-Effekte: Veränderte C- und N-Flüsse in den Ökosystemen

Generell wurde zu Beginn der Erforschung der Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die Pflanzenwelt die Hypothese aufgestellt, die sinkenden N-Konzentrationen im Pflanzengewebe (**steigendes C/N-Verhältnis**) könnten global zu **sich verlangsamenden Streuabbauraten** aufgrund "verminderter" Streuqualität führen und dies wiederum zu einer langfristig erhöhten C-Fixierung im Boden (= *soil C sink*), d.h. einer negativen Rückkopplung (BAZZAZ 1990; FIELD *et al.* 1992; ZAK *et al.* 1993; BALL 1997a). Zahlreiche Experimente zeigen jedoch, daß dies – artspezifisch – nur bisweilen zutrifft (Bsp. VAN GINKEL *et al.* 1996; BALL & DRAKE 1997b; VAN GINKEL *et al.* 2000). Genauso oft gab es auch gar keinen Effekt (HENNING *et al.* 1996; GAHROOEE 1998; HIRSCHHEL *et al.* 1997; JASTROW *et al.* 2000) oder es war sogar das Gegenteil der Fall (KEMP *et al.* 1994; FRANCK *et al.* 1997). Die Streubreite der Ergebnisse ist enorm (COTRUFO *et al.* 1998): Die Autoren ermittelten in ihrer Literaturübersicht über 378 Einzelstudien eine mittlere Zunahme des C/N-Verhältnisses von 14 %. Es muß jedoch erwähnt werden, daß viele Studien relativ wenig freilandnah waren, d.h. die Pflanzen wurden in Töpfen und in Monokultur, bisweilen unter hohen Düngergaben angezogen, grün und lebend (und nicht seneszent) geerntet, pulverisiert und unter einen Boden gemischt, der oft ebenso artifiziell war (gesiebt, lange Zeit im Labor vorinkubiert usw.). Oder aber die CO<sub>2</sub>-Anreicherungsstreu wurde an "heutigen" Standorten (d.h. mit einer Lebensgemeinschaft unter aktuellen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen) vergraben und inkubiert (z.B. COTRUFO & INESON 2000, wobei übrigens die Zersetzung des +CO<sub>2</sub>-Materials trotz geringerer N- und Lignin-Gehalte unverändert blieb). Daher ist fraglich, inwieweit diese Studien wiedergeben, was in einer CO<sub>2</sub>-reicheren Welt in etablierten, reifen Ökosystemen tatsächlich geschehen wird.

Zudem konnte bisher in Langzeit-Experimenten (mehrere Jahre), trotz der geringeren N- und Lignin-Gehalte in den Pflanzengeweben, **nie eine Wachstumsverringerng durch CO<sub>2</sub>-induzierte gestiegene C/N-Verhältnisse** festgestellt werden, selbst *wenn* diese auftraten (Bsp. WARWICK *et al.* 1998; JASTROW *et al.* 2000). Dies veranlaßte

NORBY & COTRUFO (1998) in ihrem Kommentar zu einem Workshop zu diesem Thema 1998 ("Global Change: A Question of Litter Quality") zu folgender Aussage:

*"A long-standing hypothesis has been laid to rest [...] the idea that changes in the chemistry of dead leaves (litter), grown in a high CO<sub>2</sub> environment, mean that its decomposition rate will decline. [...] Although this has been an attractive idea – linking as it does a short-term, physiological response to a long-term response at a larger, ecological scale – various studies have failed to support it."*

