

**Untersuchung der Aufnahme und Translokation von  
C und N in Buchen in Abhängigkeit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-  
Konzentrationen und bauminternen N-Vorräte unter Einsatz der  
stabilen Isotope <sup>15</sup>N und <sup>13</sup>C**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten  
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Jens Dyckmans

aus Homburg/Saar

Göttingen 2000

D 7

Referent: Prof. Dr. A. Zeeck

Korreferent: Prof. Dr. H. Laatsch

Tag der mündlichen Prüfung: 31.10.2000



# TOUCHE

by OTOM



## **Danksagung**

Mein Dank gilt Prof. Dr. A.Zeeck für die Übernahme des Hauptreferats und Prof. Dr. H. Laatsch als Korreferenten.

Herrn Professor Dr. F. Beese möchte ich für die Übernahme der Betreuung der Arbeit am Institut für Bodenkunde und Waldernährung danken.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) danke ich für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des Schwerpunktprogramms 298 “ Stoffwechsel und Wachstum der Pflanzen unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration“.

Den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern am Institut für Bodenkunde und Waldernährung, die fachlich und nichtfachlich eine angenehme Umgebung für das Entstehen dieser Arbeit schafften, möchte ich herzlich danken.

Stellvertretend für die Praktikanten, die durch ihre tatkräftige Hilfe diese Arbeit unterstützt haben, danke ich Dirk Hörstkamp, der sich über ein halbes Jahr rührend um die Bäume gekümmert hat.

Ich danke Lars Szwec für die unzähligen Proben, die er schnell und zuverlässig gemessen hat.

Bernd Grünig danke ich für seine maßgebliche Hilfe bei der Installation der Klimakammern; Hans Mühlhan danke ich dafür, daß er, wann immer Not am Mann war, schnell und kompetent Hilfe leistete. Dirk Böttger fand eine Lösung für jedes Problem, das sich in den Weg stellte. Nicht nur bei der Klimakammer. Dafür vielen Dank!

Peter Müller, Ulrike Sehy, Almut Wahl und Kathrin Winkler haben diese Arbeit sehr hilfreich korrekturgelesen.

Ich danke meinen Eltern dafür, daß sie es mir ermöglichten, mein Studium nach meinen Vorstellungen zu gestalten.

Stellvertretend für die moralische Unterstützung von vielen Seiten danken möchte ich Almut, die mit ziemlich vielen Mittagessen und Uli, die mit ungezählten E-mails (und natürlich nur E-mails!) den Arbeitstag strukturieren halfen.

Zuletzt und zuallererst gilt mein Dank Herrn Dr. Heiner Flessa, der eine Traumbetreuung leistete: Ständige Ansprechbarkeit und Hilfsbereitschaft gepaart mit völlig freier Hand; großes Engagement gepaart mit sehr viel Gelassenheit. Daß es Spaß gemacht hat, diese Arbeit zu schreiben, habe ich vor allem ihm zu verdanken.



## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG</b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>KENNTNISSTAND</b> .....	<b>3</b>
2.1	WIRKUNG ERHÖHTER CO <sub>2</sub> -KONZENTRATIONEN AUF BÄUME.....	3
2.2	METHODEN ZUR UNTERSUCHUNG DER AUSWIRKUNG ERHÖHTER [CO <sub>2</sub> ] AUF BÄUME .....	5
2.2.1	<i>Open-top-chambers, open-side-chambers (OTC, OSC)</i> .....	6
2.2.2	<i>Closed-top-chambers (CTC)</i> .....	6
2.2.3	<i>Branch-bags</i> .....	7
2.2.4	<i>Free air carbon enrichment (FACE)</i> .....	7
2.2.5	<i>Natürliche CO<sub>2</sub>-Quellen</i> .....	8
2.3	ANSÄTZE ZUR MARKIERUNG DER C- UND N-AUFNAHME VON PFLANZEN.....	8
2.3.1	<i>Grundlagen und Implikationen der Diskriminierung schwerer Isotope</i> .....	9
2.3.1.1	Nomenklatur .....	9
2.3.1.2	Diskriminierung bei der Aufnahme von CO <sub>2</sub> durch Pflanzen.....	10
2.3.2	<i>Versuchsansätze zur Kohlenstoffmarkierung</i> .....	12
2.3.2.1	Kurzzeitmarkierung .....	12
2.3.2.2	Langzeitmarkierung.....	13
2.3.3	<i>Versuchsansätze zur Stickstoffmarkierung</i> .....	14
2.3.3.1	Kurzzeitmarkierung .....	14
2.3.3.2	Langzeitmarkierung.....	15
<b>3</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN</b> .....	<b>16</b>
3.1	KLIMAKAMMER .....	16
3.1.1	<i>Mikrokosmen</i> .....	16
3.1.2	<i>Wuchskammern</i> .....	17
3.1.2.1	Atmosphäre der Wuchskammern.....	17
3.1.2.2	Dosierung des CO <sub>2</sub> in den Wuchskammern .....	18
3.1.2.3	Wuchsbedingungen.....	19
3.1.2.3.1	Licht .....	19
3.1.2.3.2	Temperatur.....	19
3.1.2.3.3	Luftfeuchtigkeit.....	19
3.1.2.3.4	Beregnung .....	20
3.2	VERSUCHSDURCHFÜHRUNG.....	20
3.2.1	<i>Versuchsvarianten</i> .....	21
3.2.2	<i>Bearbeitung der Blätter und Gesamtpflanzen</i> .....	22
3.3	MESSUNGEN .....	23
3.3.1	<i>Bestimmung der Isotopenverhältnisse von <sup>13/12</sup>C und <sup>14/15</sup>N sowie der C- und N-Gehalte in Festproben</i> .....	23
3.3.2	<i>Wurzelraumrespiration</i> .....	24
3.3.2.1	Massenspektrometrische Bestimmung des Isotopenverhältnisses.....	24

3.3.2.2	Bestimmung der Menge an freigesetztem CO <sub>2</sub> .....	25
3.3.2.2.1	Titrimetrische Bestimmung der CO <sub>2</sub> -Menge .....	25
3.3.2.2.2	Chromatographische Bestimmung der CO <sub>2</sub> -Menge.....	26
3.4	AUSWERTUNG.....	26
3.4.1	<i>Berechnungen</i> .....	26
3.4.1.1	Markierung des Pflanzenmaterials .....	26
3.4.1.1.1	Kohlenstoff.....	26
3.4.1.1.2	Stickstoff .....	28
3.4.1.2	Relative Spezifische Allokation (RSA).....	28
3.4.1.3	Partitioning.....	29
3.4.2	<i>Statistik</i> .....	29
<b>4</b>	<b>ERGEBNISSE</b> .....	<b>31</b>
4.1	METHODISCHE ASPEKTE.....	31
4.1.1	<i>Kammerdesign</i> .....	31
4.1.1.1	<sup>13</sup> CO <sub>2</sub> / <sup>12</sup> CO <sub>2</sub> -Isotopenverhältnis in der Wuchskammeratmosphäre .....	31
4.1.1.2	Klima.....	32
4.1.2	<i>Messung der Wurzelraumrespiration</i> .....	33
4.1.2.1	Tagesverlauf der Wurzelraumrespiration .....	33
4.1.2.2	Methodenvergleich zur Bestimmung der Wurzelraumrespiration .....	34
4.2	AUFNAHME UND TRANSLOKATION VON C UND N.....	35
4.2.1	<i>Blattbeerntungen</i> .....	35
4.2.1.1	Kohlenstoffaufnahme während des Blattaustriebs .....	35
4.2.1.2	Stickstoffaufnahme während des Blattaustriebs .....	36
4.2.1.3	Stickstoffverlagerung während des Blattfalls .....	38
4.2.2	<i>Wurzelraumrespiration</i> .....	38
4.2.2.1	Mengen der Wurzelraumrespiration .....	39
4.2.2.2	RSA der Wurzelraumrespiration .....	40
4.2.2.3	Wurzelraumrespiration im Verhältnis zur Feinwurzelmasse .....	41
4.2.3	<i>Ganzpflanzenbeerntungen</i> .....	42
4.2.3.1	Trockengewichte .....	43
4.2.3.2	Kohlenstoff.....	45
4.2.3.2.1	RSA des neu aufgenommenen Kohlenstoffs .....	45
4.2.3.2.2	Partitioning des neu aufgenommenen Kohlenstoffs.....	52
4.2.3.2.3	Mengen des neu aufgenommenen Kohlenstoffs .....	55
4.2.3.3	Stickstoff .....	56
4.2.3.3.1	RSA des Stickstoffs .....	56
4.2.3.3.2	Partitioning des Stickstoffs .....	64
4.2.3.3.3	Stickstoffgehalte .....	69
<b>5</b>	<b>DISKUSSION</b> .....	<b>74</b>
5.1	SOURCE-SINK-BEZIEHUNGEN IN BUCHEN IM SAISONVERLAUF.....	74
5.1.1	<i>Blattaustrieb</i> .....	74
5.1.2	<i>Saisonverlauf der C- und N-Verlagerung</i> .....	77
5.1.3	<i>Wurzelraumrespiration</i> .....	80



5.2	EINFLUß DER BAUMINTERNEN N-SPEICHER AUF DIE TRANSLOKATION VON C UND N .....	82
5.2.1	<i>Blattaustrieb</i> .....	82
5.2.2	<i>Saisonverlauf der C-Verlagerung in Abhängigkeit der internen N-Speicher</i> .....	84
5.2.3	<i>Saisonverlauf der N-Verlagerung in Abhängigkeit der internen N-Speicher</i> .....	87
5.3	EINFLUß DER ATMOSPHERISCHEN CO <sub>2</sub> -KONZENTRATION AUF DAS WACHSTUM VON BUCHEN .....	90
5.3.1	<i>Blattaustrieb</i> .....	90
5.3.2	<i>Saisonverlauf der C-Verlagerung in Abhängigkeit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration</i> .....	92
5.3.3	<i>Saisonverlauf der N-Verlagerung in Abhängigkeit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration</i> .....	96
5.3.4	<i>Fazit</i> .....	98
<b>6</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG .....</b>	<b>99</b>
<b>7</b>	<b>LITERATUR.....</b>	<b>101</b>
	<b>ANHANG.....</b>	<b>118</b>
	<b>PUBLIKATIONEN .....</b>	<b>133</b>
	<b>LEBENS LAUF .....</b>	<b>135</b>

## Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Schematischer Aufbau der Mikrokosmen.....	16
Abb. 2: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus.....	18
Abb. 3: Verlauf des $\delta$ - <sup>13</sup> C-Wertes des atmosphärischen CO <sub>2</sub> in den Wuchskammern.....	31
Abb. 4: Exemplarische Darstellung der Temperatur, relativen Luftfeuchtigkeit und Strahlung (PAR) für die Tage vom 18.7.-22.7.1998 für die Wuchskammern mit ambienter CO <sub>2</sub> -Konzentration (a) und erhöhter CO <sub>2</sub> -Konzentration (b).....	32
Abb. 5: Tagesverlauf der aus dem Wurzelraum freigesetzten CO <sub>2</sub> -Menge.....	33
Abb. 6: Anteil des markierten Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den Knospen (0 Tage, nur 2.J.-Varianten) bzw. Blättern während des Blattaustriebs (a) in den +N- (geschlossene Symbole) und 2.J-Varianten (offene Symbole) und (b) in den -N-Varianten (geschlossene Symbole).....	35
Abb. 7: Anteil des markierten Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA) in den Knospen (0 Tage, nur 2.J.- und cycN-Varianten) bzw. Blättern während des Blattaustriebs (a) in den +N- (geschlossene Symbole) und -N-Varianten (offene Symbole) und (b) in den cycN- (geschlossene Symbole) und 2.J-Varianten (offene Symbole).....	37
Abb. 8: Zeitverlauf der Menge der Wurzelraumrespiration für die Varianten +N (a), -N (b) und 2.J (c).....	40
Abb. 9: Zeitverlauf der RSA des markierten Kohlenstoffs der Wurzelraumrespiration für die Varianten +N (a), -N (b) und 2.J (c).....	41
Abb. 10: Wurzelraumrespiration dargestellt pro Gramm Feinwurzel trockenmasse (linke Skala) und pro Gramm neu aufgenommenen Kohlenstoffs in den Feinwurzeln (rechte Skala) (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten.....	42
Abb. 11: Darstellung der Trockengewichte der Buchen (a) in den N- und CO <sub>2</sub> -Varianten und (b) in den 2.J.-Varianten.....	44
Abb. 12: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff für die gesamte Pflanze inklusive Wurzelraumrespiration für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb.....	46
Abb. 13: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) sechs Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten.....	47
Abb. 14: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) zwölf Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten.....	48
Abb. 15: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 18 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten.....	49

Abb. 16: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 24 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten. ....50

Abb. 17: Anteil des markierten Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff (RSA) in den verschiedenen Kompartimenten (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen nach Blattaustrieb für die 2.J-Varianten. ....51

Abb. 18: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Blatt und Knospen (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. ....52

Abb. 19: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Äste, Stamm und Feinwurzeln (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Variante im Laufe der Vegetationsperiode. ....53

Abb. 20: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Grobwurzeln und Wurzelraumrespiration (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. ....54

Abb. 21: Menge des neu aufgenommenen Kohlenstoffs für die gesamte Pflanze für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb. ....56

Abb. 22: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff für die gesamte Pflanze für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb. ....57

Abb. 23: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) sechs Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten .....58

Abb. 24: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) zwölf Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten. ....59

Abb. 25: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 18 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten. ....60

Abb. 26: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 24 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten. ....61

Abb. 27: Anteil des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA cycN) für die gesamte Pflanze (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen, (c) zwölf Wochen, (d) 18 Wochen und (e) 24 Wochen nach Blattaustrieb. ....61

Abb. 28: Anteil des markierten Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA) in den verschiedenen Kompartimenten der 2.J-Varianten im zweiten Markierungsjahr (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen nach Blattaustrieb. ....63

Abb. 29: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Blätter und Knospen (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode .....64

Abb. 30: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Äste und Stamm (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode .....65

Abb. 31: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Feinwurzeln und Grobwurzeln (a) in den +N-Varianten und (b) in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode .....66

Abb. 32: Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs (cycN) auf die Kompartimente Blätter (bzw. bei 0 Wochen die Knospen, aus denen die Blätter entstanden) und Knospen im Laufe der Vegetationsperiode.....	67
Abb. 33: Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs (cycN) auf die Kompartimente Äste und Stamm im Laufe der Vegetationsperiode.....	67
Abb. 34: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Feinwurzeln und Grobwurzeln im Laufe der Vegetationsperiode.....	68
Abb. 35: Verteilung des markierten Stickstoffs (2.J.-Variante) auf die Kompartimente (a) vor Blattaustrieb und (b) 6 Wochen nach Blattaustrieb.....	68
Abb. 36: N-Konzentrationen der gesamten Pflanzen (a) in den +N-Varianten und (b) in den -N-Varianten. ....	70
Abb. 37: N-Konzentrationen in den Kompartimenten der Pflanzen (a) vor Blattaustrieb und (b) 6 Wochen, (c) 12 Wochen (d) 18 Wochen und (e) 24 Wochen nach Blattaustrieb.....	73
Abb. 38: Anteil der oberirdischen Organe (a) am Gesamt-C, am neuen C und (b) am gesamt N, am cycN und am neuen N während der Vegetationsperiode.....	78
Abb. 39: C-Quellen für den Blattaustrieb (a) in der +N- und (b) in der -N-Variante. Die Flächenverhältnisse der Torten entsprechen den Mengenverhältnissen der absoluten Aufnahme (+N = 100 %; -N = 43 %). Als Bezugspunkt wurde jeweils der Zeitpunkt der vollständigen Blattrife genommen, d. h. nach sechs Wochen in der +N-Variante und nach 12 Wochen in der -N-Variante.....	83
Abb. 40: N-Quellen für den Blattaustrieb (a) in der +N- und (b) in der -N-Variante. Die Flächenverhältnisse der Torten entsprechen den Mengenverhältnissen der absoluten Aufnahme (+N = 100 %; -N = 31 %). Als Bezugspunkt wurde jeweils der Zeitpunkt der vollständigen Blattrife genommen, d. h. nach sechs Wochen in der +N-Variante und nach 12 Wochen in der -N-Variante.....	84
Abb. 41: Partitioning in die unterirdischen Organe (a) des Gesamt-C und (b) des neuen C während der Vegetationsperiode in der +N- und der -N-Variante. ....	85
Abb. 42: Partitioning in die unterirdischen Organe (a) des Gesamt-N und (b) des neuen N während der Vegetationsperiode in der +N- und der -N-Variante. ....	88
Abb. 43: Menge des neu aufgenommenen Kohlenstoff im Saisonverlauf in Abhängigkeit der CO <sub>2</sub> -Konzentration und der internen N-Speicher. ....	94

## Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Prozesse und die Kontrolle und Ausmaß der zugehörigen Fraktionierung (nach O'LEARY 1993, verändert) .	10
Tab. 2: Zusammensetzung der Nährlösung zur Beregnung der Buchen .....	20
Tab. 3: Darstellung der Vorbehandlung im Jahr vor dem Experiment und Versuchsbehandlung während des Experimentes (Versuchsjahr) für die verschiedenen Versuchsvarianten. ....	22
Tab. 4: Verlauf der Deltawerte der Wurzelraumrespiration im Tagesgang.....	34
Tab. 5: Menge an freigesetztem Kohlenstoff aus dem Wurzelraum während der ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb (Versuchsjahr 1997) bestimmt mittels Laugenfalle bzw. Gaschromatographie. ....	34
Tab. 6: N-Konzentrationen in den Knospen (0 Wochen) bzw. in den Blättern während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb für die verschiedenen Varianten.....	38
Tab. 7: N-Konzentration und RSA des neuen N in den Blätter der 2J.-Variante 24 Wochen nach Blattaustrieb (im Vorbehandlungsjahr 1999) und in der Blattstreu.....	38
Tab. 8: Varianzanalyse des Trockengewichts der Bäume für die N- und CO <sub>2</sub> -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.....	44
Tab. 9: Varianzanalyse der RSA des neu aufgenommenen Kohlenstoffs für die N- und CO <sub>2</sub> -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.....	45
Tab. 10: RSA des markierten Kohlenstoffs in der gesamten Pflanze in den 2J.-Varianten (im zweiten Jahr der Markierung) vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb. ....	51
Tab. 11: Verteilung des markierten Kohlenstoffs (2J.-Variante) auf die Kompartimente vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb. ....	55
Tab. 12: Varianzanalyse der RSA des neu aufgenommenen Stickstoffs für die N- und CO <sub>2</sub> -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.....	56
Tab. 13: Anteil des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-N in den Kompartimenten (RSA cycN) vor Blattaustrieb (0 Wochen) und in den 24 Wochen nach Blattaustrieb. ....	62
Tab. 14: RSA des markierten Stickstoffs in der gesamten Pflanze in den 2J.-Varianten im zweiten Markierungsjahr vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb.....	63
Tab. 15: Mengen des markierten N in den Gesamtpflanzen der 2J.-Variante vor Blattaustrieb und der -N-Variante nach der 24wöchigen Vegetationsperiode. ....	69
Tab. 16: Stickstoffmengen in der gesamten Pflanze für die +N-, -N-, und 2J.-Varianten.....	71
Tab. 17: N-begleitende C-Translokation für verschiedene Varianten in den ersten sechs (+N- und 2J.-Varianten) bzw. 12 Wochen (-N) nach Blattaustrieb.....	76

## Abkürzungen

CNB	carbon nutrient balance
GC	Gaschromatograph
GW	Grobwurzel
FACE	Free air carbon enrichment (experiment)
FW	Feinwurzel
IR	Infrarot
IRMS	isotope-ratio Massenspektrometer
m/z	Masse pro Landungszahl
NUE	nitrogen use efficiency
OSC	open-side-chamber
OTC	open-top-chamber
PAR	photosynthetically active radiation
PDB	Pee Dee Belemnite
PEP	Phosphoenolpyruvat
ppm	parts per million
R/S	root/shoot
RSA	relative specific allocation
RuBisCO	Ribulosebisphosphat-Carboxylase/oxygenase
WRR	Wurzelraumrespiration
WUE	water use efficiency

## 1 EINLEITUNG

Die seit der Industrialisierung sprunghaft gestiegene Verbrennung fossiler Kohlenwasserstoffe hat zu einer Erhöhung der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration um ca. 90 ppm auf gegenwärtig etwa 360 ppm geführt (HEIMANN 1997). Die atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration nimmt derzeit um ca. 1-2 ppm pro Jahr zu (KEELING *et al.* 1995). Auch bei intensiven Anstrengungen zur Reduktion der anthropogenen CO<sub>2</sub>-Emissionen wird die Konzentration bis zum Jahr 2100 auf über 700 ppm ansteigen (SCHIMMEL *et al.* 1995).

Eine erhöhte atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration kann das Pflanzenwachstum fördern. Eine erhöhte C-Fixierung in der pflanzlichen Biomasse würde den Anstieg der CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Atmosphäre verlangsamen, wobei Wälder für den globalen Kohlenstoffhaushalt von besonderer Bedeutung sind, weil sie bis zu 80 % der terrestrischen Nettoprimärproduktion ausmachen (MELILLO *et al.* 1993).

Für die Auswirkung der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration sind nicht alleine die Wuchsleistung der Bäume von Bedeutung, sondern auch Veränderungen im Wuchsmuster der Bäume, da diese Veränderung die Umsatzdynamik der Ökosysteme wesentlich bestimmen können (SAXE *et al.* 1998). Eine wichtige Rolle spielt hierbei der Wurzelraum, da im Boden die größten Kohlenstoffvorräte der terrestrischen Ökosysteme festgelegt sind (NORBY 1997). Die Beeinflussbarkeit der Wurzelprozesse durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration ist jedoch nur wenig erforscht. Um die Reaktion der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration auf das Wachstum von Bäumen abschätzen zu können, ist es daher wichtig, nicht nur die Veränderungen der Nährstoffaufnahme, sondern auch der Translokation der Nährstoffe den in Bäumen zu kennen.

