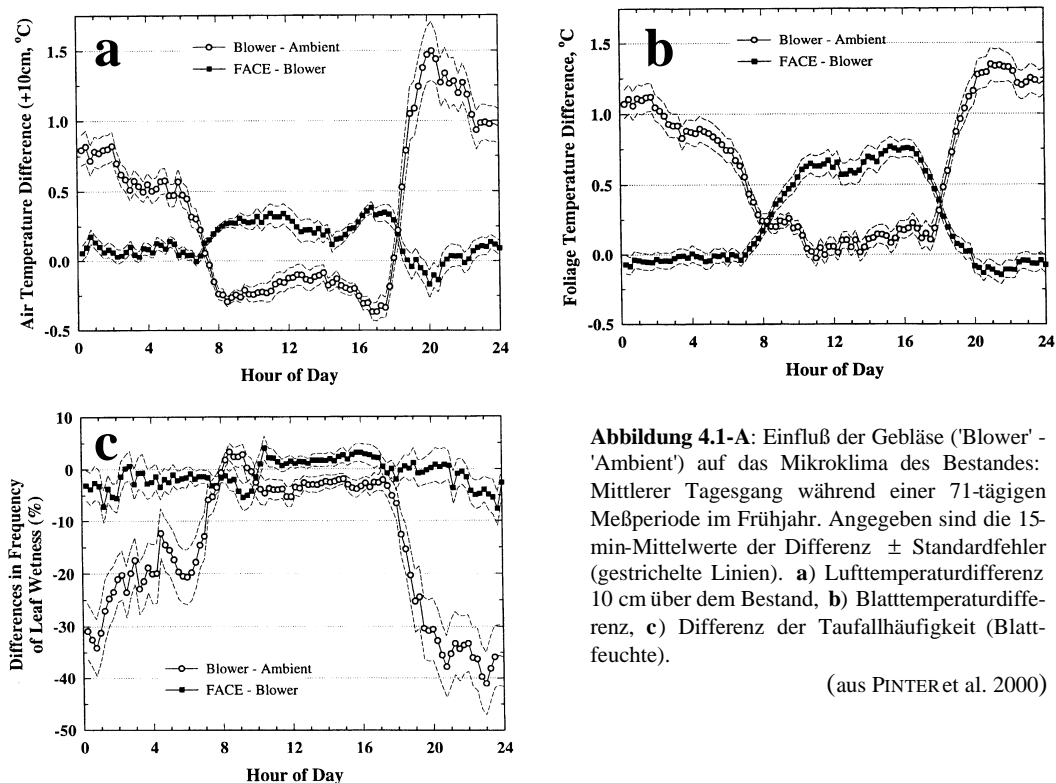


## 4 Diskussion

### 4.1 Die CO<sub>2</sub>-Anreicherungs-Technik

In jüngster Zeit haben PINTER *et al.* (2000) eine Studie über den Effekt von Gebläsen auf das Mikroklima eines untersuchten Weizenbestandes vorgelegt. Dabei verglichen die Autoren zweierlei Behandlungen: Den 24-h-Gebläseeinsatz mit und ohne CO<sub>2</sub>-Anreicherung ('FACE' vs. 'Blower'), sowie den Unterschied zwischen einem 24-h-Gebläseeinsatz ohne CO<sub>2</sub>-Anreicherung und Ring-Attrappen ohne jegliches Gebläse ('Blower' vs. 'Ambient', Abb. 4.1-A), wie sie auch im Lindener Grünland verwendet werden. Wie die aus PINTER *et al.* (2000) kopierten Abbildungen zeigen, hatte der nächtliche Betrieb von Gebläsen einen starken Einfluß auf das Mikroklima:



**Abbildung 4.1-A:** Einfluß der Gebläse ('Blower' - 'Ambient') auf das Mikroklima des Bestandes: Mittlerer Tagesgang während einer 71-tägigen Meßperiode im Frühjahr. Angegeben sind die 15-min-Mittelwerte der Differenz  $\pm$  Standardfehler (gestrichelte Linien). **a)** Lufttemperaturdifferenz 10 cm über dem Bestand, **b)** Blattemperaturdifferenz, **c)** Differenz der Taufallhäufigkeit (Blattfeuchte).

(aus PINTER *et al.* 2000)

Luft- und Blattemperaturen waren nachts auf den Flächen, in denen Gebläse liefen, im Schnitt um 0,6 bis 1 °C höher als ohne Gebläseeinsatz. Zudem waren die Häufigkeit und Dauer von Taufall (d.h. die Benetzungsdauer der Blätter) mit den Gebläsen nachts im Schnitt um 30 % reduziert. Während der Tageslichtstunden hingegen, in denen in der Regel eine wesentlich stärkere Turbulenz in der bodennahen Atmosphäre herrscht als nachts (häufig stabil geschichtete Atmosphäre), waren die Unterschiede mit und ohne Gebläse ausgesprochen gering. Da an dem von PRIOR *et al.* (1997), GARCIA *et al.* (1998) oder PINTER *et al.* (2000) beschriebenen FACE-Standort einige Zeit lang FACE-Plots

mit der 24-h-Anreicherung zusammen mit Attrappen als Kontrollplots benutzt worden waren, konnten Ergebnisse wie z.B. eine erhöhte Überlebensrate junger Maispflanzen bei Frost dem nächtlich durch das FACE-Gebläse veränderten Mikroklima zugeschrieben werden und nicht etwa einem CO<sub>2</sub>-Effekt (PINTER *et al.* 2000).

Die Autoren führen als denkbaren Grund, um nachts überhaupt die CO<sub>2</sub>-Anreicherung laufen zu lassen, eine mögliche Inhibierung der Respiration der grünen Biomasse durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen an (vgl. DRAKE *et al.* 1999). Wie aber PINTER *et al.* (2000) selbst erwähnen, und wie auch wir dies messen konnten (Abb. 2.4-D), sind die CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nachts häufig ohnehin viel höher als sie durch CO<sub>2</sub>-Anreicherung sein würden. Somit ist davon auszugehen, daß das hier verwendete Anreicherungsprotokoll (laufende FACE-Gebläse ab 2 h nach Sonnenaufgang bis 2 h vor Sonnenuntergang, nicht "blasende" Kontrollen) das günstigste ist, um eine zielgerichtete CO<sub>2</sub>-Erhöhung bei minimalen mikroklimatischen "Fehlern" (und bei größtmöglicher Kosten-Nutzen-Effizienz) zu erreichen.

## 4.2 Die oberirdische Biomasse

### 4.2.1 Erträge vor und nach Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung

Vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Lindener Grünland waren zu keinem einzelnen Erntezeitpunkt die mittleren Biomasse-Erträge der CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen (E-Flächen) signifikant höher als die der Kontrollflächen (A-Flächen); umgekehrt war dies jedoch in den Jahren 1994 und 1997 der Fall (A > E, jeweils September-Ernte). Im Jahresertrag bestand vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung niemals ein signifikanter Unterschied zwischen den ausgewählten E- und A-Flächen, allerdings waren die A-Erträge in jedem Jahr geringfügig höher als die E-Erträge: Über die 5 Jahre der "Vorlaufperiode" von 1993 bis 1997 betrug die Differenz im Mittel 3,3 %. Mit Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Mai/Juni 1998 kehrte sich dieses Verhältnis zum ersten Male um, und die E-Flächen wiesen 1998 einen (nicht-signifikant) um 1,2 % höheren Jahresertrag auf. Erst nach 1½ Jahren der CO<sub>2</sub>-Anreicherung war der E-Zuwachs signifikant größer (September-Ernte 1999). Er blieb es auch in den folgenden beiden Ernten des Jahres 2000, so daß das dritte Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung erstmalig eine hochsignifikant größere Erntebiomasse der E-Flächen – unabhängig vom Bodenfeuchte-Level – erbrachte. Dieser Zuwachs gegenüber den Kontrollflächen betrug nahezu 10 %, bei einem CO<sub>2</sub>-Anreicherungslevel von nur 20 % gegenüber dem aktuellen CO<sub>2</sub>-Gehalt der Atmosphäre. Der Trend eines kontinuierlichen Zuwachses der EBiomasse vergleichen mit dem zugehörigen A-Ertrag erstreckte sich auf alle drei Ringpaare gleichermaßen, wenn auch der Entwicklungsverlauf in den drei Ringpaaren nicht absolut identisch war. Einzige Ausnahme von einem konstanten Zuwachs unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung stellte Ringpaar 1 dar; hier war in beiden Ringen, E1 und A1, der Biomasseertrag bei der ersten Ernte 1999 ungewöhnlich niedrig (wofür es keine

Erklärung gab). Die zweifaktorielle ANOVA wies für beide Ernten 2000 (sowie für den Gesamtertrag) einen signifikanten CO<sub>2</sub>-Effekt aus, ohne Interaktion mit der Lage auf dem Versuchsfeld (d.h. dem Bodenfeuchtegradienten).

Generell berichten auch andere Untersuchungen von einer Erhöhung des oberirdischen Biomassezuwachses einer Pflanzengemeinschaft unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. So fanden z.B. OWENSBY *et al.* (1999) in der 8-jährigen Hochgras-Prärie-Studie in Jahren mit relativ geringen Niederschlägen signifikante Biomassezuwächse, zum ersten Male bereits 1989, dem Jahr, in dem die OTC-Studie begonnen wurde. Die Biomasse-Erträge lagen in der Hochgras-Prärie mit bis zu 1000 g m<sup>-2</sup> in ertragreichen Jahren (Peakbiomasse, OWENSBY *et al.* 1999) in der gleichen Größenordnung wie die des Lindener Grünlands.

Im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung war im kalifornischen anuellen Sandstein-Grasland die oberirdische Biomasse ebenfalls deutlich größer unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, während im nährstoffarmen Serpentin-Grasland oberirdisch nur sehr geringe Zuwächse zu verzeichnen waren – größer waren hier die unterirdischen Zuwächse (HUNGATE *et al.* 1997a). Die Autoren geben die oberirdische Biomasse in g Kohlenstoff an; multipliziert man diese Angabe mit einem Faktor von 2 (grob geschätzt: 50 % C-Anteil an der Trockensubstanz), lagen die Sandstein-Grasland-Erträge bei etwa 200 und 300 g m<sup>-2</sup> unter aktuellem und erhöhtem CO<sub>2</sub>, und die des Serpentin-Graslands in beiden CO<sub>2</sub>-Behandlungen unter 100 g m<sup>-2</sup>. Beide CO<sub>2</sub>-Behandlungen mit dem gleichen Faktor zu multiplizieren stellt eher eine konservative Abschätzung bezüglich des CO<sub>2</sub>-Effekts dar, da der Anteil C-haltiger nicht-struktureller Kohlenhydrate (TNC, *total non-structural carbohydrates*) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> i.d.R. ansteigt (vgl. 1.3.1). Die Erträge (bzw. hier Peakbiomasse, da es sich nicht um Wirtschaftsgrünland handelte), waren also in diesem Ökosystem 5- bis 10-mal geringer als im Lindener Grünland.

ARP *et al.* (1993) und DRAKE *et al.* (1996) berichten von deutlich erhöhter oberirdischer Biomasse bzw. pro Grundfläche gesteigerter Netto-Ökosystem-Produktion und Sproßanzahlen in der Salzmarsch, was nach Angaben der Autoren einen höheren LAI bedeutete. Den CO<sub>2</sub>-Flußmessungen von DRAKE *et al.* (1996) zufolge war die Netto-Ökosystem-Produktion (NEP) in den Jahren 1993 und 1994 (d.h. nach 6 bzw. 7 Jahren der CO<sub>2</sub>-Anreicherung) um 59 % und 50 % erhöht (vgl. hierzu Fußnote 3 in 4.3).

HEBEISEN *et al.* (1997) fanden in einer drei Jahre andauernden FACE-Studie im Intensivgrünland in der Schweiz vor allem in den ersten beiden Jahren eine deutlich erhöhte Biomasse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>: Die N<sub>2</sub>-fixierende Art *Trifolium repens* (in Monokultur) zeigte in den ersten beiden Jahren einen Zuwachs um etwa 20 %, unabhängig von Dünge- und Schnittbehandlung. Im dritten Jahr betrug die CO<sub>2</sub>-Antwort für diese Art jedoch nur noch 11 %; *Lolium perenne*-Monokulturen zeigten geringere Zuwächse von im Schnitt 7 % in den drei Versuchsjahren (HEBEISEN *et al.* 1997). In der gleiche FACE-Anlage exponierten WARWICK *et al.* (1998) angesäte Soden (*turves*) aus 7 verschiedenen Kalkgrasland-Arten (2 davon N<sub>2</sub>-fixierend). Diese Modell-Ökosysteme zeigten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> in den letzten beiden Ernten des Experiments (6 Ernten über 2 Jahre) eine um 36 % signifikant größere oberirdische Biomasse.

In stärker nährstofflimitierten Ökosystemen wurden dagegen häufig keine oberirdischen Biomassezuwächse festgestellt (Bsp. KÖRNER & ARNONE 1992 in einem artifiziiellen tropischen Ökosystem; SCHÄPPI 1996 in silikatischen alpinen *Carex curvula*-Rasen). Dabei sind, sofern diese mit erfaßt wurden, die unterirdischen Zuwächse prozentual i.d.R. höher als die oberirdischen (Bsp. HUNGATE *et al.* 1997a; WARWICK *et al.* 1998; WILLIAMS *et al.* 2000).

Die in dieser Untersuchung festgestellte verzögerte Ausprägung des oberirdischen Biomassezuwachses (erst nach 1,5 Jahren bei Betrachtung der Einzelernten, bzw. in der dritten Vegetationsperiode bei Betrachtung des Gesamtertrags) wurde ansonsten nur in Studien gefunden, in denen sich ein (Modell-)Ökosystem wie z.B. Kalkgrasland erst etablieren mußte (Bsp. WARWICK *et al.* 1998: 7 ausgewählte Arten angesät; STÖCKLIN *et al.* 1998: Grasland-Monolithen ins Gewächshaus gebracht und unter feuchteren als Feldbedingungen kultiviert). Nährstoffreichere, "gewachsene" bzw. reife Ökosysteme, die einer *ad-hoc* Verdoppelung der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ausgesetzt wurden, zeigten den oberirdischen Zuwachs normalerweise sofort (Bsp. ARP *et al.* 1993; ROSS *et al.* 1996; HEBEISEN *et al.* 1997; OWENSBY *et al.* 1999). Dabei war die CO<sub>2</sub>-Förderung in der ersten Vegetationsperiode oft sogar am stärksten ausgeprägt und im zweiten oder dritten Jahr geringer (Bsp. LIN *et al.* 2001, Modell-Waldökosystem; MEIER & FUHRER 1997, Grasland-Mikrokosmen; HEBEISEN *et al.* 1997, Intensivgrünland im Swiss FACE). Dies führt zu der Frage, ob es sich im Lindener Grünland um eine echte stetige Entwicklung hin zu der positiven Biomasseantwort handelte, wie die Betrachtung der Entwicklung der einzelnen Ringpaare nahe legt; Oder vielleicht doch eher um eine "glückliche Kombination der klimatischen Umstände", vergleichbar den Untersuchungen in der Hochgrasprairie, die nur in niederschlagsarmen Jahren CO<sub>2</sub>-induzierte Zuwächse zeigte (OWENSBY *et al.* 1999).

Es wäre möglich, daß die positive Reaktion der oberirdischen Biomasse im September 1999 durch einen etwas verminderten Wasserverbrauch gefördert worden sein könnte, wie dies in zumindest zeitweilig wasserlimitierten Grasland-Ökosystemen schon häufiger gezeigt werden konnte (OWENSBY *et al.* 1993; BREMER *et al.* 1996; KNAPP *et al.* 1996; OWENSBY *et al.* 1997; FIELD *et al.* 1997; VOLK *et al.* 2000). Die Bodenfeuchte ging tatsächlich im Spätsommer 1999 auf den CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen weniger stark zurück als auf den A-Flächen, verglichen mit dem Vorjahreszeitraum 1998. Ein zusätzliches Indiz könnte der im Spätsommer 1999 etwas höhere LAI auf den E-Flächen gewesen sein; es hatte zudem den Anschein, daß sich auf den E-Flächen die Spreiten einiger Gräser wie *Festuca* nicht so stark (gegen Wasserverlust) einrollten (eigene Beobachtung). Im Jahr 2000 wiederum könnten die ungewöhnlich hohen Frühjahrstemperaturen fördernd gewirkt haben: DAHLMAN (1993) beschreibt in seinem Überblick über zahlreiche CO<sub>2</sub>-Studien, daß bei steigenden Temperaturen der fördernde Effekt von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die Biomassenerträge zunimmt. Der Spätsommer 2000 hingegen war feuchter als im Durchschnitt und nicht ungewöhnlich warm – hier läßt sich bei besten Willen keine "CO<sub>2</sub>-Spezialsituation" beschreiben, ohne die möglicherweise keine Förderung der oberirdischen Biomasse eingetreten wäre. Diese Ausführun-

gen zeigen, daß es sich um eine langsame, aber stetige Verschiebung in der Ökosystem-Antwort nach Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung gehandelt haben muß. Die Biomasse-Reaktion auf die moderate Freiland-CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Lindener Grünland nahm einen völlig anderen Verlauf, als sie üblicherweise bei einer *ad-hoc* Verdoppelung der CO<sub>2</sub>-Konzentration beschrieben wird (starke Antwort im ersten Jahr mit Abschwächung in den Folgejahren, s.o.). Es stellt sich daher gerade bei einer üblichen Verdoppelung der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen bei Untersuchungen in Vielartensystemen die Frage, wie aussagekräftig die in den ersten Jahren gewonnenen Erkenntnisse sind, und inwieweit sie sich extrapolieren lassen.

Wie bereits angesprochen, konnte in anderen Untersuchungen der Biomassezuwachs häufig mit einer Erhöhung des Bodenwassergehalts unter erhöhtem CO<sub>2</sub> in Verbindung gebracht werden. So berichten beispielsweise OWENSBY *et al.* (1999) in einem Überblick über 8 Jahre ihres OTC-Experiments (*tallgrass prairie*), daß vor allem in eher trockenen Jahren aufgrund des verbesserten Wasserhaushalts signifikante Biomassezuwächse erzielt wurden; wenn es "feucht genug" war, gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den CO<sub>2</sub>-Behandlungen im N-limitierten Ökosystem Hochgras-Prärie. Auch VOLK *et al.* (2000) konnten die CO<sub>2</sub>-gesteigerten Erträge ihrer unterschiedlich bewässerten Kalkgrasland-Modellökosysteme vor allem auf den verbesserten Wasserhaushalt zurückführen. Im Lindener FACE-Experiment hingegen konnte mit den TDR-Sensor-Messungen kein entsprechender langfristiger Trend im Bodenwassergehalt detektiert werden. Zudem waren die einzelnen Trends in den verschiedenen Ringpaaren nicht einheitlich. Die in allen Ringpaaren gleich gerichteten Trends in der Bodentemperatur, eine Abnahme der E verglichen mit der A-Temperatur in 10 und 20 cm Tiefe, könnte auf einen leichten Anstieg der Bodenfeuchte in diesen Tiefen hindeuten. Da dieser Trend in allen drei Ringpaaren in den obersten 5 cm des Bodens wesentlich schwächer ausgeprägt bzw. nicht existent war, könnten die Bodenfeuchte-Änderungen unterhalb von 5 bis 10 cm eingetreten sein – was durch die TDR-Sensoren, die über die obersten 15 cm integrierend messen, möglicherweise nicht erfaßt werden konnte.

Aber selbst wenn es tatsächlich eine Zunahme der Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> in größerer Tiefe gegeben haben sollte – es ist fraglich, ob diese Änderung groß genug war, um die beobachteten Biomasse-Zuwächse auslösen zu können. Das untersuchte Ökosystem ist als Feuchtgrünland weniger stark durch die Wasserversorgung limitiert als z.B. das 8 Jahre unter erhöhtem CO<sub>2</sub> untersuchte Prärie-Ökosystem (OWENSBY *et al.* 1993; OWENSBY *et al.* 1999), in dem v.a. in trockenen Jahren eine relativ deutliche Erhöhung der Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> eintrat. Auch das alpine Grasland auf Kalkboden (VOLK *et al.* 2000) ist schlecht mit dem tiefgründigen, tonhaltigen Lindener Grünland vergleichbar. Zudem erfolgte der Zuwachs im Spätsommer 2000, bei im Vergleich zu den Vorjahren ungewöhnlich hoher Bodenfeuchte, die zudem auf den E- und A-Flächen nahezu identisch war. Daher kann ein möglicher CO<sub>2</sub>-Effekt auf die WUE des untersuchten Grünlands nicht allein für die Ertragssteigerungen verantwortlich gewesen sein.

Im untersuchten Grünland bedeutet die im FACE-Experiment verwendete N-Düngung von  $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  eine suboptimale N-Versorgung im Hinblick auf den Ertrag, der bei einer Düngerapplikation von etwa  $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  sein Optimum erreicht (GRÜNHAGE *et al.* 1996). Einer der häufigsten Befunde unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  ist eine Verbesserung der Nährstoff- (v.a. Stickstoff-)Effizienz: Mit weniger N kann mehr Biomasse aufgebaut werden (Bsp. FANGMEIER *et al.* 1997; NIKLAUS *et al.* 1998a; Literatur im *review* von KÖRNER 2000; vgl. 1.3.1). Es ist wahrscheinlich, daß diese häufig beobachtete Verschiebung im C/N-Verhältnis unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  auch im Lindener Grünland eingetreten ist, und die Biomasse-Zuwächse somit mit einer erhöhten NUE gekoppelt waren. Kürzlich konnten HU *et al.* (2001) zeigen, daß Pflanzen unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  sehr effektiv um verfügbaren Stickstoff konkurrieren können. In dieser und auch anderen längerfristigen Studien blieb die gesamte in der pflanzlichen Biomasse gebundene N-Menge bei gleichzeitigem Biomasse-Zuwachs (unter- und oberirdisch; JASTROW *et al.* 2000) unverändert. Die derzeit im Institut für Pflanzenökologie laufenden C-N-Analysen des gesamten geernteten Pflanzenmaterials des Gießen-FACE sowie evtl. Isotopen-Analysen ( $^{13}\text{C}$ ) sollen diese Fragen beantworten.

Die prozentuale Erhöhung des Biomassezuwachses war mit 10 % (im dritten Jahr) erstaunlich hoch bei vergleichsweise geringer  $\text{CO}_2$ -Anreicherung. In einem Überblick über Grasland- $\text{CO}_2$ -Studien an intakten Vegetationsdecken (*grassland swards*) geben MOONEY *et al.* (1999) eine durchschnittliche Steigerung von 16 % (Spielraum: -20 % bis +85 %,  $n = 28^1$ ) an, bei der "üblichen" Verdoppelung der aktuellen oder präindustriellen  $\text{CO}_2$ -Konzentration. Werden die gedüngten Grasländer ausgenommen, beträgt der mittlere Biomassezuwachs nur 10 % (KÖRNER 2000). Wenn in Betracht gezogen wird, daß vor Beginn des  $\text{CO}_2$ -Experiments im Lindener Grünland die Kontrollflächen tendenziell den größeren Ertrag aufwiesen (in den 5 Jahren vor Beginn im Mittel um 3,3 %), dann überrascht die Höhe der Antwort der oberirdischen Netto-Ökosystem-Primärproduktion bei der vergleichsweise geringen  $\text{CO}_2$ -Erhöhung von 20 %. Da die  $\text{CO}_2$ -Antwort der unterirdischen Biomasse i.d.R. eher höher ist als die der oberirdischen (vgl. 1.3.1), wird der gesamte prozentuale Netto-Ökosystem-Produktionszuwachs sehr wahrscheinlich noch größer gewesen sein.

Dies läßt die Spekulation zu, daß wir es auf Ökosystem-Ebene möglicherweise schon in den nächsten 50 bis 150 Jahren (bei entsprechenden atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen) mit einer  $\text{CO}_2$ -Sättigung der Netto-Ökosystem-Produktions-Antwort zu tun haben könnten, wie dies OVERDIECK & FORSTREUTER (1991) an Klee-Gesellschaften zeigen konnten. Mit anderen Worten, in einer Welt, in der die  $\text{CO}_2$ -Konzentration immer weiter ansteigt, wären die Ökosysteme immer weniger in der Lage, diesen Anstieg abzufangen, indem sie ihn mit einer Steigerung der NEP und der C-Festlegung im Boden beantworten (und dies nicht nur, weil immer mehr Ökosysteme, die dazu in der Lage sein könnten, zerstört oder in ihrer Funktion beeinträchtigt werden, vgl.

---

<sup>1</sup> Obige Angaben: Gemittelt über untersuchte Systeme und Untersuchungsjahre; zugrunde lagen insgesamt 9 Studien. Bei  $n = 9$ : mittlere Steigerung 14 % (MOONEY *et al.* 1999).

KÖRNER 2000). Möglicherweise befinden wir uns bereits heute im Bereich der stärksten NEP-Antwort auf die derzeitigen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, oder wir werden uns in den nächsten 20 bis 30 Jahren in diesem Bereich befinden (wie er im Gießener FACE-Experiment simuliert wird). Näherer Aufschluß ist hier über weitere FACE- oder OTC-Experimente in natürlichen oder naturnahen Graslandsystemen mit ebenfalls moderaten CO<sub>2</sub>-Erhöhungen zu erwarten, die in den letzten Jahren weltweit angelaufen sind (vgl. Übersicht bei HEINZ 2000). Wenn sich diese Vermutung jedoch bewahrheiten sollte, dann wäre die C-Speicherung des "missing carbon" in vielen Modellen des globalen Kohlenstoffkreislaufs zu hoch angesetzt (vgl. KÖRNER 2000). Der real zu erwartende CO<sub>2</sub>-Konzentrationsanstieg in der Atmosphäre verlief dann möglicherweise sehr bald schon schneller als bislang angenommen.

#### 4.2.2 Die Entwicklung der funktionellen Gruppen

In der Zusammensetzung der oberirdischen Biomasse aus den funktionellen Gruppen Gräser, Kräuter und Leguminosen trat in den 4 Jahren, in denen bei der Ernte zwischen den funktionellen Gruppen differenziert wurde (1997 bis 2000), keine eindeutige, signifikante Änderung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> ein. Der Anteil der Gräser betrug stets etwa 80 %, der Anteil der Kräuter (einschließlich Leguminosen) in etwa 20 %. Über das gesamte Versuchsgelände gesehen nahm der Kräuteranteil von 1997 bis 2000 leicht zu, und zwar auf den Flächen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> etwas rascher als auf den Kontrollflächen. Im Jahr 1997 war der Unterschied im Kräuterertrag noch signifikant (A > E), im Jahr 2000 nicht mehr. Die leichte Zunahme der Kräuterbiomasse in beiden CO<sub>2</sub>-Behandlungen könnte auf eine "Aushagerung" der Flächen zurückzuführen sein, da diese bis einschließlich 1995 noch mit 80 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngt worden waren. Wie von GIANNAKI (1999) und JANZE (1996) beschrieben, steigt im Lindener Grünland mit abnehmender Düngung generell der Kräuteranteil. Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> war es aber v.a. die größere Gräsermasse (mit einem 80 %igen Anteil am Gesamtertrag), dem der insgesamt signifikante Biomassezuwachs unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zu verdanken war. Da auch der Kräuteranteil einen Zuwachs unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zeigte, hat sich das Verhältnis zwischen Gräsern und Kräutern bisher durch die CO<sub>2</sub>-Anreicherung nicht signifikant verschoben.

LÜSCHER *et al.* (1998) untersuchten in einem 3 Jahre dauernden FACE-Experiment (Swiss FACE) *Lolium-perenne*-Vegetationsdecken, in die 11 verschiedene andere Grünlandarten eingesetzt worden waren (mit *Lolium perenne* insgesamt 7 Grasarten, 3 krautige Arten und 2 Leguminosen). Das Grünland wurde 3 mal pro Jahr geschnitten, mit 140 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngt und war gut mit K und P versorgt. Den schwächsten Zuwachs unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zeigten die Gräser, eine mittlere CO<sub>2</sub>-Antwort die Kräuter, und die Leguminosen wiesen bei der guten P-Versorgung (wie häufig festgestellt, vgl. 1.3.1) die stärkste CO<sub>2</sub>-Antwort auf (LÜSCHER *et al.* 1998). Die Autoren berichten weiterhin, daß die Zuwächse bei den Kräutern unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung

fortdauerten, während bei den Leguminosen im ersten Jahr ein großer Zuwachs erzielt wurde, der im zweiten Jahr geringer ausfiel. (Interessanterweise fanden die Autoren bei diesem *in-situ*-Experiment keine genotypischen Unterschiede innerhalb der verschiedenen Arten in ihrer Antwort auf erhöhtes CO<sub>2</sub>.) LÜSCHER *et al.* (1998) stellten in der CO<sub>2</sub>-Reaktion auch kaum einen Unterschied zwischen den einzelnen Arten fest, vielmehr reagierten die funktionellen Gruppen Gräser, Kräuter und Leguminosen (wie sie auch im Gießen-FACE-Experiment differenziert werden) unterschiedlich. Die Autoren nehmen an, daß die schwächere Antwort der Nicht-N<sub>2</sub>-fixierenden Arten (Gräser und Kräuter) durch eine *sink*-Limitation für den zusätzlich gewonnenen Kohlenstoff bedingt sein könnte (Akkumulation von TNC in den Blättern von *Lolium perenne*, vgl. HEBEISEN *et al.* 1997). Sie beschreiben die Gräser und Kräuter ihres Versuchs als N-limitiert und daher weniger in der Lage, den zusätzlich fixierten Kohlenstoff (für *sinks*) zu nutzen. Wurde mehr gedüngt, fiel die CO<sub>2</sub>-Antwort der Gräser und Kräuter wesentlich stärker aus (HEBEISEN *et al.* 1997). Eine N-Limitierung trifft auf die nur mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngten Fläche des Lindener Grünlands auf jeden Fall zu (vgl. GRÜNHAGE *et al.* 1996), so daß auch hier eine *sink*-Limitation eingetreten sein könnte. Das im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung angestiegene Blattflächengewicht (Hartlaubigkeit) könnte möglicherweise auf die Akkumulation von TNC zurückzuführen sein (siehe 4.2.3). Daher wäre es möglich, daß die Entwicklung zugunsten der Kräuter im Lindener Grünland nach 3 Jahren der CO<sub>2</sub>-Anreicherung aufgrund der stärkeren N-Limitierung (und natürlich aufgrund der geringeren CO<sub>2</sub>-Anreicherungshöhe) nicht so deutlich ausfiel wie im Swiss FACE-Experiment von LÜSCHER *et al.* 1998). In einem *review* über den aktuellen Wissensstand der CO<sub>2</sub>-Forschung merkt KÖRNER 2000) an: "*It is possibly one of the greatest frustrations of researchers in recent years that no reliable functional groups with respect to CO<sub>2</sub> responsiveness could be identified. Even among quite-obvious groups such as C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species, legumes and non-legumes, or evergreen and deciduous species, trends are inconsistent and surprises likely.*" Wahrscheinlich zeigen sich nur deswegen gewisse Parallelen zwischen der Swiss FACE-Studie und der im Lindener Grünland, weil die Arten und deren Ökophysiologie sehr ähnlich (und zum Teil identisch) sind. Generell ist die CO<sub>2</sub>-Reaktion, wie es an verschiedensten Ökosystemen und untersuchten Parametern immer wieder gezeigt werden konnte, sehr stark artabhängig (Bsp. HUNGATE *et al.* 1996 und FRANCK *et al.* 1997 im kalifornischen Grasland; KEMP *et al.* 1994 in der Hochgras-Prärie; SMITH *et al.* 2000 in einem Wüstenökosystem). Möglicherweise muß die Betrachtung eher dahin gehen, nach den limitierenden Faktoren in einem Ökosystem zu suchen und die Pflanzen nach ihrer Art, mit diesen Faktoren umzugehen, zu gruppieren. So benutzten in der oben geschilderten Swiss FACE-Studie LÜSCHER *et al.* (1998) den Parameter "*sink*-Limitierung", um ihre Gruppierung in Gräser, Kräuter und Leguminosen zu beschreiben (die von den Autoren verwendeten Kräuter besaßen alle ausgeprägte Rhizome). Es bleibt abzuwarten, ob die Kräuter im Lindener Grünland einen weiteren, eventuell deutlicheren Zuwachs unter erhöhtem CO<sub>2</sub> erfahren werden.



Möglicherweise sollte zusätzlich zwischen Arten mit und ohne starke Speicherorgane oder anderen C-Senken (z.B. starke Mycorrhizierung) unterschieden werden.

Bezüglich des Leguminosenanteils war im Mittel keine Förderung dieser N<sub>2</sub>-fixierenden Arten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> festzustellen. In den einzelnen Ringpaaren existierte keinerlei gleichgerichteter Trend zugunsten oder zuungunsten der Leguminosen unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung. Generell war der Leguminosenanteil in allen CO<sub>2</sub>-Ringen stets sehr gering und lag in der Regel unter 1 %. Eine Ausnahme stellte der Ring A2 dar, auf dem der Leguminosenanteil bis 2000 zunahm und schließlich 2,5 % erreichte. Durch A2 zeigten die Kontrollflächen im Mittel einen Zuwachs der Leguminosen-Biomasse von 1997 bis 2000. Die übrigen 5 Ringe behielten ihren prozentualen (und auch absoluten) Leguminosenanteil in etwa bei, so daß für die CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen keine Zuwächse resultierten. In zahlreichen Studien (v.a. im Rahmen des Swiss FACE-Experiments) wurden N<sub>2</sub>-fixierende Arten des Kalkgraslands oder Klee-Grasgemische des Intensivgrünlands untersucht (Bsp. ZANETTI *et al.* 1996; HEBEISEN *et al.* 1997; STÖCKLIN *et al.* 1998; HARTWIG *et al.* 2000). Wenn nicht Phosphor, sondern Stickstoff das Pflanzen- bzw. Leguminosenwachstum limitierte, besaßen die N<sub>2</sub>-Fixierer einen Konkurrenzvorteil gegenüber den nicht-fixierenden Arten (vgl. 1.3). Allerdings war der Leguminosenanteil in allen diesen Untersuchungen wesentlich höher als im Lindener Grünland. Wahrscheinlich ist er im Gießen-FACE-Experiment schlicht zu gering, als das sich (selbst bei CO<sub>2</sub>-Förderung) einzelne Leguminosen-Individuen im etablierten, dicht geschlossenen Bestand innerhalb einer so kurzen Zeit hätten durchsetzen und Zuwächse zeigen können. Die Zunahme auf A2 könnte bedeuten, daß die Leguminosen eine kritische Masse bzw. Dichte erreichen müssen, bevor sie sich stärker auszubreiten beginnen. Möglicherweise wurde dieser kritische Punkt im Ring A2 zufällig rascher erreicht als in den anderen Ringen. Im Zuge der wahrscheinlich stattfindenden leichten Aushagerung der Flächen sollten die Leguminosenanteile, wie auch die der übrigen Kräuter, ganz allmählich zunehmen. Insgesamt können noch keine eindeutigen Aussagen zur Förderung einzelner funktioneller Gruppen durch erhöhtes CO<sub>2</sub> im Gießener FACE-Experiment getroffen werden.