In längerfristig angelegten Studien kam es häufig zu den folgenden **Veränderungen der C- und N-pools und –Umsetzungsprozesse** (hier Schwerpunkt Grasländer): Die "leichten" organischen Kohlenstoff-Fractionen (Exudate, Feinwurzeln, leichte partikuläre organische Substanz) scheinen beschleunigt umgesetzt zu werden (Bsp. HUNGATE *et al.* 1997a; JASTROW *et al.* 2000), während die schwereren C-Fractionen zunehmen bzw. sich akkumulieren oder länger leben (Rhizome und Grobwurzeln; schwere partikuläre organische Substanz) (WARWICK *et al.* 1998, 2 Jahre FACE; LOISEAU & SOUSSANA 1999, 2,5 Jahre Folientunnel; JASTROW *et al.* 2000, 8 Jahre OTC; längerlebige Wurzeln, ARNONE *et al.* 2000, 2 Jahre Swiss FACE ). Häufig war die Verfügbarkeit freien Stickstoffs im Boden (*pool*-Größen [NO<sub>3</sub><sup>-</sup>], [NH<sub>4</sub><sup>+</sup>]) niedriger (Bsp. HUNGATE *et al.* 1997b; HAGEDORN *et al.* 2000; HU *et al.* 2001) und auch die Austräge durch *leaching* waren geringer (MATAMALA & DRAKE 1999; HAGEDORN *et al.* 2000). Ursachen waren den genannten Autoren zufolge die Immobilisierung durch mikrobielle Biomasse bzw. C/N-veränderte organische Substanz, sowie eine insgesamt verstärkte N-Festlegung in der zunehmenden unter- und oberirdischen Phytomasse. ZAK *et al.* (2000) berichten in ihrem Literaturüberblick von einer im Mittel um 93 % gesteigerten mikrobiellen N-Immobilisierung (24 Studien, Variationskoeffizient 231 %), von denen allerdings nur die Hälfte der Studien wirklich eine Steigerung zeigte, 42 % eine Abnahme und 8 % keine Veränderung. Die Netto-N-Mineralisation (oft gleichgesetzt mit dem pflanzlichen N-Entzug) war aber ebenfalls in der Mehrzahl der Studien erhöht (im Mittel um 44 %, ZAK *et al.* 2000). Zusammengenommen läßt dies entweder eine Erhöhung der Brutto-N-Mineralisation vermuten (nach ZAK *et al.* 2000 war diese unverändert, wobei nur 10 Studien verfügbar waren), oder eine N-Verknappung bzw. stärkere N-Konkurrenz zwischen Pflanzen und Mikroben, oder aber einen erhöhten N-Eintrag (N<sub>2</sub>-Fixierung). In der längsten der zitierten Studien (8 Jahre, OTC, *tallgrass prairie*, JASTROW *et al.* 2000 und WILLIAMS *et al.* 2000) erhöhte sich die in den obersten 15 cm des Bodens gebundene C- und N-Gesamtmenge signifikant, was WILLIAMS *et al.* (2000) schließen läßt, die mikrobielle Zersetzung (Brutto-N-Mineralisation) müsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sogar *größer* gewesen sein. Theoretisch könnte aber auch der N-Eintrag über verschiedene Formen der N<sub>2</sub>-Fixierung zugenommen haben.

In diesem Kontext sei eine Anmerkung zu dem kürzlich erschienenen Artikel von HU *et al.* (2001) gestattet: Der Titel lautet '*Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO<sub>2</sub>*', aber im wesentlichen wird darin von einer Verschiebung der C–N – Partitionierung zwischen Pflanzen und mikrobieller Biomasse im Boden berichtet. Hierbei erwiesen sich die Pflanzen als konkurrenzstärker in der

Akquisition von N, wie dies auch WANG & BAKKEN (1997a) und WANG & BAKKEN (1997b) zeigten, und wie wir dies (indirekt) im Vorversuch zeigen konnten (Verringerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen durch Erhöhung der Schnitffrequenz, KAMMANN *et al.* 1998 in Anhang 1). Eine tatsächlich verringerte *Zersetzungsrate* wurde aber bei HU *et al.* (2001) nicht gemessen. Als Beleg diente die Beziehung zwischen *in-situ* gemessener Bodenatmung (unverändert, bei vermutet größerem Wurzelatmungsanteil) und im Labor gemessener mikrobieller Respiration von wurzelfreiem Boden (erhöht, nicht C- und H<sub>2</sub>O-limitiert). Die Autoren selbst erwähnen die Möglichkeit einer Verschiebung in der mikrobiellen Population zugunsten von Mykorrhiza bzw. einer pilzbasierten Lebensgemeinschaft (die ein weiteres C/N-Verhältnis besitzt als die bakterielle, PAUL & CLARK 1996). Diese hatte auch tatsächlich im untersuchten Grasland zugenommen (RILLIG *et al.* 1999a, b; vgl. Abschnitt Mykorrhiza, 1.3.1). Daher können die Ergebnisse von HU *et al.* (2001) meiner Ansicht nach *nicht* als späte Bestätigung der Hypothese von den verringerten Abbauraten durch "verschlechterte" Streuqualität gewertet werden.