Die Buche zählt zu den wichtigsten Baumarten Mitteleuropas. Es ist bekannt, daß das Wachstum von Buchen von internen Speichern beeinflusst wird. Weitgehend unbekannt ist, ob und inwieweit eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration Auswirkungen auf die bauminternen Speicherzustände und die Speichernutzung hat. Um die Veränderung der C- und N-Dynamik unter den veränderten Bedingungen gezielt verfolgen zu können, ist es notwendig, die Neuaufnahme der Nährstoffe von der vorhandenen Biomasse der Bäume zu unterscheiden, da die Dynamik ansonsten durch die vorhandene Biomasse verschleiert wird. Dies kann mit dem Einsatz der stabilen Isotope <sup>13</sup>C und <sup>15</sup>N erreicht werden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde ein Versuchsaufbau entwickelt, der es erlaubt, die Aufnahme des atmosphärischen CO<sub>2</sub> mit Hilfe des stabilen Isotops <sup>13</sup>C und die Aufnahme des

Stickstoff aus dem Boden mit  $^{15}\text{N}$  zu verfolgen. Dabei konnten die  $\text{CO}_2\text{-C}$ -Austräge aus dem Wurzelraum separat erfasst werden.

Zielsetzung dieser Arbeit war es, bei Buchen die Auswirkung des bauminternen Nährstoffstatus auf die Aufnahme und Translokation von C und N unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration zu untersuchen. Weiterhin war die Auswirkung der erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die Bildung und Nutzung der bauminternen Stickstoffspeicher eine zentrale Fragestellung dieser Arbeit. Dabei sollte insbesondere die Veränderung der Dynamik im Wurzelraum berücksichtigt werden.



## 2 KENNTNISSTAND

### 2.1 Wirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf Bäume

Da das atmosphärische CO<sub>2</sub> das Substrat für die Kohlenstoffaufnahme in der Photosynthese ist, führen erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen generell zunächst zu einer erhöhten Kohlenstoffaufnahme von Pflanzen. Inwieweit es zu einem erhöhten Pflanzenwachstum kommt, ist abhängig davon, inwieweit andere, für die Biomassebildung notwendige Nährstoffe, limitierend werden. Es wird auch beobachtet, daß es bei erhöhten atmosphärischen [CO<sub>2</sub>] zu einer erhöhten Konzentration von nichtstrukturellen Kohlenhydraten kommt (POORTER *et al.* 1997, DEN HERTOOG *et al.* 1998), die zum einen als C-Speicher fungieren, andererseits aber auch ein Weg sind, um überschüssige Assimilate zu verbrauchen. Weiterhin wird berichtet, daß erhöhte [CO<sub>2</sub>] zu einer erhöhten Dunkelatmung führen (AMTHOR 1991), allerdings ist dies abhängig von der Baumart (MOUSSEAU 1998). Bezogen auf die Blattfläche sinkt die Dunkelatmung unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] (CURTIS & WANG 1998), dies wird aber unter Umständen durch die erhöhten Blattflächen unter diesen Bedingungen überkompensiert. In Buche wurde eine Erhöhung der Dunkelatmung unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] gefunden (FORSTREUTER 1995).

Ein Weg, der durch die größere Verfügbarkeit von Kohlenstoff entstehenden Limitierung anderer Nährstoffe zu begegnen, ist eine verstärkte Wurzelraumaktivität. Mehrere Studien berichten von einer Erhöhung der root/shoot ratio, d. h. des Anteiles der unterirdischen Biomasse unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] (EPRON *et al.* 1996, ROUHIER *et al.* 1996, OVERDIECK 1993). Keine eindeutigen Ergebnisse liegen zur Reaktion der Wurzelatmung auf erhöhte [CO<sub>2</sub>] vor (VIVIN *et al.* 1995, CANADELL *et al.* 1996). PREGITZER *et al.* (1995) und KUBISKE *et al.* (1998) berichten von einem erhöhten Wurzelumsatz, d. h. erhöhten C-Einträgen in den Boden durch absterbende Wurzeln. Dies (wie auch erhöhte Wurzelraumexudation, ROUHIER *et al.* 1996) führt zu einer Erhöhung des Kohlenstoffeintrags in den Boden. Die Wirkung dieses zusätzlichen Kohlenstoffs im Boden auf die Nährstoffverfügbarkeit für die Pflanzen ist unklar: DIAZ *et al.* (1993) postulieren eine schlechtere N-Verfügbarkeit aufgrund eines weiteren C/N-Verhältnisses im Boden und daraus resultierender N-Immobilisierung; die Hypothese von ZAK *et al.* (1993) besagt dagegen, daß aufgrund der erhöhten mikrobiellen Aktivität, die aus dem erhöhten C-Angebot im Boden resultiert, die N-Verfügbarkeit steigt. MAURER *et al.* (1999) berichten, daß es vom Bodensubstrat abhängig ist, ob Wachstumssteigerungen von Pflanzen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] von einer zusätzlichen N-Gabe abhängig sind, d. h. die Stickstoffausstattung des Bodens ist bestimmend dafür, ob zusätzliche C-Einträge zu einer Erhöhung der Nährstoffverfügbarkeit führen.

Neben der erhöhten Nährstoffaufnahme ist auch eine veränderte Nährstoffnutzung eine Strategie, um der Nährstofflimitierung zu begegnen. In Buche wurde gefunden, daß unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  der Anteil an RuBisCO pro Einheit N zurückgeht, d. h. daß weniger in den Photosyntheseapparat investiert wurde, um Wachstum zu ermöglichen (EPRON *et al.* 1996). Die Effizienz des Photosystems II ( $F_v/F_m$ )<sup>1</sup> wurde aber nicht beeinträchtigt (BESFORD *et al.* 1998). In anderen Studien wurde bei Nährstoffmangel eine erhöhte Stickstoffremobilisation aus absterbenden Pflanzenteilen gefunden (MILLARD & THOMSON 1989). Die Nährstoffverfügbarkeit hat wesentlichen Einfluß darauf, wie die Pflanze ihre vorhandenen Ressourcen einsetzt, ob es beispielsweise zu einer erhöhten Wurzelraumaktivität kommt. Diese veränderte Ressourcenallokation hat weitreichende Konsequenzen einmal für das Wachstum der Pflanze, zum anderen aber auch darauf, ob der von der Pflanze aufgenommene Kohlenstoff langfristig festgelegt werden kann.

In mehreren Übersichtsartikeln zur Wirkung von erhöhter  $[\text{CO}_2]$  auf Bäume wurde berichtet, daß Nährstofflimitierungen zu einer Verringerung des  $\text{CO}_2$ -Effekts (d. h. des erhöhten Wachstums) führen (CURTIS & WANG 1998, CEULEMANS & MOUSSEAU 1994).

Kann die erhöhte C-Verfügbarkeit z. B. aufgrund von Nährstofflimitierung nicht in erhöhtes Wachstum umgesetzt werden, kann es zur down-regulation der Photosynthese kommen. Dies kann z. B. durch eine verringerte Blattleitfähigkeit erreicht werden. Die Blattleitfähigkeit kann einerseits eine Verringerung der stomatären Leitfähigkeit (d. h. durch Verringerung der Öffnungsweite der Stomata) erreicht werden, BEERLING & KELLY (1997) berichten andererseits aber auch von einer Verringerung der Stomatadichte (d. h. einer verringerten Anzahl Stomata pro Blattfläche) aufgrund von steigenden  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in den letzten 70 Jahren. BETTARINI *et al.* (1998) konnten dieses Ergebnis allerdings nicht bestätigen. Die verringerte Blattleitfähigkeit führt zu einer Verringerung der Transpiration, was die Trockenresistenz der Bäume erhöht (SAXE *et al.* 1998).

Für Buche wurde in branch-bag- (DUFRENE *et al.* 1993, vgl. Kap. 2.2.3) und open-top-chamber-Experimenten (MOUSSEAU 1998, vgl. Kap. 2.2.1) eine down-regulation der Photosynthese gefunden, in Freilandexperimenten konnten diese Ergebnisse aber nicht bestätigt werden (EPRON *et al.* 1996).

Ist die Nährstoffverfügbarkeit ausreichend und wachsen die Bäume ohne Lichtkonkurrenz, führen erhöhte  $[\text{CO}_2]$  zu einer Zunahme der Blattfläche (FORSTREUTER 1998). Diese Zunahme

---

<sup>1</sup>  $F_v/F_m$  ist der Quotient aus der variablen und der maximalen Fluoreszenz der Blätter (KRAUSE & WEIS 1991).

kann die reduzierte stomatäre Leitfähigkeit teilweise sogar überkompensieren: HEATH & KERSTIENS (1997) fanden in Buchen keine Verringerung der Transpiration unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] und damit einhergehend keine erhöhte Trockenresistenz. OVERDIECK (1993) findet allerdings eine Erhöhung der Trockenresistenz von Buchen durch eine reduzierte Transpiration.

Für die Auswirkungen der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in Ökosystemen spielt auch die Konkurrenz zwischen den Arten eine Rolle: Die Erhöhung der Blattflächen, die in Systemen ohne Konkurrenz gefunden wird (FORSTREUTER 1998), kann zu einer veränderten Kronenstruktur der Bäume führen, außerdem kann das Astmuster verändert werden (GUNDERSON & WULLSCHLEGER 1994). Die dadurch veränderte Lichtinterzeption kann die Photosyntheseleistung beeinflussen, außerdem kann sich die Kompetitivität zwischen Licht- und Schattenpflanzen verändern. Bei zunehmender Abschattung durch erhöhte Blattflächen sind schattentolerante Arten wie die Buche besser in der Lage, ein erhöhtes CO<sub>2</sub>-Angebot zu nutzen als lichtbedürftige Pflanzen wie z. B. Eiche oder Bergahorn (HÄTTENSCHWILER & KÖRNER 2000). Ein weiterer Ansatzpunkt der veränderten Konkurrenz zwischen den Arten unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] ist die unterschiedliche Reaktion verschiedener Arten in Abhängigkeit der N-Verfügbarkeit im Boden (BUCHER *et al.* 1998).

## **2.2 Methoden zur Untersuchung der Auswirkung erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf Bäume**

Aufgrund ihrer Größe und ihrer Lebensspanne spielen Bäume eine wichtige Rolle im globalen C-Haushalt. Aus genau diesen Gründen ist es aber auch schwierig, die Auswirkungen erhöhter atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf Bäume und insbesondere Wälder zu erfassen. In den meisten Untersuchungen werden Klimakammern verwendet, in denen nur kleine (d. h. juvenile) Bäume behandelt werden können, außerdem sind die Expositionsdauern der meisten Experimente (1-3 Jahre) kurz im Vergleich zur Lebensspanne von Bäumen. Darüber hinaus können in gestörten Systemen, wie sie in Klimakammern zwangsläufig vorliegen, nur eingeschränkt Interaktionen der Nährstoffverfügbarkeit, des Klimas und der Artenkonkurrenz erfaßt werden.

Jede der im Folgenden dargestellten Methoden hat also ihre Limitierungen, kann aber dennoch für bestimmte Fragestellungen von großem Nutzen sein. Die Wahl der Methode muß also der Fragestellung angepaßt sein, und erst über die Zusammenführung der Ergebnisse verschiedener experimenteller Ansätze kann zu einem umfassenden Prozeßverständnis der Auswirkung erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf Bäume gelangt werden.

### 2.2.1 Open-top-chambers, open-side-chambers (OTC, OSC)

Sehr häufig werden open-top-chambers (OTC) (DE ANGELIS & SCARASCIA-MUGNOZZA 1998, SCARASCIA-MUGNOZZA *et al.* 1996, SPUNDA *et al.* 1998, CEULEMANS *et al.* 1996) bzw. open-side-chambers (OSC) (EPRON *et al.* 1996) zur Begasung von Pflanzen mit erhöhter [CO<sub>2</sub>] verwendet. Diese Kammern bestehen aus einem Gerüst (z. B. aus Aluminium), das mit PVC-Folie bespannt ist. Das Dach (OTC) bzw. die Seiten (OSC) sind frei, so daß dem Freilandklima ähnliche Bedingungen eingehalten werden können. Problematisch ist dabei die verringerte Lichteinstrahlung durch die Abschattung der Folie oder des Gestänges vor allem bei tief stehender Sonne. Außerdem kommt es durch die Umfriedung zu Temperaturerhöhungen in den Kammern, so daß die Luft innerhalb der Kammern sehr oft (3-5 mal pro Minute) ausgetauscht werden muß. Trotzdem liegen die Temperaturen bei starker Sonneneinstrahlung bis 5 °C, im Schnitt 1-2 °C über den Freilandtemperaturen (SAXE *et al.* 1998). Durch die starke Ventilation ist der Verbrauch an CO<sub>2</sub> bei diesen Kammern mit ca. 1-6 kg/d für 10 m<sup>3</sup> Kammerraum relativ hoch (SAXE *et al.* 1998).

Der Vorteil dieser Kammern liegt darin, daß relativ große Bäume darin untergebracht werden können und keine aufwendigen Vorkehrungen für die Klimakontrolle notwendig sind.

### 2.2.2 Closed-top-chambers (CTC)

Der Vorteil geschlossener Klimakammern liegt darin, daß der Luftdurchsatz in diesen Systemen deutlich geringer sein kann als in OTCs. Dadurch sinkt (bei Rezirkulierung der Kammerluft) der Verbrauch von CO<sub>2</sub>. Weiterhin besteht die Möglichkeit, das Klima in diesen Kammern genau zu verfolgen und zu beeinflussen. Dies kann soweit gehen, daß der natürliche Verlauf von Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Sonneneinstrahlung und Spurengaskonzentrationen nachgefahren wird (GRAMS *et al.* 1999). Allerdings sind diese Systeme auch mit sehr hohen Kosten verbunden.

CTC-Experimente sind in verschiedenen Größenordnungen möglich. Neben Mikrokosmenanlagen (PONTAILLER *et al.* 1998, GRAMS *et al.* 1999, vorliegende Arbeit) und Terrakosmen (TINGEY *et al.* 1996) mit bis zu 3 m<sup>3</sup> großen Kammern ist in Norwegen in einer großen Klimakammer (800 m<sup>2</sup> Grundfläche) ein ganzes Waldökosystem eingeschlossen (CLIMEX) (BEERLING & WOODWARD 1996, VERBURG & VAN BREEMEN 2000).

Ein Nachteil der geschlossenen Klimakammern liegt darin, daß entweder nur kleine Bäume behandelt werden können (2-4jährige Pflanzen, OVERDIECK 1993, vorliegende Arbeit) oder die Kosten für die Klimakammern sehr hoch sind. Außerdem sind die Bedingungen in Klimakammern nicht mit Freilandbedingungen zu vergleichen, seien dies nun unnatürliche Bodenverhältnisse, Klimabedingungen oder veränderte atmosphärische Parameter.

Ein großer Vorteil, der mit dem kontrollierten und relativ geringen Luftdurchsatz verbunden ist, besteht darin, daß die Atmosphäre in der Klimakammer isotopisch markiert und so die Translokation des aufgenommenen Kohlenstoffs verfolgt werden kann (Kap. 1.1). Dieser Ansatz wurde in der vorliegenden Arbeit verfolgt.

### 2.2.3 Branch-bags

Um die Auswirkungen von erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf ausgewachsene Bäume bei vertretbaren Kosten zu untersuchen, wurden branch-bag-Experimente durchgeführt (DUFRENE *et al.* 1993), (ROBERTZ & LINDER 1999). Dabei werden einzelne Äste ausgewachsener Bäume in PVC-Folien eingehüllt und mit CO<sub>2</sub> begast. Basierend auf der Hypothese der Astautonomie (SPRUGEL *et al.* 1991) wird davon ausgegangen, daß ausgewachsene Äste relativ autonom in ihrem Kohlenstoffhaushalt sind und die CO<sub>2</sub>-Effekte des Astes auf den gesamten Baum hochgerechnet werden können.

Der Vorteil dieser Methode liegt darin, daß die Auswirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf den C-Haushalt, z. B. unter verschiedenen Nährstoffbedingungen, an ausgewachsenen Bäumen untersucht werden kann.

Nachteile sind zum einen die Probleme der Klimakontrolle, wie sie auch bei OTCs auftreten (verringerte Lichteinstrahlung, Temperaturerhöhung), zum anderen stellt der Baum eine große Senke für C bzw. Quelle für Nährstoffe dar, so daß Budgetrechnungen oder die Erfassung von Nährstoffinteraktionen nicht möglich sind. Außerdem bedarf es weiterer Untersuchungen, inwieweit die zentrale Hypothese der Astautonomie tatsächlich gültig ist. SCHLESER (1992) hat durch Messung der natürlichen  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte gezeigt, daß untere Äste z. T. mit Zuckern aus den oberen Ästen zur Cellulosesynthese versorgt werden, was der Hypothese der Astautonomie widersprechen würde.

### 2.2.4 Free air carbon enrichment (FACE)

Die eleganteste Methode der Bestimmung von CO<sub>2</sub>-Effekten auf Bäume ist das Free-Air-Carbon-Enrichment Experiment (FACE) (HENDREY *et al.* 1999), bei dem die Begasung mit CO<sub>2</sub> ohne jede Art von Einschließung der Bäume erreicht wird. Dabei wird das CO<sub>2</sub> über kreisförmig angeordnete Düsen je nach Windrichtung über die Begasungsfläche geblasen und über CO<sub>2</sub>-Meßstationen innerhalb der Begasungsfläche kontrolliert. Zwar liegt der CO<sub>2</sub>-Verbrauch pro Kubikmeter begastem Raum in ähnlichen Größenordnungen wie bei OTC, allerdings ist die begaste Fläche wesentlich größer und der absolute CO<sub>2</sub>-Verbrauch dadurch sehr hoch.

Der wesentliche Vorteil dieser Methode ist dabei, daß die natürlichen Wuchsbedingungen auf den Flächen nur wenig beeinflußt werden. Daher können auf diesen Flächen Interaktionen mit sämtlichen Umweltparametern erfaßt werden.

Wie bei den oben beschriebenen Methoden zur Begasung von Bäumen und Wäldern bleibt allerdings auch bei dieser Methode der Nachteil bestehen, daß derzeit keine Langzeiteffekte zu untersuchen sind, da die ersten Experimente dieser Art erst 1994 angelaufen sind (SAXE *et al.* 1998).

### 2.2.5 Natürliche CO<sub>2</sub>-Quellen

Die Studie der Auswirkung langfristiger Erhöhung der CO<sub>2</sub>-Konzentration ist an Stellen möglich, an denen die Atmosphäre aufgrund natürlicher CO<sub>2</sub>-Quellen einen erhöhten CO<sub>2</sub>-Gehalt hat. Eine der am besten untersuchten natürlichen CO<sub>2</sub>-Quellen ist die Bossoleto-Senke in Italien. Die atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen betragen dort 500-1000 ppm (KÖRNER & MIGLIETTA 1994). Problematisch bei natürlichen CO<sub>2</sub>-Quellen ist, daß auch andere Klimafaktoren verändert sind (H<sub>2</sub>S-Belastung, höhere Temperaturen, weniger Wind), so daß der Vergleich mit den „normalen“ Bedingungen schwer zu ziehen ist. Dennoch geben Langzeituntersuchungen (BETTARINI *et al.* 1998) oder die Untersuchung der Samen von an erhöhte [CO<sub>2</sub>] adaptierten Bäumen (FORDHAM *et al.* 1997) wichtige Hinweise auf die Reaktionen von Bäumen auf eine sich ändernde Umwelt.

## 2.3 Ansätze zur Markierung der C- und N-Aufnahme von Pflanzen

Zur Untersuchung der Bedeutung verschiedener Pools z. B. für das Wachstum von Pflanzen oder seine Beeinflußbarkeit durch externe Eingriffe ist es notwendig, die verschiedenen C- bzw. N- Quellen der Pflanze zu unterscheiden. Dies läßt sich über das Markieren einzelner C- bzw. N-Pools erreichen. Hierfür gibt es eine Reihe von Ansätzen, die sich zunächst auf das radioaktive Isotop <sup>14</sup>C konzentriert haben. Seitdem empfindliche Isotopenverhältnismassenspektrometer (IRMS) zur Verfügung stehen, sind auch die stabilen Isotope (<sup>13</sup>C und <sup>15</sup>N) zu einem wichtigen Werkzeug geworden, es sind aber auch einige Studien bekannt, in denen hochangereichtertes <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> mit Hilfe eines Infrarot-Gasanalytators bestimmt wurde (KOUCHI & YONEYAMA 1984, TENG *et al.* 1999). Aber auch die kurzlebigen Isotope von C und N (<sup>11</sup>C und <sup>15</sup>N) werden mit Erfolg eingesetzt.

Im Falle der stabilen Isotope kann die Markierung von Gewebe einerseits mit künstlich hergestelltem, hochangereichertem Material (im Prozentbereich) geschehen, oder mit Material, das aufgrund von (Diskriminierung bei) natürlichen Prozessen eine von den natürlichen Quellen

(d. h. in der vorliegenden Arbeit von dem CO<sub>2</sub> der Atmosphäre) im Promillebereich verschiedene isotopische Signatur aufweist.

Im ersten Fall ist das markierte Material relativ teuer, dafür sind Messung und Kontrolle der Markierung relativ einfach (z. B. kann die Diskriminierung vernachlässigt werden), im zweiten Fall ist das markierte Material günstig, allerdings muß erheblicher Aufwand dafür getrieben werden, daß die Messung mit ausreichender Genauigkeit geschehen kann und die Markierungsbedingungen kontrollierbar sind. Insbesondere spielt hierbei die Diskriminierung eine Rolle.