#### 4.2.3 Blattflächenindex (LAI) und Blattflächengewicht

In der Blattfläche (*leaf area index*, LAI), bezogen auf die Grundfläche, ergaben sich keine Zuwächse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>; dies galt für alle drei Ringpaare. Bisweilen besaß kurz vor einer Ernte ein E-Ring einen geringfügig höheren LAI, bei der nächsten Ernte war es dann unter Umständen der A-Ring. Hier bestand kein klarer CO<sub>2</sub>-Trend seit Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung. Gemittelt waren die gemessenen LAI-Werte (E versus A) fast identisch, mit Ausnahme des Spätsommers 1999, als alle drei E-Flächen einen geringfügig höheren LAI aufwiesen als die zugehörigen A-Flächen (vgl. weiter unten). Die maximal erreichten LAI-Werte waren verhältnismäßig hoch, verglichen z.B. mit

dem ebenfalls relativ produktiven Hochgras-Prärie-Ökosystem (OWENSBY *et al.* 1999). So wurde im Lindener Grünland in den einzelnen Ringen kurz vor der ersten Ernte häufig ein LAI von 7 gemessen. Generell existiert ein optimaler LAI für die Beziehung zwischen der Produktionsleistung eines Bestandes und der Höhe des LAI-Werts. Wenn sich die Blätter zu stark gegenseitig beschatten, erbringt dies keine zusätzlichen Erträge mehr. LARCHER (1994) gibt diesen Punkt für Grasbestände mit einem LAI von 8 bis 10 an. Im Lindener Grünland begann aber der Bestand ab einem LAI von 7 in der Regel umzukippen und an der Basis zu faulen, d.h. bis zu einem LAI von 7 erfolgten im Lindener Grünland noch Zuwächse im Bestand, wie die sehr gute Korrelation zwischen Erntebiomassen und LAI-Werten (kurz vor den Ernten) zeigte. Da also auch ohne CO<sub>2</sub>-Applikation bereits die größtmöglichen LAI-Werte erreicht wurden, wäre eine Steigerung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auch nicht zu erwarten gewesen.

Wenn in anderen Studien Zuwächse des LAI festgestellt wurden, so handelte es sich häufig um Einzelpflanzen-Untersuchungen (z.B. Literaturüberblick von PRITCHARD *et al.* 1999; NORBY 1987, an N<sub>2</sub>-fixierenden Baumsämlingen) oder Untersuchungen an natürlichen, nicht-geschlossenen Beständen (Bsp. SMITH *et al.* 2000, Wüstenökosystem, oder FIELD *et al.* 1997, kalifornisches einjähriges Sandsteingrasland). In den beiden letztgenannten Untersuchungen wurden nur Angaben zur oberirdischen Biomasse gemacht; diese zeigte aber sehr große Zuwächse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, d.h. deutlich erhöhte LAI-Werte (nach Angaben der Autoren). Oder aber es wurden Systeme untersucht, in denen sich ein geschlossener Bestand erst noch etablieren mußte (Bsp. VOLK *et al.* 2000, zwei in Containern gepflanzte Kalkgrasland-Gräser). Solche offenen Systeme oder Topfexperimente lassen einen seitlichen Lichteinfall zu (und damit auch das Wachstum in diese Richtung), was in einem geschlossenen Bestand nicht gegeben ist. KÖRNER (1996) stellte in einem *review* fest, daß häufig fälschlicherweise die Annahme getroffen würde, der LAI würde unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auch in geschlossenen, etablierten Beständen zunehmen. Der Autor zieht aus einem Literaturüberblick den Schluß, daß gerade in geschlossenen Beständen (oder unter Versuchsbedingungen, bei denen schließlich ein konstanter LAI erreicht wird) der LAI durch erhöhtes CO<sub>2</sub> keine Förderung erfährt oder sogar leicht abnimmt. (In Waldökosystemen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> wurde sogar eine deutliche Reduktion des LAI nachgewiesen, z.B. in Italien in einem *Quercus ilex*-Wald nahe einer CO<sub>2</sub>-Quelle, KÖRNER 2000). Der Autor beschreibt dieses Phänomen in seinem *review* als eine allometrische Anpassung der Kohlenstoffpartitionierung an erhöhtes CO<sub>2</sub> bei Bäumen, und fand dies auch in eigenen Untersuchungen (KÖRNER 2000).

In anderen Studien an geschlossenen, etablierten Graslandbeständen wurden in der Tat oft keine oder nur geringe LAI-Zuwächse gefunden (Bsp. OECHEL *et al.* 1991 in einem Tundra-Ökosystem; NIKLAUS *et al.* 1998b in Kalkgrasland; SCHÄPPI & KÖRNER 1995 in alpinem Grasland; ARNONE & KÖRNER 1995 und KÖRNER & ARNONE 1992 an tropischen Modell-Ökosystemen; BREMER *et al.* 1996 in der Hochgras-Prärie).

Es gibt jedoch aus der Hochgras-Prärie auch gegenteilige Befunde: Über die gesamte Dauer CO<sub>2</sub>-Anreicherungs-Experiments in diesem Ökosystem von 8 Jahren war der LAI zum Zeitpunkt größter stehender Biomasse v.a. in den trockeneren Jahren signifikant größer unter erhöhtem CO<sub>2</sub> (OWENSBY *et al.* 1999). Dabei wurde aber nur zu einem Zeitpunkt (unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung) ein LAI-Wert von 6 erreicht, wie er im Lindener Grünland kurz vor der ersten Ernte typisch ist. Ansonsten bewegte sich der LAI in der Hochgrasprärie zwischen 3 und 5 zum Zeitpunkt der größten stehenden Biomasse (OWENSBY *et al.* 1999, Werte aus Graphik abgelesen).

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den im Lindener Grünland gemessenen LAI-Werten, sind folgende Schlüsse möglich: Erstens, daß bislang eventuell im Lindener Grünland noch keine Klimabedingungen aufgetreten sind, unter denen der LAI unter erhöhtem CO<sub>2</sub> signifikante Zuwächse hätte zeigen können, da der maximale LAI ohnehin schon erreicht war, d.h. Zuwächse könnten allenfalls vor der zweiten Ernte auftreten (d.h. wenn der LAI weit unter 7 liegt). Im September 1999 deutete sich so eine Situation erstmalig an, als kurz vor der zweiten Ernte alle E-Ringe geringfügig höhere LAI-Werte aufwiesen als die zugehörigen A-Ringe. Dies könnte jedoch auch darauf zurückzuführen gewesen sein, daß die Spreiten von Gräsern in den A-Ringen z.T. stärker eingerollt waren (v.a. in A1 und A3, eigene Beobachtungen). Der etwas höhere LAI wäre dann ohne das Wassersättigungsdefizit nicht wirklich größer gewesen. Die höheren Biomassewerte im September 1999 sind hier ein mögliches Gegenargument; diese könnten aber auch schlicht auf einen höheren TNC-Gehalt zurückzuführen gewesen sein (vgl. weiter unten). Die zweite Folgerung aus dem Vergleich der Ergebnisse aus der Hochgras-Prärie von OWENSBY *et al.* (1999) und dem Lindener Grünland könnte sein, daß Zuwächse im LAI unter erhöhtem CO<sub>2</sub> möglicherweise nur dann auftreten, wenn der LAI eines Ökosystem-Bestandes unterhalb des optimalen Werts (Beziehung zwischen Lichtinterzeption und Biomasseproduktion) liegt, weil der LAI-Zuwachs durch andere Faktoren begrenzt wird (im Fall der Hochgras-Prärie durch die Bodenwasserverhältnisse, die sich unter erhöhtem CO<sub>2</sub> verbesserten). Im Lindener Grünland war eher Stickstoff und nicht Wasser der limitierende Faktor, wie der nicht-erkennbare CO<sub>2</sub>-Einfluß auf den Bodenwassergehalt unterstreicht.

Über die drei Jahre der CO<sub>2</sub>-Anreicherung (1998 bis 2000) stieg das Blattflächengewicht unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sowohl auf den A wie auch auf den E-Flächen an – höchstwahrscheinlich als langfristige Folge der verringerten Düngungsintensität nach 1995 (vgl. 4.2.2). Während aber die Hartlaubigkeit auf den A-Flächen von 1999 auf 2000 weniger stark zunahm als von 1998 auf 1999, hielt der Trend bei den E-Flächen an, so daß die Biomasse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> im Jahr 2000 ein deutlich größeres Blattflächengewicht aufwies. Da die oberirdischen Biomassezuwächse in der dritten Vegetationsperiode unter erhöhtem CO<sub>2</sub> im Lindener Grünland nicht von einem LAI-Zuwachs begleitet wurden, stieg das Blattflächengewicht in diesem Jahr um 7,7 bzw. 8,3 % in der ersten und zweiten Ernte über das der Kontrollflächen an.

Ein größeres Blattflächengewicht wurde auch in zahlreichen anderen Studien an Pflanzen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gefunden, selbst wenn keinerlei Nährstofflimitierung herrschte: So fanden beispielsweise ROUMET *et al.* (1996) bei Anzucht von 11 mediterranen Grasarten (in hydroponischen nährstoffreichen Medien) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> eine im Mittel 8,1 % verringerte spezifische Blattfläche (Fläche pro Gewicht, m<sup>2</sup> kg<sup>-1</sup>), d.h. ein gesteigertes Blattflächengewicht. Die Steigerung lag bei dieser Studie in der gleichen Größenordnung wie die im Lindner Grünland im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung. Ebenso nahm bei *Quercus ilex*-Sämlingen (die aus Samen von Bäumen aus CO<sub>2</sub>-Quellennähe unter erhöhtem CO<sub>2</sub> angezogen worden waren) die Hartlaubigkeit zu – unabhängig von der N-Versorgung der Sämlinge (TOGNETTI & JOHNSON 1999). In einem Literaturüberblick und eigenen Studien berichten LUO *et al.* (1998) von einem generell höheren Blattflächengewicht unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. Dies ist fast immer hauptsächlich auf einen gestiegenen Gehalt an nicht-strukturellen Kohlenhydraten (TNC, *total non-structural carbohydrates*) in den Blättern zurückzuführen (z.B. bei ROUMET *et al.* 1996). Fast immer, wenn der TNC-Gehalt gemessen wurde, waren die Werte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> deutlich größer (Bsp. Untersuchung von POORTER *et al.* 1997 an 27 verschiedenen Wildpflanzen- und Kulturarten; SILD *et al.* 1999 bei Weizen). SCHÄPPI & KÖRNER (1997) wiesen in einer Langzeit-*Open-top*-Kammer-Studie an zwei von vier Arten des alpinen Graslands unter erhöhtem CO<sub>2</sub> um 32 % und 56 % gesteigerte TNC-Konzentrationen nach; die Akkumulation war, ebenso wie die oben beschriebene Steigerung des Blattflächengewichts, unabhängig von der N-Düngung.

Da das gesteigerte Blattflächengewicht im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Gießen-FACE nicht auf eine vergrößerte Blattfläche, sondern auf eine höhere Erntebiomasse zurückzuführen war, war wahrscheinlich ein höherer TNC-Gehalt die Ursache. Dies sollte sich durch Analyse des zur Verfügung stehenden getrockneten Pflanzenmaterials aus den Ernten vor und nach Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung nachträglich überprüfen lassen.

### 4.3 Die Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub>

Sehr viel häufiger als die Bestandesatmung von intakten Grasland-Ökosystemen, die nur in wenigen Fällen und dann auch nur während der Vegetationsperiode gemessen wurde (Bsp. DRAKE *et al.* 1996; STOCKER *et al.* 1997), wurde in verschiedenen CO<sub>2</sub>-Studien die Bodenatmung gemessen. Diese war fast immer deutlich erhöht unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung (Überblick bei ZAK *et al.* 2000; vgl. 1.3.1). Im Gießener FACE-Experiment wurde ab dem Herbst 1998 mit der *closed-chamber*-Methode die Bestandesatmung (oder Ökosystem-Respiration) jeweils in den Abendstunden gemessen, die die Summe aller respiratorischen Prozesse im betrachteten Ökosystemausschnitt ist: Der Atmung der oberirdischen (größtenteils grünen) Biomasse (Blätter, Sproßachsen, generative Organe), zusammen mit der Bodenatmung, die sich aus der Wurzelatmung

und der Atmung der mikrobiellen Biomasse und der Bodenfauna zusammensetzt (PAUL & CLARK 1996). Je nach Veröffentlichung und Meßmethoden wird zur Wurzelatmung oft auch die rhizosphärenabhängige mikrobielle Respiration hinzu gerechnet. So benutzten beispielsweise LIN *et al.* (2001) eine neue Methode, mit der mittels der Signaturen zwei stabiler Isotope,  $^{13}\text{C}$  und  $^{18}\text{O}$ , drei verschiedene respiratorische Bodenprozesse getrennt werden konnten: Rhizosphären-, Streuzersetzung- und SOM-Abbau-Respiration (SOM = *soil organic matter*). HU *et al.* (2001) inkubierten gesiebte Bodenproben ohne Wurzeln im Labor (mikrobielle Respiration, '*bulk soil respiration*'); von der im Feld gemessenen Gesamtbodenatmung wurden diese Labormessungen anschließend abgezogen (HU *et al.* 2001). Die Differenz wird als die wurzelassoziierte Respiration der Wurzeln selbst und ihrer Rhizosphäre interpretiert. Hierzu zählt auch die Respiration der lebenden Mykorrhiza<sup>2</sup>, die bei Laborinkubationen zerstört wird.

Der Vorteil der Messung der Bestandesatmung verglichen mit der reinen Bodenatmung ist, daß man direkt die aus allen Prozessen aufsummierten C-Abgaben eines Ökosystems unter verschiedener  $\text{CO}_2$ -Behandlung vergleichen und quantifizieren kann; man ist nicht auf das z.T. spekulative Hochskalieren von Einzelblattmessungen auf den Bestand und/oder von Labormessungen auf Freilandbedingungen angewiesen. Allerdings führt diese integrierende Messung umgehend zu der Frage, wie groß die Anteile der beteiligten Teilprozesse waren. Da in sehr vielen Studien nur die Bodenatmung gemessen wurde (v.a. in Waldökosystemen), soll zunächst eine Abschätzung des Anteils der Bodenatmung und der Atmung der grünen Biomasse für das Lindener Grünland versucht werden.

Nach Angaben von HEINZ 2000 betrug die Bodenatmung 70 % der Bestandesatmung. Nach eigenen Messungen in der Sommerperiode 1999 betrug die Sommer-Bodenatmung zwischen 50 und 80 % der Bestandesatmung. Im März 2001 wurde eine erste Messung (*closed-chamber-Technik*) durchgeführt; verglichen mit den zwei Tage zuvor gemessenen Bestandesatmungswerten betrug der Anteil der Bodenatmung in den E-Ringen 54 % und der in den A-Ringen 33 % der Bestandesatmung. Da aber während der Winterperiode noch kaum Wurzeln in die Rahmen eingewachsen sein können, sind diese Werte eher als '*bulk soil respiration values*' zu betrachten (=Abbau der langlebigen organischen Substanz). Sie ähneln somit eher den oben beschriebenen Labormessungen der mikrobiellen Respiration (ohne Rhizosphäre). Aber auch bei dieser Messung im März waren die E-Respirationswerte signifikant größer ( $P = 0,01$ ; T-Test) und betragen 194 % der A-Respiration. Nach der Literaturübersicht von ZAK *et al.* (2000) waren auch bei Labormessungen der mikrobiellen Respiration die Werte unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  im Schnitt um jeweils 34 % erhöht unter grasartigen (7 Studien) und

---

<sup>2</sup> Die Messung der '*bulk soil respiration*' im Labor wurde in dieser Studie abgelehnt, da hierzu zusätzlicher Boden aus den Ringflächen hätte entnommen werden müssen. Dabei wären die lebenden Wurzeln/Mykorrhiza durchtrennt worden. Anschließend hätte der Boden gut gesiebt werden müssen, um die Wurzeln (eine frische C-Quelle) zu entfernen. Wird das Bodengefüge zerstört, resultieren gleichfalls andere Atmungsraten als im ungestörten Boden. Da der Großteil der häufig erhöhten Respiration unter  $\text{CO}_2$ -Anreicherung in der Regel eher Rhizosphären-gekoppelt ist (vgl. 1.3), versprochen solche Messungen bei gleichzeitigem "Verbrauch" von Boden aus den  $\text{CO}_2$ -Ringen keine wesentlichen Erkenntnisse.

unter krautigen Pflanzen (5 Studien). Durch zukünftig regelmäßigeres Messen der Bodenatmung (mit Rhizosphärenrespirator) im Verlauf der kommenden Vegetationsperioden im Rahmen eines DFG-Projekts sind genauere, jahreszeitenabhängige Abschätzungen eines realistischeren Bodenatmungsanteils zu erwarten.

Eine andere Art der Abschätzung (*bottom-up*) kommt in etwa auf den gleichen Bodenatmungsanteil an der Bestandesatmung wie von HEINZ (2000) und in der Sommerperiode 1999 gemessen: Nach CO<sub>2</sub>-Gaswechselfmessungen von WEISHEIT (1995) betragen die sommerlichen Respirationsraten von vier dominanten Grünlandarten in ihrem Untersuchungsgebiet "Belauer See" in Norddeutschland (*Agropyron repens*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis* und *Holcus lanatus*), die alle im Lindener Grünland einen relativ großen Anteil besitzen, im Mittel  $0,51 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (=  $80,19 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). Multipliziert man diesen Wert mit einem mittleren LAI von 4,5 (für die Monate Juni bis August) und vergleicht ihn mit den 1999 und 2000 auf den Kontrollflächen gemessenen mittleren Bestandesatmungsraten dieser Sommerperioden, so ergeben sich für die Jahre 1999 und 2000 ein 29 bis 31-%iger Anteil der Atmung der grünen Biomasse an der Bestandesatmung. Wenn im Winter die oberirdische Biomasse schneebedeckt und Temperaturen unter Null Grad ausgesetzt war und der Boden zugleich ungefroren, könnte der Anteil der Bodenatmung durchaus größer gewesen sein. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß in der Regel der wesentliche Anteil an der Bestandesatmung im Lindener Grünland die Bodenatmung war.

Die über die gesamte Meßperiode ermittelten mittleren CO<sub>2</sub>-Bestandesatmungsraten betragen für die Kontrolle  $594 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  und für die CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen  $694 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  (entsprechend  $3,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  und  $4,38 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Da der Meßzeitraum drei Winter- aber nur zwei Sommerperioden umfaßte, und zudem im Sommer weniger Messungen als im Winter durchgeführt wurden, müssen die "wahren" Mittelwerte etwas höher gewesen sein. Verwendet man die 12 Monatsmittel der CO<sub>2</sub>-Flußraten der Jahre 1999 und 2000 zur Berechnung von Jahresmittelwerten der Bestandesatmung, so betrug diese  $4,88$  und  $4,05 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  im Jahr 1999 bzw.  $5,25$  und  $4,72 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  für das wärmere Jahr 2000 (jeweils E- und A-Raten). Diese Werte decken sich mit anderen Untersuchungen an Grünland-Ökosystemen; so geben beispielsweise BUCHMANN & SCHULZE (1999) in einem Überblick über CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Flüsse in verschiedenen Klimazonen der Erde für temperate Grasländer eine mittlere nächtliche Bestandesatmung von  $6,4 \pm 4,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  an.

Über die gesamte bisherige Meßdauer betrachtet (September 1998 bis Dezember 2000), waren die Bestandesatmungsraten der Flächen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> stets größer als die der Kontroll-Flächen. Im Mittel (E versus A) war die Erhöhung signifikant und betrug für die gesamte Untersuchungsperiode 17 %, d.h. sie lag etwa in der gleichen Größenordnung wie die CO<sub>2</sub>-Anreicherung während der Tageslichtstunden. Alle drei Ringpaare wiesen im Vergleich E versus A diese Erhöhung auf, aber in unterschiedlichem Maße. Während E1 und E2 über die gesamte Anreicherungszeit gesehen einen signifikanten Unterschied zu ihren A-Partnern besaßen, war die Atmungsrate in E3

"nur" nicht-signifikant höher als die in A3. Obwohl diese aus technischen Gründen bislang nicht gemessen werden konnte, war mit großer Wahrscheinlichkeit die Bodenatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> signifikant erhöht. In zahlreichen Studien konnte gezeigt werden, daß dies i.d.R. auf einen gesteigerten Input labilen Kohlenstoffs (Rhizodeposition) und, in nährstoffreicheren Ökosystemen, auf einen höheren Feinwurzelumsatz im Oberboden zurückzuführen war (vgl. Zitate in 1.3; Bsp. ROSS *et al.* 1996, oder HUNGATE *et al.* 1997a, disproportional starke Förderung der Wurzel- und Rhizosphärenatmung in Grasländern; ANDREWS *et al.* 1999, gleiches Ergebnis in einem *Pinus taeda*-Wald-FACE-Experiment). Auch im Gießen-FACE wurden unter erhöhtem CO<sub>2</sub> signifikant erhöhte Konzentrationen von KCl-extrahierbarem, wasserlöslichen Kohlenstoff festgestellt, so daß dieser Mechanismus sehr wahrscheinlich auch im Lindener Grünland wirksam war. Auch in der Hochgras-Prärie war die mikrobielle Aktivität (Laborinkubation von Bodenproben) nach 8 Jahren unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung in 0 bis 5 und 5 bis 15 cm Tiefe signifikant erhöht (WILLIAMS *et al.* 2000), und höchstwahrscheinlich mit dem C-Input korreliert, nicht aber mit der Bodenfeuchte (die ansonsten in dieser Langzeitstudie eine große Rolle spielte). In anderen Untersuchungen konnte die Steigerung der mikrobiellen Bodenatmung auf verbesserte Bodenwasserverhältnisse durch verringerte Evapotranspirationsraten unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung zurückgeführt werden (Bsp. RICE *et al.* 1994). Dies dürfte als Ursache für die höheren Bestandesatmungsraten im Lindener Grünland weniger in Frage kommen, da in den Bodenwasserverhältnissen keine deutlichen Veränderungen eintraten.

Erhöhte Bestandesatmungsraten (d.h. Bodenatmung einschließlich Atmung der grünen Biomasse) wurden auch in einer Studie von BAKER *et al.* (2000) in Reisbeständen gefunden (einem ebenfalls nicht-wasserlimitierten System); die Messungen wurden mittels kleiner, verschließbarer CO<sub>2</sub>-Anreicherungskammern durchgeführten. DIEMER (1994) und auch STOCKER *et al.* (1997) fanden bei Bestandes-CO<sub>2</sub>-Gaswechsellmessungen während der Hauptvegetationsperiode in alpinem Grasland keine signifikanten Veränderungen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> (SACC-Anreicherungssystem). In der Untersuchung von STOCKER *et al.* (1997) zeigten sich aber ab der Mitte bis zum Ende der Vegetationsperiode tendenziell ebenfalls (nicht-signifikant) erhöhte Bestandesatmungsraten unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, die nach Ansicht der Autoren auf einen Zuwachs der unterirdischen Wurzelbiomasse zurückzuführen waren (Daten hierzu: NIKLAUS *et al.* 1998b). PINTER *et al.* (2000) berichten (in der Diskussion des Pro und Contra einer nächtlichen CO<sub>2</sub>-Anreicherung, vgl. 4.1), daß im FACE-Experiment an Weizenbeständen in Maricopa, Arizona, niemals eine nächtliche Respirationsreduktion festgestellt werden konnte. DRAKE *et al.* (1996) hingegen stellten in der Salzmarsch eine stark verringerte Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fest. Dabei wurden zum einen Messungen an abgeschnittenen Trieben vorgenommen, zum anderen wurden die *Open-top*-Kammern als Küvetten zur Bestandesatmungsmessung benutzt. Die von DRAKE *et al.* (1996) ermittelten Raten (Vegetationsperiode 1994) lagen zwischen 4 und 10 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, was einer Bestandesatmungsrate zwischen 634 und 1584 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> in den hier verwendeten Einheiten entspricht (abgelesen aus der dargestellten Graphik).

Dies kommt den im Lindener Grünland im Sommer gemessenen Bestandesatmungsraten durchaus nahe: Diese betragen gemittelt für die Sommermonate Mai bis September (1999 und 2000 zusammen) 1396 bzw. 1252 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> unter erhöhtem und aktuellem CO<sub>2</sub>. Weiter unten werden diese Bestandesatmungsmessungen an dem Marschland-Ökosystem im Licht weiterer Messungen diskutiert, da hier Widersprüche auftraten, welche die genannten Raten und den Rückgang der Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zweifelhaft erscheinen lassen.

Bei der Messung der Bestandesatmung werden die CO<sub>2</sub>-Effekte auf verschiedene Einzelprozesse (vgl. Anfang) integriert gemessen. Einerseits findet sich nahezu immer eine erhöhte Bodenatmung (v.a. Rhizosphäre; z.T. auch *'bulk respiration'*), wie dies ZAK *et al.* (2000) in ihrem Literaturüberblick, oder HUNGATE *et al.* (1997a) mit einer Isotopenstudie beschreiben (vgl. 1.3). Auf der anderen Seite wird immer wieder von einer Inhibierung oder Reduktion der Respiration der grünen Pflanzenbiomasse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> berichtet (*review* von DRAKE *et al.* 1999; Meta-Analyse über 500 Studien an Holzpflanzen von CURTIS & WANG 1998). Dabei wird zwischen einer kurzfristigen, reversiblen Inhibierung der Respiration und einer längerfristigen Akklimatisierung, d.h. einer irreversibel verringerten Respirationsrate (Verschiebungen in Synthese- und Erhaltungsrespiration, d.h. in Zusammensetzung der Pflanzengewebe und im Proteinturnover, vgl. POORTER *et al.* 1997; GARTEN & WULLSCHLEGER 1999), unterschieden. Auch DRAKE *et al.* 1999, Tab. 2) geben in einer Übersicht über 12 Studien, in denen jeweils Bestandesatmungsraten (auch an Topfkulturen) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gemessen wurden, eine im Mittel *unveränderte* Bestandesatmungsraten an (bei Bezug auf die Bodenfläche: Faktor 0,99). Wenn die Respirationsraten jedoch auf die vorhandene (i.d.R. höhere) Biomasse bezogen wurden, so resultierte den Autoren zufolge eine im Mittel um 17 % verringerte Bestandesrespiration bei Bezug auf die Blattfläche. CURTIS & WANG (1998) geben für Holzpflanzen (die unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fast immer nur als Sämlinge untersucht werden können) eine durchschnittliche Respirations-Reduktion in der grünen Biomasse von 18 % an (ebenfalls Blattflächenbezug).

Da für das Lindener Grünland (noch) ergänzende Bodenatmungsmessungen und CO<sub>2</sub>-Gaswechselfmessungen an den Photosynthese-Organen fehlen, kann keine eindeutige Aussage darüber getroffen werden, ob auch im Lindener Grünland ein solcher Rückgang in der Respiration der oberirdischen Biomasse eingetreten ist. Ein kleines Rechenexempel zeigt aber, daß dies gut möglich wäre: Appliziert man die oben vorgestellten Verhältnisse von (geschätzt) 60 % Bodenatmung und 40 % Atmung der oberirdischen Phytomasse auf die gemessenen A-Bestandesatmungsraten<sup>3</sup>, und rechnet weiterhin mit einer 50 %igen Förderung der Bodenatmung und einer 18 %igen Reduktion der Respiration der oberirdischen Phytomasse (Angaben aus den *reviews* von ZAK *et al.* 2000, CURTIS & WANG 1998 und DRAKE *et al.* 1999), so lassen sich für die Jahre 1999 und 2000 aus den A-Werten in etwa die gemessenen E-Werte errechnen.

---

<sup>3</sup> Der LAI war im Vergleich E versus A unverändert, daher wurden die prozentualen Angaben direkt auf den Atmungsanteil der grünen Biomasse bezogen.



(Die errechneten E-Werte sind um ca. 7% höher als die gemessenen.) Natürlich kann dies bei den vielen getroffenen Annahmen nur eine grobe Abschätzung sein, zumal es keine verwendbaren Literatur-Parallelen zu einer nur 20%igen CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf Ökosystemebene gibt – die *reviews* bezogen sich auf eine Verdopplung der CO<sub>2</sub>-Konzentration. Das Rechenexempel zeigt aber, daß eine gesunkene Respiration der oberirdischen Pflanzenteile theoretisch von der gesteigerten Bodenatmung überdeckt werden könnte, und in der Summe (wie gemessen) immer noch eine signifikant höhere Bestandesatmung resultieren würde.

In der Literatur scheint bisweilen die Annahme getroffen zu werden, die Respiration der grünen Biomasse mache den größten Teil der Gesamt-Ökosystem-Respiration aus (Bsp. DRAKE *et al.* 1996, BAKER *et al.* 2000). Falls dies zutreffen sollte, würde sich eine Reduktion der Atmung der grünen Biomasse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auf Bestandesebene bemerkbar machen. Wie bereits erwähnt wird dies von DRAKE *et al.* (1996) berichtet; so geben die Autoren als Jahresmittel (Jahre 1993 und 1994) eine nächtliche Respirationsrate von (ambient) 205 und (erhöht) 88 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> an (d.h. 0,49 und 0,21 kg C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Diese Werte erscheinen erstaunlich niedrig und kommen vermutlich durch die Annahme der Autoren zustande, die Bestandesatmung sei weitgehend die der grünen Biomasse, da die Bodenatmung anaerob sei (Marschland). Somit wurde in dieser Abschätzung für die Winterperiode offenbar mit Raten nahe null gerechnet; die Sommer-Bestandesatmungsraten waren denen des Lindener Grünlands durchaus vergleichbar (s.o.). Es muß stark angezweifelt werden, daß die Bodenatmung im Marschland eine so geringe Rolle spielt. Zum einen ist auch bei Gärungsprozessen die CO<sub>2</sub>-Bildung nicht gering (vgl. Anhang 4), zum anderen transportieren die aerenchymhaltigen Wurzeln O<sub>2</sub> in den Boden des Marschlands (vgl. DACEY *et al.* 1994). Zudem wurde in derselben Vegetationsperiode (1994) im gleichen OTC-Versuch *in-situ* die Bodenatmung gemessen (BALL & DRAKE 1998) – und die hier angegebenen Bodenatmungsraten sind genauso hoch oder sogar höher als die bei DRAKE *et al.* (1996) angegebenen Bestandesatmungsraten. Mehr noch, BALL & DRAKE (1998) berichten, daß die Bodenatmungsraten unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung (wie im Gießen-FACE die Bestandesatmung) um etwa 15% höher waren. Daher erscheint die (häufig zitierte) auf Bestandesebene von DRAKE *et al.* (1996) gemessene 57%ige Respirationsreduktion zumindest zweifelhaft – auch wenn diese an der stehenden grünen Biomasse durchaus aufgetreten sein kann<sup>4</sup>. Nur dürfte sie bei einem so großen Bodenatmungsanteil, wie dies durch die Veröffentlichung von BALL & DRAKE (1998) nahegelegt wird, keine derartig bilanzdominierende Rolle gespielt haben.

Für die Ermittlung von Jahresbilanzen oder Jahresmittelwerten der C-Flußraten in Grasländern kommt in sehr vielen Studien noch ein anderer Unsicherheitsfaktor hinzu:

---

<sup>4</sup> Eine neuere Fall- und Fehlerstudie von Niklaus *et al.* 2000 weist darauf hin, daß mit Netto-Ökosystem-Gaswechsellmessungen (wie denen von DRAKE *et al.* 1996) die C-Fixierung in Ökosystemen massiv überschätzt werden kann, was die Autoren als Ursache dafür ansehen, daß häufig große NEP-Steigerungen (Netto-Ökosystem-Produktion) gemessen wurden, ohne das korrespondierende wachsende C-Pools, z.B. im Boden, ausgemacht werden konnten.

In anderen CO<sub>2</sub>-Studien wurden häufig nur (einige) Bestandesatmungs- oder Bodenatmungsmessungen in der Vegetationsperiode durchgeführt (Bsp. die o.g. Studien an der Salzmarsch und im alpinen Grasland; LUO *et al.* 1996 oder HUNGATE *et al.* 1997a im kalifornischen einjährigen Grasland). In anderen Studien fehlte also i.d.R. die Winterperiode, während der im Lindener Grünland unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung prozentual die größten Unterschiede zur Kontrolle auftraten (siehe weiter unten).

Ein weiterer Unterschied des Gießen-FACE zu anderen CO<sub>2</sub>-Anreicherungsexperimenten (vgl. Zitate unter 4.2.1) besteht darin, daß die CO<sub>2</sub>-Anreicherung das ganze Jahr über appliziert wird. Im Winter, wenn weniger aktive C-Senken in der Pflanze selbst existieren (z.B. wachsende Wurzeln oder oberirdische Organe), könnte der am Tage gewonnene Kohlenstoff durchaus vermehrt in der Rhizosphäre veratmet werden. Im Winter können Gräser tagsüber selbst bei Dauerfrost, Hochnebel mit Einstrahlung nicht über 100 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> und relativer Luftfeuchtigkeit um 90 % positive Nettphotosyntheseraten aufweisen, wie *in-situ* CO<sub>2</sub>-Gaswechselformen von WEISHEIT (1995) an *Holcus lanatus* ergaben. FITTER *et al.* (1998) konnten zudem zeigen, daß die Wurzelatmung stark von der Einstrahlung (d.h. von der C-Fixierungsleistung) der Pflanzen bis zu zwei Tage vor Messung der Wurzelatmungsrate abhing, nicht nur von der Temperatur. Daher sollte eine erhöhte C-Fixierung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gerade im Winter zu höheren Bodenatmungsraten führen können, wie dies durch die im Lindener Grünland gemessenen Bestandesatmungsraten nahe gelegt wird. Wie hoch der zusätzliche C-Eintrag (Steigerung der Nettphotosyntheseraten) unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Winter unter ungünstigen Klimabedingungen sein kann, wurde meines Wissens in einem temperaten Grasland (*in-situ*) noch nicht gemessen.