### 1.4 Die Auswirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flüsse

#### 1.4.1 Die CO<sub>2</sub>-Wirkung auf die N<sub>2</sub>O-Flüsse

HUNGATE *et al.* (1997b) stellten in einer *open-top*-Kammer-Studie in einjährigem kalifornischen Grasland bei N<sub>2</sub>O- und NO-Flußmessungen von 9 Tagen Dauer fest, daß die N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> unverändert blieben, während die NO-Emissionen zurückgingen. Die Autoren machen die verstärkte mikrobielle N-Immobilisierung infolge erhöhter C-Rhizodeposition hierfür verantwortlich und postulieren, steigendes CO<sub>2</sub> ließe global eher eine negative Rückkopplung auf die N-Spuren gasflüsse erwarten. In einer Gewächshaus-Studie zur potentiellen Denitrifikations-Enzymaktivität (DEA; Weizen in Nährlösungskultur) fanden SMART *et al.* (1997) eine starke Erhöhung der potentiellen DEA, vor allem bei hohen Nitratgaben. Bei Nährlösungskultur dürfte (was in gewachsenem, C-reichen Boden nicht der Fall ist), C<sub>org</sub> der limitierende Faktor gewesen sein. Daher ist das Ergebnis von SMART *et al.* (1997) nicht ohne weiteres auf Freilandbedingungen (C-reiche Böden) extrapolierbar. INESON *et al.* (1998) fanden im Schweizer FACE-Experiment mit Intensivgrünland nach einer N-Düngung während 9-tägiger N<sub>2</sub>O- (und CH<sub>4</sub>-)Flußmessungen eine Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen um 27 % unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. Nach der Düngung dürfte N nicht der begrenzende Faktor für die Nitrifikation und vor allem für die Denitrifikation gewesen sein, so daß der erhöhte C-Input in den Boden von den Autoren als Ursache für die Erhöhung angesehen wird (keine Zusatzmessungen). ARNONE & BOHLEN (1998) stellten während zweier Meßzeitpunkte (Oktober & November) an Bodenmonolithen aus dem Schweizer FACE-Experiment fest, daß sich die N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> signifikant verdoppelt hatten. Die Autoren führen dies auf eine leicht gestiegene Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zurück und postulieren eine positive Rückkopplung von erhöhtem

CO<sub>2</sub> auf die N<sub>2</sub>O-Emissionen. AMBUS & ROBERTSON (1999) konnten an Pappel-Mikrokosmen, die zwei Vegetationsperioden lang erhöhtem CO<sub>2</sub> ausgesetzt worden waren, zu drei Meßzeitpunkten N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flußmessungen sowie Zusatzversuche zur CH<sub>4</sub>-Oxidation und Denitrifikations-Enzym-Aktivität durchführen. Hier ergaben sowohl die N<sub>2</sub>O-Flußmessungen als auch die Denitrifikations-Enzym-Aktivitäts-Messungen (DEA) kein klares Bild; beide waren unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sowohl höher als auch geringer. In einer vierjährigen Studie zum *N cycling* an zwei Modell-Waldökosystemen (zwei Bodentypen, "saurer Lehm" und "kalkhaltiger Sand"), angezogen in Lysimetern in *open-top*-Kammern, stellten HAGEDORN *et al.* (2000) im vierten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung (370 vs. 570 ppm CO<sub>2</sub>) eine deutliche Verringerung von Nitrat-Auswaschung (= *leaching*) und pflanzenverfügbarem N (Austauscherharze im Boden) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fest. Die von den Bäumen aufgenommene Netto-N-Menge blieb unverändert, was HAGEDORN *et al.* (2000) mit verstärkter N-Immobilisierung im Boden erklären. Die Autoren stellten dennoch keine signifikante Verringerung der insgesamt relativ geringen N<sub>2</sub>O-Emissionen fest.