### 2.3.1 Grundlagen und Implikationen der Diskriminierung schwerer Isotope

In der vorliegenden Arbeit wurde die Markierung des durch die Pflanzen aufgenommenen CO<sub>2</sub> aus natürlichen Quellen gewonnen (fossiles Methan). Im folgenden Abschnitt werden die Ursachen der natürlichen Unterschiede der Isotopenverhältnisse des Kohlenstoffs und ihre Auswirkungen für Markierungsexperimente dargestellt.

#### 2.3.1.1 Nomenklatur

##### *Deltawerte*

Im Massenspektrometer wird das Verhältnis R der Isotope <sup>12</sup>C und <sup>13</sup>C bestimmt, das definiert ist über

$$R = \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}}. \quad \text{Gl. 1}$$

Konventionell werden diese Isotopenverhältnisse über die folgende Formel in  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte umgerechnet:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{R_{(sample)}}{R_{(standard)} - 1} \cdot 1000. \quad \text{Gl. 2}$$

Die so berechneten  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte bezeichnen die Abweichung der Probe vom Standard in Promille. Der international anerkannte Standard basiert auf CO<sub>2</sub>, das aus Kalkstein der Pee Dee Formation in South Carolina stammt, und wird als PDB (Pee Dee Belemnite) bezeichnet. Das Isotopenverhältnis R von PDB ist 0,011237 (entsprechend einem <sup>13</sup>C-Anteil von 1,111121 %). Per Konvention wird diesem Isotopenverhältnis der  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von 0,0 ‰ zugewiesen. Eine Un-

genauigkeit von  $\pm 0,1 \text{ ‰}$  entspricht einer Ungenauigkeit von  $\pm 0,000001$  für R (O'LEARY *et al.* 1992).

Das  $\text{CO}_2$  der Luft hat einen mittleren  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von  $-8 \text{ ‰}$  vs. PDB, dieser Wert bewegt sich aber aufgrund der zunehmenden Verbrennung fossiler Brennstoffe (die einen negativeren  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert haben) zu negativeren Werten hin (KEELING *et al.* 1979).

### ***Diskriminierung***

Diskriminierung ist die Fraktionierung von Isotopen bei physikalischen, chemischen oder biologischen Prozessen. Die Isotopenfraktionierung eines Prozesses kann entweder kinetisch oder thermodynamisch kontrolliert sein. Im ersten Fall ist die Reaktionsgeschwindigkeitskonstante für die verschiedenen Isotope unterschiedlich (z. B. die Diffusion von  $\text{CO}_2$  in Luft), im zweiten Fall sind die Gleichgewichtskonstanten (der Reaktion) verschieden (z. B. die Löslichkeit von  $\text{CO}_2$  in Wasser). Generell sind kinetische Fraktionierungen größer als thermodynamische. In einer mehrstufigen Sequenz addieren sich die Beiträge thermodynamisch kontrollierter Fraktionierungen, während dies bei den Beiträgen kinetisch kontrollierter Fraktionierungen nicht der Fall ist. In Tab. 1 ist die Fraktionierung verschiedener Prozesse und ihre Kontrolle angegeben.

Prozeß	Fraktionierung (‰) <sup>†</sup>	Kontrolle
Löslichkeit von $\text{CO}_2$ in Wasser	1,1	thermodynamisch
$\text{CO}_2$ Diffusion in Luft	4,4	kinetisch
$\text{CO}_2$ -Diffusion in Wasser	0,7	kinetisch
Carboxylierung von PEP	2,0	kinetisch
Carboxylierung von RuBisCO	29,0	kinetisch

†: Positive Werte bedeuten, daß das Produkt  $^{13}\text{C}$  abgereichert ist gegenüber dem Anfangszustand

PEP: Phosphoenolpyruvat

RuBisCO: Ribulosebisphosphat-Carboxylase/oxigenase

**Tab. 1: Prozesse und die Kontrolle und Ausmaß der zugehörigen Fraktionierung (nach O'LEARY 1993, verändert)**

#### **2.3.1.2 Diskriminierung bei der Aufnahme von $\text{CO}_2$ durch Pflanzen**

##### ***C<sub>3</sub>-Pflanzen***

In  $\text{C}_3$  Pflanzen (d. h. Pflanzen, die die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme über den Calvinzyklus betreiben) gibt es zwei verschiedene Prozesse, die die Diskriminierung während der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme bestimmen: Die Diffusion des  $\text{CO}_2$  in die Stomata und die enzymatische  $\text{CO}_2$ -Aufnahme durch RuBisCO (LARCHER 1994). Bei beiden Prozessen ist der Einfluß der Umgebungsbedingungen (Temperatur o. ä.) auf das Ausmaß der Diskriminierung vernachlässigbar (O'LEARY 1993). Die tatsächliche Diskriminierung der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme hängt daher ausschließlich davon ab, welcher der beiden Schritte der geschwindigkeitsbestimmende ist: Ist die Öffnungweite der Stomata und damit die



CO<sub>2</sub>-Konzentration in den Interzellularen gering, wird sämtliches CO<sub>2</sub>, das in die Stomata diffundiert, durch die RuBisCO aufgenommen. Unter diesen Bedingungen ist der Diffusionsschritt limitierend und bestimmt die Diskriminierung, die dann 4,4 ‰ beträgt. Sind die Stomata dagegen weit offen und die CO<sub>2</sub>-Konzentration in den Interzellularen ist hoch, ist die enzymatische Fixierung durch RuBisCO limitierend. Die Diskriminierung liegt dann bei 29 ‰ (bzw. 30 ‰ wenn die CO<sub>2</sub>-Löslichkeit in Wasser mit berücksichtigt wird, Tab. 1). Der Median des δ<sup>13</sup>C-Wertes für C<sub>3</sub>-Pflanzen liegt bei -27 ‰, d. h. sie zeigen eine Diskriminierung von ca. 19 ‰ gegenüber dem CO<sub>2</sub> der Luft (LAJTHA & MARSHALL 1994).

Kontrollierende Größe für die Diskriminierung ist also die Öffnung der Stomata, die ihrerseits gesteuert wird durch die (erwünschte) Aufnahme von CO<sub>2</sub> und die (meistens unerwünschte) Abgabe von Wasser. Entscheidend sind dabei einerseits die Verfügbarkeit von CO<sub>2</sub> und Licht, andererseits die Wasserverfügbarkeit sowie Größen, die die Transpiration beeinflussen, d. h. Luftfeuchtigkeit, Temperatur u. ä. Bei bekannten atmosphärischen δ<sup>13</sup>C-Werten kann über die Veränderung δ<sup>13</sup>C-Werte der Pflanzen eine Aussage über die oben genannten Größen getroffen werden (SHANGGUAN *et al.* 2000, GUEHL *et al.* 1994), was auch in vielen ökologischen Studien angewendet wird. Für die Durchführung von Markierungsexperimenten ist die Variabilität der Diskriminierung während der CO<sub>2</sub>-Assimilation allerdings problematisch, da sie den absoluten δ-Wert des markierten Gewebes beeinflusst und damit die Bestimmung der absoluten Menge des aufgenommenen Markers beeinträchtigt (Kap. 3.4.1.1). Außerdem wird durch die bevorzugte Assimilation von <sup>12</sup>C die Atmosphäre mit <sup>13</sup>C angereichert, und die Markierung der Atmosphäre bleibt nicht konstant (vgl. Kap. 3.1.2).

### ***C<sub>4</sub>-Pflanzen***

Die CO<sub>2</sub>-Assimilation in C<sub>4</sub>-Pflanzen ist ein zweistufiger Prozeß, bei dem der Assimilation durch RuBisCO die Vorfixierung des CO<sub>2</sub> durch PEP (Phosphoenolpyruvat) vorangeht (LARCHER 1994). Der letztgenannte Prozeß ist sehr schnell, so daß der geschwindigkeitsbestimmende Schritt die Diffusion des CO<sub>2</sub> in die Interzellularen ist, wo das CO<sub>2</sub> vorfixiert wird. Anders als bei den C<sub>3</sub>-Pflanzen ist die Diskriminierung bei C<sub>4</sub>-Pflanzen daher über einen weiten Bereich von Umgebungsbedingungen konstant (WONG *et al.* 1985a, WONG *et al.* 1985b, WONG *et al.* 1985c) und liegt im Bereich von 5 ‰ (FLESSA *et al.* 2000).

## 2.3.2 Versuchsansätze zur Kohlenstoffmarkierung

### 2.3.2.1 Kurzzeitmarkierung

Kurzzeit-Markierungsexperimente (pulse-chase) können Aufschluß geben über Fragen der Source-Sink-Verhältnisse in der Pflanze in verschiedenen Stadien, z. B. in Abhängigkeit der Tages- oder Jahreszeit. Sie können mit radioaktiven ( $^{11}\text{C}$  oder  $^{14}\text{C}$ ) oder mit stabilen Isotopen ( $^{13}\text{C}$ ) durchgeführt werden.

#### $^{11}\text{C}$

Eine interessante Methode zur Kurzzeit-Markierung ist die Verwendung von  $^{11}\text{C}$ , das penetrierende  $\gamma$ -Strahlung emittiert (ROEB & BRITZ 1991, THORPE *et al.* 1998, NAKANISHI *et al.* 1999). Ein Vorteil dieser Methode liegt darin, daß aufgrund der harten emittierten Strahlung Messungen in der intakten Pflanze möglich sind. Zudem beträgt die Halbwertszeit ( $t_{1/2}$ ) von  $^{11}\text{C}$  lediglich 20,4 min, so daß im Abstand weniger Tage mehrere pulse-chase Experimente in derselben Pflanze möglich sind.

Die genannten Punkte stellen aber auch die Limitierungen dieser Methode dar: Der experimentelle Aufwand bei der Verwendung harter Strahler ist groß, außerdem begrenzt die kurze Halbwertszeit die chase-Zeiten auf ca. 12 h (KEUTGEN *et al.* 1995). Zum Schutz vor radioaktiver Strahlung sind spezielle Laboratorien mit entsprechenden Strahlenschutzvorkehrungen notwendig. Zudem bedarf es zur Herstellung von  $^{11}\text{C}$  eines Zyklotrons (ROEB & BRITZ 1991).

#### $^{14}\text{C}$

Das radioaktive Isotop  $^{14}\text{C}$ , ein  $\beta$ -Strahler geringer Energie mit einer Halbwertszeit von 5730 Jahren, ist das wohl am häufigsten eingesetzte Tracerelement (DICKSON *et al.* 1990, LACOINTE *et al.* 1995, KLEINER *et al.* 1999, KAJJI *et al.* 1993). Es ermöglicht wie  $^{11}\text{C}$  nichtdestruktive Messungen in verschiedenen Pflanzenteilen, und seine geringenergetische Strahlung ist relativ einfach zu handhaben. Außerdem ermöglicht es aufgrund seiner langen Halbwertszeit auch lange chase-Phasen (z. B. 4 Monate, HANSEN *et al.* 1996).

Problematisch ist die lange Halbwertszeit insofern, als sichergestellt sein muß, daß der Tracer nicht in die Umwelt gelangt. Dies macht bei der Begasung hermetisch geschlossene Kammern notwendig und erfordert eine spezielle Behandlung des Abfalls.

### <sup>13</sup>C

Pulse-chase-Experimente mit dem stabilen Isotop <sup>13</sup>C (YONEYAMA *et al.* 1980, MORDACQ *et al.* 1986, CLIQUET *et al.* 1990, VIVIN & GUEHL 1997) haben den Vorteil, daß die Handhabung des Markers genauso wie das der markierten Substanz völlig unproblematisch ist und auch Freilandexperimente möglich sind. Allerdings ist die Meßtechnik (Massenspektrometer, vgl. Kap. 3.3.1) relativ teuer, und es sind nur destruktive Messungen möglich. Als Marker wird sowohl hochangereichertes CO<sub>2</sub> (MORDACQ *et al.* 1986, 23% <sup>13</sup>C) als auch niedrig angereichertes CO<sub>2</sub> ( $\delta^{13}\text{C} = 170\text{--}350\text{ ‰}$ , DELÉENS *et al.* 1983, CLIQUET *et al.* 1990, VIVIN *et al.* 1996a) verwendet.

Sowohl mit <sup>14</sup>C- als auch <sup>13</sup>C-pulse-chase-Experimenten kann quantitative Information gewonnen werden. Hierzu muß die Menge des aufgenommenen Tracers bekannt sein. Dies kann entweder darüber erreicht werden, daß man die aus der Kammer ausströmende Luft durch eine Laugenfalle leitet und somit die Menge des nichtaufgenommenen Tracers bestimmt, oder dadurch, daß man sicherstellt, daß die Pflanze den gesamten eingesetzten Tracer aufnimmt. Dazu wird entweder nach dem Markierungspuls so lange atmosphärisches (unmarkiertes) CO<sub>2</sub> in die Kammer dosiert, bis die Konzentration des Tracers nicht mehr nachweisbar ist (KAJJI *et al.* 1993), oder die CO<sub>2</sub>-Dosierung wird nach der Tracerzugabe bis zum Erreichen des CO<sub>2</sub>-Kompensationspunktes, d. h. bis die Pflanze sämtliches CO<sub>2</sub> aufgenommen hat, gestoppt (MORDACQ *et al.* 1986).

#### 2.3.2.2 Langzeitmarkierung

Langzeitmarkierungen ermöglichen längerfristige quantitative Untersuchungen über Aufnahme und Translokationsprozesse und erlauben die Aufstellung von Massenbilanzen. Sie sind möglich mit langlebigen radioaktiven (<sup>14</sup>C) oder mit stabilen Isotopen (<sup>13</sup>C).

### <sup>14</sup>C

Die Langzeitmarkierung mit <sup>14</sup>C (BILLES *et al.* 1993) hat den Vorteil der einfachen und nicht-destruktiven Messung (auch während des Versuches). Allerdings treffen hier die o. g. Nachteile in besonderem Maße zu: vor allem bei langen Expositionszeiten ist eine hermetische Abdichtung der Expositions-kammern elementar.

### <sup>13</sup>C

Aufgrund der hohen Kosten des <sup>13</sup>C-markierten CO<sub>2</sub> werden Langzeitmarkierungen mit Tracern meist nahe der natürlichen Abundanzen durchgeführt. Dadurch spielen aber Diskriminierungseffekte während der Aufnahme des CO<sub>2</sub> durch die Pflanzen eine Rolle für die Markierungs-

genauigkeit. Zum einen muß die Diskriminierung durch die Pflanzen unter den in der Klimakammer herrschenden Bedingungen berücksichtigt werden, zum anderen bewirkt die bevorzugte Aufnahme von  $^{12}\text{C}$  durch die Pflanzen eine Anreicherung von  $^{13}\text{C}$  in der Kammeratmosphäre und damit eine uneinheitliche Markierung (vgl. Kap. 2.3.1.2). Diese Problematik macht es notwendig, daß der Durchsatz von  $\text{CO}_2$  durch die Expositionskammern groß ist im Vergleich zur Pflanzenaufnahme, so daß die Veränderung der Isotopie in der Kammeratmosphäre durch die Pflanzenaufnahme keine Rolle spielt. Eine Alternative dazu ist die Regulation des  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Isotopenverhältnisses durch entsprechende Zudosierung von  $^{12}\text{C}$  bzw.  $^{13}\text{C}$ . Dieses erfordert aber entweder ein IRMS in online-mode, was sehr teuer ist, oder einen Infrarot-Gasanalysator, der in der Lage ist, die Schwingungsbanden von  $^{12}\text{CO}_2$  und  $^{13}\text{CO}_2$  aufzulösen. Diese Geräte sind erst seit kurzem mit der erforderlichen Genauigkeit kommerziell verfügbar.

Die Probleme des hohen Luftdurchsatzes sind zum Einen, daß eine entsprechend große Menge Luft, in die das markierte  $\text{CO}_2$  zudosiert wird,  $\text{CO}_2$ -frei gewaschen werden muß, zum Anderen ist der Verbrauch an Tracer dadurch relativ hoch. Dies spielt vor allem bei Markierungen eine Rolle, die außerhalb der natürlichen Abundanzen liegen (170-350 ‰, MAILLARD *et al.* 1994, DELÉENS *et al.* 1994, CLIQUET *et al.* 1990). Deutlich günstiger ist der Einsatz von  $\text{CO}_2$ , das aus fossilem Methan gewonnen wird und einen  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von ca.  $-45$  ‰ aufweist (GEBBING *et al.* 1999, DYCKMANS *et al.* 2000b).

### 2.3.3 Versuchsansätze zur Stickstoffmarkierung

#### 2.3.3.1 Kurzzeitmarkierung

##### $^{13}\text{N}$

Als einziges radioaktives Isotop des Stickstoffs ist die Einsetzbarkeit des kurzlebigen ( $t_{1/2} = 10$  min)  $^{13}\text{N}$  vergleichbar mit der des  $^{11}\text{C}$ , da auch zur Herstellung von  $^{13}\text{N}$  ein Beschleuniger benötigt wird (KRONZUCKER *et al.* 1997, WIENEKE & ROEB 1998, SPEIR *et al.* 1999). Die kurze Halbwertszeit ermöglicht mehrere Experimente an derselben Pflanze, allerdings sind die chase-Zeiten begrenzt (ca. 6 h).

##### $^{15}\text{N}$

Kurzzeitmarkierungen mit  $^{15}\text{N}$  können nur in Hydrokultur gemacht werden, da nach dem Ende der pulse-Phase sichergestellt werden muß, daß der gesamte markierte Stickstoff entfernt werden kann (ROBE *et al.* 1994). Üblicherweise werden  $^{15}\text{N}$ -Markierungen bis zum Ende des Experimentes durchgeführt, d. h. es wird keine Unterteilung in pulse- und chase-Phase vorgenom-

men (VIVIN *et al.* 1996b, AVICE *et al.* 1996). Eine weitere Möglichkeit ist eine lange pulse-Phase (2 Wochen), so daß kein unmittelbares Unterbrechen der Markierung (d. h. Umtopfen) notwendig ist (PROE & MILLARD 1995).

### 2.3.3.2 Langzeitmarkierung

Aufgrund der Vielzahl an Reaktionen, die der Stickstoff im Boden eingehen kann und der damit verbundenen Diskriminierungen<sup>2</sup>, wird bei Langzeitmarkierungsexperimenten meist mit relativ hohen Anreicherungen von <sup>15</sup>N gearbeitet (2 %, MAILLARD *et al.* 1994, 5 % MILLARD & THOMSON 1989, 25 % (diese Studie), 95 % BUCHMANN *et al.* 1996a). Es sind aber auch Arbeiten mit <sup>15</sup>N-abgereichertem Tracer durchgeführt worden (DENG *et al.* 1989). Aufgrund der hohen Remobilisierungsrate für Stickstoff kann ein applizierter Tracer über mehrere Jahre verfolgt werden (WEINBAUM & VAN KESSEL 1998).

Aufgrund der sehr kurzen bzw. zu langen Lebensdauer der radioaktiven Isotope können diese nicht im Freiland eingesetzt werden, der Einsatz von markiertem CO<sub>2</sub> beschränkt sich bisher auf die (aufgrund der isotopischen Markierung des verwendeten CO<sub>2</sub> zwangsläufige) Markierung der mit erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration begasten Flächen in FACE-Experimenten (ANDREWS *et al.* 1999). Im Gegensatz dazu kann <sup>15</sup>N einfach im Freiland als Tracer genutzt werden, z. B. um die Quellen des von Pflanzen aufgenommenen Stickstoffs zu identifizieren, insbesondere bei Leguminosen können bodenbürtiger und atmosphärenbürtiger Stickstoff differenziert werden (BUCHMANN *et al.* 1995, DANSO *et al.* 1995, ROGGY *et al.* 1999) oder um die Umsatzdynamik des Stickstoffs im Boden zu untersuchen (NADELHOFFER *et al.* 1995, ZELLER *et al.* 2000).

---

<sup>2</sup> z.B. ist die Diskriminierung bei der Pflanzenaufnahme von NH<sub>4</sub><sup>+</sup> positiv, während die Diskriminierung bei der Aufnahme von NO<sub>3</sub><sup>-</sup> nahe Null ist (YONEYAMA *et al.* 1998)

### 3 MATERIAL UND METHODEN

#### 3.1 Klimakammer

Die Markierungsexperimente wurden in einer Klimakammer durchgeführt. Darin waren vier Wuchskammern untergebracht, von denen je zwei über ein Schlauchsystem verbunden waren. In den Wuchskammern waren mehrere Bodenmikrokosmen untergebracht, in die die untersuchten Buchen gepflanzt waren.

Der Aufbau der Wuchskammern und der Bodenmikrokosmen wird im Folgenden beschrieben.

##### 3.1.1 Mikrokosmen

Die Buchen wurden in Bodenmikrokosmen gepflanzt, wie sie ähnlich von HANTSCHEL *et al.* (1994) beschrieben wurden (Abb. 1).

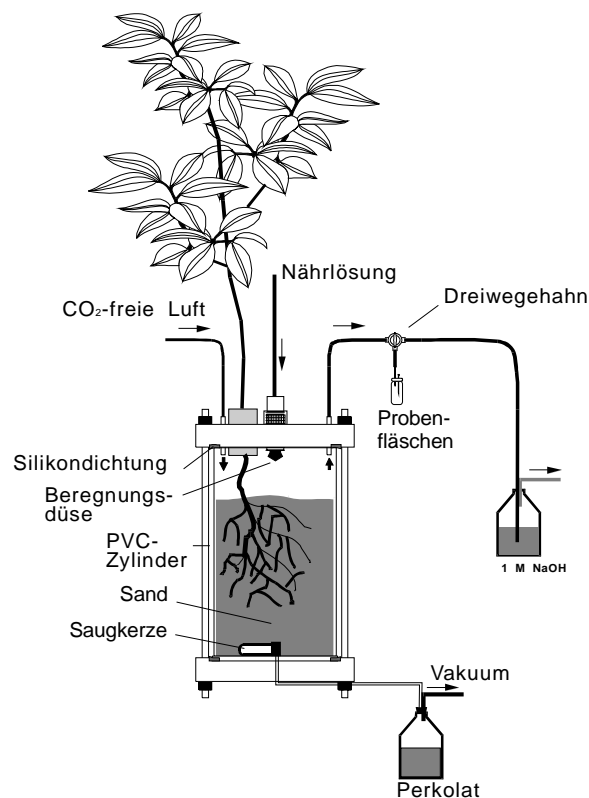


Abb. 1: Schematischer Aufbau der Mikrokosmen

Die Mikrokosmen aus PVC waren 30 cm hoch und hatten einen Durchmesser von 14 cm. Der Wurzelraum hatte einen Headspace von ca. 800 cm<sup>3</sup> und wurde mit synthetischer Luft aus

Druckgasflaschen (Messer-Griesheim) über ein Verteilersystem aus Teflonschläuchen (Durchmesser 6 mm) und Quetschfittings (Swagelok) gespült. Die Dosierung erfolgte über ein zweistufiges Reduzierventil (AGA Gas, Redline) mit einem Vordruck von 0,3 bar. Die Zuluft zu jedem Mikrokosmos wurde jeweils über ein Nadelventil (Swagelok) auf 10 ml/min geregelt.