Bei Betrachtung des Verlaufs der Respirationsantwort auf erhöhtes CO<sub>2</sub> im Lindener Grünland zeigte sich ein mehr oder weniger kontinuierlicher Rückgang der erhöhten Bestandesatmung unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung: Gegen Ende der Untersuchungsperiode betrug die Erhöhung der Bestandesatmung nur noch etwa 10 bis 15 %, zu Anfang der Messungen waren es noch um die 40 %. Dieser Rückgang konnte in allen drei Ringpaaren festgestellt werden, allerdings in unterschiedlichem Ausmaß. Auf E1 war der Rückgang der Erhöhung am geringsten, dort konnten Ende 2000 bisweilen prozentuale Erhöhungen wie zu Beginn der Messungen gefunden werden; in den Ringen E2 und E3 ging die Respirationserhöhung stärker zurück. Im Verlaufe der Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> läßt sich im Mittel ein Muster erkennen: Möglicherweise war die Erhöhung der Bestandesatmung unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung im Winter (*off-season*) größer als während der Vegetationsperiode. Dieser Trend war jedoch nicht in allen drei Ringpaaren über die gesamte Meßperiode erkennbar; zudem wurde er von der Abnahmetendenz überlagert. In einem kürzeren Meßzeitraum (November 1998 bis Mai 1999) schien es einen eindeutigen Winter-Sommer-Unterschied zu geben (HEINZ 2000): In den Wintermonaten (wahrscheinlich größerer Bodenatmungsanteil) waren die Bestandesatmungsraten unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung stärker erhöht als zu Beginn des Vegetationswachstums. Die Abnahmetendenz addierte

sich jedoch auf den (wahrscheinlich vorhandenen) Sommer-Winter-Unterschied auf, wie es erst in der längerfristigen Perspektive deutlich wird (vgl. Abb. 3.5-C, a). Die von HEINZ (2000) angenommene Schwankung der Differenz zwischen der E- und A-Atmung zwischen Sommer und Winter müßte dann auf die unterschiedlichen Anteile von Bodenatmung und Atmung der grünen Biomasse an der Bestandesrespiration zurückzuführen sein, wobei letzterer Anteil eine Respirations-Verringerung durch erhöhtes CO<sub>2</sub> aufweisen müßte. Es ist sehr gut möglich, daß diese Verringerung tatsächlich auftrat, wie oben dargelegt. Sie müßte aber durch Messungen bewiesen werden, und die längerfristige Perspektive zeigt, daß sie keineswegs so eindeutig war, wie sie HEINZ (2000) aufgrund der Datenlage erscheinen mußte.

Der Rückgang der zunächst sehr stark erhöhten Bestandesrespiration unter erhöhtem CO<sub>2</sub> (bei einer nur 20 %igen CO<sub>2</sub>-Anreicherung) muß die Akklimatisation des Ökosystems an die veränderte CO<sub>2</sub>-Konzentration widerspiegeln. Die im Lindener Grünland erst in der dritten Vegetationsperiode signifikant erhöhten Biomasse-Zuwächse, die zu einem Zeitpunkt erfolgten, an dem die Erhöhung der Bestandesatmung bereits deutlich zurückging, unterstreicht die Annahme einer Akklimatisierung. Auch aus anderen CO<sub>2</sub>-Studien wird von einem Rückgang der Erhöhung der Bodenatmung nach einem längeren Zeitraum der CO<sub>2</sub>-Anreicherung berichtet: So fanden LIN *et al.* (2001) bei Bodenatmungsmessungen an Wald-Mikrokosmen im zweiten Jahr eine wesentlich geringere Steigerung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> als im ersten Jahr. In der Isotopen-Studie der Autoren erfuhr die Rhizosphärenatmung die stärkste Förderung (81 % im ersten und 61 % im zweiten Jahr), die Streuzersetzungsatmung eine leichte Förderung (14 % im ersten und 4 % im zweiten Jahr), während die Zersetzung der langlebigen Bodenkohlenstoffverbindungen (*SOM respiration*) in beiden Jahren reduziert war – im zweiten Jahr stärker als im ersten (-36 % und -44 %). Da längerfristige Respirationsmessungen in anderen Langzeit-CO<sub>2</sub>-Anreicherungsexperimenten fehlen, ist es schwer einzuschätzen, ob es sich hier um ein seltenes Phänomen oder aber (wahrscheinlicher) um eine generelle Ökosystemreaktion auf die Applikation von erhöhtem CO<sub>2</sub> handelte, d.h. ein Einpendeln und Akklimatisieren des Systems auf veränderte Umweltbedingungen. Eine Isotopen-Studie (VAN KESSEL *et al.* 2000) an zwei intensiv gedüngten Grünlandsystemen, *Lolium-perenne*- und *Trifolium-repens*-Grünland, die 6 Jahre einer FACE-Anreicherung ausgesetzt worden waren, zeigte, daß in den ersten drei Jahren die Hauptveränderungen erfolgt waren. So stammten in den FACE-Flächen 18 bzw. 24 % des Bodenkohlenstoffs unter *Trifolium* bzw. *Lolium* aus der (zusätzlichen) C-Applikation mit einem anderen  $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopenverhältnis; diese Werte wurden nach etwa 3 Jahren Anreicherung erreicht und änderten sich danach nur noch unwesentlich (VAN KESSEL *et al.* 2000). Dieses (relativ intensiv) gedüngte Grünland zeigte also bezüglich des sich mittelfristig umsetzenden Bodenkohlenstoff-Pools ebenfalls eine Akklimatisierung – es stellte sich ein neues Gleichgewicht ein. Gleiches berichten OECHEL & VOURLITIS (1995) aus einem Langzeit-CO<sub>2</sub>-Experiment in einem Tundra-Ökosystem: Im ersten Jahr war die C-Akkumulation erhöht (Senke), während die Kontrollplots C-Quellen waren. Diese Stimulation ging im zweiten Jahr bereits zurück, und im dritten

Jahr waren auch die Plots unter erhöhtem CO<sub>2</sub> (wieder) C-Quellen. OECHEL & VOURLITIS (1995) halten mangelnde Senken und die Akkumulation von nichtlöslichen Kohlehydraten für die Ursache des Stimulationsrückgangs unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. In einem temperaten, produktiven Grünland sind die Verhältnisse gänzlich andere, und fehlende Senken dürften weniger ein Problem darstellen. Offenbar wanderte zu Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung ein großer Teil des zusätzlich gewonnenen Kohlenstoffs in den Boden (stark erhöhte Bestandesatmungsraten). Es wäre denkbar, daß zunächst unterirdische Biomassezuwächse erfolgten (Wurzeln und assoziierte Mykorrhiza) und daß nach deren Etablierung (zusätzliche Nährstoffakquisition) schließlich mehr oberirdische Biomasse aufgebaut werden konnte. Aufgrund des integrierenden Charakters der Bestandesatmungsmessungen ist nicht erkennbar, welche Anteile an der Gesamtatmung für die sich abschwächende CO<sub>2</sub>-Antwort verantwortlich waren, oder ob sich die verschiedenen Respirationsanteile gegeneinander verschoben haben.

Stünden nur die Bestandesatmungsmessung der ersten Monate des Experiments (d.h. das erste FACE-Jahr) zur Verfügung, wäre keine Abnahmetendenz erkennbar – man müßte von einer über 30 % gesteigerten Bestandesatmung ausgehen. Auch nach fast zwei Jahren der CO<sub>2</sub>-Anreicherung ließen sich die Unterschiede (E minus A) zwischen Sommer und Winter anders als durch eine Abnahmetendenz interpretieren (HEINZ 2000). Erst die längerfristigen Messungen über etwa 2,5 Jahre der CO<sub>2</sub>-Anreicherung ließen die Abnahme der Respirationserhöhung sichtbar werden. Dies beweist einmal mehr, daß kurzzeitig ermittelte physiologische Antworten auf erhöhtes CO<sub>2</sub> nicht zur Hochskalierung auf die globale Perspektive benutzt werden dürfen – die im Gießen-FACE gewonnenen Daten lassen ahnen, daß der Fehler recht groß sein könnte.

Die kommenden Jahre werden zeigen, ob sich die Erhöhung der Bestandesatmung unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung schließlich auf einem bestimmten Niveau einpendeln wird, oder ob sie weiter (evtl. bis hin zu einer verringerten Bestandesatmung unter erhöhtem CO<sub>2</sub>) rückläufig sein wird. Die Ergebnisse zeigen die dringende Notwendigkeit auf, zwischen den einzelnen Atmungsanteilen des Ökosystems zu unterscheiden, um die beobachteten Verschiebungen der einzelnen Prozeßanteile besser verstehen zu können.

## 4.4 Die N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>

### 4.4.1 Die Veränderungen der N<sub>2</sub>O-Emissionen unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung

Der Verlauf der N<sub>2</sub>O-Flüsse von den Kontrollflächen entsprach im Jahresgang dem, was auch schon in der Vorversuchsperiode für das Lindener Grünland und auch in zahlreichen anderen Studien festgestellt worden war (Bsp. MOSIER *et al.* 1991; KAISER & HEINEMEYER 1996; BEAUCHAMP 1997; JACINTHE & DICK 1997; SCHMIDT *et al.* 2000): Die Zeit kurz nach der Düngerapplikation, und, falls vorhanden, winterliche Frost-Tau-Perioden sowie heftige, starke Niederschläge führten zu kurzzeitigen, im

Verhältnis zum "Backgroundlevel" hohen N<sub>2</sub>O-Emissionspeaks, die stets nur einige Tage andauerten und einen wesentlichen Teil der Jahresbilanz ausmachten. Die Neigung der Kontroll- (und auch der Anreicherungs-)Flächen zu N<sub>2</sub>O-Peaks nach Niederschlägen war in der Meßperiode 1998 bis 2000 allerdings weniger ausgeprägt als während der Vorversuchsphase.

In der Vorversuchsperiode betrug bei einer Düngung von 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> die mittlere N<sub>2</sub>O-Emissionssumme 0,57 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> (vgl. KAMMANN *et al.* 1998); der Niederschlag im Meßzeitraum 1996/1997 war ungewöhnlich gering (Abb. 2.1-A). Die darauf folgenden Jahre des FACE-Experiments waren wesentlich feuchter: Die mittleren N<sub>2</sub>O-Jahresemissionssummen der Kontrollflächen im Gießener FACE-Experiment betrugen im Jahr 1998<sup>5</sup> 1,53 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> und in den Jahren 1999 und 2000 2,28 und 0,79 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Diese Werte liegen für Grasland in einer niedrigen bis mittleren N<sub>2</sub>O-Emissionshöhe: Aus ungedüngten, natürlichem (Mineralboden-)Grasland sind die N<sub>2</sub>O-Emissionen in der Regel niedriger als im Lindener Grünland (MOSIER *et al.* 1991). WAGNER-RIDDLE *et al.* (1997) berichten von jährlichen N<sub>2</sub>O-Emissionssummen aus *Poa pratensis*-Grünland auf mineralischem Boden (Ontario, USA) von 0,6 bis 1,6 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> in einem Jahr, in dem eine Düngermenge von 50 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> appliziert worden war – eine dem Lindener Grünland vergleichbare Größenordnung. KAISER & RUSER (2000) geben in einer Zusammenfassung von 99 in Deutschland gemessenen N<sub>2</sub>O-Jahresbilanzen von Agrarstandorten auch zwei Grünländer mit an, deren N<sub>2</sub>O-Abgabe trotz einer sehr viel höheren Düngung von 350 und 340 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> der des Lindener Grünlands relativ ähnlich war (2,40 und 1,80 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Die Autoren betonen, daß nach ihrem Überblick über die Studien der Standort an sich (Boden, Vorgeschichte und Fruchtfolge, N-Düngungsart und -höhe) einen größeren Einfluß auf die Höhe der jährlichen N<sub>2</sub>O-N-Verluste hatte als die applizierte N-Düngermenge allein.

Generell ist erst in den letzten Jahren die Erkenntnis gewachsen, wie massiv N<sub>2</sub>O-Jahresbilanzen unterschätzt werden, wenn die wichtigen Frost-Tau-Phasen nicht mit erfaßt werden (vgl. BEAUCHAMP 1997; KAISER & RUSER 2000). Die letztgenannten Autoren berichten, daß in den 99 Studien im Mittel etwa 50 % der N<sub>2</sub>O-Emissionen aus der Winterperiode stammten - in den Untersuchungszeiträumen hatte mindestens eine strenge Frostperiode gelegen. Ohne eine solche Frostperiode wären die N<sub>2</sub>O-Emissionsbilanzen bei KAISER & RUSER (2000) geringer ausgefallen – im Lindener Grünland wäre dies 1996/1997 mit Sicherheit der Fall gewesen (vgl. KAMMANN *et al.* 1998; KAMMANN *et al.* 2000b).). In der Meßperiode von 1998 bis 2000 trat jedoch kein strenger Frost mehr auf; daher ist davon auszugehen, daß die N<sub>2</sub>O-Jahresbilanzen der Kontrollringe sonst wahrscheinlich höher ausgefallen wären.

Höhere N<sub>2</sub>O-N-Jahresemissionen stammten bei Grasland fast immer aus organischen Böden oder traten nur unter besonderen Bedingungen auf: FLESSA *et al.* (1998) fanden

---

<sup>5</sup> Da die Jahresperiode 1998 nicht vollständig war (Messungen ab März) und zuvor kein strenger Frost auftrat, wurden die im März gemessenen niedrigen N<sub>2</sub>O-Flußraten auf Januar und Februar 1998 extrapoliert, was nur 0,09 kg N in der Jahresbilanz ausmachte.

aus Grünland auf degradierten Torfböden (Donaumoos, Böden seit ca. 200 Jahren entwässert und unter agrarischer Nutzung) aus gedüngtem und ungedüngtem Grünland Jahresemissionswerte von  $4,2 \text{ kg N}_2\text{O-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  und  $19,8 \text{ kg N}_2\text{O-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ . Dieser zweite für ein ungedüngtes Grünland extrem hohe Wert ging auf eine Frost-Tau-Periode mit oberflächennahem Grundwasserstand bei gleichzeitig hohen Nitratkonzentrationen von 80 bis 100 ppm zurück (Vergleich Lindener Grünland: i.d.R.  $< 0,1$  bis  $1 \text{ ppm}$ ). In dieser Zeit traten für vier Wochen Flüsse um die  $3000 \mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  auf; während des übrigen Jahres traten nur noch relativ geringe  $\text{N}_2\text{O}$ -Flüsse auf (abgelesen aus Graphiken bei FLESSA *et al.* 1998) wie im Lindener Grünland außerhalb der Düngeperioden auch. Extrem hohe  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen konnten KOOPS *et al.* (1997) aus hochgedüngten Torfböden in den Niederlanden mittels wöchentlicher Inkubation von Bodensäulen messen: Diese betrug  $41$  und  $46 \text{ kg N}_2\text{O-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ , bei zusätzlicher Viehbeweidung sogar  $81 \text{ kg N}_2\text{O-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ . Auch bei Messungen mit der *closed-chamber*-Methode an den gleichen Standorten fand VELTHOF (1997) die höchsten  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen stets aus den Torfböden; sie betrug ebenfalls bis zu  $42 \text{ kg N}_2\text{O-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  (VELTHOF *et al.* 1996). Zusammengefaßt bedeutet dies, daß die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen von den Kontroll- (und Vorversuchs-) Flächen im Lindener Grünland in der zu erwartenden Größenordnung lagen. Um höhere  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen zu erhalten, wären besondere Bedingungen wie Torfböden und vor allem eine sehr gute Verfügbarkeit von N (i.d.R. Nitrat) nötig gewesen. Der Literaturüberblick bestätigt somit die Ergebnisse, die bereits in der Vorversuchsperiode für das Lindener Grünland ermittelt worden waren.

**Unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  nahmen die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen enorm (signifikant) zu:** Im Mittel (alle Flächen, gesamte Untersuchungszeit seit Beginn der  $\text{CO}_2$ -Anreicherung) betrug die E-Rate der  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen  $50 \mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  und betrug damit  $278 \%$  der A-Rate von  $18 \mu\text{g N}_2\text{O-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  ( $= 100 \%$ ). Integriert auf Tagesbasis bedeutete dies eine fast dreimal höhere  $\text{N}_2\text{O-N}$ -Menge, die von Beginn der  $\text{CO}_2$ -Anreicherung bis Dezember 2000 von den E-Flächen verglichen mit den A-Flächen emittiert wurde ( $11,3$  gegenüber  $3,9 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Teilt man beide Emissionssummen durch die bisherige  $\text{CO}_2$ -Anreicherungsdauer von  $2,66$  Jahren (Mai 1998 bis Dezember 2000), so ergibt sich eine Jahres-Emissionssumme von  $4,25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  für die E-Flächen und  $1,47 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  für die A-Flächen – eine Steigerung um fast  $200 \%$  (d.h.  $E = 300 \%$  von  $A = 100 \%$ ). Die Jahresemissionssumme der E-Flächen entspricht somit den Werten von FLESSA *et al.* (1998) aus gedüngtem organischen Grünlandboden (mit Auftreten einer Frostperiode). Im Zeitraum vor Beginn der  $\text{CO}_2$ -Anreicherung dagegen war die Höhe der E- und A-Raten im Mittel fast identisch und nicht signifikant voneinander verschieden. Der Anstieg der  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  war erstaunlich groß für eine moderate Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Konzentration von nur  $20 \%$ ; er trat bisher jedes Jahr auf – Abnahmetendenzen waren bis Dezember 2000 nicht erkennbar. Nicht nur die absolute Höhe war verschieden, auch der  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionsverlauf war anders als der Eingangs für die Kontrollringe bzw. in der Literatur beschriebene: Vor allem während der Hochsommer- und Herbstperiode waren die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen der E-Flächen sehr hoch, zum Teil so hoch wie kurz nach der Düngung. Zudem begannen seit

Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung die sommerlichen hohen N<sub>2</sub>O-Emissionen jedes Jahr eher und reichten länger in den Herbst bzw. im Untersuchungsjahr 2000 bis in den Winter hinein (vgl. 4.4.2)

Die Reaktion der drei Ringpaare 1 bis 3 fiel dabei sehr unterschiedlich aus. Der größte Anstieg der N<sub>2</sub>O-Emissionen wurden im E1 (d.h. beim ersten und "trockensten" Ringpaar) beobachtet: Die mittlere Jahresemissionssumme des E1 betrug 8,41 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> und war für die *Größenordnung* der Zunahme der N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> verantwortlich. Der Ring E2 reagierte im ersten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung genauso wie E1: Mit einer enormen Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen, die v.a. in den Sommer- und Herbstmonaten auftrat (1998: E2 = 3,52 und E1 = 5,03 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Im folgenden Jahr 1999 war noch eine leichte Erhöhung der N<sub>2</sub>O-Emissionen in der gleichen Zeitperiode erkennbar, während der fördernde Effekt sich im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung ins Gegenteil verkehrte (eine Rückkehr zu den Verhältnissen von vor Anreicherungsbeginn). Der E-Ring des dritten Paares zeigte über die gesamte Dauer der laufenden CO<sub>2</sub>-Anreicherung eine moderate, konstante (und meist signifikante) Erhöhung der N<sub>2</sub>O-Emissionsraten, die vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung nicht vorhanden war (kein signifikanter Unterschied). Zusammenfassend betrachtet war im ersten Jahr die CO<sub>2</sub>-Antwort jedes einzelnen E-Rings signifikant positiv, und im weiteren Verlauf blieb sie es bei zweien der drei E-Ringe auch in den Folgejahren 1999 und 2000. Der langfristige Verlauf der N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> kann nicht mit anderen Meßreihen der Literatur verglichen werden, da meines Wissens keine existieren.

Im Widerspruch zu den hier gemessenen gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> stehen die Ergebnisse von AMBUS & ROBERTSON (1999) und auch die von HUNGATE *et al.* (1997b). Letztgenannte Autoren konnten während einer neun Tage dauernden Meßkampagne nach simulierten ersten Niederschlägen im Frühjahr (*early-season wet-up*) keine Veränderung der emittierten N<sub>2</sub>O-Menge im untersuchten einjährigen Grasland feststellen: Anfangs waren die N<sub>2</sub>O-Emissionen höher, später geringer und daher im Mittel unverändert. Der von den Autoren gewählte Meßzeitraum war diejenige mit den stärksten N-Umsetzungsprozessen und raschesten N-Flüssen im untersuchten einjährigen Grasland (mediterranes Klima mit winterlichen bzw. Frühjahrs-Niederschlägen sowie sommerlicher Dürre). Die NO-Emissionen hingegen waren im Schnitt um 55 % verringert. Im von HUNGATE *et al.* (1997b) untersuchten Ökosystem war Nitrifikation die Hauptquelle von NO- und N<sub>2</sub>O-Emissionen; als Erklärung für die verringerten NO-Emissionen geben die Autoren eine verstärkte N-Immobilisierung im Boden und in der mikrobiellen Biomasse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sowie verringerte Brutto-N-Mineralisationsraten an, wodurch weniger Ammonium für die Nitrifikation verfügbar war. Im Lindener Grünland war jedoch, wann immer etwas höhere N<sub>2</sub>O-Emissionen gemessen werden konnten, Denitrifikation deren Hauptquelle. Nur im Sommer während geringer "Background"-Emissionen betrug der mittlere Anteil der Nitrifikation an den gesamten N<sub>2</sub>O-Emissionen 40 bis 70 %. Im Lindener Grünland

hätten die N<sub>2</sub>O-Emissionen im Sommer nach den Ergebnissen von HUNGATE *et al.* (1997b) unter erhöhtem CO<sub>2</sub> somit eher rückläufig sein müssen (vgl. 1.4.1).

In einer Untersuchung an Pappel-Mikrokosmen fanden AMBUS & ROBERTSON (1999) ebenfalls keine Veränderung der N<sub>2</sub>O-Flußraten unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. Diese konnten aus technischen Gründen (P. Ambus, pers. Mitt.) nur zu drei Zeitpunkten *in situ* gemessen werden; sie waren generell sehr gering (Raten von 0,1 bis 2,1 µg N m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). Auch im Labor inkubierte, zuvor mit NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> aufgedüngte Bodenkerne zeigten zwar (durch die N-Applikation) höhere N<sub>2</sub>O-Flußraten, aber zwischen den CO<sub>2</sub>-Behandlungen trat ebenfalls keinen Unterschied auf.

Zwei weitere Studien an Graslandsystemen, die sich mit der Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die N<sub>2</sub>O-Flüsse befassen, zeigten in der Tendenz (Zunahme) ähnliche Ergebnisse wie die vorliegende Untersuchung am Lindener Grünland: In den Studien von INESON *et al.* (1998, Intensivgrünland) und ARNONE & BOHLEN (1998, Kalkgrasland) wurde ebenfalls ein Anstieg der N<sub>2</sub>O-Emissionen gefunden. Die Rahmenbedingungen beider Studien waren jedoch von denen des Gießen-FACE grundsätzlich verschieden. Im hochgedüngten *Lolium-perenne*-Intensivgrünland des Schweizer FACE-Experiments (Gabe von insgesamt 560 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> als Ammoniumnitrat) wurden von INESON *et al.* (1998) im Juli 1995 11-tägige N<sub>2</sub>O-Flußmessungen durchgeführt, einige Tage vor und nach einer der Teil-Applikationen von 140 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Zuvor war das Grünland (beide CO<sub>2</sub>-Behandlungen, d.h. 350 und 600 ppm) mit 10 mm Wasser gegossen worden (simulierter Niederschlag), die Düngung wurde mit weiteren 10 mm Wasser appliziert. Es war also warm (Bodentemperatur > 20 °C nach Angabe der Autoren), feucht und zugleich waren hohe N-Konzentrationen vorhanden – eine Situation, die so im Lindener Grünland nie auftrat (Düngung wesentlich geringer und im April bei geringeren Bodentemperaturen). In Folge berichteten INESON *et al.* (1998) auch von generell sehr hohen N<sub>2</sub>O-Flußraten (unabhängig von der CO<sub>2</sub>-Behandlung), die wahrscheinlich zu den höchsten je gemessenen N<sub>2</sub>O-Flußraten zählen (maximal 46.000 µg N m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>; Vergleich: Literaturüberblick von GRANLI & BÖCKMANN 1994). Die höchste je im Lindener Grünland gemessene N<sub>2</sub>O-Flußrate betrug "nur" 2130 µg N m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> und wurde ebenfalls direkt nach der Düngung gemessen. Interessanterweise waren die von INESON *et al.* (1998) in ihren Kontrollringen gemessenen N<sub>2</sub>O-Emissionen *vor* der Düngerapplikation signifikant höher als die aus den CO<sub>2</sub>-Anreicherungsringen. In den Tagen *nach* der Düngung hingegen waren die N<sub>2</sub>O-Emissionen der Anreicherungsfläche um 27 % (signifikant) höher als die der Kontrollfläche.

Das Ergebnis von INESON *et al.* (1998) ist prinzipiell ein ähnliches wie das hier erzielte; die Ursache muß jedoch aufgrund der völlig anderen experimentellen Bedingungen eine andere gewesen sein als im Lindener Grünland. Auch wenn INESON *et al.* (1998) keine Angaben zum Nitratgehalt des Bodens machen, ist doch davon auszugehen, daß dieser um zwei bis drei Größenordnungen höher als im Lindener Grünland gewesen sein muß, in dem die Nitratkonzentrationen im Sommer stets um die Nachweisgrenze lagen (z.B. im Juli 1998 bei 0,2 ppm, vgl. Abb. 3.10-D). Bei unlimitierender NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Verfügbarkeit



sollte eine höhere C-Rhizodeposition, wie sie unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fast immer gefunden wird (vgl. 1.3.1), denitrifikationsfördernd wirken, wie dies auch SMART *et al.* (1997) in Nährlösungskulturversuchen mit Weizen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> fanden. (Die Autoren ermittelten das Denitrifikationspotential, d.h. hohe NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Konzentrationen ohne zusätzliche Zugabe von organischem C.) Auch INESON *et al.* (1998) machen eine erhöhte Wurzelproduktion und größeren Wurzelumsatz unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung im untersuchten Intensivgrünland für die gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen verantwortlich (diese Parameter waren in vorangegangenen Studien von der Arbeitsgruppe untersucht worden). Auch in anderen Arbeiten zum Pflanzeneinfluß (ohne erhöhtes CO<sub>2</sub>) auf die Denitrifikation wurde festgestellt, daß das Vorhandensein von Pflanzen generell bei nichtlimitierter Nitratverfügbarkeit einen fördernden Einfluß auf die Denitrifikation (SMITH & TIEDJE 1979) und die N<sub>2</sub>O-Emissionen hatte, vor allem beim Abschneiden der oberirdischen Biomasse und während des Absterbens von Pflanzenmaterial (BECK & CHRISTENSEN 1987). War aber Nitrat oder generell N ein Mangelfaktor, wurde die Denitrifikationsaktivität durch die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen(wurzeln) verringert (SMITH & TIEDJE 1979; CHRISTENSEN *et al.* 1990). WANG & BAKKEN (1997a) und WANG & BAKKEN (1997b) konnten zeigen, daß das Vorhandensein von Pflanzen bzw. die Stärke ihres Wurzelwachstums das mikrobielle Wachstum bzw. die Zellgröße reduzieren konnte; auch aus einem CO<sub>2</sub>-Anreicherungsexperiment (HU *et al.* 2001) in einjährigem Grasland in Kalifornien wird dies berichtet. (Lange Zeit war den drei letztgenannten Autoren zufolge angenommen worden, mikrobielles Wachstum sei grundsätzlich C- und nicht N-limitiert.) Während einer exponentiellen pflanzlichen Wachstumsphase werden oft verringerte N<sub>2</sub>O-Emissionsraten beobachtet (BENCKISER *et al.* 1986; WAGNER-RIDDLE *et al.* 1997; KAISER & RUSER 2000), so daß das Anpflanzen von raschwüchsigen "*N catch crops*" (THORUP-KRISTENSEN 1993) oder generell die Einsatz von Bodendeckern in Bracheperioden mittlerweile als agrarische Management-Praxis empfohlen wird, um N<sub>2</sub>O-Emissionen möglichst gering zu halten (BEAUCHAMP 1997; HOUGHTON *et al.* 1996). Auch im Lindener Grünland war es möglich, über die Schnittfrequenz (Einflußnahme auf die Pflanzen) die N<sub>2</sub>O-Emissionen zu reduzieren (vgl. KAMMANN *et al.* 1998 in Anhang 1). Die wurzelgebundene Abgabe von leicht metabolisierbarem C in den Boden war auch im Lindener Grünland unter erhöhtem CO<sub>2</sub> mit großer Sicherheit ebenfalls gesteigert, wie die größeren Bodenatmungsraten und die erhöhten Werte an organischem Kohlenstoff (KCl-Extraktionen) nahe legen. Ohne verfügbares Nitrat im Boden (mit Ausnahme der Tage direkt nach der Düngung) waren jedoch im untersuchten Grünland-Ökosystem niemals größere N<sub>2</sub>O-Emissionen aus Denitrifikation zu erwarten; das zeigten die Vorversuchsmessungen deutlich. Daher kann der von INESON *et al.* (1998) für ihr Experiment angenommene (und dort mit Sicherheit auch zutreffende) Kausalzusammenhang die enorme Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> im Lindener Grünland, die v.a. während der Vegetationsperioden (Hochsommer und Herbst) bei sehr geringen N<sub>min</sub>-Konzentrationen aufgetreten sind, nicht erklären.

ARNONE & BOHLEN (1998) untersuchten zu zwei Zeitpunkten in Kalkgrasland-Monolithen, die 2 Jahre lang in Gewächshäusern während der Vegetationsperiode erhöhtem CO<sub>2</sub> ausgesetzt worden waren, die N<sub>2</sub>O-Emissionen und fanden zu beiden Zeitpunkten doppelt so hohe N<sub>2</sub>O-Effluxraten unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. In diesem ungedüngten, artenreichen Grasland waren die Ammonium- und Nitratkonzentrationen immer noch höher als im Lindener Grünland (Nitrat: 3 bis 4 ppm). Das Kalkgrünland wies unter erhöhtem CO<sub>2</sub> eine verringerte Evapotranspiration und damit höhere Bodenfeuchtwerte auf, die die Autoren als Ursache der erhöhten N<sub>2</sub>O-Flußraten ansehen (Förderung der Denitrifikation, ARNONE & BOHLEN 1998). Auch dieser Zusammenhang kommt schwerlich als Erklärung im Gießen-FACE-Experiment in Frage, da hier die Bodenfeuchte nahezu unverändert blieb. Selbst wenn die einzelnen Ringpaare getrennt betrachtet werden (siehe dazu Abschnitt 4.4.3), kann der Bodenwassergehalt nicht die Ursache für die hohen N<sub>2</sub>O-Emissionen unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung gewesen sein: Ring E1, dem die starke Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen hauptsächlich zu verdanken war, wurde, verglichen mit seinem Gegenstück A1, tendenziell eher trockener als feuchter (0 bis 15 cm Tiefe); E1 zeigte zudem gegenüber A1 den gleichen Temperaturrückgang in 10 und 20 cm Tiefe wie die beiden anderen E-Ringe im Verhältnis zu ihren A-Partnern (etwa 0,3 °C seit Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung) – für den Fall, daß der Temperaturrückgang tatsächlich ein Indiz für eine gesteigerte Bodenfeuchte in den entsprechenden Tiefen gewesen sein sollte. Aus den Befunden von ARNONE & BOHLEN (1998) – der Bodenfeuchteeinfluß auf die Denitrifikation – läßt sich also ebenfalls kein Erklärungsansatz für die dramatische Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> ableiten.

### *4.4.2 Vergleich der Ergebnisse mit den Eingangshypothesen*

Die in dieser Arbeit erzielten Ergebnisse und die zu Beginn aufgestellten Hypothesen zur Veränderung der N<sub>2</sub>O-Flüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> decken sich nur wenig. Bisweilen wurde das Gegenteil dessen gefunden, was auf Grundlage des Wissens um die untersuchten Prozesse und auf Grundlage anderer Kurzzeit- oder Laborstudien zur Wirkung des erhöhten CO<sub>2</sub> angenommen wurde. Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> hätte, so die Eingangshypothesen, folgendes eintreten sollen:

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

Wie im vorangehenden Abschnitt ausgeführt, wurde während der Vegetationsperiode (Sommerzeitraum) eine verstärkte pflanzliche und mikrobielle N-Immobilisierung (wie bei HUNGATE *et al.* 1997b) erwartet, welche die N-Verfügbarkeit im Boden für die Nitrifikation und Denitrifikation und in Folge die N<sub>2</sub>O-Emissionen herabsetzen sollte. Statt dessen war, wie oben ausgeführt, das Gegenteil der Fall: Gerade im Sommer (nach Abklingen des Düngeeffekts) und im Herbst waren die N<sub>2</sub>O-Flüsse besonders stark

erhöht; der Anteil dieser Zeitperiode an den Jahresbilanzen hat enorm zugenommen, von etwa  $\frac{1}{3}$  auf über  $\frac{2}{3}$  der Jahresemissionssumme (vgl. hierzu 4.4.3).

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

In dieser einzigen Zeitperiode des Jahres mit zeitweilig größerer N-Verfügbarkeit konnte in den Jahren 1998 und 1999 kein signifikanter Unterschied zwischen den CO<sub>2</sub>-Behandlungen festgestellt werden wie ihn INESON *et al.* (1998) fanden. Im Jahr 1998 lag ein Teil der düngbeeinflussten Zeit noch vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung, daher ist das Ergebnis in diesem Jahr nicht verwunderlich. Im Jahr 1999 jedoch hatte sich, wie die erhöhten N<sub>2</sub>O-Emissionen in der Vegetationsperiode 1998 und die Bestandesatmungsraten zeigten, bereits eine Veränderung unter erhöhtem CO<sub>2</sub> ergeben. Doch auch in dieser Düngeperiode war die bis zum vollständigen Abklingen des N-Düngeeffekts (nach etwa 5 Wochen) von den E- und A-Flächen emittierte N<sub>2</sub>O-Menge fast identisch. Der Verlauf nach N-Düngerapplikation war allerdings nicht ganz der gleiche: Die ersten Tage nach der Düngung waren die N<sub>2</sub>O-Emissionen von den E-Flächen höher, danach jedoch geringer als von den Kontrollflächen; somit ähnelte dieser Verlauf dem bei HUNGATE *et al.* (1997b) beschriebenen (9-tägigen) Verlauf nach dem simulierten Niederschlag im einjährigen kalifornischen Grasland. Die Hypothese 2 ist eigentlich auf die gesamte Nach-Düngephase bezogen – und muß somit als "nicht bestätigt" angesehen werden. Möglicherweise gilt sie jedoch auf einer kurzfristigeren Zeitskala (einige Tage nach Düngung), wie im Schweizer FACE-Intensivgrünland bei INESON *et al.* (1998) aufgetreten. Unglücklicherweise konnte dies im Jahr 2000 nicht erneut überprüft werden, da im entscheidenden Zeitraum direkt nach der Düngung (April 2000) Probleme in der GC-Analytik auftraten (die ich aufgrund der Geburt meines Sohnes Sören nicht beheben konnte). Das Emissionsmuster im Mai 2000 zeigte jedoch höhere N<sub>2</sub>O-Emissionen von den CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen, anders als im Jahr 1999, in dem sie im gleichen Zeitraum eher niedriger waren. Der Beginn der gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen setzte von Jahr zu Jahr früher ein (1998: Ende Juni bis Anfang Juli, 1999: Anfang Juni, 2000: Ende Mai). Es ist daher gut möglich, daß die kommende Düngeperiode 2001 letztendlich eine Bestätigung der Hypothese erbringt, zumindest für die rund 10 Tage nach der N-Applikation.