#### 1.4.2 Die CO<sub>2</sub>-Wirkung auf die CH<sub>4</sub>-Flüsse

DACEY *et al.* (1994) konnten nach 7 Jahren der CO<sub>2</sub>-Anreicherung mit *open-top*-Kammern in einer Salzmarsch (Chesapeake Bay, USA) in 4-tägigen CH<sub>4</sub>-Flußmessungen zeigen, daß die **CH<sub>4</sub>-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>** um etwa 80 % gesteigert waren. HUTCHIN *et al.* (1995) erzielten das gleiche Ergebnis an Moorkernen (temperate Klimazone) in *open-top*-Kammern durch 4 Messungen während der Vegetationsperiode; sie fanden eine etwa 100 %ige Erhöhung der CH<sub>4</sub>-Emissionen. MEGONIGAL & SCHLESINGER (1997) konnten die gleiche stimulierende Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die CH<sub>4</sub>-Emissionen (um 136 % erhöht) aus einem Wasserpflanzen-Ökosystem im Gewächshaus zeigen. Auch ZISKA *et al.* (1998) fanden bei CH<sub>4</sub>-Emissionen aus tropischen Reisfeldern (12 Flußmessungen im Freiland) den emissionssteigernden Effekt einer CO<sub>2</sub>-Erhöhung (*open-top*-Kammern). Der von allen Autoren postulierte Hauptwirkungsmechanismus der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ist die gesteigerte pflanzliche Abgabe leicht zersetzbarer Kohlenstoffverbindungen in den Boden (Exudate, Wurzelturnover und -wachstum, vgl. 1.2.1). In einem Gewächshaus-Experiment mit Moorkernen unter verdoppelten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen stellten SAARNIO *et al.* (1998) fest, daß die potentielle CH<sub>4</sub>-Produktion sich unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zwar verdoppelte, der Netto-Efflux aus den Moorkernen sich aber nur leicht erhöhte, und auch nur bei hohen Temperaturen von 17 bis 20 °C. In einem weiteren, 6-monatigem Gewächshausexperiment mit Moorkernen bei natürlichem Temperaturverlauf bestätigte sich diese Größenordnung einer CH<sub>4</sub>-Emissionssteigerung von 10 bis 20 % (SAARNIO & SILVOLA 1999). Die gleiche Arbeitsgruppe (SAARNIO *et al.* 2000) ermittelte in der einzigen mir bekannten **Langzeituntersuchung** bzw. Langzeit-Spurengasflußmessung

unter erhöhtem CO<sub>2</sub> (Einsatz von *mini-FACE*-Anlagen, Meßperiode zwei Jahre) einen etwa 15 bis 20 %igen Anstieg der CH<sub>4</sub>-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> aus einem mineralisch beeinflussten, oligotrophen, borealen Niedermoorstandort in Finnland.

Ein Gegenbeispiel, eine signifikante Verringerung der CH<sub>4</sub>-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, wird von SCHROPE *et al.* (1999) berichtet: Hier wurden Reispflanzen in Stahltrögen, gefüllt mit Sandboden (92,4 % Sand), in Gewächshaus-Tunneln unter erhöhtem und normalem CO<sub>2</sub> angezogen. Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> waren die CH<sub>4</sub>-Emissionen drastisch, d.h. 10 bis 45 mal geringer als unter aktuellem CO<sub>2</sub>. Als wahrscheinlichste Ursache hierfür nehmen die Autoren eine verbesserte O<sub>2</sub>-Durchlüftung des Bodens (d.h. eine effektivere Methanoxidation) aufgrund des unter erhöhtem CO<sub>2</sub> deutlich vergrößerten Wurzelsystems der Pflanzen an. Der grobporige, nahezu reine Sandboden war arm an organischem Kohlenstoff, so daß dessen O<sub>2</sub>-Bedarf, verglichen mit C-reichen Sumpf- und Moorböden, gering gewesen sein muß, vermuten die Autoren.

Alles in allem kann **eine positive Rückkopplung des CO<sub>2</sub>-Anstiegs auf die CH<sub>4</sub>-Emissionen** aus Sumpf-, Moor-, Reisböden oder vergleichbaren Ökosystemen (ausreichender organischer C-Gehalt sowie Anaerobiose) als relativ gesichert angesehen werden. Dabei scheint der Temperatur eine große Bedeutung zuzukommen: Unter subtropischen und temperaten Klimabedingungen (s.o.) war die Reaktion auf erhöhtes CO<sub>2</sub> in der Regel am stärksten, unter borealen Temperaturbedingungen konnte das zusätzliche C-Substrat offenbar schlechter genutzt werden (SAARNIO *et al.* 2000).

Hinsichtlich des Prozesses der **Methanoxidation unter erhöhtem CO<sub>2</sub>** sind die Befunde sehr viel spärlicher, und es fehlen stichhaltige Erklärungsansätze:

So fanden INESON *et al.* (1998) im bereits erwähnten Schweizer FACE-Experiment (Intensivgrünland, nach Düngergabe von ca. 120 kgN ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) während der 9 Tage ihrer N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flußmessungen, daß die CH<sub>4</sub>-Oxidation um ca. 2/3 gegenüber den Kontrollflächen reduziert waren. Die Autoren geben hierzu keine Erklärungsmöglichkeiten an. AMBUS & ROBERTSON (1999) stellten bei Messungen an den unter erhöhtem CO<sub>2</sub> angezogenen Pappel-Mikrokosmen (3 Meßzeitpunkte) eine im Mittel um 22 % reduzierte CH<sub>4</sub>-Oxidation fest, was die Autoren auf eine leicht angestiegene Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zurückführen. Die CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten waren in dieser Studie sehr unterschiedlich und ergaben nur im Mittel eine 22 %ige Reduktion.