Die Beregnung erfolgte über ein Schlauchsystem von außerhalb der Wuchskammern. Mit einer Spritze wurde die Nährlösung (vgl. Kap. 3.1.2.3.4) im Headspace der Kosmen verregnet. Am Boden der Mikrokosmen wurde das Sickerwasser über Saugkerzen mit einem Vakuum von -15 kPa abgesaugt.

Die Mikrokosmen waren gegen die Umgebungsluft gedichtet. Die im Gasaustritt gemessene CO<sub>2</sub>-Konzentration stellt daher die im Wurzelraum freigesetzte CO<sub>2</sub>-Menge dar. Die Messung des im Wurzelraum freigesetzten CO<sub>2</sub> ist in Kap. 3.3.2 beschrieben.

### 3.1.2 Wuchskammern

Die Mikrokosmen waren in Wuchskammern aus Plexiglas untergebracht (Abb. 2). Die Wuchskammern waren 1,34 m<sup>3</sup> groß und hatten eine Grundfläche von 0,8 x 1,4 m. Für jede CO<sub>2</sub>-Variante waren zwei Wuchskammern über ein Schlauchsystem (Durchmesser 20 cm) miteinander verbunden, zwischen denen die Luft durch in den Schläuchen angebrachte Ventilatoren umgewälzt wurde. In jeder Wuchskammer konnten maximal 16 Mikrokosmen untergebracht werden. Für jeden Kosmos waren in der Decke der Wuchskammern je ein Durchlaß für die Zu- und Abluft des Wurzelraums und einer für die Beregnung angebracht. Die Saugkerze war über einen Auslaß im Boden mit Sammelflaschen und einer Vakuumpumpe (vacuubrand Membranpumpe MZ 2) verbunden.

#### 3.1.2.1 Atmosphäre der Wuchskammern

Um die Menge der C-Aufnahme der Buchen bestimmen zu können, mußte das CO<sub>2</sub> in der Atmosphäre der Wuchskammern markiert sein. Hierzu wurde aus Methan stammendes CO<sub>2</sub> (Messer-Griesheim) verwendet, das einen gegenüber der Außenluft verringerten <sup>13</sup>C-Gehalt von  $\delta^{13}\text{C} = -48 \text{ ‰}$  hatte.

Die Wuchskammern wurden mit CO<sub>2</sub>-freier Luft versorgt, der das markierte CO<sub>2</sub> zudosiert wurde. Außerhalb des Gebäudes wurde durch einen 5 cm dicken Schlauch Luft angesaugt und für jede Wuchskammer mit einem Fluß von 20 l/min durch drei Plexiglasröhren (7 cm Durchmesser, Länge 2 x 1,8 m, 1 x 70 cm), die mit Natronkalk (Merck) gefüllt waren, in die Wuchskammern gepumpt (KNF Neuberger, Membranpumpe N 022AN.18). Die Verbindungen be-

standen aus jeweils 2 Schläuchen mit 4 mm Innendurchmesser. Gegenüber des Lufteinlasses befand sich ein 1 cm großer Luftauslaß, durch den die Luft entweichen konnte. In den Kammern herrschte ein leichter Überdruck, so daß keine Luft von außen in die Kammern eindringen konnte.

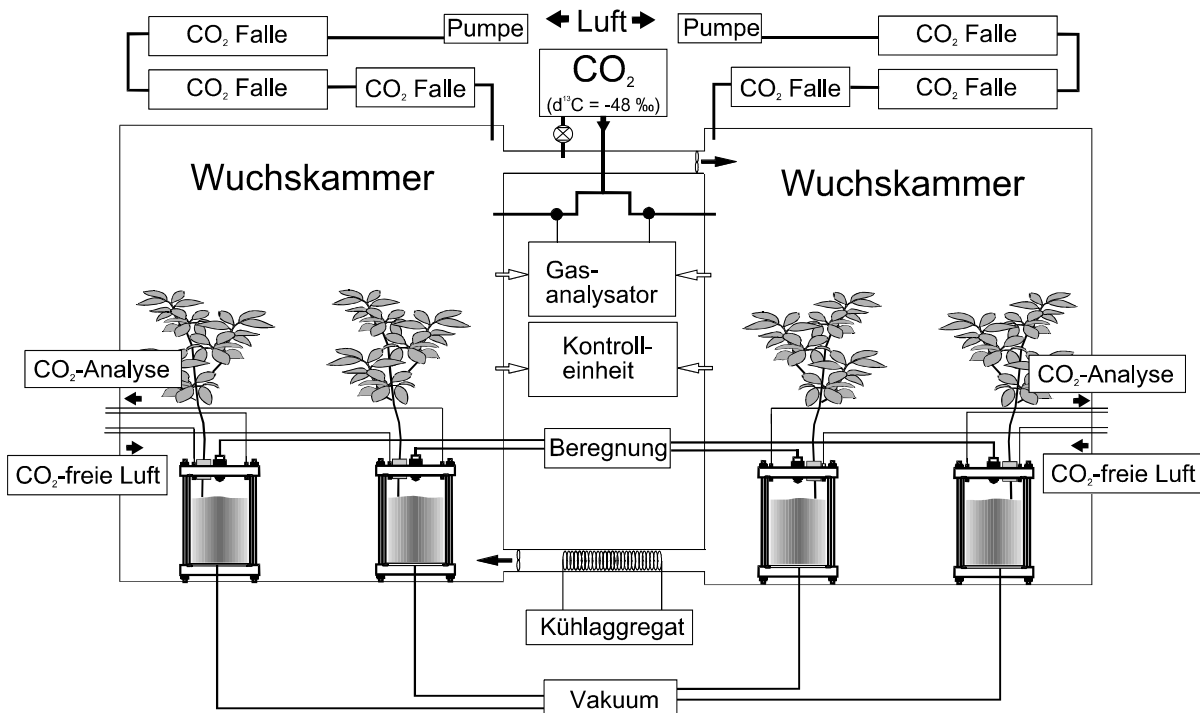


Abb. 2: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus. Dargestellt ist der Aufbau für ambiante CO<sub>2</sub>-Konzentration. Der gleiche Aufbau stand für die Versuchsvariante bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration zur Verfügung. Dabei wurde die Vakuumpumpe für die Perkolatabsaugung, das Kühlaggregat, die Kontroll-einheit, der Gasanalysator und die CO<sub>2</sub>-Dosiereinheit von beiden Wuchskammersystemen genutzt.

### 3.1.2.2 Dosierung des CO<sub>2</sub> in den Wuchskammern

Die Dosierung des CO<sub>2</sub> wurde über zwei getrennte Systeme erreicht: Beim ersten System wurde über einen Druckminderer und Nadelventile ein CO<sub>2</sub>-Strom so eingestellt, daß in den Wuchskammern eine CO<sub>2</sub>-Konzentration von ca. 200 bzw. 500 ppm erreicht wurde. Die Regelung der CO<sub>2</sub>-Konzentration in den Wuchskammern auf 350 bzw. 700 ppm wurde in einem zweiten System über eine mit einem CO<sub>2</sub>-Analysator (Maihak, UNOR 610) verbundenen Dosieranlage erreicht. In einem Intervall von 4 min wurde in jeder Kammer die CO<sub>2</sub>-Konzentration gemessen und bei Bedarf CO<sub>2</sub> zudosiert. Die Dosierleistung war auf 50 ml/min begrenzt. Daher war das beschriebene erste System zur Zudosierung von CO<sub>2</sub> notwendig, um die gewünschten Konzentrationen bei hohem Luftdurchsatz zu erreichen.



Da nach einem Stromausfall die Pumpen, die die Wuchskammern mit (CO<sub>2</sub>-freier) Luft versorgten, wieder anliefen, die CO<sub>2</sub>-Regeleinheit aber von Hand wieder gestartet werden mußte, sicherte die unregelmäßige CO<sub>2</sub>-Zugabe auch eine Basiskonzentration von CO<sub>2</sub> in den Wuchskammern nach einem Stromausfall. Dieser Fall trat, verursacht durch Blitzschlag, während der Untersuchungen einmal auf.

### 3.1.2.3 Wuchsbedingungen

Die Parameter Beleuchtung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden in den Kammern gemessen und über einen Datalogger (IMKO GmbH) in stündlichen Intervallen aufgezeichnet. In Kap. 4.1.1.2 sind beispielhafte Tagesgänge für die Klimadaten angegeben.

#### 3.1.2.3.1 Licht

Über jeder Wuchskammer war eine Na-Dampflampe (Osram PowerStar, 400 W) angebracht, die 130 µE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> photosyntheseaktive Strahlung (PAR) auf Pflanzenniveau abgab. Die Lampen waren über eine Zeitschaltuhr auf eine Tageslänge von 12 Stunden geregelt. Die Strahlung wurde mit einem PAR-Sensor (Quantum sensor QS, Delta-T devices) für jede CO<sub>2</sub>-Variante aufgezeichnet.

#### 3.1.2.3.2 Temperatur

In der Klimakammer war ein Kühlaggregat (750 W, Linde) angebracht, das die Raumtemperatur während der Dunkelphase auf 13°C regelte. Durch die direkte Einstrahlung der Lampen lag die Temperatur in den Wuchskammern während der Belichtungsphasen über diesem Wert. Die Temperatur wurde über Temperaturfühler (Vaisala HMP 35A) in jeder der Wuchskammern aufgezeichnet und lag zwischen 13 und 18 °C (vgl. Kap. 4.1.1.2).

#### 3.1.2.3.3 Luftfeuchtigkeit

Die Luftfeuchtigkeit in den Wuchskammern wurde durch eine Kondensationsanlage kontrolliert. In einem Schlauch zwischen zwei gekoppelten Wuchskammern war eine Kühlschlange angebracht, die mit einem Kühlaggregat (MGW Lauda TUK 30) so gekühlt werden konnte, daß die relative Feuchtigkeit tagsüber auf unter 80 % gehalten wurde. Die Luftfeuchtigkeit wurde in je einer Kammer für jede CO<sub>2</sub>-Variante aufgezeichnet.

### 3.1.2.3.4 Berechnung

Die Buchen wurden wöchentlich mit 130 ml Nährlösung versorgt. Jeweils vor der Berechnung wurden die Kosmen 12 Stunden über Saugkerzen bei einem Unterdruck von  $-15$  kPa drainiert. In Tab. 2 sind die Inhaltsstoffe der Nährlösung angegeben. Da die Bäume auf Sand wuchsen, wurden sie ausschließlich über die zugegebenen Nährstoffe versorgt.

Salz	Konzentration
$\text{NH}_4\text{NO}_3^{\S}$	2 mM
$\text{CaCl}_2$	0,6 mM
$\text{K}_3\text{PO}_4$	0,4 mM
$\text{MgSO}_4$	0,4 mM
$\text{FeCl}_3$	0,01 mM
$\text{H}_3\text{BO}_3$	0,01 mM
$\text{MnSO}_4$	1,8 $\mu\text{M}$
$\text{ZnCl}_2$	0,15 $\mu\text{M}$
$\text{MoO}_3$	0,1 $\mu\text{M}$
$\text{CuCl}$	0,064 $\mu\text{M}$

<sup>§</sup> Versuchsjahr 1997: 50 Atom%  $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$   
 Versuchsjahre 1998-2000: 25 Atom%  $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$

**Tab. 2: Zusammensetzung der Nährlösung zur Berechnung der Buchen**

## 3.2 Versuchsdurchführung

Alle Untersuchungen in dieser Arbeit wurden an Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) durchgeführt. Die verwendeten Pflanzen wurden als ca. dreijährige Setzlinge von der Baumschule Reinke (Relingen) bezogen. Stichprobenartige Untersuchungen ergaben, daß die Pflanzen mykorrhiziert waren. Dies wurde allerdings nicht näher untersucht, da davon ausgegangen werden kann, daß bei guter Versorgung mit  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , wie sie während der Versuche gegeben war, die Mykorrhiza nur einen vernachlässigbaren Einfluß auf die N-Aufnahme hat (ABUZINADAH & READ 1989, COLPAERT *et al.* 1996, WALLANDER & NYLUND 1992, HAMPP *et al.* 1999) und auch die Diskriminierung während der C-Veratmung vernachlässigbar ist (KOHZU *et al.* 1999).

Die Experimente gliederten sich in der Regel in ein Jahr Vorbehandlung und ein Versuchsjahr, in dem die Pflanzen beprobt wurden; lediglich im ersten Versuchsjahr (1997) wurden nicht vorbehandelte Buchen verwendet. Die Vorbehandlungen für die verschiedenen Versuche sind in Kap. 3.2.1 dargestellt.

Im jeweiligen Versuchsjahr wurden die Pflanzen im Frühjahr (mindestens 3 Wochen vor Blattaustrieb) in die Mikrokosmen in Sand gepflanzt. Die Kosmen wurden mit ca. 0,3 bar Überdruck auf Dichtigkeit geprüft. Anschließend wurden die Mikrokosmen in den Wuchskammern installiert. Vor Blattaustrieb wurden die Bäume (außer im Versuchsjahr 1997) einmalig mit einem systemischen Blattlausmittel behandelt (Confidor, Bayer). Das Klima in den Wuchskammern

wurde während der gesamten Versuchszeit konstant gehalten (vgl. Kap. 3.1.2.3) und ist in Kap. 4.1.1.2 dargestellt. Die Bäume wurden einmal wöchentlich mit 130 ml Nährlösung beregnet (Kap. 3.1.2.3.4), vor der Beregnung wurde am Gasaustritt eine Gasprobe zur Bestimmung der Menge und Isotopie des im Wurzelraum gebildeten CO<sub>2</sub> genommen (Kap. 3.3.2).

### 3.2.1 Versuchsvarianten

In dieser Arbeit wurden verschiedene Stickstoff-Varianten untersucht, die Versuche wurden jeweils einmal unter ambienter CO<sub>2</sub>-Konzentration (350 ppm) und einmal unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration (700 ppm) durchgeführt. Im Folgenden sind die verschiedenen Stickstoff-Varianten beschrieben.

Im Versuchsjahr 1997 wurden dreijährige Buchen aus der Baumschule in die mit Sand gefüllten Mikrokosmen gepflanzt. Während des Versuchs wurde die Aufnahme von markiertem CO<sub>2</sub> über die Luft und die Aufnahme von markiertem Ammoniumnitrat (als einzige N-Quelle) über den Boden verfolgt.

Im Versuchsjahr 1998 wurden Buchen untersucht, die im Vorjahr in Sand gepflanzt worden waren. Sie wurden im Freiland (überdacht) angezogen. Während der Vorbehandlung wurden die Pflanzen mit der in Kap. 3.1.2.3.4 beschriebenen Nährlösung versorgt, allerdings wurde kein Ammoniumnitrat zugegeben. An diesen Bäumen mit reduziertem N-Speicher wurde während des Versuchs die Aufnahme von markiertem CO<sub>2</sub> über die Luft und die Aufnahme von markiertem Ammoniumnitrat (als einzige N-Quelle) über den Boden verfolgt.

Im Versuchsjahr 1999 wurden Buchen untersucht, die im Vorjahr in Sand gepflanzt worden waren. Sie wurden im Freiland (überdacht) angezogen. Während der Vorbehandlung wurden die Pflanzen mit der in Kap. 3.1.2.3.4 angegebenen Nährlösung versorgt, dabei war das Ammoniumnitrat mit 25 Atom% <sup>15</sup>N-markiert. Im Versuchsjahr wurde mit unmarkiertem Stickstoff gedüngt, so daß die Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs in Abhängigkeit von der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration verfolgt werden konnte.

Im Versuchsjahr 2000 wurden Buchen untersucht, die im Vorjahr in Mikrokosmen (in Sand) gepflanzt und in den Wuchskammern unter ambienter und erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration angezogen worden waren. Dabei wurde die Aufnahme von C-CO<sub>2</sub> und N-Ammoniumnitrat markiert. Nach dieser Vorbehandlung wurden die Pflanzen von Anfang Januar bis Mitte Februar in den Mikrokosmen im Freiland (überdacht) der Witterung ausgesetzt (insbesondere Frost, der notwendig ist, um den Blattaustrieb einzuleiten (FALUSI & CALAMASSI 1990)). Im Versuchsjahr wurde

der Blattaustrieb dieser unter verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gewachsenen Pflanzen untersucht.

Die verschiedenen Varianten und ihre Bezeichnungen sind in Tab. 3 zusammengefaßt.

Versuchsjahr	Name	Vorbehandlung		Versuchsbehandlung	
		CO <sub>2</sub>	Stickstoff	CO <sub>2</sub>	Stickstoff
1997	350;+N	ambient, Freiland	gut (Baumschule)	350 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert
	700;+N	ambient, Freiland	gut (Baumschule)	700 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert
1998	350;-N	ambient, Freiland	keine N-Düngung	350 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert
	700;-N	ambient, Freiland	keine N-Düngung	700 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert
1999	350;cycN	ambient, Freiland	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert	350 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM
	700;cycN	ambient, Freiland	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert	700 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM
2000	350;2.J.	350 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert	350 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert
	700;2.J.	700 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert	700 ppm, Wuchskammer, <sup>13</sup> C-markiert	4 mM, <sup>15</sup> N-markiert

**Tab. 3: Darstellung der Vorbehandlung im Jahr vor dem Experiment und Versuchsbehandlung während des Experimentes (Versuchsjahr) für die verschiedenen Versuchsvarianten.**

### 3.2.2 Beerntung der Blätter und Gesamtpflanzen

Die Beerntung der Bäume erfolgte für alle Versuchsvarianten nach dem gleichen Schema. Dabei wurden die Termine für die Probenahme der Buchen jeweils vom Tag des Blattaustriebs, d. h. dem Aufbrechen der ersten Knospen, gerechnet.

In den ersten vier Wochen nach Blattaustrieb wurden wöchentlich von vier (Versuchsjahr 1997) bzw. fünf (Versuchsjahre 1998-2000) Buchen Blattproben genommen, dabei wurden jeweils 2-4 Blätter (je nach Größe) von der Sproßspitze geerntet. Im Versuchsjahr 1997 wurden die Wiederholungen vor der Messung zu einer Mischprobe vereinigt.

Vor Versuchsbeginn und viermal während des Versuchs wurden in Intervallen von sechs Wochen nach Blattaustrieb (nach 6, 12, 18 und 24 Wochen) drei (0 Wochen Versuchsjahr 2000), vier (Versuchsjahr 1997) bzw. fünf (Versuchsjahre 1998, 1999, 6 Wochen Versuchsjahr 2000) Pflanzen aus den Wuchskammern entnommen und beprobt.

Sowohl die Blattprobenahme als auch die Ernte der Gesamtpflanzen wurde am Ende der Lichtperiode vorgenommen.

Zur weiteren Probenaufbereitung wurden die Pflanzen in die Kompartimente Blätter, Knospen (nicht im Versuchsjahr 1997), alte Äste, neue Äste, Stamm, Grobwurzeln (GW, > 2 mm), Feinwurzeln (FW, < 2 mm) und Wurzelspitzen geteilt. Die Unterscheidung zwischen neuen und alten Ästen war nicht quantitativ, weshalb als Ergebnisse jeweils die Summen der beiden Kompartimente dargestellt sind. Die Beerntung der Wurzelspitzen erfolgte lediglich zur Eichung der CO<sub>2</sub>-Markierung (vgl. Kap. 3.4.1.1.1). Für die Berechnung der C-Allokation wurden sie den Feinwurzeln zugeordnet. Die getrennte Beerntung der Knospen wurde nicht im Versuchsjahr 1997 durchgeführt, außerdem wurde in den Folgejahren bei den Beerntungen sechs Wochen nach Blattaustrieb auf eine getrennte Beerntung der Knospen verzichtet, weil die Probenmenge für eine separate Behandlung zu klein war. In den genannten Fällen wurden die Knospen den (neuen) Ästen zugeordnet.

Von den Bäumen der 2.J.-Variante wurden im Vorbehandlungsjahr (1999) 24 Wochen nach Blattaustrieb Blattproben genommen, und die Blattstreu der einzelnen Bäume wurde ebenfalls beprobt (allerdings konnte die Blattstreu nicht quantitativ erfaßt werden). An diesen Proben sollte die Remobilisation von Stickstoff aus den Blättern untersucht werden.

Von allen Proben wurde das Frischgewicht bestimmt. Äste, Stamm und Grobwurzeln wurden vor dem Trocknen mit einer Gartenschere grob zerkleinert. Alle Proben wurden vier Tage bei 60°C im Trockenschrank getrocknet, und anschließend wurde das Trockengewicht bestimmt. Blätter, Knospen, Äste und Feinwurzeln wurden in einer Kugelschlagmühle gemahlen, Stämme und Grobwurzeln wurden in einer Planetenmühle (Retsch, PM 4000) gemahlen. An den gemahlene Proben wurden die C- und N-Gehalte sowie die Isotopenverhältnisse bestimmt (Kap. 3.3.1).