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

Diese Hypothese kann aufgrund der Datenlage noch nicht definitiv belegt oder widerlegt werden, da eine ausgeprägte Trockenperiode bislang nicht aufgetreten ist, wie beispielsweise die Höhe jährlichen N<sub>2</sub>O-Emissionssummen der Kontrollflächen belegt, wenn man sie mit denen der trockenen Vorversuchsperiode vergleicht. Nach der zweiten Ernte 1998 fielen wiederholt den gesamten September und Oktober über sehr starke Niederschläge, worauf beide CO<sub>2</sub>-Behandlungen mit einer Erhöhung der N<sub>2</sub>O-Flüsse reagierten. Da aber die N<sub>2</sub>O-Emissionen der E-Flächen ohnehin sehr viel größer

waren, ging ein möglicher Feuchteinfluß darin unter, d.h. man kann die Vernässung des Bodens nicht (allein) für die Emissionssteigerung verantwortlich machen.

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

Dies traf tatsächlich zu, aber anders als gedacht: Anstelle einer moderaten Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen z.B. in einem regenreichen Herbst nach einer Phase der verringerten N<sub>2</sub>O-Emissionen (Punkt 1) waren diese bereits im Sommer stark gesteigert und blieben es auch im Herbst bzw. bis in den Winter hinein, und zwar von Jahr zu Jahr länger: Der Zeitpunkt, zu dem die E-N<sub>2</sub>O-Emissionen im Winter wieder das gleiche Niveau wie die A-N<sub>2</sub>O-Flüsse erreichten, lag 1998 Anfang November, 1999 war es Anfang Dezember und im Jahr 2000 waren die E-N<sub>2</sub>O-Flüsse Ende Dezember noch immer höher als die A-Emissionen (vgl. Hypothesenpunkt 5). Dieses Phänomen erweckt allerdings durch den konstanten Verlauf von der Sommerperiode bis in den Winter hinein den Eindruck, daß es im Herbst die gleiche(n) Ursache(n) wie während des Sommers haben könnte. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß der hinter der Hypothese stehende postulierte Mechanismus zutrifft und erhöhte Denitrifikationsraten (aufgrund des erhöhten C-Eintrags in den Boden und fehlender pflanzlicher Wurzelkonkurrenz) an den herbstlich-hohen N<sub>2</sub>O-Emissionen zumindest beteiligt waren; es kann aber auch nicht bewiesen werden. Somit trifft die Hypothese bezogen auf die N<sub>2</sub>O-Flüsse zu, möglicherweise aber nicht auf die zugrunde liegenden Mechanismen.

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

Ähnlich wie bei Hypothese 3 steht hier zur Bestätigung oder Wiederlegung dieser Hypothese die entsprechende Witterungssituation noch aus. Die kurzen Frostereignisse, die im Januar 1999 und Januar 2000 auftraten, zeigten eher höhere N<sub>2</sub>O-Flüsse aus den Kontrollflächen, allerdings waren die N<sub>2</sub>O-Flußraten insgesamt in diesen Winterzeiträumen sehr gering. Der Frost war nie stark genug, um 5 cm Tiefe zu erreichen, und es traten auch keine typischen N<sub>2</sub>O-Taupeaks auf<sup>6</sup>. Interessanterweise korrelierte die leichte Erhöhung der N<sub>2</sub>O-Emissionen mit dem Einfrieren, nicht mit dem Auftauen des Bodens. Diese ersten, angedeuteten Ergebnisse scheinen die Hypothese somit eher zu widerlegen als zu bestätigen.

Generell waren im ersten Winter unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung die N<sub>2</sub>O-Emissionen aus den E-Flächen geringer als die aus den A-Flächen; der Unterschied entwickelte sich allmählich im Verlauf der Wintermonate und war kurz vor der Düngung im April am ausgeprägtesten. Im ersten Winter betragen die emittierten N<sub>2</sub>O-Mengen der E-Flächen nur die Hälfte von denen der A-Flächen (vgl. 4.4.3, DEA-Verlauf). Aber auch hier

---

<sup>6</sup> Es wurde großer Wert darauf gelegt, beim Auftreten einer Frostphase und dem anschließenden Auftauen eine ausreichende Menge von Messungen durchzuführen, um mögliche Frost-Tau-Peaks auf jeden Fall zu erfassen. Nach eigener Einschätzung ist es unwahrscheinlich, daß diese "entgangen" sein könnten.

scheint es eine fortschreitende Entwicklung zu geben: Im folgenden Winter bestand nur während des kurzen Frostereignisses der Unterschied ( $A > E$ ) des Vorjahres, die Summe des in dieser Zeit emittierten  $N_2O$  war annähernd gleich. Und im dritten Winter (die Periode ist hier noch unvollständig) wiesen die E-Flächen Anfang Januar 2001 (graphisch in dieser Arbeit nicht mehr dargestellt) immer noch höhere  $N_2O$ -Emissionen auf als die A-Flächen. Faßt man die obige Hypothese in einem weiteren Sinne als eine Vorhersage über die Winterperiode auf (unabhängig vom Frost), so scheint diese von den ersten Ergebnissen 1998 widerlegt zu werden. Von dem geschilderten winterlichen Trend über die fast drei Jahre der  $CO_2$ -Anreicherung wird sie dagegen bestätigt – aber wohl wieder durch andere Mechanismen, als sie der Hypothese zugrunde lagen.

#### **6. Generell werden die feuchtesten $CO_2$ -Ringe die höchsten $N_2O$ -Emissionen aufweisen.**

Diese Hypothese bezog sich auf die Jahresemissionssummen der A- oder E-Ringe (jeweils miteinander verglichen) und war aus den Ergebnissen der Vorversuchsperiode und einer allgemeinen Literaturübersicht (vgl. GRANLI & BÖCKMANN 1994) abgeleitet. Sie bestätigte sich weder für die Kontrollflächen noch für die E-Flächen: Nur im Jahr 2000 bestand eine positive Korrelation zwischen den mittleren Bodenfeuchte-Niveaus der Kontrollflächen und ihren  $N_2O$ -Jahresemissionssummen. Im Jahr 1998 war die Korrelation bei den A-Flächen negativ, d.h. die trockenste Fläche wies die höchste jährliche  $N_2O$ -Abgabe auf. Für die E-Flächen existierte zu keinem Zeitpunkt eine Korrelation mit der Bodenfeuchte. Soweit dies bisher abzusehen ist, war 2000 das trockenste der drei Untersuchungsjahre (mit Ausnahme der Vorversuchsperiode); offenbar entscheidet ab einem bestimmten hohen Feuchtelevel nicht allein die Bodenfeuchte über die Höhe der  $N_2O$ -Emissionen – nur in trockenen Jahren bestand hier eine Beziehung. Das Gleiche galt für die Korrelation zwischen den täglichen Bodenfeuchtwerten und den  $N_2O$ -Flußraten der einzelnen Ringe. Auch diese waren schlecht, und verbesserten sich nur leicht bei Betrachtung der einzelnen Sommerzeiträume. Hier waren in der Vorversuchsperiode die Korrelationen positiv, im Zeitraum 1998 bis 2000 jedoch waren sie in jedem Jahr negativ. Obwohl in Laborstudien zur Denitrifikation (die im Lindener Grünland dominierte), regelmäßig eine sehr gute Beziehung zwischen dem steigenden Wassergehalt bzw. dem sinkenden Sauerstoffgehalt und steigenden  $N_2O$ -Emissionen etabliert werden kann (GRANLI & BÖCKMANN 1994; DENDOOVEN & ANDERSON 1994; WENZHÖFER *et al.* 1997), schlagen doch Versuche, über die Bodenfeuchte im Freiland die  $N_2O$ -Flüsse zu modellieren, häufig fehl (Studien i.d.R. bei guter C- und N-Verfügbarkeit, MOGGE *et al.* 2001; SCHMIDT *et al.* 2000; Überblick bei GRANLI & BÖCKMANN 1994). Oder sie lieferten in einigen Ökosystemen (in der Regel die, an deren Daten das Modell erstellt wurde) gute Ergebnisse (CONEN *et al.* 2000; BREUER *et al.* 2000), auf andere Systeme angewandt hingegen nicht (CONEN *et al.* 2000). Obwohl es zunächst so aussah (Vorversuchsperiode), als ob im Lindener Grünland eine strikte positive Beziehung zwischen Wassergehalt und  $N_2O$ -Emissionen bestünde, muß diese Annahme letztendlich zurückgewiesen werden – sie gilt im

Lindener Grünland offenbar nur in relativ trockenen Jahren mit geringeren  $N_2O$ -Flüssen. Die *negative* Korrelation der einzelnen  $N_2O$ -Flußraten mit den Bodenfeuchtewerten (E- und A-Flächen) könnte eventuell auf ein sinkendes  $N_2O/N_2$ -Verhältnis bei steigender Bodenfeuchte hindeuten: Wenn der Feuchtelevel im Boden stets hoch ist, könnte mehr  $N_2O$ -Reduktase, das am wenigsten persistente der Denitrifikationsenzyme, im Boden funktionsfähig vorliegen (DENDOOVEN & ANDERSON 1994). Wenn dann z.B. starke Niederschläge fallen, wäre das Hauptdenitrifikationsprodukt von vorne herein  $N_2$  und weniger  $N_2O$  als z.B. in trockenen Jahren oder auf trockeneren Parzellen des Grünlands. In der Tat konnten in den feuchteren Jahren fast nie  $N_2O$ -Peaks infolge heftiger Niederschläge beobachtet werden, wie sie in der Vorversuchsperiode auftraten. Nitrifikation als Haupt- $N_2O$ -Quelle als die Ursache für die negative Korrelation mit der Bodenfeuchte dürfte ausscheiden, da sie gerade bei hohen  $N_2O$ -Flüssen immer einen niedrigen Anteil besaß, wie die weiter unten unter 4.4.3 geschilderten Zusatzmessungen zeigten (vgl. auch MÜLLER *et al.* 1997).

Zusammenfassend können zwei verschiedenen "Bilanzen" gezogen werden: Ein pessimistischer Überblick über die Hypothesen und die realen Ergebnisse muß zu dem Schluß kommen, daß fast keine der Hypothesen zutraf: Vier von sechs stimmten nicht mit den Ergebnissen überein (Sommer- und Düngemissionen, Winteremissionen und Feuchteeinfluß, d.h. Nr. 1, 2, 5 und 6), eine stimmte (herbstliche Emissionserhöhung, Nr. 4), und bei einer kann noch keine Aussage getroffen werden (Wiedervernässung nach Trockenheit, Nr. 3).

Ein eher optimistischer Überblick erhöht die "Trefferquote" immerhin auf zwei (Herbstperiode und Düngemissionen wenige Tage nach Düngung, Nr. 4 und 2), muß zwei als falsch einräumen (Sommeremissionen und Feuchteeinfluß, Nr. 1 und 6) und könnte die beiden letzten als indifferent beschreiben, da noch entsprechende Witterungsereignisse fehlen (Wiedervernässung und Frost-Tau-Emissionen, Nr. 3 und 5). Selbst bei einer optimistischen Sicht der Dinge ist dies keine gute "Bilanz"; es zeigt vielmehr, daß es nicht ausreicht, Laborergebnisse, separat studierte Prozesse und Modellvorstellungen auf komplexe Freilandbedingungen (oder gar auf die globale Ebene) zu extrapolieren (SCHIMMEL & GULLEDGE 1998). Die Überprüfung im Freilandexperiment bleibt also unverzichtbar.

### 4.4.3 Die Suche nach den Ursachen der gesteigerten $N_2O$ -Emissionen

Um die immensen Veränderungen der  $N_2O$ -Flüsse unter erhöhtem  $CO_2$  erklären zu können, wurden Zusatzmessungen im Verlauf des ersten Jahrs der  $CO_2$ -Anreicherung (Trennung zwischen  $N_2O$  aus Nitrifikation und Denitrifikation, Denitrifikations-Enzym-Aktivität, Netto-Nitrifikationsaktivität) durchgeführt. Um es vorweg zu nehmen: Die untersuchten "klassischen" Prozesse der Denitrifikation und der autotrophen Nitrifikation können die gewaltige Zunahme der  $N_2O$ -Emissionen unter erhöhtem  $CO_2$ , vor

allem die im Ring E1, nicht schlüssig erklären. Einzelheiten der beobachteten CO<sub>2</sub>-Reaktionen lassen sich aber besser verstehen. Die Zusatzuntersuchungen bedeuten zudem den Ausschluß von Vermutungen, auf die man bezüglich der CO<sub>2</sub>-Reaktion der N<sub>2</sub>O-Emissionen angewiesen wäre, wenn diese Untersuchungen *nicht* durchgeführt worden wären.

Die Charakteristik der stark gestiegenen N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> – langfristige Steigerung eher auf den trockeneren E-Flächen, Steigerung hauptsächlich während des (trockeneren) Sommers und des Herbstes, stärker positive Korrelation mit der Bodentemperatur als auf den Kontrollflächen – all dies deutet eher auf eine gesteigerte Nitrifikation als Denitrifikation hin, wenn man das über beide Prozesse bekannte Wissen zusammenfaßt (vgl. GRANLI & BØCKMANN 1994; KAMMANN *et al.* 2000a). Nach der herrschenden Lehrmeinung ist in einem Ökosystem wie Grasland der allergrößte Anteil der Nitrifikation autotroph; heterotrophe Nitrifikation, so wird angenommen, ist auf sehr saure und/oder sehr heiße Standorte (Wald- und Tropenböden) beschränkt (HUTCHINSON & DAVIDSON 1993; BARRACLOUGH & PURI 1995; PAUL & CLARK 1996). Daher bedeutet im folgenden Nitrifikation immer *autotrophe* Nitrifikation.

Das **Verhältnis der N<sub>2</sub>O-Produktion aus Nitrifikation und Denitrifikation** schien sich unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nicht gravierend zu verändern, wie Feld-Messungen mittels der Acetylen-Inhibierungs-Technik (AIT; MÜLLER *et al.* 1998) mit geringen C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>-Konzentrationen (10 Pa) ergaben. Dabei war über diese Messungen ein Jahresgang (1998/1999) erfaßt worden, ein Feuchte-Transsekt (Beprobung der "Ecken" der Kontroll-Parzellen A1 bis A3) und der CO<sub>2</sub>-Einfluß durch Beprobung des "Destruktiv-rings" E4. (Da die Messung sehr viel Bodenfläche verbraucht hätte, konnten die Innenflächen von E1 bis E3 nicht beprobt werden.)

Das Lindener Grünland zeigte sich dabei in seiner *Flächenvariabilität* recht homogen: Trotz langfristig unterschiedlicher mittlerer Bodenfeuchte der Ringe A1 bis A3 waren die über alle Untersuchungen gemittelten Anteile von Nitrifikation und Denitrifikation an den N<sub>2</sub>O-Emissionen kaum voneinander verschieden und nicht mit den Bodenfeuchteniveaus korreliert. Im Jahresgang, d.h. *zeitlich*, variierten die Anteile der beiden Prozesse dagegen beträchtlich, mit einem hohen Anteil der Denitrifikation nach der Düngung und einer "klassischen" positiven Korrelation zwischen der Bodenfeuchte und dem Anteil der Denitrifikation an den Gesamt-N<sub>2</sub>O-Emissionen (vgl. LINN & DORAN 1984; KLEMEDTSSON *et al.* 1987; FIRESTONE & DAVIDSON 1989; HWANG & HANAKI 2000). So fanden beispielsweise auch HWANG & HANAKI (2000), das die Denitrifikation bei einem Feuchtelevel von 40 bis 60 % zur Hauptquelle des emittierten N<sub>2</sub>O wurde. Die E4-Ergebnisse bezüglich des Anteils der beiden Prozesse an den N<sub>2</sub>O-Emissionen unterschieden sich nicht von denen der drei A-Ringe. Dabei war die *absolute Höhe* der über die Inkubation gemessen N<sub>2</sub>O-Emissionen von der Fläche E4 und den A-Flächen über alle Messungen gemittelt fast identisch (104 und 108 ng N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> für E und A) und wies auch keinen grundsätzlich verschiedenen jahreszeitlichen Verlauf auf. Mit

anderen Worten, die gesteigerten sommerlichen  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen der trockeneren E-Ringe 1 und 3 konnten im Inkubationsversuch (AIT) nicht gefunden werden. (Es sei angemerkt, daß der Ring E4 den beiden trockeneren Ringpaaren 1 und 3 in seiner Feuchte und Bodenbeschaffenheit ähnlicher war als dem feuchtesten Ringpaar 2. Vergleicht man die E4-Ergebnisse mit einem Mittel aus nur A1 und A3, bleibt das Ergebnis das gleiche wie oben beschrieben.)

Entweder waren die Prozesse, die in E1 und E3 im Sommer für die gesteigerten  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen sorgten, trotz der Ähnlichkeit mit diesen Flächen im E4 nicht aktiv. Oder möglicherweise war das, was die hohen  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen verursachte, nur *in situ* funktionsfähig, d.h. bei intakten Pflanzen(wurzeln) und ungestörtem Boden; wurde es zerstört, erlosch die  $\text{N}_2\text{O}$ -produzierende Funktion möglicherweise augenblicklich.

Zur Messung der **Netto-Nitrifikationsaktivität** wurde die (leicht modifizierte) Methode von GASCHE (1998) verwendet, bei der die Inkubationsdauer nur 3 Tage statt der 6 bis 8 Wochen nach der klassischen Freilandmethode von RUNGE (1965) und RUNGE (1970) betrug. Die Idee, die endogene Denitrifiziererpopulation des Bodens zur Konversion von  $\text{NO}_3^-$  zu leicht meßbarem  $\text{N}_2\text{O}$  zu nutzen, stammte ursprünglich von LENSI *et al.* (1986). Unter Netto-Nitrifikation ist im Folgenden die durch Nitrifizierer bei der aeroben Inkubation feldfrischen Bodens unter Freiland-Temperaturbedingungen gebildete Nitratmenge (ohne die *in-situ* stattfindende Nitrataufnahme durch Pflanzen) zu verstehen. Die Brutto-Nitrifikationsraten des ungestörten Bodens konnten in der vorliegenden Arbeit nicht gemessen werden (vgl. 2.11); im Lindener Grünland waren sie relativ hoch und betragen in völlig ungedüngtem Grünland im Frühjahr/Sommer 1997 bis zu  $4500 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$  und aus  $\text{NH}_4$ -gedüngtem Boden bis zu  $21.000 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$  (Dr. C. Müller, mündl. Mitt., gemessen mit der von BARRACLOUGH & PURI 1995 beschriebenen  $^{15}\text{N}$  pool dilution Technik). Damit war die Brutto-Rate (ungedüngter Boden) bis zu 18 mal höher als die hier gemessenen Netto-Nitrifikationsraten. Die geringsten von C. Müller (für ungedüngten Boden) ermittelten Brutto-Nitrifikationsraten lagen wiederum in der gleichen Größenordnung wie die in der vorliegenden Arbeit gemessenen Raten.

Die mittleren auf den Kontrollflächen A1 bis A3 gemessenen Netto-Nitrifikationsraten schwankten zwischen  $84$  und  $488 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$ , und gemittelt über die insgesamt 10 Meßtermine lag sie bei  $257 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$ . In dem von LENSI *et al.* (1986) untersuchten Waldboden und an den von GASCHE (1998) beprobten Waldstandorten war die Netto-Nitrifikationsaktivität um mehr als den Faktor 10 höher als im Lindener Grünland, mit Maximalwerten von  $4000$  bis  $5000 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$ . Wie an den Waldstandorten von GASCHE (1998) trat im Lindener Grünland (in beiden  $\text{CO}_2$ -Behandlungen) eine deutliche Saisonalität auf, mit den höchsten Werten im Frühjahr bzw. Frühsommer und den geringsten Werten im Winter.

Mit Beginn der  $\text{CO}_2$ -Anreicherung war die Netto-Nitrifikation der E-Flächen zunächst signifikant erhöht. Schon im Laufe des Sommers 1998 ging die Erhöhung zurück. Am



Ende der Netto-Nitrifikationsmessungen (Juni 1999) waren die E-Raten schließlich signifikant niedriger als die A-Raten. Besonders ausgeprägt war die anfängliche Raten-Erhöhung im Ringpaar 2: Der E2 wies Anfang Juli 1998 die höchste je gemessene Netto-Nitrifikation von  $2250 \mu\text{g NO}_3\text{-N kg}^{-1} \text{Tag}^{-1}$  auf; sie war zu diesem Zeitpunkt 4,5 mal höher als die des A2. Dabei waren der Wassergehalt des Bodens und (zu Beginn der Inkubation) der Nitrat-Anfangswert der beiden Ringe fast identisch, zudem war die Standardabweichung der Einzelproben sehr gering. Dieser Anstieg trat zeitgleich mit den (nur im ersten  $\text{CO}_2$ -Anreicherungsommer) stark erhöhten  $\text{N}_2\text{O}$ -Flußraten im E2 auf. Diese konnten im folgenden Jahr 1999 nicht mehr beobachtet werden; zugleich waren im März und Juni 1999 die Netto-Nitrifikationsraten des E2 niedriger als die des A2. GASCHE (1998) konnte anhand seiner wöchentlichen Messungen eine gute Korrelation zwischen der Höhe der Netto-Nitrifikationsraten und der Höhe der  $\text{NO}$ -Emissionen der Waldböden zeigen<sup>7</sup>. Daher kann angenommen werden, daß auch im E2 ein Zusammenhang zwischen den erhöhten Netto-Nitrifikationsraten und den hohen  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen bestand. Anhand der Daten läßt sich aber nicht feststellen, ob diese aus Nitrifikation oder Denitrifikation (des verstärkt gebildeten Nitrats) stammten. Da die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen des E2 mit den ersten starken Niederschlägen im September und Oktober aber noch einmal stark anstiegen, um dann bei einem Bodenwassergehalt von über Feldkapazität und niedrigen Bodentemperaturen Ende Oktober ganz abrupt auf das Niveau des A2 zu sinken, stammten sie zumindest im Herbst 1998 wohl hauptsächlich aus Denitrifikation. Bei 80 bis 90 % wassergefülltem Porenvolumen bzw. geringen Sauerstoff-Partialdrücken von unter 5 % wird die Nitrifikation oft vollständig inhibiert (GRANLI & BÖCKMANN 1994; PAUL & CLARK 1996; HWANG & HANAKI 2000). Man könnte einwenden, daß die höheren Netto-Nitrifikationsraten im E2 nicht bis in den Herbst 1998 hinein bestanden. Bei einer indirekten Kopplung der beiden Parameter (Netto-Nitrifikation und  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen aus Denitrifikation) könnte dennoch ein Zusammenhang bestanden haben: ELLIS *et al.* (1996) konnten zeigen, daß Denitrifizierer Nitrat aufnehmen und eine Zeitlang speichern können, bevor es zu  $\text{N}_2\text{O}$  bzw.  $\text{N}_2$  denitrifiziert wurde. Messungen von C. Müller mit markiertem  $^{15}\text{N}$ -Nitrat legen dies auch für das Lindener Grünland nahe (mündl. Mitt. und zur Publikation eingereichtes Manuskript). Zudem wurde ein ähnliches Phänomen auch in der Vorversuchsphase im Winter 1996/1997 beobachtet: Bei Beginn des Auftauens war Nitrat in geringer Menge verfügbar (max. 7 ppm), während des andauernden Auftauens mit sehr hohen Peaks lagen jedoch alle  $\text{N}_{\text{min}}$ -Konzentrationen praktisch bei Null (KAMMANN *et al.* 1998). Von daher ist es denkbar, daß anfänglich erhöhte Netto-Nitrifikationsraten im E2 bis zur "Erschöpfung" des mikrobiell immobilisierten Substrats Nitrat zu gesteigerten  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen aus Denitrifikation führten. Möglicherweise zeigte gerade der feuchteste FACE-Ring E2 die stärkste Reaktion auf die  $\text{CO}_2$ -Anreicherung, weil das Niveau der Netto-Nitrifikationsraten stark positiv ( $R^2 = 0,93$ ) mit dem Bodenfeuchte-Level korreliert war.

<sup>7</sup> Die Messungen im Lindener Grünland mußten auf eine Frequenz von 3 bis 4 Wochen und mehr beschränkt bleiben, um den "Bodenverbrauch" in den  $\text{CO}_2$ -Ringen möglichst gering zu halten.

Ringpaar 1, dasjenige mit der größten Differenz im  $\text{N}_2\text{O}$ -Fluß, wies beständig die niedrigsten Netto-Nitrifikationsraten von allen drei Ringpaaren auf. Diese waren zudem in E1 und A1 über den gesamten Zeitverlauf (bis auf den Anfang und das Ende der Messungen) fast identisch. Daher bietet die gemessene Netto-Nitrifikationsaktivität keinen Anhaltspunkt zur Erklärung der enorm und dauerhaft gesteigerten  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen des E1. Es ist bei den gemessenen  $\text{NO}_3^-$ -Produktionsraten nicht anzunehmen, daß sie aus autotropher Nitrifikation gestammt haben könnten.

Die Messung der **Denitrifikations-Enzym-Aktivität (DEA)** diene nicht dazu, einen direkten Bezug zur Höhe der  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen herzustellen, da  $\text{N}_2\text{O}$  nur ein Zwischenprodukt des Denitrifikationsprozesses ist, dessen Bildung und Anteil am Gesamtumsatz von sehr vielen Faktoren abhängig sein kann (FIRESTONE & DAVIDSON 1989; GRANLI & BØCKMANN 1994). Der vorhandene Enzymlevel und die Größe der Denitrifizierer-Populationen geben jedoch Auskunft über das vorhandene Potential zur Denitrifikation unter den längerfristig an einem Standort herrschenden Umweltbedingungen (SMITH & TIEDJE 1979: *phase I denitrification*; LUO *et al.* 1998; MENYAILO & HUWE 1999). Durch die Inhibierung des letzten Enzyms der Reduktionskette mittels 10 % Acetylen, der  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase, wird die Aktivität der enzymatischen Reduktionskette bis einschließlich der  $\text{NO}$ -Reduktase gemessen (d.h. die Brutto- $\text{N}_2\text{O}$ -Produktion). Die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen in die Atmosphäre werden aber auch vom letzten enzymatischen Schritt bestimmt – der Menge von  $\text{N}_2\text{O}$ , die komplett zu  $\text{N}_2$  reduziert wird (DENDOOVEN & ANDERSON 1994). Dabei besitzt von allen Denitrifikationsenzymen die  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase die geringste Persistenz im Boden unter oxischen Bedingungen, d.h. die vorhandene Menge kann i.d.R. nicht alles gebildete  $\text{N}_2\text{O}$  zu  $\text{N}_2$  reduzieren (vgl. MENYAILO & HUWE 1999). Nach Einsetzen der Anaerobiose beginnt aber innerhalb weniger Stunden bis Tage die Neusynthese der  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase (DENDOOVEN & ANDERSON 1994; PELL *et al.* 1996; MENYAILO & HUWE 1999).

Bei einem der DEA-Untersuchungstermine, dem 25.03.1999, wurde daher das potentielle  $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$ -Verhältnis auf den E- und A-Flächen gemessen (d.h. einmal mit und einmal ohne die Zugabe von  $\text{C}_2\text{H}_2$ ); es war für beide  $\text{CO}_2$ -Behandlungen im Mittel nicht signifikant verschieden und betrug 0,58 für die E-Flächen und 0,65 für die A-Flächen<sup>8</sup>. Die  $\text{N}_2$ -Emissionen aus Denitrifikation besaßen demnach einen größeren Anteil als die  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen, und die Verhältnisse waren für die E- und A-Flächen sehr ähnlich. Allerdings könnte auch dies Verhältnis im Jahresgang schwanken.

Generell wurden in anderen Studien in der obersten Bodenschicht stets die höchsten DEA-Werte gemessen; mit der Tiefe nahmen sie stark ab (JARVIS & HATCH 1994;

---

<sup>8</sup> Hierbei wurde ein Satz Proben mit 10 % Acetylen inkubiert (d.h. es entstand  $\text{N}_2\text{O}+\text{N}_2$  in Form von meßbarem  $\text{N}_2\text{O}-\text{N} = \text{P1}$ ) und ein weiterer ohne Acetylen, d.h. entsprechend der Aktivität der aktuell vorhandenen  $\text{N}_2\text{O}$ -Reduktase wurde ein Teil des gebildeten  $\text{N}_2\text{O}$  weiter zu  $\text{N}_2$  reduziert (= P2). Das  $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$ -Verhältnis berechnete sich demnach als  $\text{P2}/(\text{P1}-\text{P2})$ . Ein Verhältnis von 1 bedeutet, daß genauso viel  $\text{N}_2\text{O}$  wie  $\text{N}_2$  gebildet wird. Nahe der Bodenoberfläche sollte dies dann in etwa den emittierten Verhältnissen entsprechen, bei längeren vertikalen Diffusionsstrecken aus der Tiefe nach oben könnte  $\text{N}_2\text{O}$  weiter reduziert werden, d.h. das emittierte Verhältnis wäre geringer als das gemessene.

DENDOOVEN *et al.* 1996; LUO *et al.* 1998). So war in der letztgenannten Untersuchung die DEA in 20 bis 40 cm Tiefe im Weideland 5 bis 200 mal niedriger als in 0 bis 5 cm Tiefe (exponentielle Abnahme, LUO *et al.* 1998). Da auch die CO<sub>2</sub>-induzierten Veränderungen im obersten, stark durchwurzelten Bodenhorizont am deutlichsten sichtbar werden sollten, wurden die Bodenproben zur DEA in der vorliegenden Arbeit aus 1 bis 6 cm Tiefe genommen (der oberste Zentimeter Pflanzenwurzelfilz wurde verworfen). Falls nicht anders angegeben, wurden in den zitierten Arbeiten ebenfalls die obersten 5 bis 6 cm beprobt.

Die Ziele der DEA-Untersuchungen waren: Erstens, die CO<sub>2</sub>-Ring-Standorte im Hinblick auf ihr Denitrifikationspotential zu charakterisieren und festzustellen, ob und wie stark sie sich voneinander unterschieden, zweitens, ob die DEA-Werte jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen; und drittens, zu verfolgen, ob sich das Potential zur N<sub>2</sub>O-Produktion unter erhöhtem CO<sub>2</sub> langfristig änderte.

Die mittleren DEA-Werte betragen für den Untersuchungszeitraum im Lindener Grünland 1058 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> auf den E-Flächen und 1434 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> auf den A-Flächen (Unterschied nicht signifikant). Diese Werte sind, verglichen mit denen anderer Autoren, relativ hoch: LUO *et al.* 1998) geben in zwei verschiedenen (trockeneren) Weideböden in Neuseeland etwa halb so hohe Werte an: 688 und 796 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> im Frühjahr sowie 508 und 604 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> im Herbst, obwohl die N-Applikation im Weideland von LUO *et al.* (1998) höher war als im Lindener Grünland. Kurzfristige Ereignisse, wie z.B. ein starker Regenfall (bei dem vorher und nachher Proben für die DEA-Bestimmung genommen worden waren), hatten keinen Einfluß auf das DEA-Niveau (LUO *et al.* 1998). Auch im Lindener Grünland bestand praktisch keine Korrelation zwischen den kurzfristig schwankenden Bodenfeuchtwerten in einem bestimmten CO<sub>2</sub>-Ring und den gleichzeitig gemessenen DEA-Werten. In einem ebenfalls trockeneren Waldboden (*Pinus radiata*, sandiger Lehm) fanden BARTON *et al.* 2000) sehr niedrige DEA-Werte von nur 0,2 bis 0,3 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Wurde der zuvor beregnete Boden 7 Tage lang aerob, aber aufgesättigt (ohne C- und N-Gaben) vorinkubiert, stiegen die DEA-Werte um den Faktor 1000. In einem Dünge-Experiment auf schluffigem Lehm ermittelten TENUTA *et al.* (2000) DEA-Werte, die bei der ungedüngten Kontrolle und einer NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>-Düngung von 255 kgN ha<sup>-1</sup> in etwa gleich hoch lagen und zwischen 500 und 1000 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> variierten (aus der Graphik der Publikation abgelesen). Der von MENYAILO & HUWE 1999) beprobte Graslandboden (0 bis 10 cm Tiefe; Permafrost in 70 bis 170 cm Tiefe) in Zentralsibirien wies nicht nur sehr ähnliche Bodenparameter auf wie das Lindener Grünland, sondern zeigte auch fast den gleichen DEA-Wert von 1360 µg N<sub>2</sub>O-N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. In der Salzmarsch der Chesapeake Bay (vgl. 4.2 und 4.3) wurde die DEA im Juni, August und Oktober 1994 gemessen (0 bis 10 cm Tiefe, MATAMALA & DRAKE 1999). Diese waren im Schnitt vier- bis fünfmal so hoch wie die des Lindener Grünlands; sie waren im Juni am höchsten und sanken bis Oktober um das 2- bis 2,5-fache (MATAMALA & DRAKE 1999) – im Lindener Grünland war der jahreszeitliche Verlauf eher umgekehrt. In einem sehr viel schwereren Boden, einem schlammigen Lehm-Podsol in der Nähe Moskaus, fanden

KURAKOV *et al.* 2000) dagegen sehr viel höhere DEA-Werte, die zwischen 5000 und 20000  $\mu\text{g N}_2\text{O-N kg}^{-1} \text{h}^{-1}$  lagen (keine Angaben zur Tiefe der Probennahme).

Zusammengefaßt betrachtet, vermitteln die oben geschilderten Arbeiten folgendes Bild: Das Niveau der Denitrifikations-Enzym-Aktivität ist in allererster Linie vom langfristigen Bodenfeuchte-Niveau eines Standorts abhängig bzw. von den Bodenparametern, welche die Feuchte bestimmen. Über die zitierten Studien gesehen, variierte die DEA um den Faktor  $10^5$ , mit den geringsten Werten in sandigen, porösen Böden und den höchsten Werten im Podsol. Im Lindener Grünland spiegelte die gute Korrelation zwischen dem langfristigen Bodenfeuchte-Niveau und der mittleren DEA die oben dargelegte Feuchteabhängigkeit bzw. Abhängigkeit von den Bodeneigenschaften "im Kleinen" wieder. Dabei waren die Unterschiede zwischen den einzelnen  $\text{CO}_2$ -Flächen sehr viel geringer (Ringpaar 1:  $\sim 500 \mu\text{g N}_2\text{O-N kg}^{-1} \text{h}^{-1}$  bis Ringpaar 2:  $\sim 2000 \mu\text{g N}_2\text{O-N kg}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) als die Schwankungsbreite der zitierten DEA-Studien über den Bereich der verschiedenen Bodentypen. Das Lindener Grünland besaß eine verhältnismäßig hohe *in-situ* Denitrifikations-Enzym-Aktivität, wie der Vergleich mit den o.g. Arbeiten zeigt. Diese äußerte sich aber ohne die Verfügbarkeit von freiem mineralischen Stickstoff (ohne  $\text{CO}_2$ -Anreicherung) *nicht* in hohen  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen.