### 1.5 Die Hypothesenbildung: Spurengasflüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>

Die Schemata in Abb. 1.5-A und 1.5-B geben vereinfacht den in den vorangehenden Abschnitten geschilderten Kenntnisstand wieder. Die Vorversuchsergebnisse der Untersuchungszeit August 1996 bis Oktober 1997 werden im Anhang 1 bis 4 in dieser Arbeit vorgestellt (vgl. Material & Methoden, Kap. 2). Die Vorversuchsmessungen (Spurengas-Flußmessungen, Entwicklung und Einsatz der Bodenluftsonden-Technik und

weitere Zusatzversuche) dienten der Charakterisierung des Lindener Grünlands im Hinblick auf das zentrale Thema dieser Arbeit, das Gießener FACE-Experiment. Die Vorversuchsergebnisse wurden in drei Veröffentlichungen (Anhang 1 bis 3) und einer deutschen Kurzbeschreibung von zentralen Befunden sowie unveröffentlichten Ergebnissen (Anhang 4) und in KAMMANN *et al.* (1997), MÜLLER *et al.* (1997) und KAMMANN *et al.* (2000b) zusammengefaßt und gingen in die Hypothesenbildung mit ein. Die hypothesenrelevanten Vorversuchsergebnisse lauten wie folgt:

Für die N<sub>2</sub>O-Flüsse im Lindener Grünland galt:

- Pflanzen sind unter N-limitierenden Bedingungen in der Lage, den Mikroben durch Wurzelkonkurrenz N zu entziehen, was sich in der Verringerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen durch Erhöhung der Schnitffrequenz bemerkbar machte.
- Frost-Tau-Perioden können einen entscheidenden Einfluß auf die Jahresbilanz besitzen. Unter geeigneten Denitrifikationsbedingungen konnte selbst der gefrorene Boden beträchtliche N<sub>2</sub>O-Mengen emittieren. Dabei wurde durch den Frost teilweise freigesetzt bzw. mikrobiell verfügbar, was auch immer als Input (C, N) während der Vegetationsperiode im Boden fixiert bzw. immobilisiert wurde.
- Der Hauptanteil der N<sub>2</sub>O-Emissionen stammte aus Denitrifikation: Höhere Bodenfeuchte bedingte größere N<sub>2</sub>O-Flüsse, sowohl in der Jahresbilanz (Vergleich der beiden mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngten Parzellen) als auch Ereignisbezogen im Jahresgang (hohe Bodenluft-N<sub>2</sub>O-Konzentrationen im regenreichen Herbst 1998).
- Ausgangsbedingung für hohe N<sub>2</sub>O-Emissionen war stets die vorhandene N bzw. vor allem die Nitrat-Verfügbarkeit (im Jahresgang: nach Düngung, oder während der Frost-Tau-Periode ohne pflanzliche Wurzelkonkurrenz). Alles was hierauf Einfluß nahm (N-Nachlieferung über Mineralisierungsprozesse, Konkurrenzstärke der Pflanzen um N usw.), besaß das Potential, die N<sub>2</sub>O-Emissionsstärke zu verändern. Dabei können auch geringfügige Veränderungen in der mittleren N<sub>2</sub>O-Emissionsrate in der Summe (Jahresbilanz) einen relativ großen Effekt haben.

Für die CH<sub>4</sub>-Flüsse im Lindener Grünland galt:

- Die CH<sub>4</sub>-Oxidation im Lindener Grünland erwies sich gegenüber jeglicher N-Düngermenge als unempfindlich. Die typische und häufig in anderen Untersuchungen gefundene Ammonium-Inhibierung trat nicht ein. Veränderungen im *N cycling* sollten daher keinen großen Einfluß auf die Methanoxidation im Lindener Grünland haben.
- Die Korrelation zwischen täglichen Bodenfeuchtwerten und CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten war in der Vorversuchsperiode relativ schlecht; hohe Bodenfeuchte schien die Methanoxidation weniger stark zu hemmen als sehr geringe Bodenfeuchtwerte während einer Dürreperiode. Eine leichte Erhöhung in der Bodenfeuchte sollte daher geringe Auswirkungen auf die Methanoxidation selbst haben.