### 3.3 Messungen

#### 3.3.1 Bestimmung der Isotopenverhältnisse von <sup>13/12</sup>C und <sup>14/15</sup>N sowie der C- und N-Gehalte in Festproben

Die Messung der Isotopenverhältnisse von C und N in Festproben erfolgte an einem IRMS (Delta+, Finnigan Mat), gekoppelt mit einem Elementaranalysator (EA 1108, Fisons), an dem dabei gleichzeitig der C- bzw. N-Gehalt der Proben bestimmt wurde.

Zur Bestimmung waren ca. 40 µg Kohlenstoff bzw. Stickstoff notwendig. Die entsprechende Menge der gemahlene Proben wurde in Zinnschiffchen eingewogen.

Die Probe wurde über einen Autosampler in ein Quarz-Verbrennungsrohr gegeben und bei 1800°C (Trägergas Helium) unter Sauerstoffzugabe verbrannt, wobei der Kohlenstoff katalytisch vollständig zu CO<sub>2</sub> oxidiert wurde. In einem nachgeschalteten Kupfer-Reduktionsreaktor wurden die entstandenen Stickstoffoxide zu N<sub>2</sub> reduziert. Die Probe wurde gaschromatographisch getrennt (Porapak PQS). Die Mengen an gebildetem CO<sub>2</sub> bzw. N<sub>2</sub> wurden über einen Wärmeleitfähigkeitsdetektor gemessen und zur Bestimmung der C- bzw. N-Gehalte ausgewertet.

Eine Teilmenge der Probe wurde in das Massenspektrometer geleitet, wo sie durch Elektronenbeschuß ionisiert und bei einer Beschleunigungsspannung von 3000 V in die Massen m/z 28, 29 und 30 (für Stickstoff) bzw. m/z 44, 45, 46 (für Kohlenstoff) aufgetrennt wurde. Aus den gewonnenen Daten wurden die Isotopenverhältnisse der Proben berechnet.

Die relative Genauigkeit der Gehaltsbestimmung für C und N bei den Festproben lag bei 0,8 %, die Isotopenverhältnisse konnten mit einer Genauigkeit von 0,06 ‰ (absolut) bestimmt werden.

### **3.3.2 Wurzelraumrespiration**

Da die Buchen auf Sand wuchsen, der frei von organischem Material war, war der gesamte im Wurzelraum der Mikrokosmen freigesetzte CO<sub>2</sub> pflanzenbürtig. Es konnte allerdings nicht zwischen Wurzelatmung und mikrobieller Aktivität (Wurzelabbau) unterschieden werden. Beide Prozesse werden hier unter dem Begriff Wurzelraumrespiration zusammengefaßt und das freigesetzte C als wurzelbürtiger Kohlenstoff bezeichnet.

Parallel wurden Mikrokosmen (je einer in jeder Wuchskammer) beprobt, die keine Pflanze enthielten, um Systemundichtigkeiten abzuschätzen.

#### **3.3.2.1 Massenspektrometrische Bestimmung des Isotopenverhältnisses**

In wöchentlichen Intervallen wurde in der zweiten Hälfte der Dunkelphase Gasproben am Auslaß des Wurzelraums genommen. Hierzu wurde der ausströmende Gasfluß für ca. 1 h über Kanülen durch 2 ml-Probenfläschchen geleitet. Die Messung erfolgte an einem continuous flow GC-IRMS (Delta C, Finnigan Mat). Die Probe wurde über einen Autosampler auf einen Gaschromatographen gegeben (Porapak PQS, Trägergas Helium) und getrennt. In der Probe enthaltenes Wasser wurde in einer Nafionfalle abgeschieden. Eine Teilprobe des CO<sub>2</sub> wurde (über einen open split) in das Massenspektrometer geleitet, wo sie durch Elektronenbeschuß ionisiert und bei einer Beschleunigungsspannung von 3000 V in die Massen m/z 44, 45, 46 aufgetrennt wurde. Aus den gewonnenen Daten wurden die Isotopenverhältnisse der Proben berechnet.

Die Isotopenverhältnisse in den Gasproben konnten mit einer Genauigkeit von 0,06 ‰ bestimmt werden.

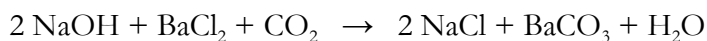
Beim Durchleiten der Wurzelraumabluft durch Laugenfallen konnte wegen der Höhe des Flusses nicht sichergestellt werden, daß das gesamte CO<sub>2</sub> aufgefangen wird. Da die Verlustraten auf weniger als 3 % geschätzt wurden, spielt dies bei der Bestimmung der Menge keine Rolle, die Diskriminierung bei der Ausfällung des CO<sub>2</sub> in den Laugenfallen führt aber bei nicht vollständiger Fällung zu einer Verfälschung der Isotopenverhältnisse (BÖTTCHER *et al.* 1991, USDOWSKI & HOEFS 1986). Daher wurde darauf verzichtet, die Isotopie des in den Laugenfallen gesammelten CO<sub>2</sub> zu bestimmen.

### 3.3.2.2 Bestimmung der Menge an freigesetztem CO<sub>2</sub>

Die Menge des im Wurzelraum freigesetzten CO<sub>2</sub> wurde während der Blattaustriebsphase 1997 mit zwei verschiedenen Methoden bestimmt: Zum einen wurde die Abluft des Wurzelraums kontinuierlich durch 1 M NaOH geleitet und das CO<sub>2</sub> dabei ausgefällt. Die Menge des freigesetzten CO<sub>2</sub> wurde durch Titration bestimmt (Kap. 3.3.2.2.1). Zum Anderen wurden wöchentlich Gasproben genommen, die gaschromatographisch quantifiziert wurden (Kap. 3.3.2.2.2). Wie in Kap. 4.1.2.2 gezeigt wird, wurden mit beiden Methoden die gleichen Ergebnisse erzielt, so daß im Weiteren auf die titrimetrische Bestimmung verzichtet wurde.

#### 3.3.2.2.1 Titrimetrische Bestimmung der CO<sub>2</sub>-Menge

Die Abluft des Wurzelraums wurde durch 100 ml 1 N NaOH geleitet. Von dieser Lösung wurde 1 ml entnommen und mit 1 ml gesättigter Bariumchloridlösung und einer Indikatorlösung (Phenolphthalein, Umschlagspunkt: pH 8,3) versetzt. Das aufgefangene CO<sub>2</sub> wurde durch den Zusatz des BaCl<sub>2</sub> als BaCO<sub>3</sub> ausgefällt. Die Umsetzung folgt der Gleichung:



Durch Titration der gefällten Laugenäquivalente mit 0,1 N HCl erfolgt die Ermittlung der Restalkalität. Dazu wird bis zum Umschlagspunkt des Indikators titriert. Als Blindprobe wurde unbehandeltes NaOH verwendet. Die Menge an freigesetztem CO<sub>2</sub>-C errechnet sich aus der für die Titration benötigten Säure:

$$\text{CO}_2\text{-C (mg)} = (\text{B-P}) \cdot \ddot{\text{A}} \cdot \text{N} \cdot \text{V} \quad \text{Gl. 3}$$

B: Titrationswert der Blindprobe      P: Titrationswert der Probe  
 Ä: Äquivalentgewicht des CO<sub>2</sub>-C      N: Normalität der Säure  
 V: Verdünnungsfaktor

Die Titrationswerte in der Formel entsprechen den verbrauchten Säurevolumina. Das Äquivalentgewicht des CO<sub>2</sub>-Kohlenstoffs bezeichnet das Verhältnis von CO<sub>2</sub> zu OH<sup>-</sup> in der Fällungsreaktion (1:2) als Ausdruck der Kohlenstoffmassezahl und erhält so den Wert 6. Der einzubeziehende Verdünnungsfaktor entspricht dem Verhältnis von titriertem Teilvolumen zum Gesamtvolumen der eingesetzten Laugenmenge (POTTHOFF 1999).

#### 3.3.2.2.2 Chromatographische Bestimmung der CO<sub>2</sub>-Menge

Wie in Kap. 3.3.2.1 beschrieben, wurde die für die massenspektrometrische Bestimmung genommene Probe zur Aufreinigung gaschromatographisch getrennt und die Menge des CO<sub>2</sub> über einen Wärmeleitfähigkeitsdetektor bestimmt. Die Reproduzierbarkeit dieser Bestimmung wurde durch Vergleich mit einem anderen Gaschromatographen (Loftfields Analytische Lösungen, Neu Eichenberg, Deutschland) mit Wärmeleitfähigkeitsdetektor überprüft. Da eine gute Reproduzierbarkeit gegeben war, wurde der am GC-MS bestimmte Wert für die Menge des CO<sub>2</sub> verwendet. Der Fehler der Bestimmung lag bei 2 %.

### 3.4 Auswertung

#### 3.4.1 Berechnungen

##### 3.4.1.1 Markierung des Pflanzenmaterials

###### 3.4.1.1.1 Kohlenstoff

Das isotopische Signal des Kohlenstoffs der Wurzelspitzen, die 18 Wochen nach Blattaustrieb geerntet wurden, wurde als Referenz für die <sup>13</sup>C-Markierung verwendet. Es wurde davon ausgegangen, daß diese ausschließlich neu aufgenommenen (d. h. markierten) Kohlenstoff enthalten, entsprechend den Ergebnissen von VAN DEN DRIESSCHE (1987) und NORTON *et al.* (1990). Dieser pflanzeninterne Standard berücksichtigt sowohl den tatsächlichen δ<sup>13</sup>C-Wert der Wuchskammeratmosphäre als auch die <sup>13</sup>C-Diskriminierung der Buche unter den gegebenen Wuchsbedingungen (Kap. 2.3.1.2).



Eine weitere Referenzierungsmöglichkeit ist die  $C_4$ -Methode, die von MAILLARD *et al.* (1994), BEERLING & WOODWARD (1995) und PICON *et al.* (1997) verwendet wurde. Hierbei werden  $C_4$ -Pflanzen in den Wuchskammern gezogen, um an ihnen den tatsächlichen  $\delta^{13}C$ -Wert in den Wuchskammern zu bestimmen. Dies beruht auf der Erkenntnis, daß die Diskriminierung von  $C_4$ -Pflanzen gegen  $^{13}C$  über einen weiten Bereich von Umweltbedingungen konstant ist (MARINO & MCELROY 1991). Diese Methode wurde in der vorliegenden Arbeit nicht verwendet, da gezeigt wurde, daß die Diskriminierung der  $C_4$ -Pflanzen unter den im Versuch vorherrschenden Lichtverhältnissen nicht konstant ist (BUCHMANN *et al.* 1996b). Hinzu kommt, daß bei dieser Methode die Diskriminierung der Buchen unter den vorherrschenden Wuchsbedingungen nicht berücksichtigt werden kann.

Der Mittelwert des  $\delta^{13}C$ -Wertes der Wurzelspitzen 18 Wochen nach Blattaustrieb betrug für beide  $CO_2$ -Varianten  $-64\text{‰}$ . Dieser Wert wurde in Gl. 5 als Wert für  $\delta^{13}C_M$  verwendet. Der  $\delta^{13}C$ -Wert der unmarkierten Pflanzen ( $\delta^{13}C_C$ ) wurde an nichtmarkierten Kontrollpflanzen bestimmt, die im Freiland wuchsen. Die Kontrollpflanzen wiesen einen mittleren  $\delta^{13}C$ -Wert von  $-26\text{‰}$  auf. Es wurden keine signifikanten Unterschiede in den verschiedenen Pflanzenorganen (Blätter, neue Äste, alte Äste, Stamm, Grobwurzeln, Feinwurzeln, Wurzelspitzen) festgestellt. GLEIXNER *et al.* (1993) fanden dagegen Unterschiede in den  $\delta^{13}C$ -Werten verschiedener Sekundärmetaboliten, die Werte lagen zwischen  $+4\text{‰}$  (Stärke) und  $-4\text{‰}$  (polare Fraktion) gegenüber der Gesamtprobe. Da die Gehalte der verschiedenen Metaboliten in den verschiedenen Kompartimenten offensichtlich nicht besonders stark schwankten, machten sich diese Unterschiede in der vorliegenden Untersuchung nicht bemerkbar. Daher wurde die Diskriminierung während der pflanzeninternen C-Translokation vernachlässigt. LIN & EHLERINGER (1997) fanden keine Diskriminierung bei der Veratmung von verschiedenen Zuckern. Dies wurde hier auch für die Wurzelatmung angenommen.

Die Genauigkeit der Berechnung der RSA (Relative spezifische Allokation, Kap. 3.4.1.2) ist, wie oben gezeigt, abhängig von der Genauigkeit der Bestimmung der Referenzwerte, d. h. zum Einen der Varianz des  $\delta^{13}C$  der unmarkierten Kontrollpflanzen ( $\delta_C$ , Gl. 5) und zum Anderen von der Ungenauigkeit der Signatur des markierten Kohlenstoffs ( $\delta_M$ , Gl. 5). Die Standardabweichung für diese Werte war  $0,73\text{‰}$  für  $\delta_C$  und  $1,53\text{‰}$  für  $\delta_M$ . Infolge dieser Unsicherheiten liegt der absolute Fehler der RSA-Bestimmung bei  $< 2\%$  für gering angereicherte Proben und  $< 5\%$  für hochangereicherte Proben.

### 3.4.1.1.2 Stickstoff

Da der angebotene Stickstoff hoch mit  $^{15}\text{N}$  markiert war (50 Atom% im Versuchsjahr 1997, 25 Atom% in den übrigen Versuchsjahren), waren Diskriminierungseffekte für die Genauigkeit nicht relevant. Als Referenz wurde die Markierung der verregneten Nährlösung verwendet. Der  $^{15}\text{N}$ -Gehalt der unmarkierten Pflanzen ( $^{15}\text{N}\%_{\text{C}}$ ) wurde an Kontrollpflanzen bestimmt, die im Freiland wuchsen. Die Kontrollpflanzen hatten einen mittleren  $^{15}\text{N}$ -Gehalt von 0,372 %.

### 3.4.1.2 Relative Spezifische Allokation (RSA)

Die Relative Spezifische Allokation (RSA) gibt den Anteil des markierten Elements relativ zur Gesamtmenge dieses Elements an und wird auf der Basis der Isotopenverdünnungsgleichung errechnet: Die isotopische Zusammensetzung einer Probe hängt ab vom relativen Anteil der unmarkierten Substanz und von der Aufnahme der betreffenden Markierung. Die Verdünnungsgleichung lautet (für Kohlenstoff)

$$[^{13}\text{C}]_{\text{Probe}} = x \cdot ([^{13}\text{C}]_{\text{markierte Substanz}}) + (1 - x) \cdot ([^{13}\text{C}]_{\text{unmarkierte Substanz}}). \quad \text{Gl. 4}$$

Dabei stellen  $x$  und  $(1 - x)$  die Anteile der markierten und der unmarkierten Substanz in der Probe dar. Ersetzt man  $[^{13}\text{C}]$  durch den Deltawert ( $\delta^{13}\text{C}$ , Kap. 2.3.1.1) und  $x$  durch RSA, so erhält man nach Umformung:

$$\text{RSA} = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{\text{P}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}})}{(\delta^{13}\text{C}_{\text{M}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{C}})}. \quad \text{Gl. 5}$$

Dabei ist  $\delta^{13}\text{C}_{\text{P}}$  der Deltawert der Probe,  $\delta^{13}\text{C}_{\text{M}}$  der Deltawert der reinen markierten Substanz und  $\delta^{13}\text{C}_{\text{C}}$  ist der Deltawert der unmarkierten Substanz.

Entsprechend erhält man für Stickstoff, bei dem mit Atom%  $^{15}\text{N}$  gerechnet wird

$$\text{RSA} = \frac{(^{15}\text{N}\%_{\text{P}} - ^{15}\text{N}\%_{\text{C}})}{(^{15}\text{N}\%_{\text{M}} - ^{15}\text{N}\%_{\text{C}})}, \quad \text{Gl. 6}$$

mit  $^{15}\text{N}\%_{\text{P}}$  für den  $^{15}\text{N}$ -Gehalt der Probe,  $^{15}\text{N}\%_{\text{M}}$  den der reinen markierten Substanz und  $^{15}\text{N}\%_{\text{C}}$  für den  $^{15}\text{N}$ -Gehalt der unmarkierten Substanz.

### 3.4.1.3 Partitioning

Das Partitioning (%P) beschreibt den Anteil des markierten Elements in einem bestimmten Kompartiment relativ zum Gesamtgehalt des markierten Elementes in der Pflanze. Das Partitioning errechnet sich über

$$\%P = \frac{E_{\text{Komp}} \cdot \text{RSA}_{E_{\text{Komp}}}}{E_{\text{Pflanze}} \cdot \text{RSA}_{E_{\text{Pflanze}}}}, \quad \text{Gl. 7}$$

wobei  $E_{\text{Komp}}$  die Menge des Elementes in dem betreffenden Kompartiment ist und  $E_{\text{Pflanze}}$  die Gesamtmenge des Elementes in der Pflanze bezeichnet.

### 3.4.2 Statistik

Die Ergebnisse der Untersuchungen wurden standardmäßig mit multivariaten Analyseverfahren behandelt. Die Varianzanalyse (hier ANOVA, STASTISTICA/w) ist geeignet, die Abhängigkeit der Datenmatrix von bestimmten Einflußgrößen (Faktoren) abzuschätzen. Die Stichproben der Untersuchung müssen dafür voll randomisiert sein, d. h. jede Stichprobe muß einer Kombination bestimmter Merkmalsausprägungen der gewählten (unabhängigen) Einflußfaktoren zuzuordnen sein. Für die Faktoren der Varianzanalyse (definierte Versuchsbedingungen wie Wachstumsdauer, N-Vorbehandlung o. ä). und ihre Interaktionen wird die Varianzaufklärung (mittlere Quadratsumme der Abweichungen vom Gesamtmittelwert) und ein Mittelwertvergleichstest der durch die Faktoren hervorgerufenen Untergruppen der Datenmatrix (F-Wert) sowie dessen Signifikanz (p) errechnet. Eine hochsignifikante F-Statistik leitet sich aber nicht zwingend von hohen Varianzaufklärungen ab, was auch für den Umkehrschluß gilt. In diesem Zusammenhang ist der Fehler der Analyse, der die aus den gewählten Faktoren nicht erklärbare Varianz der Daten ebenfalls als mittlere Quadratsumme der Abweichung angibt, von Bedeutung. Ein hoher Fehler, also eine geringe Aufklärung der Gesamtvarianz durch die Faktoren der Analyse (Modell der Varianzanalyse), führt zur Verringerung bzw. Nivellierung der F-Statistik. Für die Interpretation der Ergebnisse sind die möglichen signifikanten Interaktionen der Faktoren wichtig. Werden keine Interaktionen festgestellt, dann wirken gefundene signifikante Einzeleffekte als Haupteffekte gleichsinnig in allen denkbaren Untergruppen der Datenmatrix. Signifikante Interaktionen schränken diese Schlußfolgerung allerdings ein und weisen darauf hin, daß der Einzeleffekt nicht unabhängig von anderen Effekten wirkt, also entweder nicht für alle Teilgruppen der Untersuchung Gültigkeit hat oder sich in den Teilgruppen unterschiedlich ausprägt. Auf diese Weise können auch nicht signifikante Einzelfaktoren in Kombination mit anderen Faktoren signifikant werden, wenn ihr Einfluß nur in Teilen, nicht aber auf Basis der Gesamtuntersuchung Auswir-

kungen zeigt. Der Effekt von signifikanten Interaktionen kann zwar über ihren Anteil an der Gesamtvarianzaufklärung abgeschätzt werden und bei geringen Aufklärungen möglicherweise vernachlässigbar klein sein, er macht aber prinzipiell multivariate Mittelwertvergleichstests notwendig, da die Einzeleffekte nicht gesondert interpretiert werden können (MULTRUS & LUCYGA 1996). In solchen Fällen wurde in dieser Arbeit der Tukey HSD-Test (Statistica/w) genutzt. Die Varianzanalyse bietet somit die Möglichkeit, Daten zu strukturieren und Abhängigkeiten aufzuzeigen, ist aber gleichzeitig mit einer starken „Anonymisierung“ der Ergebnisse verbunden und sollte nicht ohne Bezug zu den zugrundeliegenden Daten dargestellt werden.

Der zweiseitige t-Test wurde verwendet, um Unterschiede zwischen zwei Gruppen auszuweisen (z. B. die 350;+N-Variante gegen die 700;+N-Variante abzugrenzen).

Beim Vergleich der Daten der Blattstreuprobenahme wurde der gepaarte t-Test verwendet, da die zu vergleichenden Proben jeweils paarweise genau einem Baum zugeordnet werden konnten.

In den statistischen Analysen wurde eine Normalverteilung der Daten innerhalb der Stichproben vorausgesetzt. Um eine Stichprobe auf Normalverteilung mit hinreichender Genauigkeit zu überprüfen, sind deutlich höhere Wiederholungszahlen notwendig, als sie in der vorliegenden Arbeit gegeben waren ( $n = 4$  oder  $5$ , CLAUB & EBNER 1985).

Die in den Abbildungen gezeigten Fehlerbalken bilden die Standardabweichung ab.

Wahrscheinlichkeiten mit einem p-Level  $< 0,05$  wurden als signifikant betrachtet. Von Wahrscheinlichkeiten mit einem p-Level  $0,1 > p \geq 0,05$  wurde angenommen, daß sie einen Trend anzeigen.