Nur in einer der genannten Studien wurde zur Saisonalität der DEA Stellung genommen (LUO *et al.* 1998); hier bestand fast kein Unterschied zwischen den im Frühjahr und im Herbst gemessenen Werten (s.o.). Im Lindener Grünland trat dagegen eine deutliche Saisonalität auf: Mit den ungewöhnlich hohen Niederschlägen im Herbst 1998 stieg auch das DEA-Niveau im Mittel auf mehr als das doppelte des sommerlichen Levels – am stärksten im (zu diesem Zeitpunkt) feuchtesten Ring A2. Dieser *in-situ*-Verlauf ähnelte in gewisser Weise der Studie mit der Vorinkubation von aufgesättigtem (nässegewohntem) Boden von BARTON *et al.* (2000). Eine *kurzfristige* Korrelation mit der Bodenfeuchte war (s.o.) dennoch nicht gegeben.

Die langfristige N-Verfügbarkeit war zwar nicht unbedeutend (o.g. Studien), dem mittleren Feuchtelevel des Bodens gegenüber aber eher von untergeordneter Bedeutung. In der Arbeit von MENYAILO & HUWE 1999 an verschiedenen Waldböden und einem Graslandboden, die über eine Dauer von 27 Jahren alle aus dem gleichen Substrat hervorgegangen waren (d.h. ähnliche Bodenart und Feuchtelevel), bestand jedoch die beste Korrelation zwischen der Höhe der  $\text{N}_2\text{O}$ -Emissionen (Langzeit-DEA-Inkubationen) und dem C/N-Verhältnis des Substrats. Unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  ist es sehr wahrscheinlich die  $\text{N}_{\text{min}}$ -Verfügbarkeit, die sich an ohnehin N-limitierten Standorten verringert (vgl. 1.3.2), indem eine stärkere Konkurrenzsituation zwischen Pflanzen und mikrobieller Biomasse um frei verfügbaren mineralischen Stickstoff eintritt (z.B. HU *et al.* 2001). So deuten auch MATAMALA & DRAKE 1999) ihre DEA-Ergebnisse in der Salzmarsch (s.u.).

Existierte nun eine Verschiebung im DEA-Level unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  im Lindener Grünland? Die Zusatzuntersuchungen zeigten keinen signifikanten (zeitlichen) Entwicklungstrend in eine bestimmte Richtung; vielmehr dominierte der mittlere Bodenfeuchte-

Level die Höhe der DEA-Werte (s.o.). Es bestand aber die Tendenz zu einem verringerten DEA-Niveau unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, selbst wenn der Bodenfeuchte-Einfluß berücksichtigt wurde. Bei 4 von 10 Untersuchungszeitpunkten waren die DEA-Werte (E und A-Mittel) fast identisch, zu den restlichen 6 Zeitpunkten dagegen waren die A-Werte deutlich höher (einmal davon signifikant höher). Auf keinen Fall hat die DEA unter erhöhtem CO<sub>2</sub> zugenommen, das belegen die DEA-Messungen ganz eindeutig.

Dieser Befund steht daher im Gegensatz zu den Ergebnissen anderer Autoren: So zeigte beispielsweise die Untersuchung von SMART *et al.* (1997) eine Erhöhung der DEA rhizosphärennaher Denitrifizierer unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. Allerdings war Nitrat in dieser Arbeit, die an Pflanzen in Nährlösungskultur durchgeführt wurde, sehr wahrscheinlich unbegrenzt verfügbar (für beide, Pflanzen wie Denitrifizierer). SMART *et al.* (1997) geben eine erhöhte Verfügbarkeit von leicht metabolisierbarem organischen Kohlenstoff unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung als wahrscheinlichste Ursache für ihre Befunde an. Auch die Ergebnisse von ROBINSON & CONROY (1999, vgl. Kap. 4.2) weisen in Richtung einer gesteigerten Denitrifiziereraktivität unter erhöhtem CO<sub>2</sub>; die Autoren machten jedoch Verbesserungen in der Wassernutzung der untersuchten C<sub>4</sub>-Pflanzen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> hierfür verantwortlich. Allerdings war hier ebenfalls die Nitratverfügbarkeit sehr viel höher als im Lindener Grünland.

In der bereits zitierten Langzeit-CO<sub>2</sub>-Anreicherungsstudie in der C<sub>3</sub>-Pflanzen-Salzmarsch wurden jedoch ebenfalls verringerte DEA-Werte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gefunden (3 Meßzeitpunkte 1994, im 8. Jahr nach Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung 1987); dabei war der Unterschied im Oktober signifikant (MATAMALA & DRAKE 1999). Ähnlich wie im Lindener Grünland, in dem Bodenfeuchteveränderungen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> im Prinzip keine Rolle spielten, halten MATAMALA & DRAKE (1999) die Verknappung von freiem mineralischen Stickstoff für die wahrscheinlichste Ursache für den Rückgang im DEA-Level bzw. in den Denitrifizierer-Populationen. Ein sinkendes DEA-Niveau sollte das Potential für kurzzeitig hohe N<sub>2</sub>O-Emissionen bei Eintreten denitrifikationsförderlicher Bedingungen im Freiland verringern.

In Studien, in denen dies gemessen wurde, bestand jeweils eine sehr gute Korrelation zwischen dem DEA-Niveau und der Höhe der jährlich gemessenen N<sub>2</sub>O-Emissionen am Standort (BARTON *et al.* 2000), oder mit den bei Labor-Inkubationen gemessenen N<sub>2</sub>O-Emissionen (MENYAILO & HUWE 1999). Im feuchtesten Ringpaar 2 trat ab dem Herbst 1998 (parallel zum Rückgang der gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen vom E2) eine Divergenz zwischen den DEA-Niveaus auf, mit zeitweilig nur halb so hohen DEA-Werten im E2, die bis zum Ende der Messungen andauerte. Parallel dazu sanken im zweiten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung vor allem während Phasen mit höherer Denitrifikationsaktivität (Düngung, hohe Bodenfeuchte) die E2-N<sub>2</sub>O-Emissionen wieder unter die des A2 (so wie es vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung gewesen war). DEA-Level und N<sub>2</sub>O-Emissionen schienen somit im Ringpaar 2 korreliert zu sein.

Die DEA-Untersuchungen bieten daher ein weiteres Indiz dafür, daß die hohen N<sub>2</sub>O-Emissionen auf den trockeneren Flächen E1 und E3, die generell die geringeren DEA-

Niveaus aufwiesen (gegenüber E2 – A2), wahrscheinlich nicht aus Denitrifikation stammten (neben der negativen Korrelation mit der Bodenfeuchte und anderen Gründen, vgl. 4.4.2). Gerade E1 wies ein nicht seiner Feuchte "entsprechendes", sondern unterdurchschnittliches DEA-Niveau auf.

Weder über die autotrophe Nitrifikation, noch über die Denitrifikation lassen sich die stark gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> erklären. Welche Möglichkeiten könnten noch bestehen, die mit den durchgeführten Messungen nicht erfaßt worden wären? – Dazu zwei Arbeitshypothesen für zukünftige Untersuchungen:

**Steigerung der N<sub>2</sub>O-Produktion aus Denitrifikation durch folgende miteinander kombinierte Parameter:** Sinkende Persistenz der N<sub>2</sub>O-Reduktase, d.h. steigender N<sub>2</sub>O-Anteil (diese Verhältnisse wurden nur einmal in der kalten Jahreszeit gemessen). Sie müssten regelmäßig v.a. während des Sommers erfaßt werden. Gleichzeitig könnte ein in Rhizosphärennähe sinkender pH-Wert (z.B. verstärkte Wurzel-Ausscheidung organischer Säuren unter erhöhtem CO<sub>2</sub>) das N<sub>2</sub>O/N<sub>2</sub>-Verhältnis steigen lassen (pH-Wert-Abhängigkeit: vgl. EATON & PATRIQUIN 1989; FLESSA *et al.* 1998). Der Rhizosphären-pH kann in Abhängigkeit von der Nährstoffaufnahme und der gekoppelten Ionenabgabe um bis zu zwei Einheiten höher oder tiefer als der des wurzelfernen Bodens (*bulk soil*) liegen (MARSCHNER *et al.* 1986). (Es müßte also bei einer pH-Messung des *bulk soil* nicht unbedingt meßbar sein). Das Vorhandensein leicht mineralisierbarer anstelle langlebiger organischer C-Substrate steigerte in einer Untersuchung von DENDOOVEN *et al.* (1996) ebenfalls das N<sub>2</sub>O/N<sub>2</sub>-Verhältnis. Indizien für eine gesteigerte C-Rhizodeposition waren im Lindener Grünland einerseits höhere C<sub>org</sub>-Gehalte und andererseits die erhöhte Bestandesatmung (vgl. 4.3), die auf E1 von 1998 bis 2000 am wenigsten rückläufig war. Wurzelnah resultierte u.U. ein erhöhter O<sub>2</sub>-Verbrauch durch Rhizodeposition und Wurzelatmung selbst (denitrifikationsförderliche Bedingungen). Verschiebungen in den letzten drei Parametern wären anhand des DEA-Niveaus nicht zu erkennen gewesen. Diese Möglichkeiten sollen über Modellversuche getestet werden. Als einzige Ursache für die gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen (v.a. im E1) werden sie jedoch für weniger wahrscheinlich gehalten, da freies Nitrat und Nitrit (= Chemodenitrifikation, vgl. CHALK & SMITH 1981; MÜLLER 1999) praktisch nicht verfügbar waren.

**N<sub>2</sub>O-Produktion durch heterotrophe Nitrifikation:** Heterotrophe Nitrifizierer sind Organismen, die Nitrat ohne Energiegewinnung aus NH<sub>4</sub><sup>+</sup> und/oder organischen Substraten produzieren können (PAUL & CLARK 1996). Der Term "Heterotrophe Nitrifikation" wird bisweilen auch für die Oxidation von organischem Stickstoff (Bsp. Aminosäuren) zu Nitrat benutzt (BARRACLOUGH & PURI 1995). Heterotrophe Nitrifikation gilt in Grasland als ein Prozeß mit nur geringem oder gar keinem Anteil an der Nitratproduktion (Bsp. FIRESTONE & DAVIDSON 1989; PAUL & CLARK 1996). In sauren Waldböden oder tropischen Böden kann den Autoren zufolge der Anteil jedoch

beträchtlich sein. Zu den heterotrophen Nitrifizierern gehören neben Organismen wie *Arthrobacter globiformis*, *Aerobacter aerogenes*, *Streptomyces griseus*, *Thiosphaera*- und *Pseudomonas*-Arten vor allem Pilze, Arten wie *Aspergillus flavus*, *Penicillium*- und *Cephalosporium*-Arten (ROBERTSON & KUENEN 1990, PAUL & CLARK 1996). Aber auch ektotrophe Mykorrhiza wurde als heterotropher Nitrifizierer identifiziert (PAUL & CLARK 1996). Diese Organismen werden nicht durch Acetylen gehemmt; daher wäre ein von ihnen produzierter  $N_2O$ -Anteil bei den AIT-Messungen mit in den Denitrifikations-Anteil eingegangen. Da aber auch bei diesen Inkubationen nie die *in-situ* gemessenen hohen  $N_2O$ -Emissionsraten auftraten (E4-Boden, s.o.), noch erhöhte Netto-Nitrifikationsraten unter erhöhtem  $CO_2$  gefunden wurden, scheint heterotrophe Nitrifikation auf den ersten Blick ebenfalls nicht für den beobachteten  $N_2O$ -Emissionsanstieg in Frage zu kommen. Heterotrophe Nitrifizierer sind jedoch oft gleichzeitig (aerobe) Denitrifizierer – mit anderen Worten, sie setzen möglicherweise gar kein (meßbares) Nitrat frei, was die Abschätzung der Größenordnung dieses Nitrifikationsprozesses schwierig macht (ROBERTSON & KUENEN 1990; PAUL & CLARK 1996). ROBERTSON & Kuenen (1990) berichten von Untersuchungen an dem Organismus *Thiosphaera pantotropha*, der aus heterotropher Nitrifikation stammendes Nitrit sofort aerob denitrifizierte, wobei erhöhte Nitrit- und Nitratkonzentrationen die heterotrophe Nitrifikation hemmten. Möglicherweise tritt diese Funktionalität (heterotrophe Nitrifikation bei gleichzeitiger aerober Denitrifikation) auch bei intakter arbuskulärer Mykorrhiza (AM) und nur *in-situ* auf, d.h. bei permanenter Kohlenhydrat-Versorgung durch den pflanzlichen Partner, die unter erhöhtem  $CO_2$  höchstwahrscheinlich gesteigert war. Kleinräumige Veränderungen in der Rhizosphäre ( $O_2$ -Partialdruck, pH-Wert, *anaerobic microsites* über wurzellozierte Atmung, u.a.) könnten Bedingungen geschaffen haben, unter denen verstärkt über diesen Weg  $N_2O$  gebildet wurde. Von Pilzen ist bekannt, daß sie im Stickstoff-Stoffwechsel eine Vielzahl von Möglichkeiten und Fähigkeiten besitzen (MARZLUF 1997). Es wäre denkbar, daß die  $N_2O$ -Produktion sofort erlischt, wenn die intakte Symbiose zerstört wird (Inkubation von homogenisierten Bodenproben). Wie in Kapitel 1 ausgeführt, stiegen in etablierten Ökosystemen die AM-Parameter wie Hyphenlänge, Glomalin-Konzentration oder Befall pro Wurzellänge unter erhöhtem  $CO_2$  an (RILLIG *et al.* 1999a, b; RILLIG *et al.* 2000). Möglicherweise spielen niedermolekulare organische Stickstoffverbindungen in dem Teil des N-Kreislaufs, von dem bislang angenommen wurde, er sei dem mineralischen Stickstoff vorbehalten, eine wichtige Rolle (Direktaufnahme durch Bodenmikroorganismen: BARRACLOUGH 1997; Direktaufnahme durch Pflanzen, u.a. ein AM-Gras: NÄSHOLM *et al.* 1998). Diese Hypothese soll mittels verschiedener Isotopen-Techniken in Modellversuchen mit etabliertem Grünland überprüft werden.

## 4.5 Die CH<sub>4</sub>-Flüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>

### 4.5.1 Der Rückgang der Methanoxidation

Über die Perioden vor und nach Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung gemittelt, betragen die **CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten der Kontrollflächen** 20,9 und 20,8 µg CH<sub>4</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Gemittelt über jeweils einen Jahreszeitraum (1998 bis 2000), wies von allen Kontrollringen der A2 stets die geringsten und der A3 stets die höchsten Jahres-Oxidationsraten auf (minimal 13,6 µg CH<sub>4</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> im A2 im Jahr 1998 und maximal 30,4 µg CH<sub>4</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> im A3 im Jahr 2000). Die höchsten je gemessenen einzelnen Oxidationsraten lagen (in A1, E2, A2) bei etwa 135 µg CH<sub>4</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, was daher als die maximal mögliche CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität des untersuchten Grünlands angesehen werden kann (vgl. BORKEN *et al.* 2000).

Diese mittleren Raten entsprachen den in anderen temperaten Grasländern gemessenen Werten: TATE & STRIEGL 1993) berichten von mittleren Oxidationsraten zwischen 20 und 32 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> aus Präriegrasland. MOSIER *et al.* (1991) fanden Werte zwischen 15 und 26 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> in Hoch- und Tiefland-Prärie und ungedüngtem Grünland. BOECKX *et al.* (1997) ermittelten mit der Inkubation von Bodenkernen aus tonigem Graslandboden eine Oxidationsrate von 25 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Weltweit differieren Methanoxidationsraten verschiedener Böden voneinander weniger durch die Lage in den unterschiedlichen Klimazonen, als vielmehr durch spezielle standörtliche Bedingungen wie z.B. Bodeneigenschaften, Grundwasserstand, Landnutzungsformen und N-Düngung (v.a. Ammonium; HÜTSCH *et al.* 1994; POWLSON *et al.* 1997; HÜTSCH 1998c; MOSIER *et al.* 1998). So geben beispielsweise PRIEMÉ & CHRISTENSEN (1999) in einer Zusammenfassung verschiedener Studien und eigener Ergebnisse für tropische Savannen eine mittlere CH<sub>4</sub>-Oxidationsrate von 27,8 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> an, was in etwa der mittleren A3-Rate (1998 bis 2000) oder der mittleren E1-Rate (1998) des Lindener Grünlands entspricht. Auch in Wüstenböden wurden CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten von 20,6 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> gemessen (STRIEGL *et al.* 1992), die mit den über die drei Jahre 1998 bis 2000 gemittelten A-Raten des Lindener Grünlands fast identisch sind (20,8 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). Waldböden mit neutralem pH-Wert scheinen weltweit die größte Methanoxidationskapazität zu besitzen (z.B. STEUDLER *et al.* 1989; CASTRO *et al.* 1995; BRADFORD *et al.* 2000; ISHIZUKA *et al.* 2000). Die *höchsten* im Lindener Grünland gemessenen Werte entsprachen dabei in etwa den *mittleren* in den (ungedüngten) Waldökosystemen der o.g. Autoren gemessenen CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten. Andere Studien an Wäldern ermittelten bisweilen auch geringere Oxidationsraten: BORKEN *et al.* (2000) fanden in zwei Untersuchungsjahren mittlere CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten von 11,4 und 14,1 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> in saurem Fichtenwaldboden (im Solling bei Göttingen), bei einem Maximalwert von 56 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Auch in borealem Hochland- und Auen-Wald in Alaska waren die von BILLINGS *et al.* (2000) gemessenen CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten durchschnittlich geringer als im Lindener Grünland, mit Maximalwerten von 29,7 und 17,8 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> für die



beiden Standorte. Stark mit Stickstoff gedüngte Graslandökosysteme wiesen i.d.R. wesentlich geringere Methanoxidationsraten auf als in der vorliegenden Untersuchung gemessen (Bsp. MOSIER *et al.* 1991; MOSIER & DELGADO 1997a; MOSIER *et al.* 1997b; HÜTSCH 1998b). So geben VAN DEN POL-VAN DASSELAAR *et al.* (1999) in einer Studie an vier unterschiedlich stark gedüngten Grünlandstandorten in den Niederlanden die höchste jährliche CH<sub>4</sub>-Oxidation für ein extensiv beweidetes Grünland (jährliche N-Deposition: 50 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) mit 1,1 kg CH<sub>4</sub> ha<sup>-1</sup> an (= 9,4 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). Alle anderen von den Autoren untersuchten und höher mit verschiedenen Stickstoffformen gedüngten Grünlandstandorte besaßen eine weit geringere CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität. Generell besteht eine positive Korrelation zwischen der (natürlichen) Fruchtbarkeit eines Standorts und der Höhe seiner Methanoxidationsrate (KRUSE & IVERSEN 1995; CASTRO *et al.* 1995). Abschließend betrachtet, besaß der fruchtbare Standort "Lindener Grünland", obwohl gedüngt und bei relativ hoher Bodenfeuchte, eine verhältnismäßig hohe CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität. Es erreichte in Spitzenwerten die gleichen Raten wie stark Methan oxidierende Waldböden mit neutralem pH-Wert.

Das Lindener Grünland beherbergt wahrscheinlich hauptsächlich jene Typ-II-Methanotrophen (vgl. DUNFIELD *et al.* 1999; BULL *et al.* 2000), die sowohl mit hoher als auch mit geringer Affinität – je nach längerfristigen Expositionsbedingungen – Methan oxidieren können: Mit der Bodenluftsondentechnik (KAMMANN *et al.* 2001a in Anhang 2) wurden wiederholt in Tiefen ab 50 cm aufwärts Methanproduktion bzw. hohe Methankonzentrationen (durch CH<sub>4</sub>-Produktion in der Tiefe) gemessen, die zeitweise bis dicht unter die Oberfläche reichte (vgl. KAMMANN *et al.* 2001b in Anhang 4). Eine *in-situ*-Induktion der Methanoxidierer durch hohe CH<sub>4</sub>-Konzentrationen, so wird angenommen (GOULDING *et al.* 1996), fördert deren CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität (Bsp. Laborstudie: NESBIT & BREITENBECK 1992; Freilandmessungen: BILLINGS *et al.* 2000), wenn nicht allzu lange hohe CH<sub>4</sub>-Konzentrationen herrschen ("Akklimation": Anstieg des K<sub>m</sub>-Werts, vgl. DUNFIELD *et al.* 1999). Temporäre Methanproduktion ist im Lindener Grünland nicht selten, wie auch die sporadisch gemessenen Methan-Emissionsereignisse demonstrierten, und könnte daher zu der verhältnismäßig hohen CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität des Lindener Grünlandbodens beigetragen haben.

**Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> begann im zweiten Jahr ein kontinuierlicher Rückgang** der mittleren CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten in den E-Ringen, der bis zum Ende der Untersuchungen andauerte. Dieser war für das Jahr 2000 auf dem Niveau P < 0,1 signifikant. Am stärksten ausgeprägt war der wachsende Unterschied zwischen den E- und den A-Flächen während der Vegetationsperiode – im dritten Sommer der CO<sub>2</sub>-Anreicherung waren die CH<sub>4</sub>-Flußraten der E-Flächen signifikant geringer als die der A-Flächen (P = 0,03) und betrug nur noch 76 % der CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten der Kontrollflächen. Über das gesamte Jahr 2000 betrachtet, waren die E-Methanoxidationsraten um 20 % geringer als die der Kontrollringe. Diese Entwicklung war, wie schon beim N<sub>2</sub>O, im wesentlichen den beiden trockeneren Ringen E1 und E3 zuzuschreiben: Auf E1 entwickelte sich der Rückgang langsam und kontinuierlich und "gipfelte" im September

2000 in einem Methanemissionsereignis (siehe unten); im E3 war der stärkste Rückgang 1999 zu verzeichnen und blieb im Jahr 2000 auf dem erreichten verringerten Niveau. Im feuchtesten Ringpaar 2 (E2) hingegen fand keine vergleichbare Entwicklung statt. Die Tatsache, daß der Unterschied zwischen den E- und A-Flächen jeweils während der Vegetationsperiode am ausgeprägtesten war, weist auf den Pflanzen-vermittelten Einfluß der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration als Ursache hin. Es sind zwei weitere Untersuchungen zum Einfluß erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf die Methanoxidation bekannt (INESON *et al.* 1998; AMBUS & ROBERTSON 1999), in denen im Mittel ähnliche Ergebnisse erzielt wurden wie in der vorliegenden Arbeit.

Während der bereits geschilderten 9-tägigen Messungen von INESON *et al.* (1998) im Swiss FACE-Intensivgrünland wurde eine um  $\frac{2}{3}$  verringerte CH<sub>4</sub>-Oxidationsrate unter erhöhtem CO<sub>2</sub> festgestellt, d.h. 19,1 µg C m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup> auf den Kontrollflächen und 6,4 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> auf den CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen. Die Autoren merken dazu an, das Ergebnis sei eine Parallele zu den erhöhten CH<sub>4</sub>-Emissionen, die in Untersuchungen unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung stets gefunden worden seien (vgl. DACEY *et al.* 1994; HUTCHIN *et al.* 1995; MEGONIGAL & SCHLESINGER 1997; SAARNIO *et al.* 2000). Sie geben aber keine Erklärung oder Hypothesen für die beobachtete drastische Reduktion der CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten an. Die CH<sub>4</sub>-Oxidationsreduktion in der Studie von INESON *et al.* (1998) war wesentlich größer als die im Lindener Grünland, obwohl beide im dritte Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung gemessen wurden. Die von INESON *et al.* (1998) in ihrer Kontrollfläche im Juli gemessene Methanoxidationsrate war geringer als die Werte der A-Flächen des Lindener Grünlands in vergleichbaren Zeiträumen (Juli 1998, 1999 und 2000: zwischen 25 und 42 µg C m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>). Das Schweizer Grünland wurde wesentlich intensiver gedüngt (Ammoniumnitrat: 560 kg ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) als das Lindener Grünland. Da höhere Ammonium-Applikationen über längere Zeiträume in der Regel für einen Rückgang der Methanoxidation in landwirtschaftlich genutzten Böden sorgen (vgl. HÜTSCH *et al.* 1994; POWLSON *et al.* 1997; HÜTSCH 1998a; HÜTSCH 2001), ist dieser Unterschied nicht verwunderlich. Möglicherweise könnte er sogar die Ursache des stärkeren CH<sub>4</sub>-Oxidations-Rückgangs in der Studie von INESON *et al.* (1998) verglichen mit dem im Lindener Grünland sein: Auf der Suche nach den Ursachen der sich verringern den CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten unter N-Düngung wird neben der "klassischen" Ursache der Substratinhibierung der Methan-Monooxygenase durch Ammonium (vgl. BÉDARD & KNOWLES 1989; ADAMSEN & KING 1993; KING & SCHNELL 1994) auch immer wieder diskutiert, ob nicht beschleunigte bzw. veränderte N-Umsetzungsprozesse in Böden über inhibierende N-Intermediärprodukte wie z.B. Nitrit, bestimmte Aminosäuren oder phenolische N-haltige Verbindungen an der Hemmung der Methanotrophen beteiligt sein könnten (vgl. KRUSE & IVERSEN 1995; BOECKX & VAN CLEEMPUT 1996; HÜTSCH 1998a; TLUSTOS *et al.* 1998). So fanden beispielsweise BRADFORD *et al.* (2000) nach Kahlschlag an verschiedenen Waldstandorten (UK) stark reduzierte CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten in den Böden, gekoppelt mit gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen, welche die Autoren als Indiz für beschleunigte Stickstoff-Umsetzungsprozesse (erhöhte N<sub>min</sub>-Konzentrationen) werteten. Interessanterweise bewirkte ein selektiver Einschlag genau

das Gegenteil: Die Methanoxidationsraten stiegen, und die N<sub>2</sub>O-Emissionen verringerten sich signifikant (BRADFORD *et al.* 2000; die Verfügbarkeit verschiedener N-Verbindungen wurde nicht gemessen). Genau die gleiche Beziehung war in der vorliegenden Studie zu beobachten: Die N<sub>2</sub>O-Emissionen waren in *den* beiden Ringen (unter erhöhtem CO<sub>2</sub>) gesteigert, die gleichzeitig auch die rückläufigen Methanoxidationsraten aufwiesen. BOECKX & VAN CLEEMPUT (1996) beobachteten in Labor-Experimenten mit Deponieböden beim Einbringen von Gründünger mit engem C/N-Verhältnis einen Rückgang der Methanoxidation (wie bei der Zugabe von Ammonium); wurde jedoch Gründünger mit weitem C/N-Verhältnis untergemischt, blieb die Methanoxidation unverändert. Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nimmt die Verfügbarkeit von freiem mineralischen Stickstoff tendenziell ab (vgl. 1.3.2), somit hätte die CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität im Lindener Grünland theoretisch eher ansteigen als abnehmen sollen. Hohe N-Dünger-Mengen hatten im Lindener Grünland keinen Einfluß auf die CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität (KAMMANN *et al.* 2001b in Anhang 3). Die erhöhten N<sub>2</sub>O-Emissionen wiesen in der vorliegenden Untersuchung auf Veränderungen in den N-Umsatzprozessen hin, die sich jedoch anhand der gemessenen mineralischen N-Konzentrationen und der Messung der Netto-Nitrifikationsraten nicht erklären ließen (vgl. 4.4.3). Wenn daher tatsächlich eine Inhibierung der Methanoxidation über veränderte N-Umsatzprozesse eingetreten sein sollte, können es nur organische N-Verbindungen gewesen sein; eine Akkumulation von Nitrit ist bei dem pH-Wert des Grünlandbodens und nach dem derzeitigen Wissensstand (gerade zur Wirkung von erhöhtem CO<sub>2</sub>, vgl. 1.3) ausgesprochen unwahrscheinlich (PAUL & CLARK 1996; MÜLLER 1999). Dennoch sollte der Nitritgehalt während der "Hochphase" der Veränderungen (N<sub>2</sub>O; CH<sub>4</sub>) im Sommer 2001 mit der Methodik von STEVENS & LAUGHLIN (1995) sowohl in der Rhizosphäre als auch im Gesamtboden (*bulk soil*) aller CO<sub>2</sub>-Ringe gemessen werden, um Nitrit als Ursache ausschließen zu können. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit könnte die Entstehung organischer Intermediär-N-Verbindungen im Stoffwechsel heterotropher Nitrifizierer (Pilze, vgl. MARZLUF 1997) sein; diese organischen N-Verbindungen könnten sowohl die CH<sub>4</sub>-Oxidation inhibieren als auch als Vorläufersubstanzen an der Entstehung der hohen N<sub>2</sub>O-Emissionen beteiligt sein. Die Typ-II-Methanotrophen können häufig N<sub>2</sub> fixieren; werden sie durch hohe CH<sub>4</sub>-Konzentrationen gefördert, können die N<sub>2</sub>O-Emissionen des betreffenden Bodens (hauptsächlich durch methanotrophe Nitrifikation) signifikant steigen, wie MANDERNACK *et al.* (2000) in Untersuchungen an Deponieböden zeigen konnten. Möglicherweise läßt sich der Weg des Stickstoffs im Beziehungsgeflecht Pflanze – Mykorrhiza – Bodenmikroorganismen über die Blatt-Applikation von <sup>15</sup>N-<sup>13</sup>C-Harnstoff (SCHMIDT & SCRIMGEOUR 2001) in Zusatzexperimenten verfolgen und aufklären.

In der zweiten Studie wurden die Methanoxidationsraten *in-situ* zu drei Zeitpunkten in Pappelmikrokosmen gemessen, die im zweiten Jahr erhöhtem CO<sub>2</sub> ausgesetzt waren (AMBUS & ROBERTSON 1999). Dabei lagen die CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> im Mittel um 22 % unter denen der Kontrollen; diese Reduktion liegt in der gleichen Größenordnung wie die im Lindener Grünland im dritten Jahr des Experiments

gemessene. AMBUS & ROBERTSON (1999) geben als wahrscheinlichste Ursache eine durch die CO<sub>2</sub>-Behandlung gesteigerte Bodenfeuchte an (vgl. Kap. 1.4.2). Dies kann für das Lindener Grünland als Ursache der verringerten Methanoxidationsraten mit ziemlicher Sicherheit ausgeschlossen werden, da die Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, wie bereits diskutiert (vgl. 4.2), praktisch unverändert blieb. Im Gegensatz zur Vorversuchsperiode (KAMMANN *et al.* 2001b in Anhang 3) bestand zwar im Zeitraum 1998 bis 2000, wie häufig in anderen Studien gefunden (Bsp. CASTRO *et al.* 1994; BORKEN *et al.* 2000), eine (mäßige) negative Korrelation zwischen der Bodenfeuchte und den CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten auf den einzelnen Flächen. Über das Versuchsgelände betrachtet, konnte aber zwischen der mittleren CH<sub>4</sub>-Oxidation einer Fläche und dem mittleren Feuchteniveau keine Korrelation festgestellt werden (weder für die E-, noch für die A-Flächen). In Ökosystemen, in denen die Methanoxidation auch von der Methanproduktion (in der Tiefe, aber auch oberflächennah) beeinflusst werden kann (vgl. Anhang 3 und 4), scheint die Bodenfeuchte prinzipiell eine nicht sehr gut geeignete Größe zu sein, um die CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten vorher zu sagen (KAMMANN *et al.* 2001b; BILLINGS *et al.* 2000). In der letztgenannten Studie wurde in einer arktischen Talau mit hoher Bodenfeuchte und Methanproduktion in der Tiefe trotz künstlicher Verringerung der Bodenfeuchte (Regendach) eine *Abnahme* der CH<sub>4</sub>-Oxidation festgestellt. BILLINGS *et al.* (2000) vermuten speziell an die hohen Bodenfeuchte-Bedingungen angepasste Methanoxidierer-Populationen an diesem Standort; an einem anderen Standort mit wesentlich geringerer Bodenfeuchte (*upland forest*) bewirkte die künstliche Verringerung des Niederschlags durch Überdachung die erwartete Steigerung der Methanoxidation, wie sie auch von BORKEN *et al.* (2000) in einem sehr ähnlichen Experiment im Solling festgestellt wurde. Die Methanoxidierer des Lindener Grünlands verhielten sich wie die des arktischen Auenstandorts von BILLINGS *et al.* (2000). Gemeinsam ist diesen Standorten der hohe Bodenfeuchte-Level und die temporäre Methanproduktion in der Tiefe. Daher könnte die Annahme von BILLINGS *et al.* (2000), daß es sich hier um speziell an hohe Bodenfeuchtwerte angepasste Methanotrophen-Populationen handelt, auch auf das Lindener Grünland zutreffen. Einen Erklärungsansatz für den Rückgang der CH<sub>4</sub>-Produktion unter erhöhtem CO<sub>2</sub> bietet dieser Befund jedoch nicht.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die beobachtete allmähliche Reduktion der CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten könnte in **Populationsverschiebungen** zwischen (verschiedenen) Methanotrophen, aber auch zwischen Methanotrophen und Nitrifizierern begründet liegen. Dafür spricht die verzögerte, "schleichende" Ausprägung der Oxidations-Verringerung, v.a. im Ring E1. So fanden beispielsweise GULLEDGE *et al.* (1997) nach einer N-Düngung in einem arktischen *Betula*-Wald erst im dritten Jahr eine (starke) N-Inhibierung ("verzögerte Ausprägung"), was die Autoren einer Populationsverschiebung zuschreiben (zugunsten von z.B. Nitrifizierern, SCHIMEL & GULLEDGE 1998). Bei der Anwendung zweier neuentwickelter, selektiver Inhibierungstechniken für Methanotrophe und Nitrifizierer konnten BODELIER & FRENZEL (1999) zeigen, daß in Reis-Mikrokosmen die Methanotrophen zwar deutlich zur Nitrifikation beitrugen, der Beitrag der Nitrifizierer zur Methanoxidation jedoch vernachlässigbar war. Auch HÜTSCH

(2001) stellte fest, daß die Nitrifizierer in den untersuchten Böden eines Langzeit-Düngeversuchs nicht an der Methanoxidation beteiligt waren. In den Untersuchungen von MANDERNACK *et al.* (2000) waren die Methanoxidierer aber in Nitrifikation (und N<sub>2</sub>O-Produktion) involviert. Es wäre denkbar, daß die Methanoxidierer im Lindener Grünland ebenfalls an der Nitrifikation teilhatten, da der Rückgang der Methanoxidation etwa zu dem Zeitpunkt sichtbar zu werden begann, als sich die Netto-Nitrifikationsraten auf den E-Flächen gegenüber den A-Flächen signifikant verringert hatten. Wenn hier tatsächlich eine Populationsverschiebung stattgefunden haben sollte, dann sehr wahrscheinlich *nicht* zugunsten der Nitrifizierer. Daher könnte es im Falle von Populationsveränderungen nur eine Verschiebung zugunsten weniger effizienter Methanotropher gewesen sein, oder aber die Zahl der aktiven Methanotrophen ist zurückgegangen. GULLEDGE *et al.* (1997) vermuteten bei den beobachteten CH<sub>4</sub>-Flüssen auch eine Inhibierung der *de-novo* Enzymsynthese der Methanotrophen; möglicherweise findet etwas vergleichbares unter erhöhtem CO<sub>2</sub> durch Zwischenprodukte veränderter N-Umsetzungsprozesse statt. Nach den Ergebnissen von HÜTSCH (2001) ist jedoch die MPN-(*most probable number*-)Methode ungeeignet, um zu klären, ob die Methanotrophen-Anzahl abgenommen hat. Vielleicht besteht über *in-situ*-DNA-Hybridisierungstechniken, evtl. mit den *pmoA*-Genen (partikuläre Methan-Monooxygenase) eher die Möglichkeit, sinkende Methanotrophen-Aktivitäten zu erfassen. Die Charakterisierung der zuvor als unkultivierbar geltenden, hochaffinen Methanoxidierer (Typ-II-Methanotrophe, DUNFIELD *et al.* 1999; BULL *et al.* 2000) hat gerade erst begonnen; hier werden allenthalben neue, nur schwach mit den bekannten Methanotrophen "verwandte" Arten beschrieben (HENCKEL *et al.* 2000; JENSEN *et al.* 2000). Daher wird wahrscheinlich noch einiges an physiologischer Charakterisierung dieser Organismengruppe nötig sein, bis die hier geschilderten Ergebnisse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auf physiologischer Ebene wirklich verstanden werden können.