Durch die CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Lindener Grünland sollten kurz- oder mittelfristig folgende Veränderungen in den N<sub>2</sub>O-Flüssen eintreten:

**1. Während der Vegetationsperiode werden die N<sub>2</sub>O-Emissionen zurückgehen.**

Im N-limitierten Grünland sollte dieser Rückgang erfolgen, weil: **a)** zumindest kurzfristig eine verstärkte N-Immobilisierung durch wachsende mikrobielle Biomasse in Boden und Rhizosphäre stattfinden könnte; **b)** der N-Bedarf eines insgesamt wachsenden Pflanzenbestandes gesteigert sein sollte und **c)** weil eventuell zusätzlich eine N-Immobilisierung durch (Wurzel-)Streu mit gestiegenem C/N-Verhältnis eintreten könnte. Vor allem langfristig (> 3 Jahre) sollte dies aufgrund der im Vorversuch festgestellten wachsenden Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen mit zunehmendem Wurzelsystem um mineralischen Stickstoff im Boden eintreten.

**2. Nach einer Düngung sollten die N<sub>2</sub>O-Emissionen ansteigen.**

Nach der Düngerapplikation sollte die NH<sub>4</sub><sup>+</sup>- und NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Verfügbarkeit vorübergehend nicht limitierend sein, so daß der erhöhte C-Input, evtl. in Kombination mit gesteigerter Bodenatmung (O<sub>2</sub>-Verbrauch) und erhöhter Bodenfeuchte, v.a. auf die N<sub>2</sub>O-Emissionen aus Denitrifikation fördernd wirken sollte (INESON *et al.* 1998).

**3. Bei Wiederbefeuchtung des Bodens nach Trockenperioden sollten die N<sub>2</sub>O-Emissionen größer sein.**

Wenn nach Trockenheit der Boden wiedervernäßt wird, stirbt ein Teil der mikrobiellen Biomasse ab (DAVIDSON 1992; VAN GESTEL *et al.* 1993). Somit stehen den "Überlebenden" kurzfristig erhöhte Mengen an N und C zur Verfügung. Wenn unter erhöhtem CO<sub>2</sub> die mikrobielle Biomasse sowie deren N-Immobilisierung zunimmt, könnte die C- und N-Verfügbarkeit durch Niederschlag am Ende einer Trockenperiode gesteigert sein, und damit die N<sub>2</sub>O-Emissionen – es sei denn, die CO<sub>2</sub>-Wirkung auf den Wasserhaushalt (Erhöhung der Bodenfeuchte, weniger dramatische Trockenperiode) verhindert dies.

**4. In Übergangsphasen mit geringer N-Wurzelkonkurrenz (Bsp. Herbst) könnten die N<sub>2</sub>O-Emissionen moderat erhöht sein.**

Sollte tatsächlich eine Steigerung der Bodenfeuchte eintreten, könnte dies in denitrifikationsförderlichen Situationen (nach einzelnen hohen Niederschlagsereignissen) zu verstärkter Denitrifikation führen (wie bei ARNONE & BOHLEN 1998). Voraussetzung ist jedoch eine wenigstens minimale Nitratverfügbarkeit, d.h. es darf keine allzu große Wurzelkonkurrenz um N geben (Herbst).

**5. Während eines ausgeprägten Frost-Tau-Zyklus im Winter könnten sehr viel höhere N<sub>2</sub>O-Emissionen auftreten.**

Wenn durch Einfrieren (und/oder Wiederauftauen) ein Teil des mikrobiell und in Pflanzenwurzeln immobilisierten C und N wieder verfügbar wird, könnte dies sehr hohe N<sub>2</sub>O-Emissionspeaks bewirken. Die Häufigkeit, Dauer und Strenge solcher