## 4 ERGEBNISSE

### 4.1 Methodische Aspekte

#### 4.1.1 Kammerdesign

##### 4.1.1.1 $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ -Isotopenverhältnis in der Wuchskammeratmosphäre

In Voruntersuchungen wurde festgestellt, daß ein hoher Durchsatz an markierter Luft notwendig ist, um das Isotopenverhältnis in den Wuchskammern gegen die Diskriminierung bei der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme durch die Pflanzen (Kap. 2.3.1.2) konstant zu halten. Das Auswechseln der Luft ist auch notwendig, um eine Anreicherung von Schadstoffen, die von den Pflanzen abgegeben werden (z. B. Ethylen, Terpene), zu vermeiden (GEIGER & SHIEH 1988). Mit jeweils einer Pumpe wurde jede Wuchskammer mit einem Fluß von 20 l/min  $\text{CO}_2$ -freier Luft versorgt, zu der entsprechend markiertes  $\text{CO}_2$  zudosiert wurde (Kap. 3.1.2). In Abb. 3 ist das Isotopenverhältnis in den vier Wuchskammern im Jahresverlauf 1998 dargestellt. Die Messungen wurden jeweils kurz vor Ende der Belichtungsphase durchgeführt, da zu diesem Zeitpunkt die Markierung des  $\text{CO}_2$  am Stärksten von der diskriminierenden Pflanzenaufnahme beeinflusst war. Die Schwankungen im Tagesverlauf lagen für alle Wuchskammern bei ca. 2 ‰. Da mit den Wurzelspitzen ein interner Standard zur Eichung der Markierung der Wuchskammeratmosphäre verwendet wurde (Kap. 3.4.1.1.1), wird über diese Schwankungen der Markierung integriert.

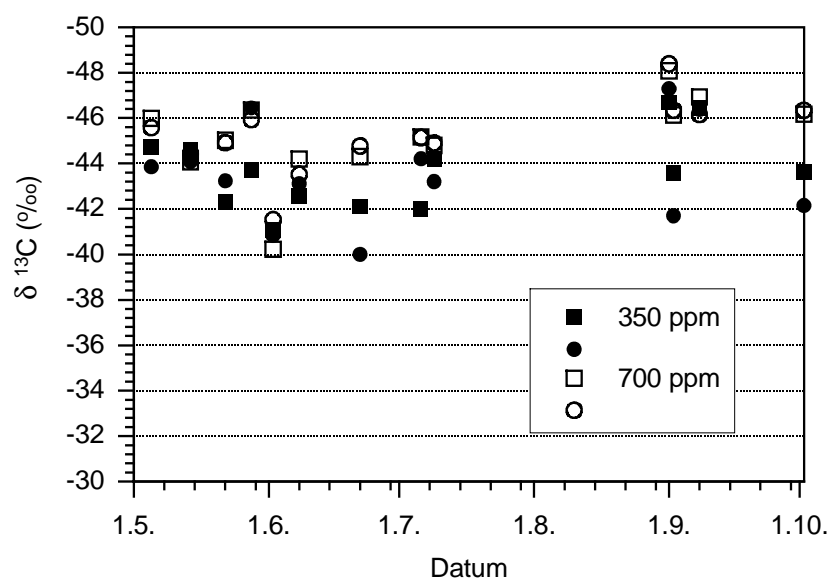
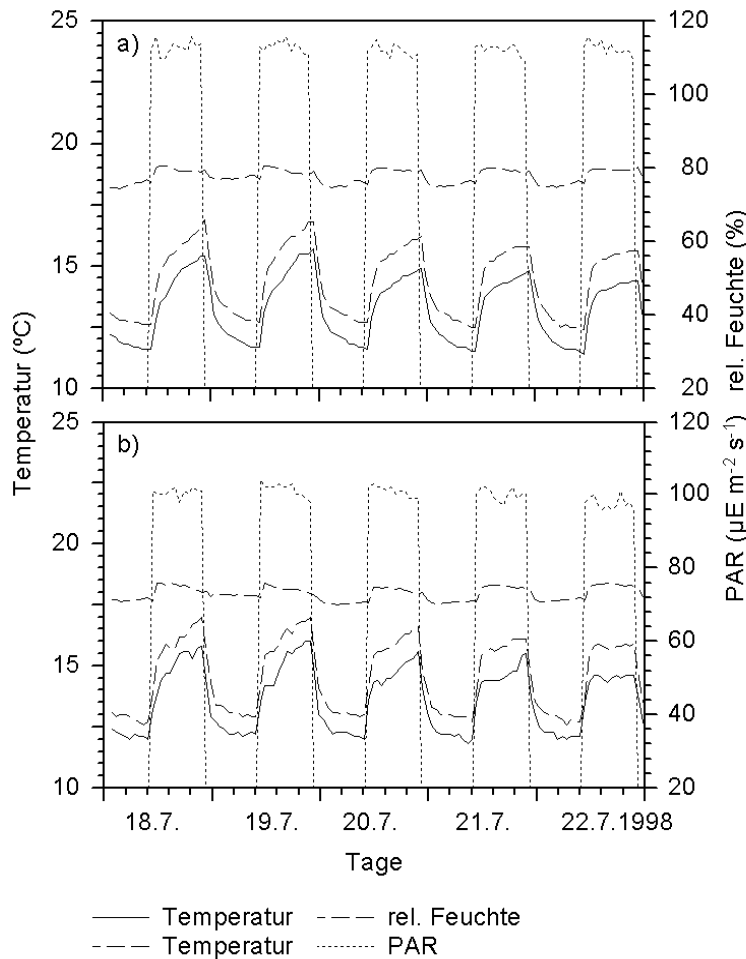


Abb. 3: Verlauf des  $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des atmosphärischen  $\text{CO}_2$  in den Wuchskammern. Die Messungen wurden jeweils kurz vor Ende der Belichtungsphase durchgeführt.

#### 4.1.1.2 Klima

Exemplarisch für die Wuchsbedingungen, unter denen die Buchen in allen Versuchsjahren angezogen wurden, ist in Abb. 4 der Verlauf der Temperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit und der Strahlung für die Tage vom 18.-22.7.1998 dargestellt.



**Abb. 4:** Exemplarische Darstellung der Temperatur, relativen Luftfeuchtigkeit und Strahlung (PAR) für die Tage vom 18.7.-22.7.1998 für die Wuchskammern mit ambienter CO<sub>2</sub>-Konzentration (a) und erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration (b).

Die Temperaturen in den Wuchskammern lagen mit 13 °C während der Dunkelphasen und bis auf 17 °C ansteigend während der Lichtphasen im Bereich der im Sommer im Göttinger Wald gemessenen Werte (SCHEU 1990), allerdings sind die Tagesschwankungen im Freiland deutlich größer (RAUBUCH 1992). Die Bodentemperaturen lagen in diesem Versuch im Bereich der Kammertemperaturen (Daten nicht gezeigt) und damit deutlich höher, als sie im Wald gefunden werden (GANSERT 1994). Die Luftfeuchtigkeit wurde relativ konstant auf 70 (Dunkelphase) bzw. 75 % (Lichtphase) gehalten. Die Lichtintensität lag mit 100-130 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> über den Werten, die im Unterholz von Wäldern gefunden werden (GANSERT 1994), ist aber typisch für offenere

Standorte (KRIEBITZSCH *et al.* 1999). Die Lichtsättigung der Photosynthese wird bei Buchen bei  $170\text{-}230 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  erreicht (STICKAN & ZHANG 1992).

#### 4.1.2 Messung der Wurzelraumrespiration

Die Menge des aus dem Wurzelraum freigesetzten Kohlenstoffs wurde in der Anfangsphase des ersten Versuchsjahres mit zwei verschiedenen Methoden gemessen. Wie in Kap. 3.3.2 beschrieben, wurde einerseits die Abluft der Mikrokosmen durch eine Laugenfalle geleitet und die Menge des aufgefangenen  $\text{CO}_2$  durch Rücktitration gemessen; andererseits wurde die für die wöchentliche Bestimmung der Isotopie des freigesetzten  $\text{CO}_2$  genommene Gasprobe auf ihren  $\text{CO}_2$ -Gehalt untersucht. Dieser Wert wurde auf eine Woche hochgerechnet.

##### 4.1.2.1 Tagesverlauf der Wurzelraumrespiration

Nach EL KOHEN & MOUSSEAU (1994) ist die Wurzelatmung am Ende der Dunkelphase am stabilsten, daher wurde dieser Zeitpunkt für die Probenahme gewählt. Damit die in der zweiten Hälfte der Dunkelperiode gemessenen  $\text{CO}_2$ -Flüsse auf einen Tag hochgerechnet werden können, wurde der Tagesgang der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung bestimmt.

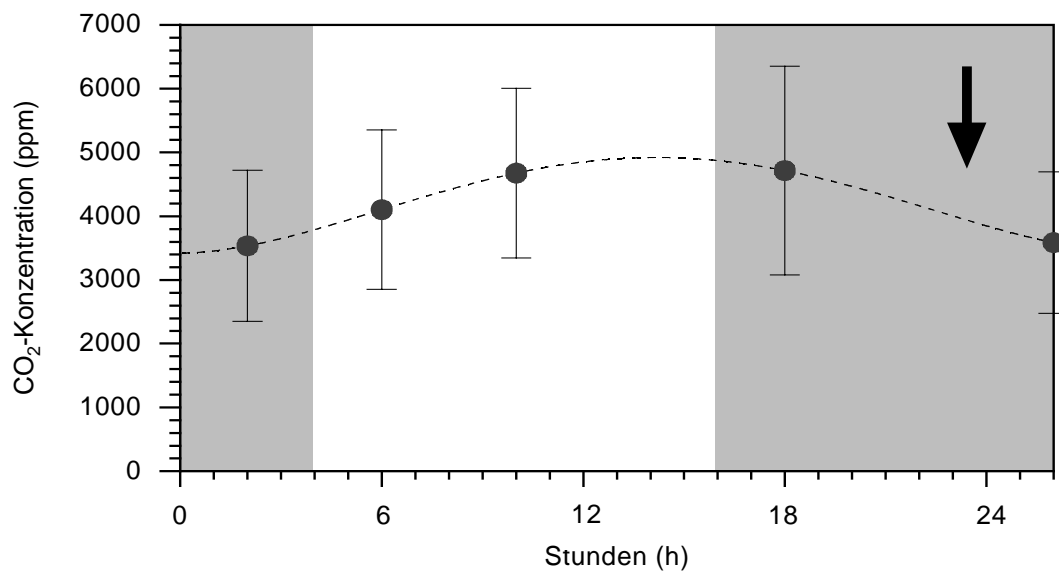


Abb. 5: Tagesverlauf der aus dem Wurzelraum freigesetzten  $\text{CO}_2$ -Menge. Mittelwerte und Standardabweichung aus 30 Mikrokosmen; die gestrichelte Line gibt den Polynomfit an. Der Pfeil zeigt die Tageszeit an, zu der die wöchentlichen Messungen durchgeführt wurden. Die hellen und dunklen Bereiche stellen die Licht- bzw. Dunkelphase dar.

In Abb. 5 ist exemplarisch ein Tagesgang der Wurzelraumrespiration angegeben, der am 24./25.6.1997 aufgenommen wurde. Es ist zu erkennen, daß die Wurzelraumrespiration während der Tagstunden zunimmt und daß die Heranziehung der Meßwerte in der zweiten Nachthälfte

zur Berechnung der CO<sub>2</sub>-Austräge zu einer Unterschätzung derselben führen würde. Um die Bestimmung zu korrigieren, wurde der Tagesgang mit einem Polynom gefittet (Gl. 8).

$$y = 0,0356 x^4 - 2,874 x^3 + 72,30 x^2 - 578,9 x + 4866 \quad \text{Gl. 8}$$

Vergleicht man das Integral dieser Funktion mit der linearen Integration einer Messung in der zweiten Nachthälfte, erhält man einen Faktor 1.17, um den man die Meßwerte erhöhen muß. Alle gemessenen Werte wurden entsprechend korrigiert.

Die Isotopenverhältnisse wurden ebenfalls im Tagesverlauf bestimmt. Ein Tagesgang der Isotopenverhältnisse (gemessen am 24./25.6.1997) ist in Tab. 4 angegeben. Anders als für die Gesamtmengen wurden hier keine Unterschiede im Tagesverlauf gefunden, so daß für den Deltawert keine Korrekturen notwendig waren.

Variante	Versuchszeit			
	2 h	6 h	10 h	18 h
350	-52,60 ‰	-52,86 ‰	-53,06 ‰	-52,76 ‰
700	-60,06 ‰	-59,46 ‰	-59,36 ‰	-59,56 ‰

Tab. 4: Verlauf der Deltawerte der Wurzelraumrespiration im Tagesgang. Die mittlere Standardabweichung in einem Mikrokosmos im Tagesverlauf war 0,40 ‰. Die Lichtphase begann bei Versuchszeit 4 h und dauerte 12 Stunden.

#### 4.1.2.2 Methodenvergleich zur Bestimmung der Wurzelraumrespiration

In den ersten sechs Wochen des Versuchsjahres 1997 wurde die CO<sub>2</sub>-C-Produktion im Wurzelraum sowohl über Laugenfallen titrimetrisch bestimmt (Kap. 3.3.2.2.1), als auch wöchentlich gaschromatographisch an Gasproben (Kap. 3.3.2.2.2). Die Ergebnisse sind in Tab. 5 dargestellt. Mittels ANOVA konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bestimmungsmethoden gefunden werden ( $p = 0,611$ ) (DYCKMANS *et al.* 2000b).

Variante	Methode	
	Laugenfalle	Gaschromatographie
	mg C	
350	160 (24)	162 (31)
700	179 (83)	146 (33)

Tab. 5: Menge an freigesetztem Kohlenstoff aus dem Wurzelraum während der ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb (Versuchsjahr 1997) bestimmt mittels Laugenfalle bzw. Gaschromatographie. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern). Die Ergebnisse der beiden Methoden sind nach ANOVA nicht verschieden ( $p = 0,611$ ).



In der Folgezeit wurde aufgrund dieser Ergebnisse auf die Bestimmung der Wurzelraumrespiration mittels Laugenfalle verzichtet.

## 4.2 Aufnahme und Translokation von C und N

### 4.2.1 Blattbeerntungen

#### 4.2.1.1 Kohlenstoffaufnahme während des Blattaustriebs

Der Blattaustrieb wurde in allen Varianten im Wesentlichen aus neuen Assimilaten gespeist. In Abb. 6 ist der Anteil des neu aufgenommenen C im Verhältnis zum Gesamt-C im Blatt (RSA C) während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb dargestellt. Die RSA war am geringsten für Buchen, die unter ambienter  $[\text{CO}_2]$  und guter Stickstoffversorgung wuchsen (Abb. 6a, geschlossene Symbole). Nach zwei Wochen lag die RSA in dieser Variante bei 38,9 % und stieg danach nur noch wenig auf 56,3 % nach zwölf Wochen an. Erhöhte  $[\text{CO}_2]$  bewirkte ab der dritten Woche eine signifikant höhere RSA im Vergleich zur ambienten  $[\text{CO}_2]$ ; bei 700 ppm  $\text{CO}_2$  lag die RSA nach zwölf Wochen bei 62,4 %.

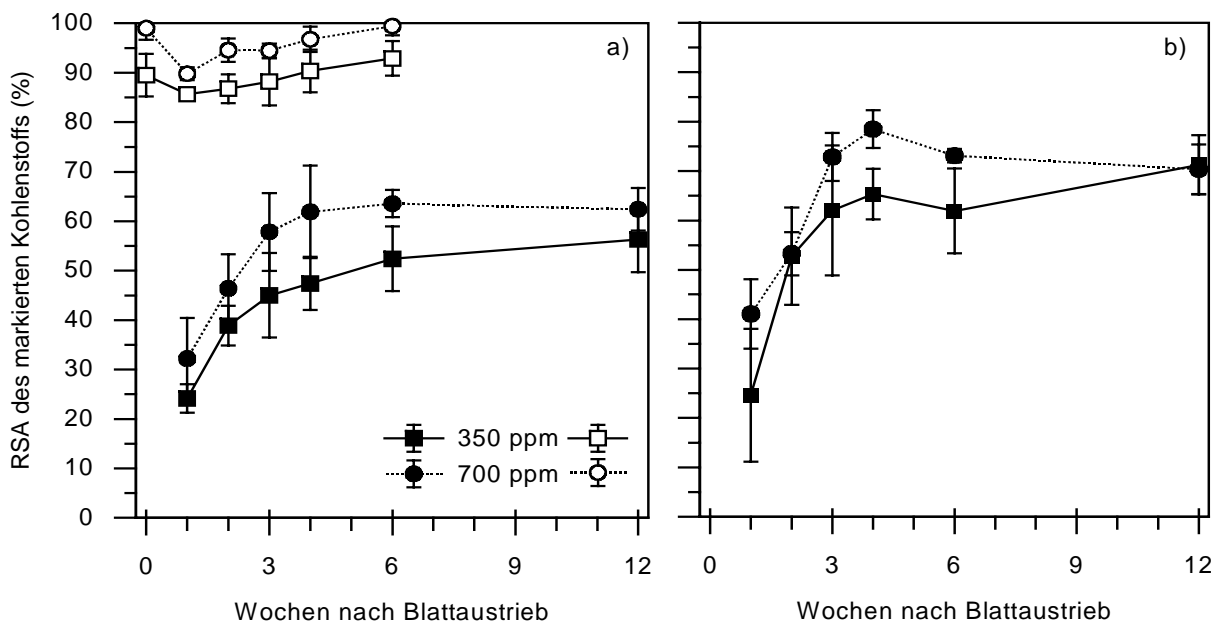


Abb. 6: Anteil des markierten Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den Knospen (0 Tage, nur 2.J.-Varianten) bzw. Blättern während des Blattaustriebs (a) in den +N- (geschlossene Symbole) und 2.J.-Varianten (offene Symbole) und (b) in den -N-Varianten (geschlossene Symbole). Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 5$ ). Variantenbeschreibung siehe Tab. 3.

Auch in der -N-Variante (Abb. 6b) war in den ersten drei Wochen nach Blattaustrieb ein steiler Anstieg der RSA zu beobachten, während sie sich danach kaum noch veränderte.

Eine Woche nach Blattaustrieb war unter ambierter  $\text{CO}_2$ -Konzentration kein Unterschied zwischen der +N- und der -N-Variante festzustellen, in den folgenden Wochen war die RSA dagegen in der -N-Variante gegenüber der +N-Variante signifikant erhöht. Sie lag nach zwölf Wochen bei 71,2 %. Unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  war ein ähnlicher N-Effekt zu beobachten wie unter ambierter  $[\text{CO}_2]$ , allerdings konnten signifikante Unterschiede zwischen den N-Varianten erst ab der dritten Woche beobachtet werden.

Der  $\text{CO}_2$ -Effekt war in der -N-Variante nur wenig ausgeprägt und nach 12 Wochen nicht mehr feststellbar (Abb. 6b).

Die Knospen der 2.J.-Varianten wurden im Vorjahr zu 89,5 % (ambiente  $[\text{CO}_2]$ ) bzw. 99,0 % (erhöhte  $[\text{CO}_2]$ ) aus neuen (markierten) Assimilaten gebildet (Abb. 6a, offene Symbole). Während der ersten Woche des Blattaustriebs wurden allerdings ältere (unmarkierte) Assimilate in das Blatt transportiert, und die RSA sank auf 85,7 bzw. 89,8 % für 350 und 700 ppm  $\text{CO}_2$ . Der Anteil der alten (unmarkierten) Assimilate ging aber im weiteren Verlauf zurück, und die RSA lag sechs Wochen nach Blattaustrieb bei 92,9 und 99,4 % für die beiden  $\text{CO}_2$ -Varianten. Die RSA war sowohl in den Knospen als auch in allen Blattproben unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant erhöht.

Die C-Konzentrationen im Blatt zeigten im Verlauf des Blattaustriebs keine Tendenz und bewegten sich um ca. 46 %, die Werte sind in Anhang 2 dargestellt.

#### 4.2.1.2 Stickstoffaufnahme während des Blattaustriebs

Der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-N (RSA N) ist in Abb. 7 dargestellt. Die RSA N war während des Blattaustriebs geringer als die des Kohlenstoffs. Bei der +N-Variante stieg der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs kontinuierlich auf 7 % an und blieb im weiteren Verlauf konstant (Abb. 7a, geschlossene Symbole). In dieser Variante war zu keinem Zeitpunkt ein signifikanter Unterschied zwischen der  $\text{CO}_2$ -Varianten festzustellen.

Bei der -N-Variante (Abb. 7a, offene Symbole) war der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs in den ersten beiden Wochen nach Blattaustrieb vergleichbar mit dem der +N-Variante, ab der dritten Woche aber stieg die Einlagerung von neuem N stark an und lag nach sechs Wochen bei 23 %. Während bis zu diesem Zeitpunkt keine Unterschiede zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten gefunden wurden, lag die RSA nach 12 Wochen unter 350 ppm  $\text{CO}_2$  mit 38,0 % signifikant höher als in der 700 ppm-Variante mit einer RSA von 24,8 %. Dieser Unterschied wurde im weiteren Saisonverlauf wieder nivelliert.