#### 4.5.2 Das Methanemissionsereignis

Im September 2000 konnten einige Tage lang Methanemissionen aus dem Ring E1 gemessen werden. Dieses Ereignis stellt aufgrund der benutzten *closed-chamber*-Methode eine Art Mindestabschätzung der CH<sub>4</sub>-Emissionen in diesem Zeitraum dar (vgl. Anhang 4): Bereits vor dem Auftreten messbarer CH<sub>4</sub>-Emissionen am Tag der zweiten Ernte, dem 11. September 2000 (vgl. 3.7.1), wurde in E1 wahrscheinlich CH<sub>4</sub> an die Atmosphäre abgegeben. Diese CH<sub>4</sub>-Abgabe gerade im trockensten der drei CO<sub>2</sub>-Anreicherungsringe ist vor dem Hintergrund fehlender hoher Niederschläge oder Grundwasserstände nicht leicht zu verstehen. Es handelt sich aber mit fast absoluter Sicherheit *nicht* um einen Meßfehler, da das Ereignis eine zeitliche Kontinuität besaß, stets an derselben Stelle festgestellt wurde (Kammer A in E1), und weil überhöhte CH<sub>4</sub>-Meßwerte am GC in den über 5 Jahren des Betriebs niemals ein Problem darstellten.

(Bei fehlerhafter Peakintegration traten in seltenen Fällen zu geringe Werte auf.) Zudem konnte etwas vergleichbares in der Vorversuchsperiode nie gemessen werden (die "trockene", 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>-Parzelle nur wenige Meter von E1 entfernt). Es ist unwahrscheinlich, daß die Methanemissionen im September 2000 aus größerer Tiefe (d.h. aus dem mehr als 1,20 m tief liegenden Grundwasserspiegel) gestammt haben könnten; Risse und Spalten konnten nicht beobachtet werden, und außer in zwei kleinen Parzellen in der Nähe des E3 (Reihe 4, Abb. 2.4-A) treten auf der Versuchsfläche keine aerenchymhaltigen Pflanzen auf, die als "CH<sub>4</sub>-Kanäle" hätten wirken können (vgl. CHANTON & DACEY 1991; SCHÜTZ *et al.* 1991; SCHIMEL 1995; BUTTERBACH-BAHL *et al.* 1997). Auf dem Weg durch den über einen Meter mächtigen, CH<sub>4</sub>-oxidierenden aeroben Bodenhorizont müßte in der Tiefe produziertes Methan aller Wahrscheinlichkeit nach vollständig reduziert werden. Demnach kann das emittierte Methan nur nahe der Oberfläche produziert worden sein – der Verlauf der CH<sub>4</sub>-Konzentrationen unter der Haube einige Tage vor den meßbaren Emissionen spricht ebenfalls dafür (vgl. 3.7.1). Es kann weiterhin mit großer Sicherheit ausgeschlossen werden, daß die CH<sub>4</sub>-Emissionen mit Ameisen zu tun haben könnten, die in den trockeneren Bereichen des Versuchsgeländes an vielen Stellen auftraten (E1, A1, E3 und A3, kleine "trockene" Parzelle usw.). Während der gesamten 4,5 Jahre der Spurengasmessungen konnte nie ein Zusammenhang zwischen CH<sub>4</sub>-Emissionen oder veränderten CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten und dem Entstehen oder Verschwinden von Ameisenbauten in den Messstellen festgestellt werden. Nach Abschluß der Vorversuche wurde ein Ameisenbau in einer Messstelle auf einer kleinen Parzelle zerstört und sofort danach und an den folgenden Tagen die CH<sub>4</sub>-Flüsse gemessen (Spätsommer 1997): An dem CH<sub>4</sub>-Oxidationslevel von vor dem Eingriff änderte sich nichts.

Generell wird in der Literatur immer wieder von (geringen) Methanemissionen berichtet, die unter zumindest an der Bodenoberfläche oxischen Bedingungen gemessen wurden (Bsp. BORN *et al.* 1990, aerobe Inkubation von Bodenkernen). So wiesen etwa 7 % der von PRIEMÉ & CHRISTENSEN (1999) in Ghana durchgeführten CH<sub>4</sub>-Flußratenmessungen (*closed chambers*) ein positives Vorzeichen auf, obwohl die agrarischen Böden nicht wassergesättigt waren. In intensiv gedüngtem, mineralischen Grünland in den Niederlanden (400 bis 500 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) konnten VAN DEN POL-VAN DASSELAAR *et al.* (1999) hauptsächlich Methanemissionen messen, obwohl der Grundwasserspiegel dort niedriger war als im Lindener Grünland im Winter, wenn Methan fast ausschließlich *oxidiert* wurde. In diesem Fall war die Methanoxidationskapazität ("Biofilterfunktion", siehe Anhang 3 und 4) des niederländischen Grünlands vermutlich durch die hohen, langjährige N-Düngergaben stark reduziert bzw. inhibiert worden, wodurch das aus der Tiefe aufsteigende CH<sub>4</sub> in die Atmosphäre gelangen konnte. Methanogene Bakterien sind *in-situ* wesentlich überlebensfähiger und unempfindlicher gegenüber O<sub>2</sub> als nach Untersuchungen an angereicherten (Rein-)Kulturen lange Zeit angenommen wurde: So konnten PETERS & CONRAD (1995) in strikt aeroben Böden (u.a. Wüstenboden) Methanproduktion induzieren. Auch das Lindener Grünland besaß bei Raumtemperatur generell ein sehr rasch induzierbares, hohes Methanproduktions-

potential in der Größenordnung tropischer Böden (KAMMANN *et al.* 2001b); bei tiefen (winterlichen) Temperaturen lagen die CH<sub>4</sub>-Produktionsraten hingegen in der Größenordnung borealer Böden (vgl. Anhang 4). In einer Studie mit endogenen Methanogenen-Kulturen aus Marschboden unter verschiedenen O<sub>2</sub>-Regimes konnten WAGNER *et al.* (1999) zeigen, daß selbst bei atmosphärischen O<sub>2</sub>-Konzentrationen geringe CH<sub>4</sub>-Produktionsraten von 1 bis 5 % der Raten unter anoxischen Bedingungen auftraten. Sank die O<sub>2</sub>-Konzentration unter 2,5 %, so erhöhte sich die Methanproduktion signifikant auf etwa 27 bis 34 % der Raten unter anoxischen Bedingungen. Das von WAGNER *et al.* (1999) untersuchte Ökosystem Marschland ist, ähnlich wie das Lindener Grünland, schwankenden Grundwasserständen ausgesetzt. Daran müssen sich die Methanogenen-Populationen nach Ansicht der Autoren angepaßt haben: Unter gleichen Bedingungen getestete Reinkulturen von *Methanosarcina mazei* zeigten keinerlei CH<sub>4</sub>-Produktion unter oxischen Bedingungen. WAGNER *et al.* (1999) untersuchten weiterhin die Höhe der oxischen CH<sub>4</sub>-Produktion der endogenen Marschland-Populationen in unterschiedlichen Substraten (Sand, Kies, toniger Schluff, Marschboden und Ton) und stellten fest, daß eine große Menge negativ geladener Oberflächen fördernd wirkte: Die oxische Methanproduktion nahm in folgender Reihenfolge zu:

Sand < Kies < toniger Schluff bzw. Marschland-Boden = Ton

Der Boden des Lindener Grünlands weist demnach mit seinem verhältnismäßig hohen Gehalt an Schluff, Ton und organischer Substanz die nach der Studie von WAGNER *et al.* (1999) benötigten Eigenschaften auf, um auch unter oxischen Bedingungen Methanproduktion zu erlauben. Interessanterweise trat aber ein solches Methanemissions-Ereignis nur unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auf, und gerade auf *der* Fläche, welche die stärkste Reduktion in der CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität zeigte, vergleichbar mit der Reduktion der CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität durch hohe N-Düngung im niederländischen Grünland von VAN DEN POL-VAN DASSELAAR *et al.* (1999). Der Spitzenwert der Methanemission lag selbst bei Mittelwertbildung im E1 (die beiden anderen Hauben oxidierten CH<sub>4</sub>) bei fast 300 µg C m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>, d.h. in der gleichen Größenordnung wie z.B. CH<sub>4</sub>-Emissionen aus landwirtschaftlich genutzten (nicht-überstauten) Torfböden in Deutschland (AUGUSTIN *et al.* 1996), oder dem Amazonas-Flußufer (KOSCHORRECK 2000). Er waren jedoch um den Faktor 5 bis 20 geringer als CH<sub>4</sub>-Emissionen aus der Salzmarsch (DACEY *et al.* 1994), aus temperaten Moorkernen (HUTCHIN *et al.* 1995) oder borealem Moorboden im Hochsommer (SAARNIO *et al.* 2000), jeweils ebenfalls unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gemessen (und gesteigert, vgl. 1.4.2). Das Emissionsereignis war groß genug, um die CH<sub>4</sub>-Bilanz deutlich zu beeinflussen, vergleichbar mit einem ausschließlich CH<sub>4</sub> oxidierenden Grünland, auf das z.B. flüssiger Kuhmist aufgebracht wird (*dung patches*, Bsp. FLESSA *et al.* 1996; ROCHETTE & COTE 2000) – auch diese Flecken zeigen räumlich und zeitlich begrenzt hohe Methanemissions-Peaks, was die CH<sub>4</sub>-Flußbilanz des jeweiligen Standorts verschlechterte.

Es ist möglich, daß es unter erhöhtem CO<sub>2</sub> auch zunehmende oxische oder mikroaerobe Methanproduktion war, die in E1 und E3 zum Rückgang der CH<sub>4</sub>-Oxidation beitrug. Möglicherweise wurde hierdurch die Physiologie der Methanotrophen verändert (Bsp. Anstieg der K<sub>m</sub>-Werte). Dies soll im Anschluß an diese Arbeit durch Zusatzuntersuchungen im Labor überprüft werden. Die vorliegenden Daten lassen die Richtung der Ursache-Wirkungsbeziehung nicht erkennen: Ob die oxische Methanproduktion zur Verringerung der *sink*-Kapazität führte, oder ob verringerte CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten das Emissionsereignis ermöglichten, kann anhand der vorliegenden Daten nicht festgestellt werden.

### 4.5.3 Vergleich der Ergebnisse mit den Eingangshypothesen

Die Hypothesen zur Veränderung der Methanflüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub> hatten im wesentlichen mit dem Wasserhaushalt des Grünlands (Anstieg des Bodenwassergehalts, Eintreten hoher Grundwasserstände) zu tun; der Wassergehalt blieb jedoch unverändert und kann für die Verringerung der Methanoxidation unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nicht verantwortlich gemacht werden. Somit besteht erneut die Situation (vgl. 4.4.2), daß die Hypothesen teilweise zutreffen, die Mechanismen aber höchstwahrscheinlich nicht die postulierten sind. Unter erhöhtem CO<sub>2</sub> sollte folgendes eintreten:

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

Im Herbst 1998 trat ein sehr hoher Grundwasserstand auf, der an einigen Stellen des Versuchsgeländes bis dicht an die Oberfläche reichte (vgl. Anhang 3 und 4). Dieser löste aber *keine* erhöhten CH<sub>4</sub>-Emissionen auf den E-Flächen aus, was wahrscheinlich der großen CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität des Grünlands (vgl. KAMMANN *et al.* 2001b in Anhang 3) in Kombination mit der bis dato geringen Dauer der CO<sub>2</sub>-Anreicherung zuzuschreiben war, denn im Herbst 1998 war noch keine Verringerung der CH<sub>4</sub>-Oxidation zu beobachten. Ein Problem könnte in der *closed-chamber*-Methode gelegen haben, mit der geringe CH<sub>4</sub>-Emissionen möglicherweise unterschätzt werden (vgl. Anhang 4). Eine Überstauung trat bisher noch nicht ein, somit läßt sich die Hypothese in diesem Punkt nicht beantworten.

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

Die Methanoxidation ist zwar gesunken, der Bodenwassergehalt aber nicht gestiegen. Somit trifft die Hypothese zu, aber nicht aus den vermuteten Gründen.



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

Seit dem niederschlagsreichen Herbst 1998 trat keine vergleichbar feuchte Periode mehr auf, und eine verstärkte Neigung zu CH<sub>4</sub>-Emissionsereignissen in der Herbst/Winter-Periode konnte nicht beobachtet werden. Dennoch trifft die Hypothese bedingt zu, wenn man die Methanemissionen im September 2000 in Ring E1 in Betracht zieht. Diese war nur nicht, wie als Hypothesengrundlage angenommen, an Niederschlagsereignisse oder Grundwasserbewegungen gebunden (vgl. 4.5.2).

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

Diese Hypothese ging auf die Vorversuchsergebnisse zurück; hier konnte kein Einfluß der N-(Ammonium-)Applikation auf die Methanoxidation festgestellt werden (d.h. keine N-Inhibierung). Dem Wortlaut nach trifft die Hypothese zu – es trat keine Förderung der Methanoxidation ein –, dem Sinn nach trifft sie unter Umständen *nicht* zu: Sollten Veränderungen in den N-Umsetzungsprozessen unter erhöhtem CO<sub>2</sub> eingetreten sein, so könnten diese möglicherweise für den Rückgang der Methanoxidation verantwortlich sein, wie weiter oben diskutiert.

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

Diese Aussage trifft in der Tat zu, einschließlich der Langfristigkeit; die Veränderungen traten verzögert nach mehr als einem Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf. Die Ursachen waren aber höchstwahrscheinlich *nicht* mit der Bodenfeuchte gekoppelt, wie ursprünglich angenommen (vgl. Hypothesenpunkte 1 bis 4).

Ähnlich wie bei den Veränderungen der N<sub>2</sub>O-Flüsse unter erhöhtem CO<sub>2</sub>, zeigt auch im Falle der CH<sub>4</sub>-Flüsse die Diskrepanz zwischen den Hypothesenansätzen und den *in-situ* im Freiland erzielten Ergebnissen, daß das Prozeßverständnis gerade in Bezug auf die Methanoxidation noch nicht groß genug ist – und daß auch hier die Überprüfung von (z.T. im Labor gewonnenen) Modellvorstellungen im langfristigen Freilandexperiment notwendig war. In einer kürzer angelegten Untersuchung von z.B. nur einjähriger Dauer hätte die allmähliche Abnahme der CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität nur schlecht als solche erkannt werden können. Auch das CH<sub>4</sub>-Emissionsereignis aus gut durchlüftetem Boden trat erst im dritten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf. Es bleibt abzuwarten, bis zu welchem Grad sich unter erhöhtem CO<sub>2</sub> die Abnahme der *sink*-Kapazität des Grünlandbodens für Methan fortsetzen wird.



## 5 Zusammenfassung

Das zentrale Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen eines moderaten Anstiegs der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die Flüsse der klimawirksamen Spurengase Lachgas (N<sub>2</sub>O) und Methan (CH<sub>4</sub>) in einem extensiv bewirtschafteten, naturnahen Grünland-Ökosystem unter Freiland-CO<sub>2</sub>-Anreicherung zu quantifizieren.

Die menschlichen Aktivitäten verändern global und in zunehmendem Ausmaß die Chemie der Atmosphäre und damit das Klima unseres Planeten. An erster Stelle steht der Anstieg der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration, die bereits jetzt um 30 % über den Maximalwerten der letzten (mindestens) 300.000 Jahre liegen (280 ppm gegenüber 370 ppm), und aller Voraussicht nach in Zukunft noch rascher ansteigen werden. Während über die CO<sub>2</sub>-Wirkung auf die Ökophysiologie der Pflanzen mittlerweile umfangreiche Kenntnisse bestehen, wird die Frage, wie sich die steigenden CO<sub>2</sub>-Gehalte auf der komplexen, ökosystemaren Ebene auf die Kreisläufe der Elemente C und N auswirken, experimentell erst seit etwa 10 Jahren untersucht – wobei sich die Anzahl der längerfristigen Untersuchungen (mehrere Jahre) an naturnahen Ökosystemen derzeit noch auf eine Handvoll Studien beschränkt. Das Potential einer positiven oder negativen Rückkopplung des erhöhten CO<sub>2</sub> auf die Flüsse von N<sub>2</sub>O und CH<sub>4</sub> wurde noch nie länger als 9 Tage in Folge oder gar bei wechselnden Witterungsbedingungen im Freiland untersucht (Ausnahme: CO<sub>2</sub>-Anreicherung in einem borealen Moor).

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Gießener FACE-Experiments durchgeführt (FACE = *free air carbon dioxide enrichment*), welches 3 CO<sub>2</sub>-Anreicherungsringe und 3 zugehörige Kontrollringe umfaßt, die im Jahr 1997 auf dem Gelände der "Umweltbeobachtungs- und Klimafolgenforschungsstation Linden" aufgebaut wurden. Die Ringpaare 1 bis 3 sind auf einem Bodenfeuchtegradienten angeordnet, wobei Ringpaar 1 das trockenste, 2 das feuchteste und 3 intermediär ist. Ab Mai 1998 wurde mit einer neuartigen Technik die CO<sub>2</sub>-Konzentration um 20 % erhöht, was den Werten entspricht, die unsere Atmosphäre in 20 bis 30 Jahren aufweisen wird. Das seit Jahrzehnten unter Wiesennutzung stehende, artenreiche Grünland wurde seit 1996 mit 40 kg N ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> gedüngt und zweimal pro Jahr abgeerntet (n = 25 pro CO<sub>2</sub>-Ring). In jedem CO<sub>2</sub>-Ring wurde die Bodenfeuchte mit 4 TDR-Sensoren (0 bis 15 cm Tiefe) ab 1997 einmal täglich, und die Bodentemperatur in 5, 10 und 20 cm Tiefe ab Mai 1998 kontinuierlich (Halbstundenwerte) gemessen. Zur Untersuchung der Hauptfragestellung dieser Arbeit wurden die Flüsse von CH<sub>4</sub> und N<sub>2</sub>O ab dem Frühjahr 1997 bis Dezember 2000 alle 3 bis 4 Tage mit der *closed-chamber*-Methode gemessen (Haubendurchmesser 1 m, 9 Hauben pro CO<sub>2</sub>-Behandlung = 7 m<sup>2</sup> bedeckte Fläche). Dabei wurden auch die Auswirkungen des erhöhten CO<sub>2</sub> auf die Vegetation (Gesamtbiomasse, Biomasse der funktionellen Hauptgruppen, Entwicklung des Blattflächenindex (LAI) und die CO<sub>2</sub>-Bestandesatmung ab Oktober 1998) untersucht, da es die erwarteten Veränderungen der pflanzlichen Ökophysiologie sind (erhöhte Rhizodeposition, veränderte Evapotranspiration, Veränderungen in den N-Umsetzungsprozessen), die das Potential besitzen, die

mikrobiellen spurengasproduzierenden oder -konsumierenden Prozesse im Boden zu beeinflussen. Begleitend wurden in den ersten 1½ Jahren der laufenden CO<sub>2</sub>-Anreicherung im 3- bis 5-wöchigen Rhythmus (mikrobielle) Parameter wie die Anteile der Prozesse Nitrifikation und Denitrifikation an der N<sub>2</sub>O-Produktion, die Denitrifikations-Enzym-Aktivität (DEA) und die Netto-Nitrifikationsaktivität untersucht, um auftretende Veränderungen in den N<sub>2</sub>O-Flüssen nach Möglichkeit erklären zu können.

Ein kleiner Teil dieser Arbeit bestand aus einer Vorversuchs-Meßreihe (1996 bis 1998), die dazu diente, die Reaktionen der Spurengasflüsse im Grünland auf N-Düngung, Wassergehalt bzw. Grundwasserstand und Temperatur (Jahresgang) zu untersuchen. Die Ergebnisse sind in drei Veröffentlichungen (Anhang 1 bis 3) sowie in Anhang 4 dargelegt und gingen in die Hypothesenbildung mit ein. In dieser Zeit wurde eine neue Bodenluftsonden-Methodik für temporär überflutete Böden entwickelt und eingesetzt (Anhang 2). Zentrale Ergebnisse waren bezüglich des Lachgases: a) der Nachweis von N<sub>2</sub>O-Emissionen aus (scheinbar) hartgefrorenen Böden, b) ein bis zu 58 %iger Anteil der winterlichen Frost-Tau-Periode an den N<sub>2</sub>O-Jahresemissionen, c) die Möglichkeit, über eine Steigerung der Schnitffrequenz die N<sub>2</sub>O-Emissionen zu reduzieren (d.h. die Konkurrenzstärke der Pflanzen um N gegenüber der mikrobiellen Biomasse zu steigern), d) der positive Einfluß höherer Bodenfeuchte bzw. Grundwasserstände auf die N<sub>2</sub>O-Emissionen (bei gleicher N-Düngung) und e) die starke Abhängigkeit jeglicher höherer N<sub>2</sub>O-Emissionen im Jahresgang von einer wenigstens geringfügig über dem Backgroundlevel liegenden Verfügbarkeit von mineralischem Stickstoffs (v.a. Nitrat) im Lindener Grünland. Bezüglich des CH<sub>4</sub> waren die zentralen Ergebnisse: a) die Unempfindlichkeit der Methanoxidierer-Populationen gegenüber der N-Düngung (keine NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-Inhibierung), b) die schlechte bzw. nicht vorhandene Korrelation zwischen Wassergehalt und CH<sub>4</sub>-Oxidationsrate, bei zugleich c) guter Korrelation der jährlichen CH<sub>4</sub>-Oxidationsrate mit der mittleren Bodenfeuchte bzw. dem Grundwasserspiegel, d) das hohe Methanproduktionspotential des Lindener Grünlandbodens, sowohl unter Laborbedingungen bei 20 °C als auch *in-situ* bei hohen Grundwasserständen (Bodenluftsonden-Messungen), und daraus abgeleitet e) die hohe CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität des Grünlands bei hohen Methankonzentrationen im Boden (kein CH<sub>4</sub>-Efflux) und f) die Abhängigkeit der CH<sub>4</sub>-Oxidationskapazität eines Standorts von der mittleren Tiefe des CH<sub>4</sub>-produzierenden Bodenhorizonts (vgl. c).

Die seit 1993 geerntete oberirdische Biomasse war vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung auf den zur Anreicherung ausgewählten Fläche niemals größer als auf den Kontrollflächen. Ab der Ernte im September 1999 war sie erstmalig signifikant größer als die der Kontrollringe und blieb es seitdem über die beiden Ernten im Jahr 2000. Dies bedeutete einen 10 %igen oberirdischen Biomassezuwachs im dritten Jahr im laufenden FACE-Experiment. Verglichen mit den Ergebnissen anderer Studien trat der fördernde CO<sub>2</sub>-Effekt verzögert auf; die Größenordnung des Zuwachses war dagegen fast vergleichbar mit Experimenten, die eine Verdoppelung der CO<sub>2</sub>-Konzentration an natürlichen oder naturnahen Grasland-Ökosystemen vorgenommen hatten. In der

Zusammensetzung der funktionellen Hauptgruppen Gräser, Kräuter und Leguminosen konnten bisher keine eindeutigen Trends zugunsten einer oder zwei dieser Gruppen festgestellt werden. Der LAI erreichte vor der ersten Ernte bei beiden CO<sub>2</sub>-Behandlungen stets einen Maximalwert von etwa 7, erfuhr durch die CO<sub>2</sub>-Anreicherung aber keine Förderung. Durch die Kombination aus gleichbleibendem LAI und gesteigerter Erntebiomasse stieg im dritten Jahr des FACE-Experiments das Blattflächengewicht unter erhöhtem CO<sub>2</sub>. Die CO<sub>2</sub>-Bestandesatmung war unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung signifikant größer. Die Steigerung wurde höchstwahrscheinlich von einer erhöhten Bodenatmung verursacht, da diese im Lindener Grünland den größten Teil der Bestandesatmung ausmachte, und der Gehalt an organischem, KCl-extrahierbarem Kohlenstoff signifikant erhöht war. Erhöhte Bodenatmungsraten werden unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung fast immer gemessen, durch verstärktes Wurzelwachstum und erhöhte Rhizodeposition mit nachfolgendem mikrobiellen Abbau. Ob die Atmung der grünen Biomasse unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung vermindert war, wie dies auf Blattebene bisweilen gefunden wird, konnte aus den vorliegenden Daten nicht geklärt werden – eine Abschätzung für das Lindener Grünland zeigte aber, daß gesteigerte Bodenatmungsraten einen Rückgang der Atmung der oberirdischen Biomasse problemlos hätten "überdecken" können, mit dem o.g. Ergebnis. Überraschenderweise war die Bestandesatmung in den 2,5 Jahren, in denen sie gemessen wurde, nicht konstant erhöht, sondern die Erhöhung war rückläufig, was sich erst über diesen langen Zeitraum offenbarte. Die verzögerte Ausprägung des signifikanten Zuwachses der oberirdischen Biomasse und der Rückgang der Erhöhung der Bestandesatmung (d.h. der Bodenatmung) sprechen für eine Akklimatisierung des Grünland-Ökosystems an die CO<sub>2</sub>-Anreicherung.

Die N<sub>2</sub>O-Emissionsraten waren vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung nicht signifikant voneinander verschieden. Ab Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung zeigte sich während der Sommer- und Herbstmonate eine enorme Steigerung der N<sub>2</sub>O-Emissionen. Diese trat unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung auch im dritten Jahr in Folge auf und schien immer eher zu beginnen und sich länger bis in den Winter hinein zu erstrecken. Der signifikante Anstieg der N<sub>2</sub>O-Emissionsraten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> bewirkte über die fast drei Jahre der CO<sub>2</sub>-Anreicherung eine in der Jahresbilanz auf 290 % des Kontrollflächenwerts gesteigerte N<sub>2</sub>O-N-Abgabe von im Mittel 4,3 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> gegenüber 1,5 kg N<sub>2</sub>O-N ha<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> von den Kontrollflächen. Den größten Anteil an den gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen hatten die trockeneren FACE-Ringe 1 und 3. Im feuchtesten Ringpaar 2 dagegen fiel die Erhöhung im Jahr 1998 ebenso stark aus wie im Ringpaar 1, nahm danach in den beiden folgenden Jahren aber ab, bis die N<sub>2</sub>O-Emissionsrate des Jahres 2000 signifikant geringer war als die des Kontrollrings 2. Während sich das Verhalten des Ringpaars 2 aufgrund der durchgeführten Zusatzmessungen gut erklären läßt – eine anfänglich durch die CO<sub>2</sub>-Erhöhung stark gestiegene Netto-Nitrifikationsrate, die N<sub>2</sub>O hauptsächlich aus Denitrifikation förderte – ergaben diese Messungen keine Anhaltspunkte für die Erklärung der stark und nachhaltig gesteigerten N<sub>2</sub>O-Emissionen unter erhöhtem CO<sub>2</sub>: Die trockenste FACE-Fläche, die die höchsten N<sub>2</sub>O-Emissionen aufwies, besaß die niedrigste Denitrifikations-Enzym-Aktivität und die geringsten Netto-

Nitrifikationsraten, die zudem von den Raten der zugehörigen Kontrollfläche nicht verschieden waren. Die Bodenfeuchte blieb unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nahezu unverändert, die Bodentemperatur war in 10 und 20 cm Tiefe über die fast 3 Jahre um etwa 0,3 °C rückläufig. Erhöhte N<sub>min</sub>- oder N<sub>org</sub>-Konzentrationen konnten unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nicht festgestellt werden; freier mineralischer Stickstoff war praktisch nicht verfügbar. Die Netto-Nitrifikationsraten waren anfangs unter erhöhtem CO<sub>2</sub> signifikant größer, nach einem Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung jedoch signifikant verringert. Die N<sub>2</sub>O-Anteile aus Nitrifikation und Denitrifikation veränderten sich zwar im Jahresgang, waren aber über die Fläche gesehen (Feuchtegradient und CO<sub>2</sub>-Anreicherung) sehr ähnlich.

Es wurde daher die Hypothese aufgestellt, daß die enorm gesteigerten N<sub>2</sub>O-Flüsse aus heterotropher Nitrifikation bei simultan ablaufender Denitrifikation (Pilze) gestammt haben könnten, denn dann wäre erklärbar, warum keine erhöhte Netto-Nitrifikation oder erhöhte Nitratgehalte gemessen werden konnten. Möglicherweise kommt sogar die wurzelloste Mykorrhiza hierfür in Frage, die sehr wahrscheinlich von der gesteigerten C-Rhizodeposition unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung profitierte.

Die im Lindener Grünland (auf den Kontrollflächen) gemessenen Methanoxidationsraten waren trotz Düngung und hoher Bodenfeuchte relativ groß und entsprachen in Spitzenwerten den in neutralen, ungestörten Waldböden gemessenen Raten. In den beiden trockensten Anreicherungsringen waren die CH<sub>4</sub>-Oxidationsraten ab dem zweiten Jahr der CO<sub>2</sub>-Anreicherung rückläufig. Im dritten Sommer war dieser Effekt unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung signifikant und die CH<sub>4</sub>-Oxidationsrate der Anreicherungsflächen lag bei 75 % der Rate der Kontrollflächen, während sie vor Beginn der CO<sub>2</sub>-Anreicherung nahezu identisch gewesen waren. Im September 2000 trat unter oxischen Bedingungen auf der trockensten der CO<sub>2</sub>-Anreicherungsflächen ein CH<sub>4</sub>-Emissionsergebnis auf, das stark genug war, um die Bilanz des Monats deutlich zu beeinflussen. Da die Bodenfeuchte unter erhöhtem CO<sub>2</sub> nicht stieg, könnten Veränderungen in den Methanotrophen-Populationen die Ursache sein, aber auch verstärkte Methanproduktion unter oxischen oder mikroaeroben Bedingungen in der Rhizosphäre.

Für beide Spurengase wurde eine positive Rückkopplung von erhöhtem CO<sub>2</sub> auf die Prozesse, die zur Zunahme der atmosphärischen Konzentrationen von N<sub>2</sub>O und CH<sub>4</sub> führen können, im untersuchten Feuchtgrünland gefunden. Die große Diskrepanz zwischen den aufgestellten Eingangshypothesen und den *in-situ* gemessenen Veränderungen der Spurengasflüsse unter CO<sub>2</sub>-Anreicherung unterstreicht die Notwendigkeit, Modellvorstellungen im Freilandexperiment zu überprüfen. Sie zeigt zudem, daß die beteiligten mikrobiellen Prozesse noch nicht ausreichend verstanden sind. Die zahlreichen beobachteten Akklimatisierungseffekte (Biomassezuwachs erst nach 1,5 Jahren, Abnahme der erhöhten Bestandesatmung, zunächst Steigerung, dann Verringerung der Netto-Nitrifikation, Rückgang der Methanoxidation im zweiten Jahr) demonstrieren, wie sehr Ergebnisse aus Kurzzeitstudien Effekte unter- oder überschätzen können, wenn diese auf eine höhere (globale) Ebene extrapoliert werden.

## 6 Literatur

- Adamsen, A.P.S. & King, G.M. (1993): Methane consumption in temperate and subarctic forest soils: Rates, vertical zonation, and responses to water and nitrogen. *Applied and Environmental Microbiology* **59**, 485-490.
- Allen, A.S., Andrews, J.A., Finzi, A.C., Matamala, R., Richter, D.D. & Schlesinger, W.H. (2000): Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on belowground processes in a *Pinus taeda* forest. *Ecological Applications* **10**, 437-448.
- Ambus, P. & Robertson, G.P. (1999): Fluxes of CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O in aspen stands grown under ambient and twice-ambient CO<sub>2</sub>. *Plant and Soil* **209**, 1-8.
- Andrews, J.A., Harrison, K.G., Matamala, R. & Schlesinger, W.H. (1999): Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE). *Soil Science Society of America Journal* **63**, 1429-1435.
- Arnone, J.A.I. & Körner, C. (1995): Soil and biomass carbon pools in model communities of tropical plants under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **104**, 61-71.
- Arnone, J.A.I. (1996): Predicting responses of tropical plant communities to elevated CO<sub>2</sub>: Lessons from experiments with model ecosystems. In: Körner, C. & Bazzaz, F.A. (Eds): *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. San Diego: Academic Press, 101-121.
- Arnone, J.A.I. & Bohlen, P.J. (1998): Stimulated N<sub>2</sub>O flux from intact grassland monoliths after two growing seasons under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **116**, 331-335.
- Arnone, J.A., Zaller, J.G., Spehn, E.M., Niklaus, P.A., Wells, C.E. & Körner, C. (2000): Dynamics of root systems in native grasslands: effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *New Phytologist* **147**, 73-85.
- Arp, W.J., Drake, B.G., Pockman, W.T., Curtis, P.S. & Whigham, D.F. (1993): Interactions between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> salt marsh plant species during four years of exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Vegetatio* **104/105**, 133-143.
- Arp, W.J., van Mierlo, J.E.M., Berendse, F. & Snijders, W. (1998): Interactions between elevated CO<sub>2</sub> concentration, nitrogen and water: effects on growth and water use of six perennial plant species. *Plant, Cell and Environment* **21**, 1-11.
- Augustin, J., Merbach, W., Schmidt, W. & Reining, E. (1996): Effect of changing temperature and water table on trace gas emission from minerotrophic mires. *Angewandte Botanik* **70**, 45-51.
- Baker, J.T., Allen, L.H., Boote, K.J. & Pickering, N.B. (2000): Direct effects of atmospheric carbon dioxide concentration on whole canopy dark respiration of rice. *Global Change Biology* **6**, 275-286.
- Ball, A.S. (1997a): Microbial decomposition at elevated CO<sub>2</sub> levels: effect of litter quality. *Global Change Biology* **3**, 379-386.
- Ball, A.S. & Drake, B.G. (1997b): Short-term decomposition of litter produced by plants grown in ambient and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Global Change Biology* **3**, 29-35.
- Ball, A.S. & Drake, B.G. (1998): Stimulation of soil respiration by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. *Soil Biology & Biochemistry* **30**, 1203-1205.