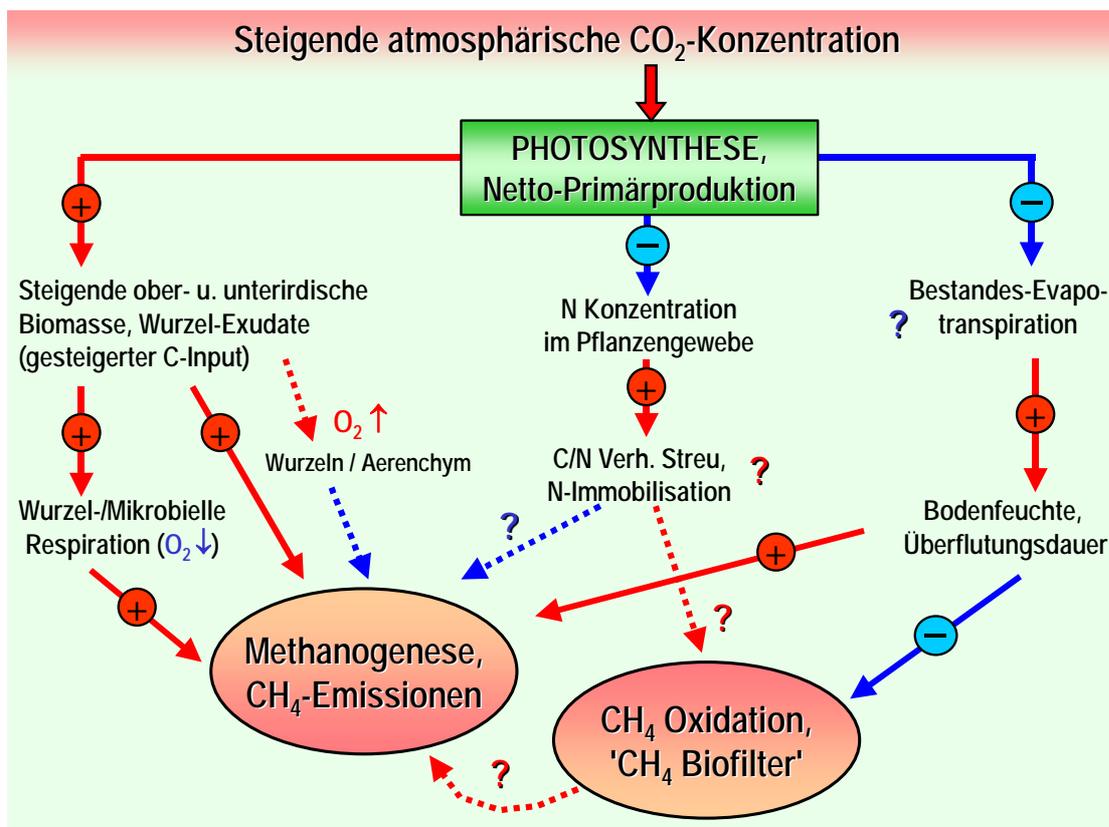
Frostperioden sollte daher eine große Auswirkung auf die N<sub>2</sub>O-Jahresbilanz unter erhöhtem CO<sub>2</sub> haben.

**6. Generell werden die feuchtesten CO<sub>2</sub>-Ringe die höchsten N<sub>2</sub>O-Emissionen aufweisen.**

Dies sollte sowohl innerhalb der Behandlung mit erhöhtem CO<sub>2</sub> als auch innerhalb der Kontrollbehandlung gelten. In Phasen höherer N<sub>2</sub>O-Emissionen war stets die Denitrifikation der dominierende Prozeß, wie die Vorversuchsperiode zeigte. Hier wies die feuchteste mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngte Parzelle (2.4) in der Jahresbilanz fast doppelt so hohe N<sub>2</sub>O-Emissionen auf wie die trockene, gleichstark gedüngte Parzelle 2.5. (Der Ring E1 liegt nur wenige Meter von dieser Parzelle entfernt.)

Im Jahresverlauf mit verschiedenen Witterungssituationen und -Kombinationen könnte die **Jahresbilanz** unter erhöhtem CO<sub>2</sub> von Jahr zu Jahr verschieden ausfallen. Aufgrund der oben genannten Vorstellungen zur Reaktion auf erhöhtes CO<sub>2</sub> ist daher nur mit einer experimentellen Überprüfung festzustellen, in welche Richtung sich die Jahres-Emissionsbilanz von N<sub>2</sub>O unter erhöhtem CO<sub>2</sub> verschieben wird.

1.5.2 CH<sub>4</sub>-Flüsse im Lindener Grünland unter erhöhtem CO<sub>2</sub>



**Abbildung 4.3-B:** Mögliche Mechanismen der Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die CH<sub>4</sub>-Flüsse zwischen Boden und Atmosphäre (Methanogenese, Methanoxidation), die sowohl positiv (Methan-Emissionen) als auch negativ (Methanoxidation) sein können. Rote Pfeile: Zunahme, Erhöhung, Steigerung; Blaue Pfeile: Abnahme, Verringerung, Rückgang; Fragezeichen und/oder gepunktete Linien symbolisieren uneinheitliche bzw. Spezies- oder Situationsabhängige Befunde in ihrer häufigsten "Richtung".

Zur Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die Methan-Flüsse können für ein feuchtes Dauergrünland die folgenden Hypothesen formuliert werden:

**1. Bei Überstauung bzw. sehr hohen Grundwasserständen sollten höhere CH<sub>4</sub>-Emissionen auftreten bzw. die Frequenz des Auftretens könnte steigen.**

Wie oben geschildert, erfährt die Methanogenese durch erhöhtes CO<sub>2</sub> eine Förderung über drei Mechanismen (MEGONIGAL & SCHLESINGER 1997): **a)** den erhöhten Input leicht abbaubaren Kohlenstoffs, **b)** einen erhöhten O<sub>2</sub>-Verbrauch durch steigende Bodenatmung, sowie (evtl.) **c)** steigende Bodenfeuchte bzw. ausgedehnte Vernässungsphasen durch verringerte Evapotranspirationsraten.