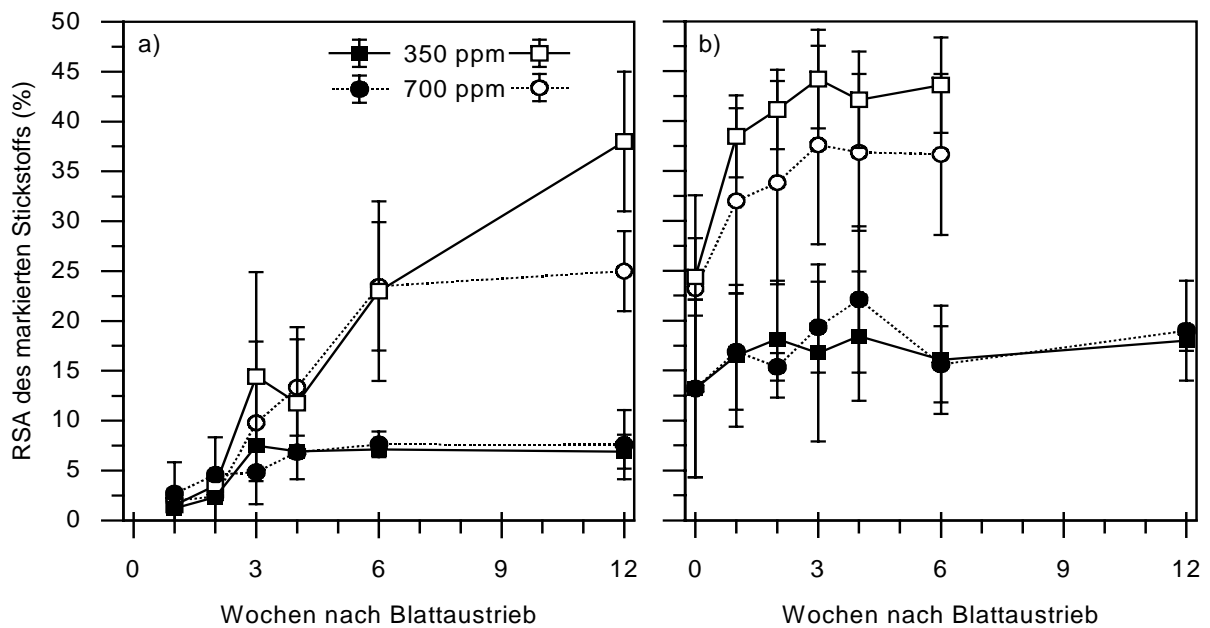


Abb. 7: Anteil des markierten Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA) in den Knospen (0 Tage, nur 2.J.- und cycN-Varianten) bzw. Blättern während des Blattaustriebs (a) in den +N- (geschlossene Symbole) und -N-Varianten (offene Symbole) und (b) in den cycN- (geschlossene Symbole) und 2.J-Varianten (offene Symbole). Mittelwerte und Standardabweichung (n = 5).

Der Anteil des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs am Blattaustrieb ist in Abb. 7b (cycN, geschlossene Symbole) dargestellt. In der Knospe (d. h. vor dem Blattaustrieb) lag der Anteil des markierten Stickstoffs bei 13,2 %. Während des Blattaustriebs lag der Anteil des markierten N bei ungefähr 16 %, wobei weder ein Einfluß der atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration festgestellt werden konnte, noch eine Veränderung im Verlauf des Blattwachstums.

In der 2.J.-Variante lag die RSA des markierten Stickstoffs in den Knospen bei 24,4 und 23,2 % für die 350 bzw. die 700 ppm-Variante (Abb. 7b, offene Symbole). Auch im zweiten Jahr Wachstum unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  wurden keine signifikanten Unterschiede für den Anteil des markierten Stickstoffs am Blattaustrieb gefunden. Die RSA stieg in den ersten drei Wochen auf 44,2 und 37,6 % für die 350 und die 700 ppm-Variante; danach blieben die Werte bis zur abschließenden Messung nach sechs Wochen konstant.

Der Verlauf der N-Konzentration im Blatt war im wesentlichen für alle Varianten gleich. Die Stickstoffkonzentrationen im Blatt waren am höchsten in der ersten Woche nach Blattaustrieb und lagen deutlich höher als in den Knospen, aus denen die Blätter gebildet werden (Tab. 6). Danach sanken die N-Konzentrationen wieder stark ab, um sich später wieder etwas zu erholen. In der +N-Variante gibt es keine signifikanten Unterschiede zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten, in der -N-Variante und der 2.J.-Variante sind die N-Konzentrationen unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant

erniedrigt. In der -N-Variante liegen die N-Konzentrationen durchweg unter denen der +N-Variante, außerdem ist nach dem anfänglichen Abfall der N-Konzentrationen ein Wiederanstieg bis zur zwölften Woche zu beobachten, während in der +N-Variante die N-Konzentrationen nach zwölf Wochen geringer sind als nach sechs Wochen.

Wochen	0	1	2	3	4	6	12
Variante	N-Konzentration (%)						
<b>350;+N</b>	<b>1,12</b>	<b>3,01</b>	<b>2,58</b>	<b>2,43</b>	<b>2,31</b>	<b>2,72</b>	<b>1,94</b>
	(0,15)	(0,45)	(0,35)	(0,30)	(0,33)	(0,14)	(0,25)
<b>700;+N</b>		<b>2,42</b>	<b>2,26</b>	<b>2,09</b>	<b>2,09</b>	<b>2,00</b>	<b>1,91</b>
		(0,65)	(0,44)	(0,45)	(0,28)	(0,13)	(0,36)
<b>350;-N</b>	<b>1,23</b>	<b>2,25</b>	<b>1,75</b>	<b>1,84</b>	<b>1,76</b>	<b>1,85</b>	<b>2,22</b>
	(0,35)	(0,20)	(0,05)	(0,27)	(0,17)	(0,21)	(0,25)
<b>700;-N</b>		<b>1,91</b>	<b>1,37</b>	<b>1,43</b>	<b>1,47</b>	<b>1,75</b>	<b>1,88</b>
		(0,23)	(0,06)	(0,23)	(0,17)	(0,15)	(0,34)
<b>350;2J</b>	<b>2,04</b>	<b>4,00</b>	<b>3,05</b>	<b>2,49</b>	<b>2,41</b>	<b>2,83</b>	-
	(0,66)	(0,40)	(0,32)	(0,26)	(0,24)	(0,14)	-
<b>700;2J</b>	<b>1,92</b>	<b>3,66</b>	<b>2,56</b>	<b>2,15</b>	<b>1,99</b>	<b>2,26</b>	-
	(0,61)	(0,30)	(0,20)	(0,12)	(0,18)	(0,21)	-

Tab. 6: N-Konzentrationen in den Knospen (0 Wochen) bzw. in den Blättern während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb für die verschiedenen Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern, n = 5).

#### 4.2.1.3 Stickstoffverlagerung während des Blattfalls

An den Bäumen der 2.J.-Variante wurden im Vorbehandlungsjahr 24 Wochen nach Blattaustrieb Blattproben genommen und die N-Konzentration und die RSA des neuen N bestimmt. Nach dem Blattfall wurde ein Teil der Streu jeden Baumes ebenfalls beprobt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Tab. 7 dargestellt.

Für keinen der Meßwerte wurde ein Einfluß der CO<sub>2</sub>-Konzentration beobachtet.

Variante	N-Konzentration (%)			RSA N (%)		
	24 Wochen	Blattstreu	p	24 Wochen	Blattstreu	p
<b>350 ppm</b>	1,96	1,82	0,22	7,70	6,57	0,01
	(0,28)	(0,34)		(3,60)	(3,07)	
<b>700 ppm</b>	1,89	1,78	0,26	6,50	4,53	0,01
	(0,19)	(0,33)		(2,15)	(1,79)	

Tab. 7: N-Konzentration und RSA des neuen N in den Blätter der 2.J.-Variante 24 Wochen nach Blattaustrieb (im Vorbehandlungsjahr 1999) und in der Blattstreu. Mittelwerte und Standardabweichung (n = 7) sowie p-Level (t-Test für gepaarte Proben).

Die N-Konzentration unterschied sich zwischen den Probenahmeterminen nicht signifikant (für das gesamte Probenkollektiv, d. h. über beide CO<sub>2</sub>-Varianten, wurde ein p-Level von 0,080 erreicht). Dagegen war die RSA in beiden CO<sub>2</sub>-Varianten in der Blattstreu signifikant geringer als

in den Blättern 24 Wochen nach Blattaustrieb. Die Abnahme der RSA war in der 700 ppm-Variante tendenziell größer als in der 350 ppm-Variante (Rückgang der RSA auf 85 % des Ausgangswertes bei 350 ppm bzw. auf 70 % bei 700 ppm,  $p = 0,063$ ).

## 4.2.2 Wurzelraumrespiration

### 4.2.2.1 Mengen der Wurzelraumrespiration

In Mikrokosmen, in die kein Baum gepflanzt wurde, wurde die C-Freisetzung aus dem Substrat bzw. der durch Undichtigkeiten des Systems eingetragene Kohlenstoff bestimmt. Die C-Freisetzung aus den Kosmen betrug im Schnitt über die Saison  $0,6 \pm 0,2$  mg C/d. Die Konzentrationen waren so gering, daß die Deltawerte nicht sicher bestimmt werden konnten. Die Auswirkung der Systemundichtigkeit wird mit dieser Messung wahrscheinlich überschätzt, da der Konzentrationsgradient in den Systemen, in denen Wurzelraumrespiration stattfindet, nicht auftritt (bzw. in die entgegengesetzte Richtung wirkt) und damit eher mit  $\text{CO}_2$ -Verlust zur rechnen ist, als mit  $\text{CO}_2$ -Einträgen aus der Atmosphäre. Insbesondere die Deltawerte sollten als durch die Undichtigkeit nicht wesentlich beeinträchtigt sein. Die Einträge wurden daher bei den Mengen- und RSA-Berechnungen vernachlässigt.

Die Wurzelraumrespiration lag vor Blattaustrieb in allen Varianten bei ca. 5 mg C/d und stieg nach Blattaustrieb rasch an (Abb. 8). Für alle Varianten wurde ein prinzipiell gleicher Verlauf gefunden, mit einer maximalen Wurzelraumrespiration während der 10.-15. Woche nach Blattaustrieb. Die Maximalwerte lagen zwischen 27 mg C/d für die 700;+N-Variante und 13 mg C/d für die 350;-N-Variante. Im weiteren Saisonverlauf fiel der Wert wieder ab, nach dem Blattfall (ab Woche 30, Abb. 8a) wurde wieder der Basiswert von ca. 5 mg C/d gefunden.

In der -N-Variante (Abb. 8b) war der Anstieg der Wurzelraumrespiration früher zu beobachten als in der +N-Variante, allerdings wurde in dieser Variante auch ein früherer und stärkerer Rückgang der Wurzelraumrespiration gefunden. In beiden N-Varianten wurde unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  eine erhöhte Wurzelraumrespiration gefunden, dieser Effekt war in der -N-Variante besonders ausgeprägt. Während die Werte für die 700;-N-Variante vergleichbar war mit denen der beiden +N-Varianten, lagen die Werte der 350;-N-Variante deutlich darunter. Unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  war außerdem der Rückgang der Wurzelraumrespiration zum Saisonende später zu verzeichnen als unter ambienter  $[\text{CO}_2]$ .

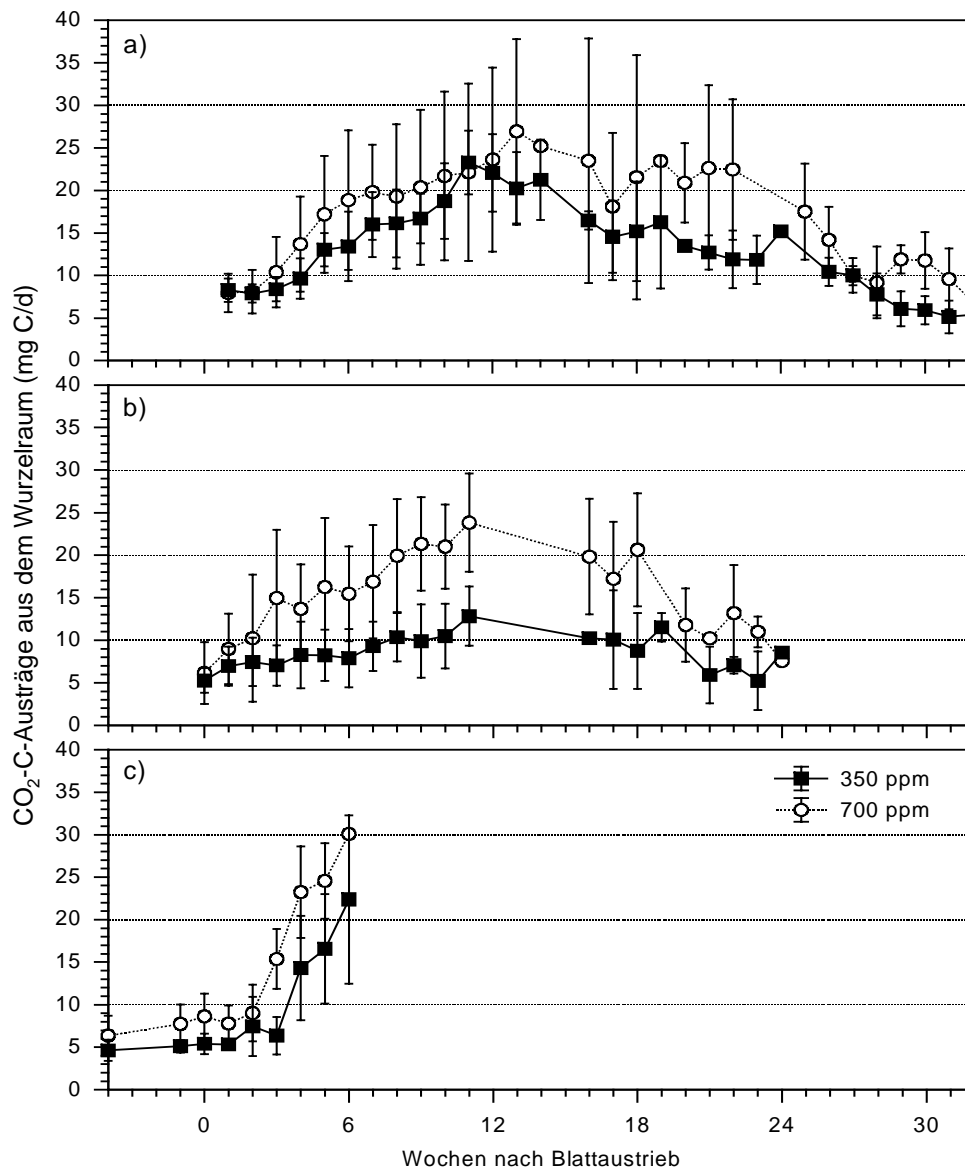


Abb. 8: Zeitverlauf der Menge der Wurzelraumrespiration für die Varianten +N (a), -N (b) und 2.J (c). Mittelwerte und Standardabweichung (n = 5).

Die Wurzelraumrespiration der Buchen in der 2.J-Variante lag vor Blattaustrieb ebenfalls bei ca. 5 mg C/d, allerdings war ein rascherer und steilerer Anstieg der CO<sub>2</sub>-C-Austräge zu beobachten als in den anderen Varianten (Abb. 8c). Nach sechs Wochen lag die Wurzelraumrespiration bei 22 bzw. 33 mg C/d für die 350 und 700 ppm-Varianten.

#### 4.2.2.2 RSA der Wurzelraumrespiration

Mit dem Beginn der verstärkten Wurzelraumrespiration nahm auch der Anteil der neuen Assimilate an der Wurzelraumrespiration rasch zu (Abb. 9a,b). Nach 6 Wochen wurde die Wurzelraumrespiration zu über 60 % aus neuen Assimilaten gespeist. Etwa zehn Wochen nach Blatt-

austrieb hatte die RSA in allen Varianten ihr Maximum erreicht, und über 85 % des freigesetzten Kohlenstoffs stammten aus neuen Assimilaten.

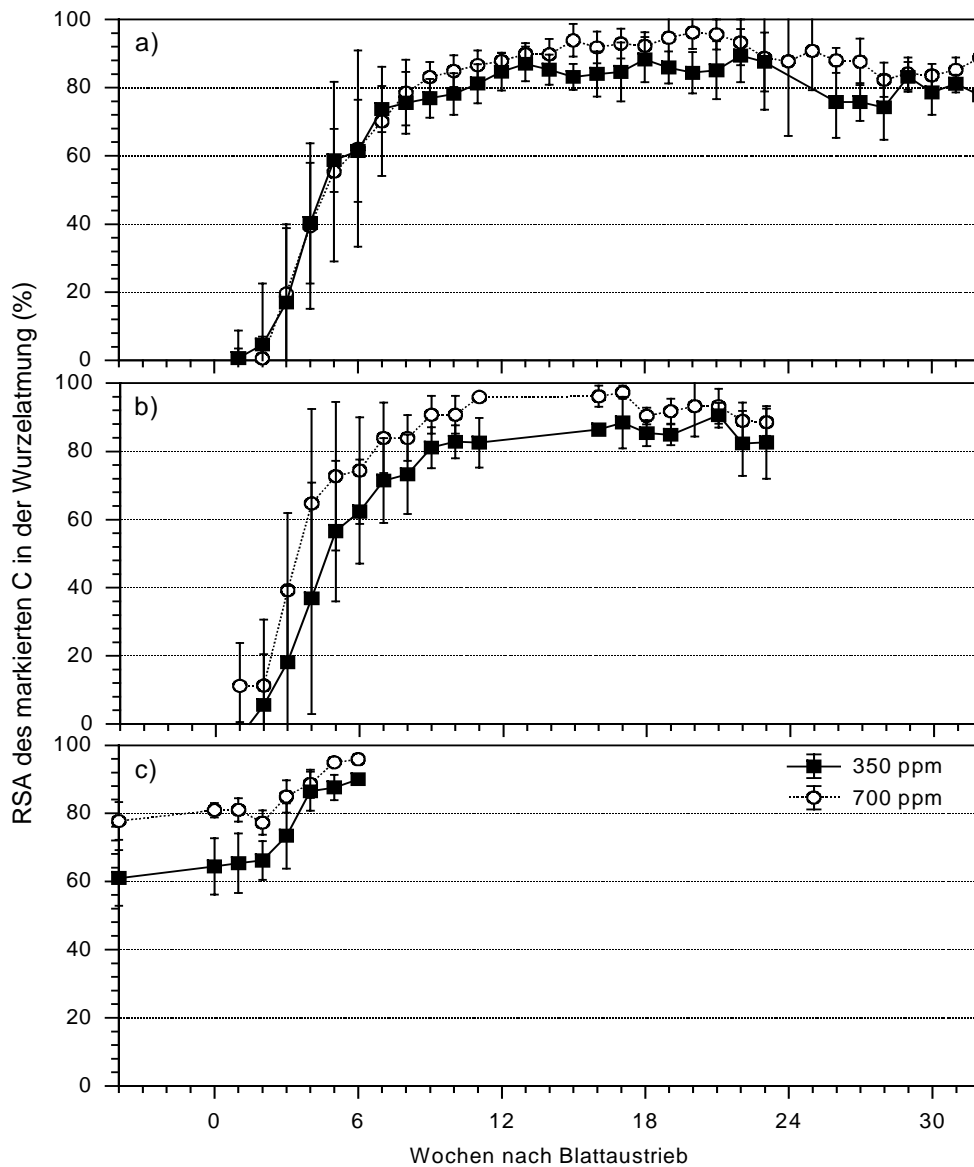


Abb. 9: Zeitverlauf der RSA des markierten Kohlenstoffs der Wurzelraumrespiration für die Varianten +N (a), -N (b) und 2.J (c). Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Während die RSA in der 350;-N-Variante ähnlich verlief wie in den beiden +N-Varianten, war die RSA in der 700;-N-Variante leicht erhöht, dies korrespondiert mit der größeren Gesamtrespiration in dieser Variante im Vergleich zur 350;-N-Variante. Zum Saisonende nahm die RSA in allen Varianten wieder leicht ab.

In der 2.J-Variante war die RSA vier Wochen vor Blattaustrieb im Vergleich zum Ende der Vorsaison (78 bzw. 89 % für 350 und 700 ppm [CO<sub>2</sub>], Abb. 9a) leicht erniedrigt und liegt bei 61 bzw. 78 % für die beiden CO<sub>2</sub>-Varianten (Abb. 9c). Wie in den vorher beschriebenen Varianten

nimmt die RSA nach Blattaustrieb deutlich zu und liegt nach sechs Wochen bei 90 bzw. 96 % für die beiden CO<sub>2</sub>-Varianten (Abb. 9c). Auch in der 2.J-Variante ist die Erhöhung der RSA unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] zu beobachten. Der Unterschied zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten war vor dem Blattaustrieb besonders groß und nahm bis zum Versuchsende nach sechs Wochen ab, bleibt aber signifikant.

#### 4.2.2.3 Wurzelraumrespiration im Verhältnis zur Feinwurzelmasse

In Abb. 10 ist die Wurzelrespiration bezogen auf die Feinwurzeltrockenmasse und bezogen auf die Menge neu aufgenommenen Kohlenstoffs in den Feinwurzeln dargestellt. Dabei wurde jeweils die bis zum Beerntungstermin gefundene Wurzelraumrespiration mit der am Ende des jeweiligen Versuchszeitraumes gefundenen Feinwurzelmasse verrechnet.

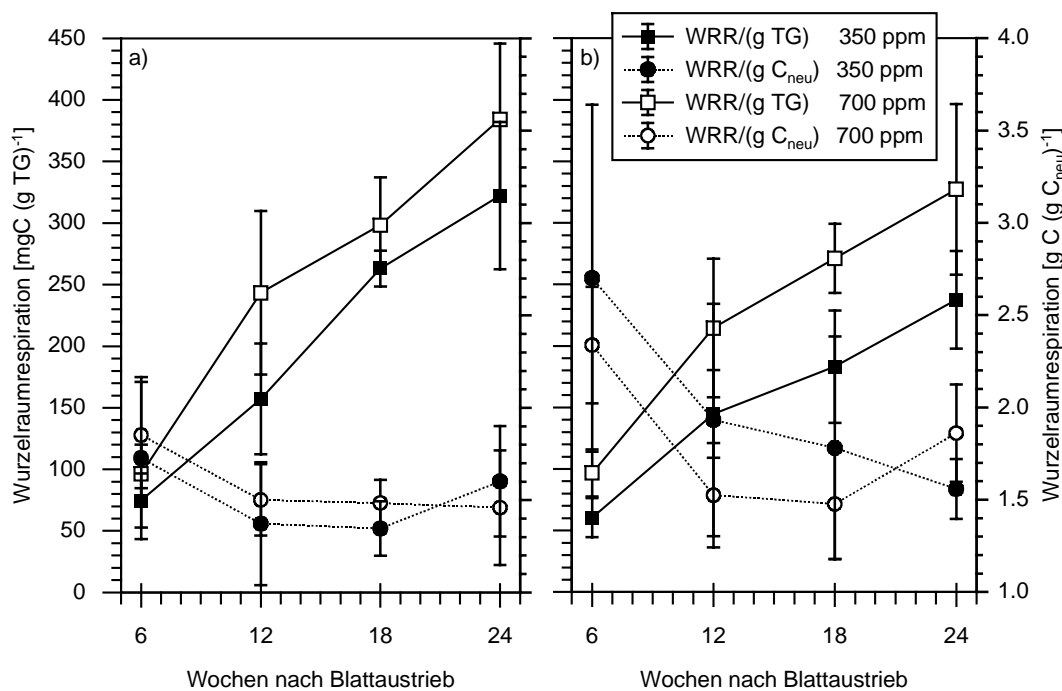


Abb. 10: Wurzelraumrespiration dargestellt pro Gramm Feinwurzeltrockenmasse (linke Skala) und pro Gramm neu aufgenommenen Kohlenstoffs in den Feinwurzeln (rechte Skala) (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Die Wurzelraumrespiration im Verhältnis zur Feinwurzeltrockenmasse ist unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] signifikant erhöht, in den -N-Varianten aber jeweils geringer als in den +N-Varianten.