- Barraclough, D. & Puri, G. (1995): The use of  $^{15}\text{N}$  pool dilution and enrichment to separate the heterotrophic and autotrophic pathways of nitrification. *Soil Biology & Biochemistry* **27**, 17-22.
- Barraclough, D. (1997): The direct of mit route for nitrogen immobilization: a  $^{15}\text{N}$  mirror image study with leucine and glycine. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 101-108.
- Barton, L., Schipper, L.A., Smith, C.T. & McLay, C.D.A. (2000): Denitrification enzyme activity is limited by soil aeration in a wastewater irrigated forest soil. *Biology and Fertility of Soils* **32**, 385-389.
- Battle, M., Bender, M., Sowers, T., Tans, P.P., Butler, J.H., Elkins, J.W., Ellis, J.T., Conway, T., Zhang, N., Lang, P. & Clarke, A.D. (1996): Atmospheric gas concentrations over the past century measured in air from firn at the South Pole. *Nature* **383**, 231-235.
- Bazzaz, F.A. (1990): The response of natural ecosystems to the rising global  $\text{CO}_2$  levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**, 167-196.
- Beauchamp, E.G. (1997): Nitrous oxide emission from agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* **77**, 113-123.
- Beck, H. & Christensen, S. (1987): The effect of grass maturing and root decay on  $\text{N}_2\text{O}$  production in soil. *Plant and Soil* **103**, 269-273.
- Bédard, C. & Knowles, R. (1989): Physiology, biochemistry, and specific inhibitors of  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_4^+$ , and  $\text{CO}$  oxidation by methanotrophs and nitrifiers. *Microbiological Reviews* **53**, 68-84.
- Berling, D.J., Osborne, C.P. & Chaloner, W.G. (2001): Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric  $\text{CO}_2$  decline in the late Palaeozoic era. *Nature* **410**, 352-354.
- Benckiser, G., Haider, K. & Sauerbeck, D. (1986): Field measurements of gaseous nitrogen losses from an alfisol planted with sugar-beets. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **149**, 249-261.
- Bender, M. & Conrad, R. (1992): Kinetics of  $\text{CH}_4$  oxidation in oxic soils exposed to ambient air or high  $\text{CH}_4$  mixing ratios. *FEMS Microbiology Ecology* **101**, 261-270.
- Billings, S.A., Richter, D.D. & Yarie, J. (2000): Sensitivity of soil methane fluxes to reduced precipitation in boreal forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 1431-1441.
- Bodelier, P.L. & Frenzel, P. (1999): Contribution of methanotrophic and nitrifying bacteria to  $\text{CH}_4$  and  $\text{NH}_4^+$  oxidation in the rhizosphere of rice plants as determined by new methods of discrimination. *Applied and Environmental Microbiology* **65**, 1826-1833.
- Boeckx, P. & van Cleemput, O. (1996): Methane oxidation in a neutral landfill cover soil: Influence of moisture content, temperature, and nitrogen-turnover. *Journal of Environmental Quality* **25**, 178-183.
- Boeckx, P., van Cleemput, O. & Villaralvo, I. (1997): Methane oxidation in soils with different textures and land use. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 91-95.
- Bollmann, A. & Conrad, R. (1997a): Acetylene blockage technique leads to underestimation of denitrification rates in oxic soils due to scavenging of intermediate nitric oxide. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 1067-1077.
- Bollmann, A. & Conrad, R. (1997b): Enhancement by acetylene of the decomposition of nitric oxide in soil. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 1057-1066.



- Bollmann, A. & Conrad, R. (1997c): Recovery of nitrification and production of NO and N<sub>2</sub>O after exposure of soil to acetylene. *Biology and Fertility of Soils* **25**, 41-46.
- Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Canary, J.D. & Kaye, J.P. (1998): Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* **396**, 570-572.
- Borken, W., Brumme, R. & Xu, Y.J. (2000): Effects of prolonged soil drought on CH<sub>4</sub> oxidation in a temperate spruce forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **105**, 7079-7088.
- Borken, W., Grundel, S. & Beese, F. (2000): Potential contribution of *Lumbricus terrestris* L. to carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes from a forest soil. *Biology and Fertility of Soils* **32**, 142-148.
- Born, M., Dörr, H. & Levin, I. (1990): Methane consumption in aerated soils of the temperate zone. *Tellus* **42B**, 2-8.
- Bradford, M.A., Ineson, P., Wookey, P.A. & Lappin-Scott, H.M. (2000): Soil CH<sub>4</sub> oxidation: response to forest clearcutting and thinning. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 1035-1038.
- Brasseur, G.P. & Chatfield, R.B. (1991): The fate of biogenic trace gases in the atmosphere. In: Sharkey, T.D., Holland, E.A. & Mooney, H.A. (Eds.): *Trace Gas Emissions by Plants*. San Diego: Academic Press, 1-27.
- Bremer, D.J., Ham, J.M. & Owensby, C.E. (1996): Effect of elevated atmospheric carbon dioxide and open-top chambers on transpiration in a tallgrass prairie. *Journal of Environmental Quality* **25**, 691-701.
- Breuer, L., Papen, H. & Butterbach-Bahl, K. (2000): N<sub>2</sub>O emission from tropical forest soils of Australia. *Journal of Geophysical Research* **105**, 26353-26367.
- Brook, E.J., Sowers, T. & Orchard, J. (1996): Rapid variations in atmospheric methane concentration during the past 110,000 years. *Science* **273**, 1087-1091.
- Brunke, E.-G., Scheel, H.E. & Seiler, W. (1989): Trends of tropospheric CO, N<sub>2</sub>O and CH<sub>4</sub> as observed at Cape Point, South Africa. *Atmospheric Environment* **24A**, 585-595.
- Buchmann, N. & Schulze, E.-D. (1999): Net CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes of terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 751-760.
- Bull, I.D., Parekh, N.R., Hall, G.H., Ineson, P. & Evershed, R.P. (2000): Detection and classification of atmospheric methane oxidizing bacteria in soil. *Nature* **405**, 175-178.
- Burns, L.C., Stevens, R.J. & Laughlin, R.J. (1996): Production of nitrite in soil by simultaneous nitrification and denitrification. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 609-616.
- Burton, D.L. & Beauchamp, E.G. (1994): Profile nitrous oxide and carbon dioxide concentrations in a soil subject to freezing. *Soil Science Society of America Journal* **58**, 115-122.
- Butterbach-Bahl, K., Papen, H. & Rennenberg, H. (1997): Impact of gas transport through rice cultivars on methane emission from rice paddy fields. *Plant, Cell and Environment* **20**, 1175-1183.
- Castro, M.S., Mellilo, J.M., Steudler, P.A. & Chapman, J.W. (1994): Soil moisture as a predictor of methane uptake by temperate forest soils. *Canadian Journal of Forest Research* **24**, 1805-1810.

- Castro, M.S., Steudler, P.A., Melillo, J.M., Aber, J.D. & Bowden, R.D. (1995): Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils. *Global Biogeochemical Cycles* **9**, 1-10.
- Chalk, P.M. & Smith, C.J. (1981): Chemodenitrification. In: Freney, J.R. & Simpson, J.R. (Eds): *Gaseous loss of nitrogen from plant soil systems*. The Hague: Martinus Nijhoff & Dr. W. Junk, 65-89.
- Chanton, J.P. & Dacey, J.W.H. (1991): Effects of vegetation on methane flux, reservoirs, and carbon isotopic composition. In: Sharkey, T.D., Holland, E.A. & Mooney, H.A. (Eds): *Trace Gas Emissions by Plants*. San Diego: Academic Press, Inc., 65-92.
- Christensen, S., Groffman, P., Mosier, A. & Zak, D.R. (1990): Rhizosphere denitrification: a minor process but indicator of decomposition activity. In: Revsbech, N.P. & Sørensen, J. (eds): *Denitrification in Soil and Sediment*. New York: Plenum Press, 199-211.
- Collatz, G.J., Berry, J.A. & Clark, J.S. (1998): Effects of climate and atmospheric CO<sub>2</sub> partial pressure on the global distribution of C<sub>4</sub> grasses: present, past, and future. *Oecologia* **114**, 441-454.
- Conen, F., Dobbie, K.E. & Smith, K.A. (2000): Predicting N<sub>2</sub>O emissions from agricultural land through related soil parameters. *Global Change Biology* **6**, 417-426.
- Cotrufo, M.F., Ineson, P. & Scott, A. (1998): Elevated CO<sub>2</sub> reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology* **4**, 43-54.
- Cotrufo, M.F. & Ineson, P. (2000): Does elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations affect wood decomposition? *Plant and Soil* **224**, 51-57.
- Crill, P.M., Martikainen, P.J., Nykänen, H. & Silvola, J. (1994): Temperature and N fertilization effects on methane oxidation in a drained peatland soil. *Soil Biology & Biochemistry* **26**, 1331-1339.
- Crutzen, P.J. (1981): Atmospheric chemical processes of the oxides of nitrogen, including nitrous oxide. In: Delwiche, C.C. (Ed): *Denitrification, Nitrification, and Atmospheric Nitrous Oxide*. New York, Chichester, Brisbane: John Wiley & Sons, 17-44.
- Cure, J.D. & Acock, B. (1986): Crop responses to CO<sub>2</sub> doubling: Literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**, 127-145.
- Curtis, P.S., O'Neill, E.G., Teeri, J.A., Zak, D.R. & Pregitzer, K.S. (1994): Belowground responses to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: Implications for plants, soil biota and ecosystem processes. *Plant and Soil* **165**, 1-6.
- Curtis, P.S. & Wang, X. (1998): A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* **113**, 299-313.
- Dacey, J.W.H., Drake, B.G. & Klug, M.J. (1994): Stimulation of methane emissions by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. *Nature* **370**, 47-49.
- Dahlman, R.C. (1993): CO<sub>2</sub> and plants: revisited. *Vegetatio* **104/105**, 339-355.
- Dakora, F.D. & Drake, B.G. (2000): Elevated CO<sub>2</sub> stimulates associative N<sub>2</sub> fixation in a C<sub>3</sub> plant of the Chesapeake Bay wetland. *Plant, Cell and Environment* **23**, 943-953.
- Davidson, E.A. (1992): Sources of nitric oxide and nitrous oxide following wetting of dry soil. *Soil Science Society of America Journal* **56**, 95-102.

- Dendooven, L. & Anderson, J.M. (1994): Dynamics of reduction enzymes involved in the denitrification process in pasture soil. *Soil Biology & Biochemistry* **26**, 1501-1506.
- Dendooven, L., Splatt, P. & Anderson, J.M. (1996): Denitrification in permanent pasture soil as affected by different forms of C substrate. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 141-149.
- Diemer, M.W. (1994): Mid-season gas exchange of an alpine grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **98**, 429-435.
- Drake, B.G., Muehe, M.S., Peresta, G., González-Meler, M.A. & Matamala, R. (1996): Acclimation of photosynthesis, respiration and ecosystem carbon flux of a wetland on Chesapeake Bay, Maryland to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Plant and Soil* **187**, 111-118.
- Drake, B.G., Azcon-Bieto, J., Berry, J., Bunce, J., Dijkstra, P., Farrar, J., Gifford, R.M., Gonzalez-Meler, M.A., Koch, G., Lambers, H., Siedow, J. & Wullschleger, S. (1999): Does elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants? *Plant, Cell and Environment* **22**, 649-657.
- Dunfield, P.F., Liesack, W., Henckel, T., Knowles, R. & Conrad, R. (1999): High-affinity methane oxidation by a soil enrichment culture containing a type II methanotroph. *Applied and Environmental Microbiology* **65**, 1009-1014.
- Eaton, L.J. & Patriquin, D.G. (1989): Denitrification in lowbush blueberry soils. *Canadian Journal of Soil Science* **69**, 303-312.
- Ehleringer, J.R., Sage, R.F., Flanagan, L.B., Pearcy, R.W. (1991): Climate change and the evolution of photosynthesis. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 95-99.
- Ehleringer, J.R. & Cerling, T.E. (1995): Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ratio of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentrations in plants. *Tree Physiology* **15**, 105-111.
- Ellis, S., Dendooven, L. & Goulding, K.W.T. (1996): Quantitative assessment of soil nitrate disappearance and N<sub>2</sub>O evolution during denitrification: Nitrate disappearance during denitrification. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 589-595.
- Fangmeier, A. & Jäger, H.-J. (2001): Wirkungen erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. In: Guderian, R. (Hrsg.): *Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie. Band 2a: Terrestrische Ökosysteme*. Berlin: Springer.
- Fangmeier, A., Grüters, U., Högy, P., Vermehren, B. & Jäger, H.-J. (1997): Effects of elevated CO<sub>2</sub>, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat - II. Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). *Environmental Pollution* **96**, 43-59.
- Field, C.B., Chapin, F.S.I., Matson, P.A. & Mooney, H.A. (1992): Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: A resource-based approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**, 201-235.
- Field, C.B., Lund, C.P., Chiariello, N.R. & Mortimer, B.E. (1997): CO<sub>2</sub> effects on the water budget of grassland microcosm communities. *Global Change Biology* **3**, 197-206.
- Firestone, M.K. & Davidson, E.A. (1989): Microbiological basis of NO and N<sub>2</sub>O production and consumption in soil. In: Andreae, M.O. & Schimel, D.S. (Eds): *Exchange of Trace Gases between Terrestrial Ecosystems and the Atmosphere*. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons Ltd., 7-21.

- Fitter, A.H., Graves, J.D., Self, G.K., Brown, T.K., Bogie, D.S. & Taylor, K. (1998): Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* **114**, 20-30.
- Fitter, A.H., Heinemeyer, A. & Staddon, P.L. (2000): The impact of elevated CO<sub>2</sub> and global climate change on arbuscular mycorrhizas: a mycogenic approach. *New Phytologist* **147**, 179-187.
- Flessa, H., Dörsch, P., Beese, F., König, H. & Bouwman, A.F. (1996): Influence of cattle wastes on nitrous oxide and methane fluxes in pasture land. *Journal of Environmental Quality* **25**, 1366-1370.
- Flessa, H., Wild, U., Klemisch, M. & Pfadenhauer, J. (1998): Nitrous oxide and methane fluxes from organic soils under agriculture. *European Journal of Soil Science* **49**, 327-335.
- Franck, V.M., Hungate, B.A., Chapin, F.S.I. & Field, C.B. (1997): Decomposition of litter produced under elevated CO<sub>2</sub>: Dependence on plant species and nutrient supply. *Biogeochemistry* **36**, 223-237.
- Fredeen, A.L., Koch, G.W. & Field, C.B. (1998): Influence of fertilization and atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O exchanges in single- and multiple-species grassland microcosms. *Environmental and Experimental Botany* **40**, 147-157.
- Gahrooe, F.R. (1998): Impacts of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on litter quality, litter decomposability and nitrogen turnover rate of two oak species in a Mediterranean forest ecosystem. *Global Change Biology* **4**, 667-677.
- Garcia, R.L., Long, S.P., Wall, G.W., Osborne, C.P., Kimball, B.A., Nie, G.Y., Pinter, P.J., LaMorte, R.L. & Wechsung, F. (1998): Photosynthesis and conductance of spring-wheat leaves: field response to continuous free-air atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant, Cell and Environment* **21**, 659-669.
- Garten, C.T. & Wullschleger, S.D. (1999): Soil carbon inventories under a bioenergy crop (switchgrass): Measurement limitations. *Journal of Environmental Quality* **28**, 1359-1365.
- Gasche, R. (1998): Ganzjährige Messungen zur Quantifizierung der NO/NO<sub>2</sub>-Flüsse in einem Stickstoff-übersättigten Waldökosystem (Höglwald) und Identifizierung der an der N-Oxid-Emission beteiligten mikrobiellen Prozesse. (Dissertation) *Schriftenreihe des Fraunhofer-Instituts für Atmosphärische Umweltforschung Band 51-98*, Garmisch-Partenkirchen, 1-183.
- Giannaki, S. (1999): Auswirkungen unterschiedlicher Bewirtschaftungsmaßnahmen und Witterung auf den Ertrag, den Nährstoffhaushalt sowie die Futterqualität eines Grünlandökosystems. Diplomarbeit am Institut für Pflanzenökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen, 1-117.
- Gloser, V., Jezikova, M., Lüscher, A., Frehner, M., Blum, H., Nösberger, J. & Hartwig, U.A. (2000): Soil mineral nitrogen availability was unaffected by elevated atmospheric pCO<sub>2</sub> in a four year old field experiment (Swiss FACE). *Plant and Soil* **227**, 291-299.
- Goulding, K.W.T., Willison, T.W., Webster, C.P. & Powlson, D.S. (1996): Methane fluxes in aerobic soils. *Environmental Monitoring and Assessment* **42**, 175-187.
- Graedel, T.E. & Crutzen, P.J. (1994): *Chemie der Atmosphäre - Bedeutung für Klima und Umwelt*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.

- Granli, T. & Bøckmann, O.C. (1994): Nitrous oxide from agriculture. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences Supplement No. 12*, 1-128.
- Grünhage, L., Herm, K., Hanewald, K. & Jäger, H.-J. (1992): Auswirkungen von Ozon auf Pflanzen - Bewertung hessischer Ozonprofile. *Umweltplanung, Arbeits- und Umweltschutz (Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt)* **143**, 1-74.
- Grünhage, L., Hanewald, K., Jäger, H.-J. & Ott, W. (1996): Auswirkungen dynamischer Veränderungen der Luftzusammensetzung und des Klimas auf terrestrische Ökosysteme in Hessen. Umweltbeobachtungs- und Klimafolgenforschungsstation Linden, Jahresbericht 1995. *Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt* **220**, 1-191.
- GSF (1996): *Stand der Klimaforschung*. München: GSF (Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit GmbH, Projektträgerschaft Umwelt- und Klimaforschung).
- Gulledge, J., Doyle, A.P. & Schimel, J.P. (1997): Different  $\text{NH}_4^+$ -inhibition patterns of soil  $\text{CH}_4$  consumption: A result of distinct  $\text{CH}_4$ -oxidizer populations across sites? *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 13-21.
- Hagedorn, F., Bucher, J.B., Tarjan, D., Ruser, P. & Bucher-Wallin, I. (2000): Responses of N fluxes and pools to elevated atmospheric  $\text{CO}_2$  in model forest ecosystems with acidic and calcareous soils. *Plant and Soil* **224**, 273-286.
- Hartwig, U.A., Lüscher, A., Daepf, M., Blum, H., Soussana, J.F. & Nösberger, J. (2000): Due to symbiotic  $\text{N}_2$  fixation, five years of elevated atmospheric  $\text{pCO}_2$  had no effect on the N concentration of plant litter in fertile, mixed grassland. *Plant and Soil* **224**, 43-50.
- Hebeisen, T., Lüscher, A., Zanetti, S., Fischer, B.U., Hartwig, U.A., Frehner, M., Hendrey, G.R., Blum, H. & Nösberger, J. (1997): Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air  $\text{CO}_2$  enrichment and management. *Global Change Biology* **3**, 149-160.
- Heinz, S. (2000): Auswirkungen von erhöhtem Kohlendioxid auf die oberirdische Biomasse und den Kohlenstoffhaushalt eines Dauergrünlands. Diplomarbeit am Institut für Pflanzenökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen, 1-121.
- Henckel, T., Jackel, U., Schnell, S. & Conrad, R. (2000): Molecular analyses of novel methanotrophic communities in forest soil that oxidize atmospheric methane. *Applied and Environmental Microbiology* **66**, 1801-1808.
- Hendrey, G.R. & Kimball, B.A. (1994): The FACE program. *Agricultural and Forest Meteorology* **70**, 3-11.
- Henning, F.P., Wood, C.W., Rogers, H.H., Runion, G.B. & Prior, S.A. (1996): Composition and decomposition of soybean and sorghum tissues grown under elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal of Environmental Quality* **25**, 822-827.
- Hirschel, G., Körner, C. & Arnone, J.A.I. (1997): Will rising atmospheric  $\text{CO}_2$  affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? *Oecologia* **110**, 387-392.
- Hodge, A., Paterson, E., Grayston, S.J., Campbell, C.D., Ord, B.G. & Killham, K. (1998): Characterisation and microbial utilisation of exudate material from the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under  $\text{CO}_2$  enrichment. *Soil Biology & Biochemistry* **30**, 1033-1043.

- Holmes, A.J., Costello, A., Lidstrom, M.E. & Murrell, J.C. (1995): Evidence that particulate methane monooxygenase and ammonia monooxygenase may be evolutionarily related. *FEMS Microbiology Letters* **132**, 203-208.
- Houghton, J.T., Meira Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A. & Maskell, K. (1996): *Climate change 1995 - The science of climate change: Contribution of Working Group I to the second assesment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hu, S., Firestone, M.K. & Chapin, F.S. (1999): Soil microbial feedbacks to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Trends In Ecology And Evolution* **14**, 433-437.
- Hu, S., Chapin, F.S., Firestone, M.K., Field, C.B. & Chiariello, N.R. (2001): Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Nature* **409**, 188-191.
- Hungate, B.A., Canadell, J. & Chapin, F.S. (1996): Plant species mediate changes in soil microbial N in response to elevated CO<sub>2</sub>. *Ecology* **77**, 2505-2515.
- Hungate, B.A., Holland, E.A., Jackson, R.B., Chapin, F.S., Mooney, H.A. & Field, C.B. (1997a): The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature* **388**, 576-579.
- Hungate, B.A., Lund, C.P., Pearson, H.L. & Chapin, F.S. (1997b): Elevated CO<sub>2</sub> and nutrient addition alter soil N cycling and N trace gas fluxes with early season wet-up in a California annual grassland. *Biogeochemistry* **37**, 89-109.
- Hungate, B.A., Chapin, F.S., Zhong, H., Holland, E.A. & Field, C.B. (1997c): Stimulation of grassland nitrogen cycling under carbon dioxide enrichment. *Oecologia* **109**, 149-153.
- Hunsaker, D.J., Kimball, B.A., Pinter, P.J., Wall, G.W., LaMorte, R.L., Adamsen, F.J., Leavitt, S.W., Thompson, T.L., Matthias, A.D. & Brooks, T.J. (2000): CO<sub>2</sub> enrichment and soil nitrogen effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**, 85-105.
- Hutchin, P.R., Press, M.C., Lee, J.A. & Trevor, W.A. (1995): Elevated concentrations of CO<sub>2</sub> may double methane emissions from mires. *Global Change Biology* **1**, 125-128.
- Hutchinson, G.L. & Mosier, A.R. (1981): Improved soil cover method for field measurement of nitrous oxide fluxes. *Soil Science Society of America Journal* **45**, 311-316.
- Hutchinson, G.L. & Davidson, E.A. (1993): Processes for production and consumption of gaseous nitrogen oxides in soil. In: Harper, L.A., Mosier, A.R., Duxbury, J.M. & Rolston, D.E. (Eds): *Agricultural Ecosystem Effects on Trace Gases and Global Climate Change*. Madison, Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, 79-93.
- Hutchinson, G.L. & Livingston, G.P. (1993): Use of chamber systems to measure trace gas fluxes. In: Harper, L.A., Mosier, A.R., Duxbury, J.M. & Rolston, D.E. (Eds): *Agricultural Ecosystem Effects on Trace Gases and Global Climate Change*. Madison, Wisconsin, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, 63-108.
- Hütsch, B.W., Webster, C.P. & Powlson, D.S. (1994): Methane oxidation in soil as affected by land use, soil pH and N fertilization. *Soil Biology & Biochemistry* **26**, 1613-1622.

- Hütsch, B.W. (1998a): Methane oxidation in arable soil as inhibited by ammonium, nitrite, and organic manure with respect to soil pH. *Biology and Fertility of Soils* **28**, 27-35.
- Hütsch, B.W. (1998b): Sources and sinks of methane in German agroecosystems in context of the global methane budget. *Agribiological Research* **51**, 75-87.
- Hütsch, B.W. (1998c): Tillage and land use effects on methane oxidation rates and their vertical profiles in soil. *Biology and Fertility of Soils* **27**, 284-292.
- Hütsch, B.W. (2001): Methane oxidation, nitrification, and counts of methanotrophic bacteria in soils from a long-term fertilization experiment ("Ewiger Roggenbau" at Halle). *Journal Of Plant Nutrition And Soil Science* **164**, 21-28.
- Hütsch, B.W., Webster, C.P. & Powlson, D.S. (1994): Methane oxidation in soil as affected by land use, soil pH and N fertilization. *Soil Biology & Biochemistry* **26**, 1613-1622.
- Hwang, S. & Hanaki, K. (2000): Effects of oxygen concentration and moisture content of refuse on nitrification, denitrification and nitrous oxide production. *Bioresource Technology* **71**, 159-165.
- Ineson, P., Coward, P.A. & Hartwig, U.A. (1998): Soil gas fluxes of N<sub>2</sub>O, CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> beneath *Lolium perenne* under elevated CO<sub>2</sub>: The Swiss free air carbon dioxide enrichment experiment. *Plant and Soil* **198**, 89-95.
- IPCC (1990): *Climate change. The IPCC scientific assesment*. (Eds) J.T. Houghton, G.J. Jenkins & J.J. Ephraums. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ishizuka, S., Sakata, T. & Ishizuka, K. (2000): Methane oxidation in Japanese forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 769-777.
- Jacinthe, P.-A. & Dick, W.A. (1996): Use of silicone tubing to sample nitrous oxide in the soil atmosphere. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 721-726.
- Jacinthe, P.-A. & Dick, W.A. (1997): Soil management and nitrous oxide emissions from cultivated fields in southern Ohio. *Soil & Tillage Research* **41**, 221-235.
- Jamieson, N., Barraclough, D., Unkovich, M. & Monaghan, R. (1998): Soil N dynamics in a natural calcareous grassland under a changing climate. *Biology and Fertility of Soils*
- Janze, S. (1996): Einfluß von Managementmaßnahmen und Staukörperflurabstand auf Artenzusammensetzung und Blühverhalten der Vegetation sowie das Vorkommen von Laufkäfern eines halbnatürlichen Grünlandökosystems. Diplomarbeit am Institut für Pflanzenökologie, Justus-Liebig-Universität Gießen. 1-122.
- Jarvis, S.C. & Hatch, D.J. (1994): Potential for denitrification at depth below long-term grass swards. *Soil Biology & Biochemistry* **26**, 1629-1636.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M. & Owensby, C.E. (2000): Long-term effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on below-ground biomass and transformations to soil organic matter in grassland. *Plant and Soil* **224**, 85-97.
- Jensen, S., Holmes, A.J., Olsen, R.A. & Murrell, J.C. (2000): Detection of methane oxidizing bacteria in forest soil by monooxygenase PCR amplification. *Microbial Ecology* **39**, 282-289.
- Jones, H.A. & Nedwell, D.B. (1993): Methane emission and methane oxidation in landfill cover soil. *FEMS Microbiology Ecology* **102**, 185-195.
- Kaiser, E.-A. & Heinemeyer, O. (1996): Temporal changes in N<sub>2</sub>O-losses from two arable soils. *Plant and Soil* **181**, 57-63.

- Kaiser, E.A. & Ruser, R. (2000): Nitrous oxide emissions from arable soils in Germany - An evaluation of six long-term field experiments. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **163**, 249-259.
- Kammann, C., Grünhage, L. & Jäger, H.-J. (1997): Effects of management regimes and elevated CO<sub>2</sub> on nitrous oxide emissions from an extensively managed grassland ecosystem. In: Proceedings of the 7th International Workshop on Nitrous Oxide Emissions, April 21-23, 1997, Cologne, Germany. *Berichte der Physikalischen Chemie (Bergische Universität, Gesamthochschule Wuppertal)* **41**, 355-364.
- Kammann, C., Grünhage, L., Müller, C., Jacobi, S. & Jäger, H.-J. (1998): Seasonal variability and mitigation options for N<sub>2</sub>O emissions from differently managed grasslands. *Environmental Pollution* **102**, S1, 179-186.
- Kammann, C., Grünhage, L. & Jäger, H.-J. (2000a): Die klimarelevanten atmosphärischen Spurengase: Kenntnisstand und Forschungsbedarf. In: Grünhage, L., Hanewald, K., Jäger, H.-J. & Ott, W. (Hrsg.): *Auswirkungen dynamischer Veränderungen der Luftzusammensetzung und des Klimas auf terrestrische Ökosysteme in Hessen*. Schriftenreihe Umweltplanung, Arbeits- und Umweltschutz (Hessische Landesanstalt für Umwelt und Geologie) **274**, 7-80.
- Kammann, C., Grünhage, L. & Jäger, H.-J. (2000b): N<sub>2</sub>O- und CH<sub>4</sub>-Flüsse in der bodennahen Atmosphäre eines extensiv genutzten Grünlandökosystems. In: Grünhage, L., Hanewald, K., Jäger, H.-J. & Ott, W. (Hrsg.): *Auswirkungen dynamischer Veränderungen der Luftzusammensetzung und des Klimas auf terrestrische Ökosysteme in Hessen*. Schriftenreihe Umweltplanung, Arbeits- und Umweltschutz (Hessische Landesanstalt für Umwelt und Geologie) **274**, 81-121.
- Kammann, C., Grünhage, L. & Jäger, H.-J. (2001a): A new sampling technique to monitor concentrations of CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O and CO<sub>2</sub> in air at well defined depths in soils with varied water potential. *European Journal of Soil Science* **im Druck**, (voraussichtlich: **52**, 1-7).
- Kammann, C., Grünhage, L., Jäger, H.-J. & Wachinger, G. (2001b): Methane fluxes from differentially managed grassland study plots: The important role of CH<sub>4</sub> oxidation in grassland with a high potential for CH<sub>4</sub> production. *Environmental Pollution* **im Druck**, (voraussichtlich Oktober 2001).
- Kampichler, C., Kandeler, E., Bardgett, R.D., Jones, T.H. & Thompson, L.J. (1998): Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on soil microbial biomass and activity in a complex, weedy field model ecosystem. *Global Change Biology* **4**, 335-346.
- Karsten, G.R. & Drake, H. (1997): Denitrifying bacteria in the earthworm gastrointestinal tract and in vivo emission of nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) by earthworms. *Applied and Environmental Microbiology* **63**, 1878-1882.
- Keller, M., Mitre, M.E. & Stallard, R.F. (1990): Consumption of atmospheric methane in soils of central Panama: Effects of agricultural development. *Global Biogeochemical Cycles* **4**, 21-27.
- Keller, M., Weitz, A.M., Bryan, B., Rivera, M.M. & Silver, W.L. (2000): Soil-atmosphere nitrogen oxide fluxes: Effects of root disturbance. *Journal Of Geophysical Research-Atmospheres* **105**, 17693-17698.
- Kemp, P.R., Waldecker, D.G., Owensby, C.E., Reynolds, J.F. & Virginia, R.A. (1994): Effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization pretreatments on decomposition on tallgrass prairie leaf litter. *Plant and Soil* **165**, 115-127.



- King, G.M. (1992): Ecological aspects of methane oxidation, a key determinant of global methane dynamics. In: Marshall, K.C. (Eds): *Advances in Microbial Ecology*. New York: Plenum Press, 431-468.
- King, G.M. & Adamsen, A.P.S. (1992): Effects of temperature on methane consumption in a forest soil and in pure cultures of the methanotroph *Methylomonas rubra*. *Applied and Environmental Microbiology* **58**, 2758-2763.
- King, G.M. & Schnell, S. (1994): Ammonium and nitrite inhibition of methane oxidation by *Methylobacter albus* BG8 and *Methylosinus trichosporium* OB3b at low methane concentrations. *Applied and Environmental Microbiology* **60**, 3508-3513.
- Klausing, O. (1988): *Die Naturräume Hessens mit Karte 1:200000*. – *Schriftenreihe der Hessischen Landesanstalt für Umwelt*, Heft Nr. **67**.
- Klemedtsson, L., Svensson, B.H. & Rosswall, T. (1987): Dinitrogen and nitrous oxide produced by denitrification and nitrification in soil with and without barley plants. *Plant and Soil* **99**, 303-319.
- Klemedtson, L., Hansson, G. & Mosier, A. (1990): The use of acetylene for the quantification of  $N_2$  and  $N_2O$  production from biological processes in soil. In: Revsbech, N.P. & Sørensen, J. (Eds): *Denitrification in Soil and Sediment*. New York: Plenum Press, 167-180.
- Klironomos, J.N., Rillig, M.C. & Allen, M.F. (1996): Below-ground microbial and microfaunal responses to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric  $CO_2$ . *Functional Ecology* **10**, 527-534.
- Knapp, A.K., Hamerlynck, E.P., Ham, J.M. & Owensby, C.E. (1996): Responses in stomatal conductance to elevated  $CO_2$  in 12 grassland species that differ in growth form. *Vegetatio* **125**, 31-41.
- Knowles, R. (1990): Acetylene inhibition technique: Development, advantages, and potential problems. In: Revsbech, N.P. & Sørensen, J. (Eds): *Denitrification in Soil and Sediment*. New York: Plenum Press, 151-166.
- Knowles, R. (1993): Methane: Processes of production and consumption. In: Harper, L.A., Mosier, A.R., Duxbury, J.M. & Rolston, D.E. (Eds): *Agricultural ecosystem effects on trace gases and global climate change*. ASA Special Publication no. 55. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science of America, 145-157.
- Koops, J.G., van Beusichem, M.L. & Oenema, O. (1997): Nitrogen loss from grassland on peat soils through nitrous oxide production. *Plant and Soil* **188**, 119-130.
- Körner, C. & Arnone, J.A.I. (1992): Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. *Science* **257**, 1672-1675.
- Körner, Ch. (1996): The response of complex multispecies systems to elevated  $CO_2$ . In: Walker, B. & Steffen, W. (Eds): *Global Changes and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 20-42.
- Körner, C. (2000): Biosphere responses to  $CO_2$  enrichment. *Ecological Applications* **10**, 1590-1619.
- Koschorreck, M. (2000): Methane turnover in exposed sediments of an Amazon floodplain lake. *Biogeochemistry* **50**, 195-206.
- Kruse, C.W. & Iversen, N. (1995): Effect of plant succession, ploughing, and fertilization on the microbial oxidation of atmospheric methane in a heathland. *FEMS Microbiology Ecology* **18**, 121-128.