Im Lindener Grünland treten Perioden der vollständigen, andauernden Überflutung (eines Teils) des Geländes (möglich: Ringpaar 3) nur sehr selten auf. Methan-Emissionen geringen Ausmaßes konnten jedoch in der Vorversuchsphase gemessen werden. Daher sind zwei Szenarien denkbar: Eine kräftige, Methanogenese-induzierende Überflutung könnte v.a. in den CO<sub>2</sub>-Anreicherungsringen zu erhöhten CH<sub>4</sub>-Emissionen führen, was u.U. die gesamte "positive" Jahresbilanz der CO<sub>2</sub>-Ringfläche als CH<sub>4</sub>-Senke zunichte macht. Wahrscheinlicher ist aber eine Zunahme in der Frequenz des Auftretens von CH<sub>4</sub>-Emissionsereignissen.

**2. Die Methanoxidation könnte durch einen steigenden Bodenwassergehalt langfristig sinken.**

Ausgehend von der herrschenden Vorstellung einer Diffusionsbehinderung des Substrats CH<sub>4</sub> sowie des O<sub>2</sub> durch höhere Bodenwassergehalte, ist dies generell der wahrscheinlichste Rückkopplungsmechanismus von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die Methanoxidation. (Es ist zudem der *einzig*e bisher in der Literatur zu findende Erklärungs-Ansatz, AMBUS & ROBERTSON 1999.)

**3. Bei verringerter Methanoxidation müßte die Wahrscheinlichkeit (Frequenz) von Methanemissions-Ereignissen zunehmen.**

Wie im Vorversuchsteil gezeigt, stellten die Methanoxidierer eine sehr effektive Senke für aus der Tiefe aufsteigendes Methan dar. Sollte die Stärke dieser Senke abnehmen, könnte ebenfalls die Häufigkeit von CH<sub>4</sub>-Emissionsereignissen steigen, was die Jahresbilanz einer Fläche als "Senke" negativ beeinflussen würde.

**4. Veränderungen im Stickstoffumsatz dürften keine (fördernde) Wirkung auf die Methanoxidation haben.**

Dies wäre denkbar in einem Ökosystem, in dem die Methanotrophen-Populationen auf Ammonium-Düngung mit Inhibierung reagieren. Wenn durch erhöhtes CO<sub>2</sub> die NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Immobilisierung im Boden anstiege, wäre theoretisch ein fördernder Einfluß auf die CH<sub>4</sub>-Oxidierer-Populationen denkbar. Da im Lindener Grünland aber keinerlei N-Inhibierung auftrat, sollte es hier auch keine Förderung geben.

**5. In der Summe ist langfristig gesehen eher eine Verringerung des Methanflusses in den Boden zu erwarten.**

Aus den o.g. Veränderungsmöglichkeiten ist eher eine Verringerung der Methan-Senkenstärke des untersuchten Grünlands wahrscheinlich als eine Steigerung. Es kommt nach den obigen Hypothesen aber weitgehend auf die Häufigkeit des Auftretens von besonders "nassen" Perioden in der Jahresbilanz an, sowie auf die Stärke des Anstiegs der Bodenfeuchte (*falls* diese tatsächlich zunimmt).

**Wie die abgeleiteten Hypothesen zeigen**, kann die Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flüsse sowohl positiv als auch negativ sein, je nachdem, welche Faktorenkonstellationen einschließlich Wettergeschehen innerhalb des Jahresverlaufs vorliegen. Daher ist es fast unmöglich, aus kurzfristigen, oft wenig freilandnahen Experimenten Implikationen für unsere zukünftige CO<sub>2</sub>-reichere Welt abzuleiten. Nötig sind vielmehr langfristig angelegte Validierungs-Experimente unter möglichst freilandnahen Bedingungen, die sich über mehrere Jahre erstrecken, um **a)** eine oder besser mehrere vollständige Jahrsbilanz(en) zu erhalten, **b)** um die Wirkung unterschiedlicher Wetter-"Muster" auf die Jahresbilanz beobachten zu können, und **c)** um anfängliche Akklimatisierungs-Reaktionen, die nach einiger Zeit abflachen, nicht für echte CO<sub>2</sub>-Trends zu halten - oder umgekehrt, um erst nach einiger Zeit auftretende Effekte durch z.B. Populationsverschiebungen auch als solche erkennen zu können.