- Kurakov, A.V., Kostina, N.V., Egorov, V.S., Basariya, E.G., Umarov, M.M. & Mineev, V.G. (2000): Biomass and activity of denitrifying bacteria in soddy-podzolic soils upon the application of mineral fertilizers. *Eurasian Soil Science* **33**, 510-515.
- Larcher, W. (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen*. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag.
- Lensi, R., Mazurier, S., Gourbière, F. & Josserand, A. (1986): Rapid determination of the nitrification potential of an acid forest soil and assessment of its variability. *Soil Biology & Biochemistry* **18**, 239-240.
- Lin, G., Rygiewicz, P.T., Ehleringer, J.R., Johnson, M.G. & Tingey, D.T. (2001): Time-dependent responses of soil CO<sub>2</sub> efflux components to elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>] and temperature in experimental forest mesocosms. *Plant and Soil* **229**, 259-270.
- Linn, D.M. & Doran, J.W. (1984): Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Science Society of America Journal* **48**, 1267-1272.
- Lofffield, N., Flessa, H., Augustin, J. & Beese, F. (1997): Automated gas chromatographic system for rapid analysis of the atmospheric trace gases methane, carbon dioxide, and nitrous oxide. *Journal of Environmental Quality* **26**, 560-564.
- Loiseau, P. & Soussana, J.F. (1999): Elevated [CO<sub>2</sub>], temperature increase and N supply effects on the accumulation of below-ground carbon in a temperate grassland ecosystem. *Plant and Soil* **212**, 123-134.
- Luo, J., Tillman, R.W., White, R.E. & Ball, P.R. (1998): Variation in denitrification activity with soil depth under pasture. *Soil Biology & Biochemistry* **30**, 897-903.
- Luo, Y., Jackson, R.B., Field, C.B. & Mooney, H.A. (1996): Elevated CO<sub>2</sub> increases belowground respiration in California grasslands. *Oecologia* **108**, 130-137.
- Luo, Y., Sims, D.A. & Griffin, K.L. (1998): Nonlinearity of photosynthetic responses to growth in rising atmospheric CO<sub>2</sub>: an experimental and modelling study. *Global Change Biology* **4**, 173-183.
- Lüscher, A., Hendrey, G.R. & Nösberger, J. (1998): Long-term responsiveness to free air CO<sub>2</sub> enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia* **113**, 37-45.
- Machida, T., Nakazawa, T., Fujii, Y., Aoki, S. & Watanabe, O. (1995): Increase in the atmospheric nitrous oxide concentration during the last 250 years. *Geophysical Research Letters* **22**, 2921-2924.
- Mancinelli, R.L. (1995): The regulation of methane oxidation in soil. *Annual Review of Microbiology* **49**, 581-605.
- Mandernack, K.W., Kinney, C.A., Coleman, D., Huang, Y.S., Freeman, K.H. & Bogner, J. (2000): The biogeochemical controls of N<sub>2</sub>O production and emission in landfill cover soils: the role of methanotrophs in the nitrogen cycle. *Environmental Microbiology* **2**, 298-309.
- Marschner, H., Römheld, V., Horst, W.J. & Martin, P. (1986): Root induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **149**, 441-456.
- Marzluf, G.A. (1997): Genetic regulation of nitrogen metabolism in the fungi. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **61**, 17-32.
- Matamala, R. & Drake, B.G. (1999): The influence of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on plant-soil nitrogen interactions in a wetland plant community on the Chesapeake Bay. *Plant and Soil* **210**, 93-101.

- Max, M.D., Dillon, W.P., Nishimura, C. & Hurdle, B.G. (1999): Sea-floor methane blow-out and global firestorm at the K-T boundary. *Geo Marine Letters* **18**, 285-291.
- McElwain, J.C. & Chaloner, W.G. (1995): Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the palaeozoic. *Annals of Botany* **76**, 389-395.
- McMurtrie, R.E., Dewar, R.C., Medlyn, B.E. & Jeffreys, M.P. (2000): Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on forest growth and carbon storage: a modelling analysis of the consequences of changes in litter quality/quantity and root exudation. *Plant and Soil* **224**, 135-152.
- Megonigal, J.P. & Schlesinger, W.H. (1997): Enhanced CH<sub>4</sub> emissions from a wetland soil exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Biogeochemistry* **37**, 77-88.
- Meier, M. & Fuhrer, J. (1997): Effect of elevated CO<sub>2</sub> on orchard grass and red clover grown in mixture at two levels of nitrogen or water supply. *Environmental and Experimental Botany* **38**, 251-262.
- Menyailo, O.V. & Huwe, B. (1999): Activity of denitrification and dynamics of N<sub>2</sub>O release in soils under six tree species and grassland in central Siberia. *Journal Of Plant Nutrition And Soil Science Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* **162**, 533-538.
- Mogge, B., Kaiser, E.-A. & Munch, J.-C. (2001): Nitrous oxide emissions and denitrification N-losses from forest soils in the Bornhöved Lake region (Northern Germany). *Soil Biology & Biochemistry* **30**, 703-710.
- Montealegre, C.M., van Kessel, C., Blumenthal, J.M., Hur, H.G., Hartwig, U.A. & Sadowsky, M.J. (2000): Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters microbial population structure in a pasture ecosystem. *Global Change Biology* **6**, 475-482.
- Mooney, H.A., Canadell, J., Chapin, F.S., Ehleringer, J.R., Körner, Ch., McMurtrie, R.E., Parton, W.J., Pitelka, L.F. & Schulze, E.-D. (1999): Ecosystem physiology responses to global change. In: Walker, B., Steffen, W., Canadell, J. & Ingram, J. (Eds): *The terrestrial biosphere and global change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 141-189.
- Mosier, A.R. & Mack, L. (1980): Gas chromatographic system for precise, rapid analysis of nitrous oxide. *Soil Science Society of America Journal* **44**, 1121-1123.
- Mosier, A., Schimel, D., Valentine, D., Bronson, K. & Parton, W. (1991): Methane and nitrous oxide fluxes in native, fertilized and cultivated grasslands. *Nature* **350**, 330-332.
- Mosier, A.R., Klemetsson, L.K., Sommerfeld, R.A. & Musselman, R.C. (1993): Methane and nitrous oxide flux in a Wyoming subalpine meadow. *Global Biogeochemical Cycles* **7**, 771-784.
- Mosier, A.R. & Delgado, J.A. (1997): Methane and nitrous oxide fluxes in grasslands in western Puerto Rico. *Chemosphere* **35**, 2059-2082.
- Mosier, A.R., Delgado, J.A., Cochran, V.L., Valentine, D.W. & Parton, W.J. (1997): Impact of agriculture on soil consumption of atmospheric CH<sub>4</sub> and a comparison of CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O flux in subarctic, temperate and tropical grasslands. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **49**, 71-83.
- Mosier, A.R., Duxbury, J.M., Freney, J.R., Heinemeyer, O., Minami, K. & Johnson, D.E. (1998): Mitigating agricultural emissions of methane. *Climatic Change* **40**, 39-80.

- Müller, C., Kammann, C., Burger, S., Ottow, J.C.G., Grünhage, L. & Jäger, H.-J. (1997): Nitrous oxide emission from frozen grassland soil and during thawing. In: Proceedings of the 7th International Workshop on Nitrous Oxide Emissions, April 21-23, 1997, Cologne, Germany. *Berichte der Physikalischen Chemie (Bergische Universität, Gesamthochschule Wuppertal)* **41**, 327-335.
- Müller, C., Sherlock, R.R. & Williams, P.H. (1998): Field method to determine N<sub>2</sub>O emission from nitrification and denitrification. *Biology and Fertility of Soils* **28**, 51-55.
- Müller, C. (1999): *Modelling Soil-Biosphere Interactions*. Wallingford: CAB International. 1-354
- Nakazawa, T., Machida, T., Esumi, M., Tanaka, M., Fujii, Y., Aoki, S. & Watanabe, O. (1993a): Measurements of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> concentrations of air in polar ice cores. *Journal of Glaciology* **39**, 209-215.
- Nakazawa, T., Machida, T., Tanaka, M., Fujii, Y., Aoki, S. & Watanabe, O. (1993b): Differences of the atmospheric CH<sub>4</sub> concentration between the arctic and antarctic regions in pre-industrial/pre-agricultural era. *Geophysical Research Letters* **20**, 943-946.
- Naqvi, S.W.A., Jayakumar, A., Narvekar, P.V., Naik, H., Sarma, V.V.S.S., D'Souza, W., Joseph, S. & George, M.D. (2000): Increased marine production of N<sub>2</sub>O due to intensifying anoxia on the Indian continental shelf. *Nature* **408**, 346-349.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Högberg, M. & Högberg, P. (1998): Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* **392**, 914-916.
- Nesbit, S.P. & Breitenbeck, G.A. (1992): A laboratory study of factors influencing methane uptake by soils. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **41**, 39-54.
- Niklaus, P.A. & Körner, C. (1996): Responses of soil microbiota of a late successional alpine grassland to long term CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant and Soil* **184**, 219-229.
- Niklaus, P.A., Leadley, P.W., Stöcklin, J. & Körner, C. (1998a): Nutrient relations in calcareous grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **116**, 67-75.
- Niklaus, P.A., Spinnler, D. & Körner, C. (1998b): Soil moisture dynamics of calcareous grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **117**, 201-208.
- Niklaus, P.A., Stocker, R., Körner, C. & Leadley, P.W. (2000): CO<sub>2</sub> flux estimates tend to overestimate ecosystem C sequestration at elevated CO<sub>2</sub>. *Functional Ecology* **14**, 546-559.
- Norby, R.J., Pastor, J. & Melillo, J.M. (1986): Carbon-nitrogen interactions in CO<sub>2</sub>-enriched white oak: physiological and long-term perspectives. *Tree Physiology* **2**, 233-241.
- Norby, R.J. (1987): Nodulation and nitrogenase activity in nitrogen-fixing woody plants stimulated by CO<sub>2</sub> enrichment of the atmosphere. *Physiologia Plantarum* **71**, 77-82.
- Norby, R.J. (1997): Inside the black box. *Nature* **388**, 522-523.
- Norby, R.J. & Cotrufo, M.F. (1998): A question of litter quality. *Nature* **396**, 17-18.
- Norby, R.J. & Jackson, R.B. (2000): Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* **147**, 3-12.
- Norman, J.M., Kucharik, C.J., Gower, S.T., Baldocchi, D.D., Crill, P.M., Rayment, M., Savage, K. & Striegl, R.G. (1997): A comparison of six methods for measuring soil-surface carbon dioxide fluxes. *Journal of Geophysical Research* **102**, 28771-28777.
- Oberdorfer, E. (1983): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Stuttgart: Ulmer-Verlag.

- Oechel, W.C., Riechers, G., Lawrence, W.T., Prudhome, T.T., Grulke, N. & Hastings, S.J. (1991): Long-term in situ manipulation and measurement of CO<sub>2</sub> and temperature. *Functional Ecology* **6**, 86-100.
- Oechel, W.C. & Vourlitis, G.L. (1995): Effects of global change on carbon storage in cold soils. In: Lal, R., Kimble, J., Levinde, E. & Stewart, B.A. (Eds): *Soils and Global Change*. Boca Raton, London, Tokyo: CRC Lewis Publishers, 117-129.
- Oechel, W.C., Vourlitis, G.L., Hastings, S.J., Zulueta, R.C., Hinzman, L. & Kane, D. (2000): Acclimation of ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature* **406**, 978-981.
- Ojima, D.S., Valentine, D.W., Mosier, A.R., Parton, W.J. & Schimel, D.S. (1993): Effect of land use change on methane oxidation in temperate forest and grassland soils. *Chemosphere* **26**, 675-685.
- O'Neill, E.G. (1994): Responses of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* **165**, 55-65.
- Overdieck, D. & Forstreuter, M. (1991): Carbon dioxide effects on vegetation. In: Esser, G. & Overdieck, D. (Eds): *Modern Ecology. Basic and Applied Aspects*. Amsterdam: Elsevier, 623-647.
- Owensby, C.E., Coyne, P.I., Ham, J.M., Auen, L.M. & Knapp, A.K. (1993): Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Ecological Applications* **3**, 644-653.
- Owensby, C.E., Ham, J.M., Knapp, A.K., Bremer, D. & Auen, L.M. (1997): Water vapour fluxes and their impact under elevated CO<sub>2</sub> in a C<sub>4</sub>-tallgrass prairie. *Global Change Biology* **3**, 189-195.
- Owensby, C.E., Ham, J.M., Knapp, A.K. & Auen, L.M. (1999): Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* **5**, 497-506.
- Paterson, E., Hall, J.M., Rattray, E.A.S., Griffiths, B.S., Ritz, K. & Killham, K. (1997): Effect of elevated CO<sub>2</sub> on rhizosphere carbon flow and soil microbial processes. *Global Change Biology* **3**, 363-377.
- Patterson, D.E. & Smith, M.W. (1981): The measurement of unfrozen water content by time domain reflectometry: results from laboratory tests. *Canadian Geotechnical Journal* **18**, 131-144.
- Patterson, D.E. & Smith, M.W. (1984): Unfrozen water content in saline soils: results using time-domain reflectometry. *Canadian Geotechnical Journal* **22**, 95-101.
- Paul, E.A. & Clark, F.E. (1996): *Soil microbiology and biochemistry*. San Diego, California: Academic Press. 1-340
- Pell, M., Stenberg, B., Stenström, J. & Torstensson, L. (1996): Potential denitrification activity assay in soil - with or without chloramphenicol? *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 393-398.
- Peters, V. & Conrad, R. (1995): Methanogenic and other strictly anaerobic bacteria in desert soil and other oxic soils. *Applied and Environmental Microbiology* **61**, 1673-1676.
- Peters, V. & Conrad, R. (1996): Sequential reduction processes and initiation of CH<sub>4</sub> production upon flooding of oxic upland soils. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 371-382.

- Pinter, P.J., Kimball, B.A., Wall, G.W., LaMorte, R.L., Hunsaker, D.J., Adamsen, F.J., Frumau, K.F.A., Vugts, H.F., Hendrey, G.R., Lewin, K.F., Nagy, J., Johnson, H.B., Wechsunge, F., Leavitt, S.W., Thompson, T.L., Matthias, A.D. & Brooks, T.J. (2000): Free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE): blower effects on wheat canopy microclimate and plant development. *Agricultural and Forest Meteorology* **103**, 319-333.
- Poorter, H. (1993): Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration. *Vegetatio* **104/105**, 77-97.
- Poorter, H., Van Berkel, Y., Baxter, R., Den Hertog, J., Dijkstra, P., Gifford, R.M., Griffin, K.L., Roumet, C., Roy, J. & Wong, S.C. (1997): The effect of elevated CO<sub>2</sub> on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C<sub>3</sub> species. *Plant, Cell and Environment* **20**, 472-482.
- Powlson, D.S., Goulding, K.W.T., Willison, T.W., Webster, C.P. & Hütsch, B.W. (1997): The effect of agriculture on methane oxidation in soil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **49**, 59-70.
- Priemé, A. & Christensen, S. (1999): Methane uptake by a selection of soils in Ghana with different land use. *Journal of Geophysical Research* **104**, 23617-23622.
- Prior, S.A., Torbert, H.A., Runion, G.B., Rogers, H.H., Wood, C.W., Kimball, B.A., LaMorte, R.L., Pinter, P.J. & Wall, G.W. (1997): Free-air carbon dioxide enrichment of wheat: soil carbon and nitrogen dynamics. *Journal of Environmental Quality* **26**, 1166
- Pritchard, S.G., Rogers, H.H., Prior, S.A. & Peterson, C.M. (1999): Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review. *Global Change Biology* **5**, 807-837.
- Reeburgh, W.S., Whalen, S.C. & Alperin, M.J. (1993): The role of methylophony in the global methane budget. In: Murrell, J.C. & Kelly, D.P. (Eds): *Microbial Growth on C<sub>1</sub> compounds*. Andover, Hampshire, UK: Intercept Ltd., 1-14.
- Rice, C.W., Garcia, F.O., Hampton, C.O. & Owensby, C.E. (1994): Soil microbial response in tallgrass prairie to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant and Soil* **165**, 67-74.
- Rillig, M.C., Field, C.B. & Allen, M.F. (1999a): Soil biota responses to long-term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in two California annual grasslands. *Oecologia* **119**, 572-577.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Allen, M.F. & Field, C.B. (1999b): Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature* **400**, 628-628.
- Rillig, M.C., Hernández, G.Y. & Newton, P.D. (2000): Arbuscular mycorrhizae respond to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> after long-term exposure: evidence from a CO<sub>2</sub> spring in New Zealand supports the resource balance model. *Ecology Letters* **3**, 475-478.
- Robertson, L.A. & Kuenen, J.G. (1990): Physiological and ecological aspects of aerobic denitrification, a link with heterotrophic nitrification. In: Revsbech, N.P. & Sørensen, J. (Eds): *Denitrification in Soil and Sediment*. New York: Plenum Press, 91-104.
- Robinson, D. & Conroy, J.P. (1999): A possible plant-mediated feedback between elevated CO<sub>2</sub>, denitrification and the enhanced greenhouse effect. *Soil Biology & Biochemistry* **31**, 43-53.
- Rochette, P. & Cote, D. (2000): CH<sub>4</sub> fluxes and soil CH<sub>4</sub> concentration following application of pig slurry for the 19th consecutive year. *Canadian Journal of Soil Science* **80**, 387-390.

- Ross, D.J., Saggar, S., Tate, K.R., Feltham, C.W. & Newton, P.C.D. (1996): Elevated CO<sub>2</sub> effects on carbon and nitrogen cycling in grass/clover turves of a Psammaquent soil. *Plant and Soil* **182**, 185-198.
- Roumet, C., Bel, M.P., Sonie, L., Jardon, F. & Roy, J. (1996): Growth response of grasses to elevated CO<sub>2</sub>: a physiological plurispecific analysis. *New Phytologist* **133**, 595-603.
- Runge, M. (1965): Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. *Flora* **155**, 353-386.
- Runge, M. (1970): Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoff-Nachlieferung am Standort. *Flora* **155**, 353-385.
- Saarnio, S., Alm, J., Martikainen, P.J. & Silvola, J. (1998): Effects of raised CO<sub>2</sub> on potential CH<sub>4</sub> production and oxidation in, and CH<sub>4</sub> emission from, a boreal mire. *Journal Of Ecology* **86**, 261-268.
- Saarnio, S. & Silvola, J. (1999): Effects of increased CO<sub>2</sub> and N on CH<sub>4</sub> efflux from a boreal mire: a growth chamber experiment. *Oecologia* **119**, 349-356.
- Saarnio, S., Saarinen, T., Vasander, H. & Silvola, J. (2000): A moderate increase in the annual CH<sub>4</sub> efflux by raised CO<sub>2</sub> or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> supply in a boreal oligotrophic mire. *Global Change Biology* **6**, 137-144.
- Sage, R.F., Sharkey, T.D. & Seemann, J.R. (1989): Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in five C<sub>3</sub>-species. *Plant Physiology* **89**, 590-596.
- Schäppi, B. & Körner, Ch. (1995): Growth responses of an alpine grassland to elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **105**, 43-52.
- Schäppi, B. (1996): Growth dynamics and population development in an alpine grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **106**, 93-99.
- Schäppi, B. & Körner, Ch. (1997): *In situ* effects of elevated CO<sub>2</sub> on the carbon and nitrogen status of alpine plants. *Functional Ecology* **11**, 290-299.
- Schimel, J.P. (1995): Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra. *Biogeochemistry* **28**, 183-200.
- Schimel, J.P. & Gulledge, J. (1998): Microbial community structure and global trace gases. *Global Change Biology* **4**, 745-758.
- Schlegel, H.G. (1985): *Allgemeine Mikrobiologie*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Schmidt, O. & Scrimgeour, C.M. (2001): A simple urea leaf-feeding method for the production of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N labelled plant material. *Plant and Soil* **229**, 197-202.
- Schmidt, U., Thoni, H. & Kaupenjohann, M. (2000): Using a boundary line approach to analyze N<sub>2</sub>O flux data from agricultural soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **57**, 119-129.
- Schortemeyer, M., Hartwig, U.A., Hendrey, G.R. & Sadowsky, M.J. (1996): Microbial community changes in the rhizospheres of white clover and perennial ryegrass exposed to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 1717-1724.
- Schrope, M.K., Chanton, J.P., Allen, L.H. & Baker, J.T. (1999): Effect of CO<sub>2</sub> enrichment and elevated temperature on methane emissions from rice, *Oryza sativa*. *Global Change Biology* **5**, 587-599.
- Schütz, H., Schröder, P. & Rennenberg, H. (1991): Role of plants in regulation the methane flux to the atmosphere. In: Sharkey, T.D., Holland, E.A. & Mooney, H.A. (Eds): *Trace gas emissions by plants*. San Diego: Academic Press, 29-63.

- Sild, E., Younis, S., Pleijel, H. & Selldén, G. (1999): Effect of CO<sub>2</sub> enrichment on non-structural carbohydrates in leaves, stems and ears of spring wheat. *Physiologia Plantarum* **107**, 60-67.
- Smart, D.R., Ritchie, K., Stark, J.M. & Bugbee, B. (1997): Evidence that elevated CO<sub>2</sub> levels can indirectly increase rhizosphere denitrifier activity. *Applied and Environmental Microbiology* **63**, 4621-4624.
- Smith, C.J. & Chalk, P.M. (1980): Gaseous nitrogen evolution during nitrification of ammonia fertilizer and nitrite transformations in soils. *Soil Science Society of America Journal* **44**, 277-282.
- Smith, M.S. & Tiedje, J.M. (1979): The effect of roots on soil denitrification. *Soil Science Society of America Journal* **43**, 955
- Smith, S.D., Huxman, T.E., Zitzer, S.F., Charlet, T.N., Housman, D.C., Coleman, J.S., Fenstermaker, L.K., Seemann, J.R. & Nowak, R.S. (2000): Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* **408**, 79-82.
- Staddon, P.L. & Fitter, A.H. (1998): Does elevated atmospheric carbon dioxide affect arbuscular mycorrhizas? *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 455-458.
- Stuedler, P.A., Bowden, R.D., Mellilo, J.M. & Aber, J.D. (1989): Influence of nitrogen fertilization on methane uptake in temperate forest soils. *Nature* **341**, 314-316.
- Stevens, R.J. & Laughlin, R.J. (1995): Nitrite transformation during soil extraction with potassium chloride. *Soil Science Society of America Journal* **59**, 933-938.
- Stevens, R.J., Laughlin, R.J., Burns, L.C., Arah, J.R.M. & Hood, R.C. (1997): Measuring the contributions of nitrification and denitrification to the flux of nitrous oxide from soil. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 139-151.
- Stitt, M. & Krapp, A. (1999): The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant, Cell and Environment* **22**, 583-621.
- Stocker, R., Leadley, P.W. & Körner, Ch. (1997): Carbon and water fluxes in a calcareous grassland under elevated CO<sub>2</sub>. *Functional Ecology* **11**, 222-230.
- Stöcklin, J., Schweizer, K. & Körner, C. (1998): Effects of elevated CO<sub>2</sub> and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. *Oecologia* **116**, 50-56.
- Striegl, R.G., McConnaughey, T.A., Thorstenson, D.C., Weeks, E.P. & Woodward, J.C. (1992): Consumption of atmospheric methane by desert soils. *Nature* **357**, 145-147.
- Stulen, I. & Den Hertog, J. (1993): Root growth and functioning under atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Vegetatio* **104/105**, 99-115.
- Svensson, B.H., Boström, U. & Klemetson, L. (1986): Potential for higher rates of denitrification in earthworm casts than in the surrounding soil. *Biology and Fertility of Soils* **2**, 147-149.
- Tate, C.M. & Striegl, R.G. (1993): Methane consumption and carbon dioxide emission in tallgrass prairie: Effects of biomass burning and conversion to agriculture. *Global Biogeochemical Cycles* **7**, 735-748.
- Tenuta, M., Bergstrom, D.W. & Beauchamp, E.G. (2000): Denitrifying enzyme activity and carbon availability for denitrification following manure application. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **31**, 861-876.
- Thompson, A.M., Chappellaz, J.A., Fung, I.Y. & Kucsera, T.L. (1993): The atmospheric CH<sub>4</sub> increase since the last glacial maximum (2.) Interactions with oxidants. *Tellus* **45B**, 242-257.



- Thornley, J.H.M. & Cannell, M.G.R. (2000): Dynamics of mineral N availability in grassland ecosystems under increased [CO<sub>2</sub>]: hypotheses evaluated using the Hurley Pasture Model. *Plant and Soil* **224**, 153-170.
- Thorup-Kristensen, K. (1993): The effect of nitrogen catch crops on the nitrogen nutrition of a succeeding crop. I. Effects through mineralization and pre-emptive competition. *Acta Agric.Scand.Sect.B Soil and Plant Sci.* **43**, 74-81.
- Tlustos, P., Willison, T.W., Baker, J.C., Murphy, D.V., Pavlikova, D., Goulding, K.W.T. & Powlson, D.S. (1998): Short-term effects of nitrogen on methane oxidation in soils. *Biology and Fertility of Soils* **28**, 64-70.
- Treseder, K.K. & Allen, M.F. (2000): Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition. *New Phytologist* **147**, 189-200.
- Van den Pol-van Dasselaar, A., van Beusichem, M.L. & Oenema, O. (1999): Effects of nitrogen input and grazing on methane fluxes of extensively and intensively managed grasslands in the Netherlands. *Biology and Fertility of Soils* **29**, 24-30.
- Van Gestel, M., Merckx, R. & Vlassek, K. (1993): Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: the fate of fast- and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology & Biochemistry* **25**, 109-123.
- Van Ginkel, J.H., Gorissen, A. & van Veen, J.A. (1996): Long-term decomposition of grass roots as affected by elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal of Environmental Quality* **25**, 1122-1128.
- Van Ginkel, J.H., Gorissen, A. & Polci, D. (2000): Elevated atmospheric carbon dioxide concentration: effects of increased carbon input in a *Lolium perenne* soil on microorganisms and decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 449-456.
- Van Kessel, C., Nitschelm, J., Horwath, W.R., Harris, D., Walley, F., Lüscher, A. & Hartwig, U. (2000): Carbon-13 input and turn-over in a pasture soil exposed to long-term elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* **6**, 123-135.
- Velthof, G.L., Brader, A.B. & Oenema, O. (1996): Seasonal variations in nitrous oxide losses from managed grasslands in The Netherlands. *Plant and Soil* **181**, 263-274.
- Velthof, G.L. (1997): *Nitrous oxide emission from intensively managed grasslands. Doctoral thesis.* Wageningen, The Netherlands: Wageningen Agricultural University.
- Venterea, R.T. & Rolston, D.E. (2000): Mechanisms and kinetics of nitric and nitrous oxide production during nitrification in agricultural soil. *Global Change Biology* **6**, 303-316.
- Volk, M., Niklaus, P.A. & Körner, C. (2000): Soil moisture effects determine CO<sub>2</sub> responses of grassland species. *Oecologia* **125**, 380-388.
- Wachinger, G., Fiedler, S., Zepp, K., Gattinger, A., Sommer, M. & Roth, K. (2000): Variability of soil methane production on the micro-scale: spatial association with hot spots of organic material and Archaeal populations. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 1121-1130.
- Wagner, D., Pfeiffer, E.-M. & Bock, E. (1999): Methane production in aerated marshland and model soils: effects of microflora and soil texture. *Soil Biology & Biochemistry* **31**, 999-1006.
- Wagner-Riddle, C., Thurtell, G.W., Kidd, G.K., Beauchamp, E.G. & Sweetman, R. (1997): Estimates of nitrous oxide emissions from agricultural fields over 28 months. *Canadian Journal of Soil Science* **77**, 135-144.

- Wang, J. & Bakken, L.R. (1997a): Competition for nitrogen during decomposition of plant residues in soil: effect of spatial placement of n-rich and n-poor plant residues. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 153-162.
- Wang, J. & Bakken, L.R. (1997b): Competition for nitrogen during mineralization of plant residues in soil: microbial response to C and N availability. *Soil Biology & Biochemistry* **29**, 163-170.
- Warwick, K.R., Taylor, G. & Blum, H. (1998): Biomass and compositional changes occur in chalk grassland turves exposed to elevated CO<sub>2</sub> for two seasons in FACE. *Global Change Biology* **4**, 375-385.
- Watts, S.H. & Seitzinger, S.P. (2000): Denitrification rates in organic and mineral soils from riparian sites: a comparison of N<sub>2</sub> flux and acetylene inhibition methods. *Soil Biology & Biochemistry* **32**, 1383-1392.
- Weisheit, K. (1995): *Kohlenstoffdynamik am Grünlandstandort - untersucht an 4 dominanten Grasarten*. Dissertation am Institut für Ökophysiologie, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 1-141.
- Weiss, R.F. & Price, B.A. (1980): Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Marine Chemistry* **8**, 347-359.
- Wenzhöfer, F., Kriszt, B., Benckiser, G. & Ottow, J.C.G. (1997): Lachgas(N<sub>2</sub>O)-Freisetzung durch *Streptomyces nitrosporeus* in einem sandigen Lehmboden in Abhängigkeit von pO<sub>2</sub>, pH und Angebot an leicht mineralisierbarem Kohlenstoff. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **160**, 201-208.
- Whalen, S.C. & Reeburgh, W.S. (1996): Moisture and temperature sensitivity of CH<sub>4</sub> oxidation in boreal soils. *Soil Biology & Biochemistry* **28**, 1271-1281.
- Williams, M.A., Rice, C.W. & Owensby, C.E. (2000): Carbon dynamics and microbial activity in tallgrass prairie exposed to elevated CO<sub>2</sub> for 8 years. *Plant and Soil* **227**, 127-137.
- Woodward, F.I. (1993): Plant responses to past concentrations of CO<sub>2</sub>. *Vegetatio* **104/105**, 145-155.
- Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Curtis, P.S., Teeri, J.A., Fogel, R. & Randlett, D.L. (1993): Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil* **151**, 105-117.
- Zak, D.R., Pregitzer, K.S., King, J.S. & Holmes, W.E. (2000): Elevated atmospheric CO<sub>2</sub>, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis. *New Phytologist* **147**, 201-222.
- Zaller, J.G. & Arnone, J.A.I. (1997): Activity of surface-casting earthworms in a calcareous grassland under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **111**, 249-254.
- Zanetti, S., Hartwig, U.A., Lüscher, A., Hebeisen, T., Frehner, M., Fischer, B.U., Hendrey, G.R., Blum, H. & Nösberger, J. (1996): Stimulation of symbiotic N<sub>2</sub> fixation in *Trifolium repens* L. under elevated atmospheric pCO<sub>2</sub> in a grassland ecosystem. *Plant Physiology* **112**, 575-583.
- Ziska, L.H., Moya, T.B., Wassmann, R., Namuco, O.S., Lantin, R.S., Aduna, J.B., Abao, E., Bronson, K.F., Neue, H.U. & Olszyk, D. (1998): Long-term growth at elevated carbon dioxide stimulates methane emission in tropical paddy rice. *Global Change Biology* **4**, 657-665.
- Zöfel, P. (1992): *Statistik in der Praxis*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

## DANKSAGUNG

Zunächst möchte ich mich herzlich bei Herrn Professor Jäger für die Möglichkeit zur Promotion in diesem spannenden Wissensgebiet und für die stets "offene Tür" in allen Problemfällen bedanken. Seine tolerante Einstellung bezüglich flexibler, selbstorganisierter Arbeitszeiten hat mir sehr geholfen, meinen derzeit 1 Jahr alten Sohn und die Arbeit im FACE-Projekt unter einen Hut zu bringen. Bei Herrn Dr. Grünhage möchte ich mich für die Betreuung durch meine (lange) Doktorandenzeit und für das rasche Korrekturlesen meiner Arbeit bedanken. Mein besonderer Dank gilt Dr. Christoph Müller, von dem ich vieles über das mir anfangs fremde Thema Spurengase lernen konnte. Seine Korrekturen von diversen Manuskripten waren fachlich wie sprachlich (englisch) stets eine große Hilfe für mich. Unsere gemeinsamen Diskussionen und "Aktionen" brachten neben Ergebnissen immer eine Menge Spaß, ob beim Aussägen von gefrorenem Boden oder dem Vergraben von Bodenluftsonden – das kann in Zukunft auch ruhig so bleiben!

Ich danke dem Hessischen Landesamt für Umwelt und Geologie (HLUG; ehemals Hessische Landesanstalt für Umwelt) sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die finanzielle Förderung. Die konstante Unterstützung des HLUG ermöglichte den Aufbau und Betrieb der gemeinsamen, leistungsfähigen Umweltbeobachtungs- und Klimafolgenforschungsstation Linden, die die Basis des Gießener FACE-Experiments darstellt. Insbesondere gilt mein Dank den Herren Prof. Dr. Hanewald und Herrn Dr. Jacobi. Den technischen Mitarbeitern des Kalibrierlabors des HLUG danke ich recht herzlich für die anfängliche Hilfestellung bei der GC-Analytik.

Weiterhin danke ich Herrn Prof. Schubert (Institut für Pflanzenernährung) und Herrn Prof. Ottow (Angewandte Mikrobiologie) für die Möglichkeit, die bodenchemischen Analysen in ihren Labors durchführen zu können – und natürlich auch den netten Mitarbeitern beider Institute, die dann die Arbeit mit mir hatten.

Vieles im FACE-Projekt hätte ich ohne die Hilfe der Mitarbeiter und Mitarbeiterinnen der Pflanzenökologie nicht machen können – ein herzliches Dankeschön an euch alle! Besonders bedanken möchte ich mich bei Jochen Senkbeil, der sich rasch am GC einarbeitete und mir dadurch sehr geholfen hat. Und genauso bei Sabine Martis, die auch am Wochenende so unkompliziert und flexibel einsprang, wenn es nötig war. Vielen Dank auch an Sibylle Janze und Birte Lenz, die mir gerade in der Endphase der Arbeit vieles abgenommen und mich dadurch entlastet haben.

Ganz besonders möchte ich mich bei meinem Mann Michael Clausen für seine liebevolle moralische wie tatkräftige Unterstützung bedanken, wofür er sich oft Zeit nahm, wenn er eigentlich gar keine hatte. Durch ihn war ich, was die Computer und deren Möglichkeiten angeht, immer hervorragend ausgestattet.

Was mir besonders am Herzen liegt, ist der Dank gegenüber allen, die Sören betreut haben, so daß ich arbeiten konnte: Bedanken möchte ich mich bei Frau Hannelore Friedl, bei der Sören in besten Händen ist und bei Michael, der dadurch seine eigenen Wünsche oft hinten an gestellt hat. Vor allem danke ich meinen Eltern, die uns trotz vieler eigener Belastungen gerade im letzten Jahr so unglaublich viel geholfen haben.

*Gießen, im April 2001*

*Claudia Kammann*