Bezogen auf die Menge neuen Kohlenstoffs ist die Wurzelraumrespiration durch die atmosphärische [CO<sub>2</sub>] nicht beeinflusst, die Vorjahres-N-Ernährung bewirkt dagegen eine Erhöhung dieses Wertes.



### 4.2.3 Ganzpflanzenbeerntungen

Im Unterschied zu den übrigen Versuchsjahren wurden die Pflanzen des Versuchsjahres 1997 keiner Vorbehandlung unterzogen sondern direkt vor Versuchsbeginn bei der Baumschule erworben (Kap. 3.2.1). Die Buchen waren daher bei Versuchsbeginn 3 Jahre alt, während die Pflanzen der übrigen Versuchsjahre bei Versuchsbeginn 4 Jahre alt waren. Aus diesem Altersunterschied dürften einige Unterschiede vor allem in der Aufnahme, aber auch in der Translokation von C und N resultieren.

Hinzu kommt, daß im ersten Versuchjahr eine Beeinträchtigung der Versuchsergebnisse durch Blattlausbefall gegeben war. Der Befall durch die Blattläuse wirkte sich vor allem auf die Ergebnisse aus den Beerntungen nach der sechsten Woche aus. Durch den Entzug von Glucose durch die Blattläuse wird vor allem der Kohlenstoffhaushalt der Pflanzen beeinträchtigt, während der N-Haushalt weniger stark beeinflusst wird (STADLER & MÜLLER 2000). Im Folgenden wurde aus diesem Grunde darauf verzichtet, die Daten für diesen Versuch in die Auswertung einzubeziehen, soweit die Daten in den übrigen Versuchsjahren noch einmal erhoben wurden (d. h. für die Trockenmassen, die C-Bilanz und die gesamt N-Mengen und -Konzentrationen der +N-Variante wurden die Daten des Versuchsjahres 1999 verwendet). Dies gilt für die gesamte C-Bilanz und für die Gesamtmengen und -konzentrationen des Stickstoff. Lediglich die RSA und das Partitioning des aktuell aufgenommenen Stickstoffs wurde nicht noch einmal gemessen; daher wurden dafür die Daten des Versuchsjahres 1997 verwendet. Dies sollte bei dem Vergleich der Daten der Versuchsjahre 1997 (RSA und Partitioning des neu aufgenommenen N der +N-Varianten) und 1998 (-N-Variante) berücksichtigt werden.

#### 4.2.3.1 Trockengewichte

Unter der Annahme normalverteilter Werte innerhalb der Stichproben ( $n = 5$ ) wurden die Einflüsse der Wachstumsdauer, der Vorjahres-N-Ernährung und der atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die Trockengewichte der Gesamtpflanzen mit Hilfe einer 3-faktoriellen Varianzanalyse (ANOVA, STATISTICA/w) untersucht (Kap. 3.4.2). Die Wachstumsdauer und die N-Ernährung hatten einen signifikanten Einfluß auf die Trockengewichte. Die  $\text{CO}_2$ -Konzentration wirkte nur als Trend auf die Ergebnisse. Die größte Varianzaufklärung wurde durch die N-Ernährung geliefert (53 %). Es wurden keine Interaktionen zwischen den Faktoren gefunden. In Anhang 7 sind die Ergebnisse der 3-faktoriellen Varianzanalysen für die einzelnen Kompartimente dargestellt.

Faktor	d <sup>†</sup>	Quadratsumme <sup>‡</sup>	F-Wert	p <sup>*</sup>
Wachstumsdauer (W)	3	21,8%	8,24	***
N-Ernährung (N)	1	53,4%	20,17	***
CO <sub>2</sub> -Konzentration (CO <sub>2</sub> )	1	7,8%	2,95	°
W x N	3	2,1%	0,81	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	5,2%	1,95	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	5,7%	2,14	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,4%	0,52	n.s.
Fehler	60	2,6%		

†: Freiheitsgrade

‡: mittlere Quadratsumme der erklärten Varianz in % der Gesamtvarianz

°: n.s. = nicht signifikant; °: p < 0,1; \*: p < 0,05; \*\*: p < 0,01; \*\*\*: p < 0,005

Tab. 8: Varianzanalyse des Trockengewichts der Bäume für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

In Abb. 11 sind die Trockengewichte der Buchen vor Blattaustrieb (0 Wochen) und während der Vegetationsperiode dargestellt.

Vor Blattaustrieb war zwischen den Pflanzen der +N-Variante, die im Vorjahr ausreichend mit Stickstoff versorgt worden waren, und denen der -N-Variante, die keine Stickstoffdüngung erhielten, kein signifikanter Unterschied festzustellen (Tab. 8). Dagegen war ab dem ersten Beerntungstermin des Versuchsjahres (sechs Wochen nach Blattaustrieb) ein signifikanter Unterschied zwischen den N-Varianten zu beobachten. Zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten war kein signifikanter Unterschied festzustellen. Die Pflanzengewichte lagen vor Blattaustrieb bei 18 g und stiegen auf 28 g für die +N-Variante bzw. 25 g für die -N-Variante an.

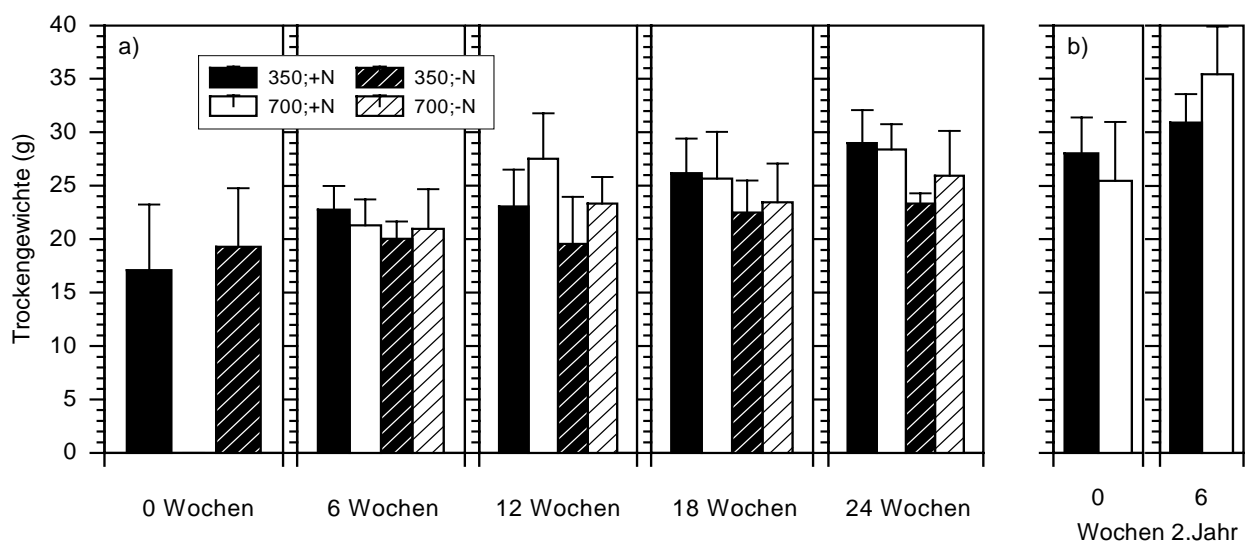


Abb. 11: Darstellung der Trockengewichte der Buchen (a) in den N- und CO<sub>2</sub>-Varianten und (b) in den 2.J.-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung (n = 5, außer 0 Wochen 2.J. n = 3)

Die Trockengewichte der 2.J.-Variante (Abb. 11b) lagen vor dem Blattaustrieb mit 27 g deutlich höher als die der Pflanzen, die im Freiland vorbehandelt wurden. Dies mag mit dem günsti-

geren, d. h. wärmeren Klima in den Wuchskammern zusammenhängen. Sechs Wochen nach Blattaustrieb lagen die Trockengewichte bei 31 g (350 ppm) bzw. 35 g (700 ppm), dabei zeigten die Pflanzen unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  einen Trend zu höheren Biomassen.

Die Werte der Trockenmassen in den einzelnen Kompartimenten für alle Varianten sind in Anhang 1 dargestellt.

#### 4.2.3.2 Kohlenstoff

##### 4.2.3.2.1 RSA des neu aufgenommenen Kohlenstoffs

#### *Gesamtpflanzen*

Unter der Annahme normalverteilter Werte innerhalb der Stichproben ( $n = 5$ ) wurden die Einflüsse der Wachstumsdauer, der Vorjahres-N-Ernährung und der atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die RSA des neu assimilierten Kohlenstoffs in der Gesamtpflanze (inkl. Wurzelraumrespiration) mit Hilfe einer 3-faktoriellen Varianzanalyse (ANOVA, STATISTICA/w) untersucht (Kap. 3.4.2).

Faktor	d <sup>†</sup>	Quadratsumme‡	F-Wert	p'
Wachstumsdauer (W)	3	55,1 %	78,0	***
N-Ernährung (N)	1	21,4 %	30,41	***
$\text{CO}_2$ -Konzentration ( $\text{CO}_2$ )	1	20,5 %	29,1	***
W x N	3	0,3 %	0,5	n.s.
W x $\text{CO}_2$	3	0,4 %	0,6	n.s.
N x $\text{CO}_2$	1	0,1 %	0,1	n.s.
W x N x $\text{CO}_2$	3	1,4 %	2,1	n.s.
Fehler	60	0,7 %		

†: Freiheitsgrade

‡: mittlere Quadratsumme der erklärten Varianz in % der Gesamtvarianz

': n.s. = nicht signifikant; °:  $p < 0,1$ ; \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,005$

**Tab. 9: Varianzanalyse der RSA des neu aufgenommenen Kohlenstoffs für die N- und  $\text{CO}_2$ -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.**

Alle drei Faktoren hatten einen signifikanten Einfluß auf die RSA C. Die größte Varianzaufklärung wurde durch die Wachstumsdauer geliefert (55 %); sowohl die N-Ernährung als auch die atmosphärische  $\text{CO}_2$ -Konzentration konnten jeweils 21 % der Varianz erklären (Tab. 9). Es wurden keine Interaktionen zwischen den Faktoren gefunden. In Anhang 8 sind die Ergebnisse der 3-faktoriellen Varianzanalysen für die einzelnen Kompartimente dargestellt, die Ergebnisse der statistischen Analyse werden bei der Darstellung der Ergebnisse weiter unten genannt.

Der Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-C (RSA) war unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  in beiden N-Varianten zu allen Probenahmeterminen erhöht (Abb. 12). In den –N-

Varianten wurde eine signifikante Abnahme der RSA im Vergleich zu den +N-Varianten für beide CO<sub>2</sub>-Konzentrationen und alle Termine gefunden. Die geringste RSA wurde in der 350;-N-Variante gefunden, sie lag nach sechs Wochen bei 8,3 % und stieg auf 33,5 % nach 24 Wochen an. Der höchste Wert für die RSA wurde zu allen Terminen in der 700;+N-Variante gefunden, hier stieg die RSA von 17,9 % nach sechs auf 45,6 % nach 24 Wochen an.

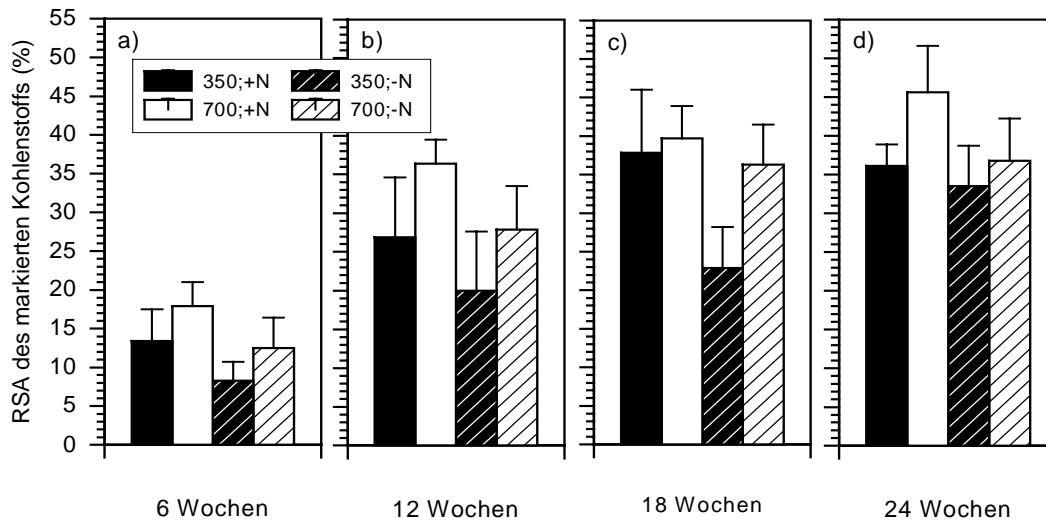


Abb. 12: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff für die gesamte Pflanze inklusive Wurzelraumrespiration für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 5).

### 6 Wochen

In Abb. 13 ist die RSA in den verschiedenen Kompartimenten für die CO<sub>2</sub>- und N-Varianten sechs Wochen nach Blattaustrieb dargestellt. Die RSA war vor allem in den Blättern hoch (52,4 % für die 350;+N-Variante, Abb. 13a), aber auch die Wurzelraumrespiration wurde schon zu diesem Termin zu bis zu 58,1 % (700;-N-Variante, Abb. 13b) aus neuen Assimilaten bestritten. In den übrigen Kompartimenten war die RSA geringer (<12 %), da hier die Aufnahme durch die bereits vorhandene Biomasse verdünnt wurde.

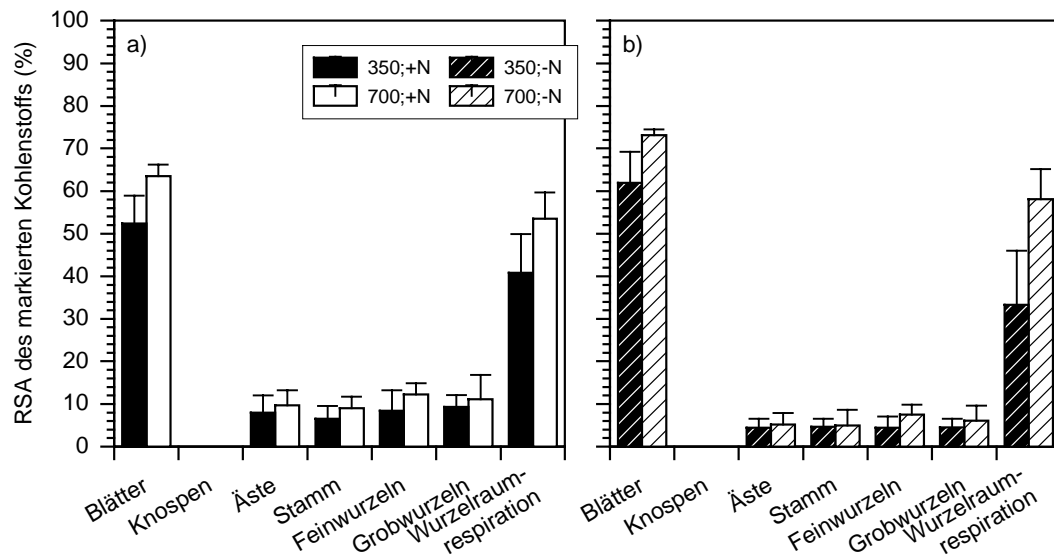


Abb. 13: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) sechs Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 5$ ).

Im Blatt und in den unterirdischen Kompartimenten (FW, GW, WRR) bewirkte eine erhöhte atmosphärische  $\text{CO}_2$ -Konzentration eine Erhöhung der RSA, während Äste und Stamm nicht beeinflusst waren. Im Blatt war die RSA in den -N-Varianten jeweils größer als in den +N-Varianten, dagegen wurde in Ästen, Feinwurzeln und Grobwurzeln eine niedrigere RSA in den -N-Varianten beobachtet. Die RSA der Wurzelraumrespiration und des Stamms waren unbeeinflusst von der N-Behandlung.

### 12 Wochen

Zwölf Wochen nach Blattaustrieb war die RSA vor allem in den Feinwurzeln gegenüber der Beerntung nach sechs Wochen deutlich erhöht. Sie lag bei 17,8 % in der 350;-N-Variante bzw. bei 36,5 % in der 700;+N-Variante (Abb. 14). Auch in den Grobwurzeln war die RSA deutlich erhöht, während der Anstieg in Ästen und Stamm geringer war. Die RSA in den Blättern war gegenüber der Beerntung nach sechs Wochen nur wenig gestiegen, in den Knospen als neu gebildetem Kompartiment wurde in allen Varianten eine RSA von über 70 % gefunden.

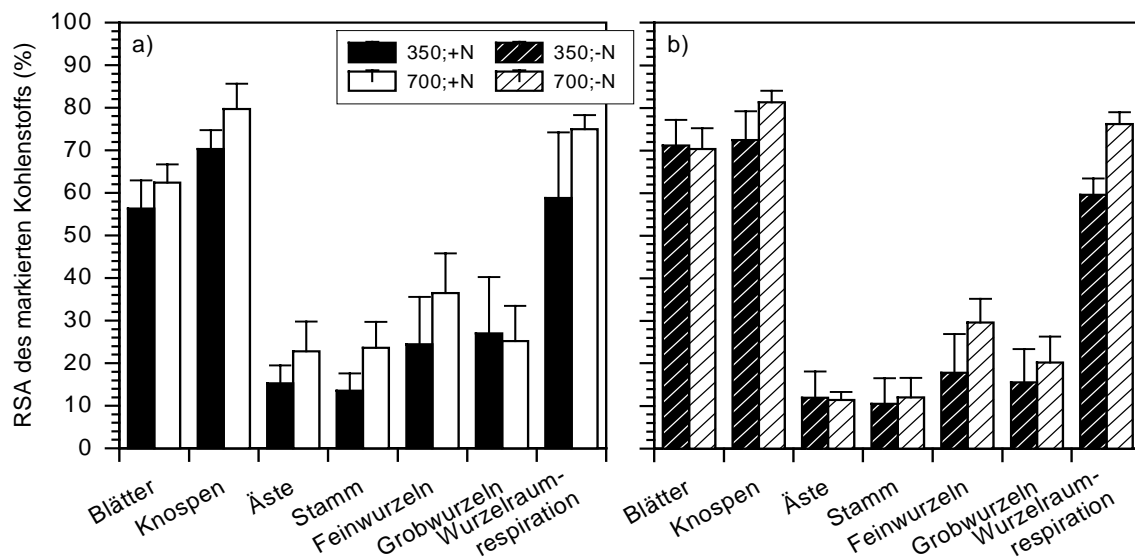


Abb. 14: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) zwölf Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 5).

Die Effekte der N- und CO<sub>2</sub>-Behandlung waren im Wesentlichen dieselben wie nach sechs Wochen, d. h. es wurden eine erhöhte RSA in den unterirdischen Kompartimenten und der Wurzelraumrespiration unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] und keine CO<sub>2</sub>-Effekte in Knospen, Ästen und Stamm gefunden. In den -N-Varianten war eine Verringerung der RSA im Vergleich zu den +N-Varianten nach 12 Wochen in den Ästen, dem Stamm und den Wurzeln zu beobachten. In den Blättern war die RSA in der -N-Variante weiterhin erhöht im Vergleich zur +N-Variante. Kein Effekt der N-Ernährung wurde auf die RSA in den Knospen gefunden.

### 18 Wochen

Der Anteil des neuen Kohlenstoffs stagnierte in der 12.-18. Woche in den Kompartimenten Blätter, Äste, Stamm sowohl in den -N-Varianten als auch in der 700;+N-Variante, erhöhte sich aber in der 350;+N-Variante deutlich (Abb. 15). In den unterirdischen Kompartimenten stieg die RSA in allen Varianten an. Vor allem die Wurzelraumrespiration wurde überwiegend aus neuen

Assimilaten bestritten, die RSA lag hier zwischen 68,2 und 82,2 %. Im Gegensatz zu den Beerntungen nach sechs und zwölf Wochen war nach 18 Wochen kein signifikanter Unterschied zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten für die RSA der Wurzelraumrespiration festzustellen. Demgegenüber war der CO<sub>2</sub>-Effekt (erhöhte RSA unter erhöhter [CO<sub>2</sub>]) in Feinwurzeln und Grobwurzeln vor allem in den -N-Varianten ausgeprägt.

In Ästen, Stamm, Feinwurzeln und Grobwurzeln war die RSA in den -N-Varianten kleiner als in den +N-Varianten, für die Wurzelraumrespiration war weiterhin kein N-Effekt feststellbar.

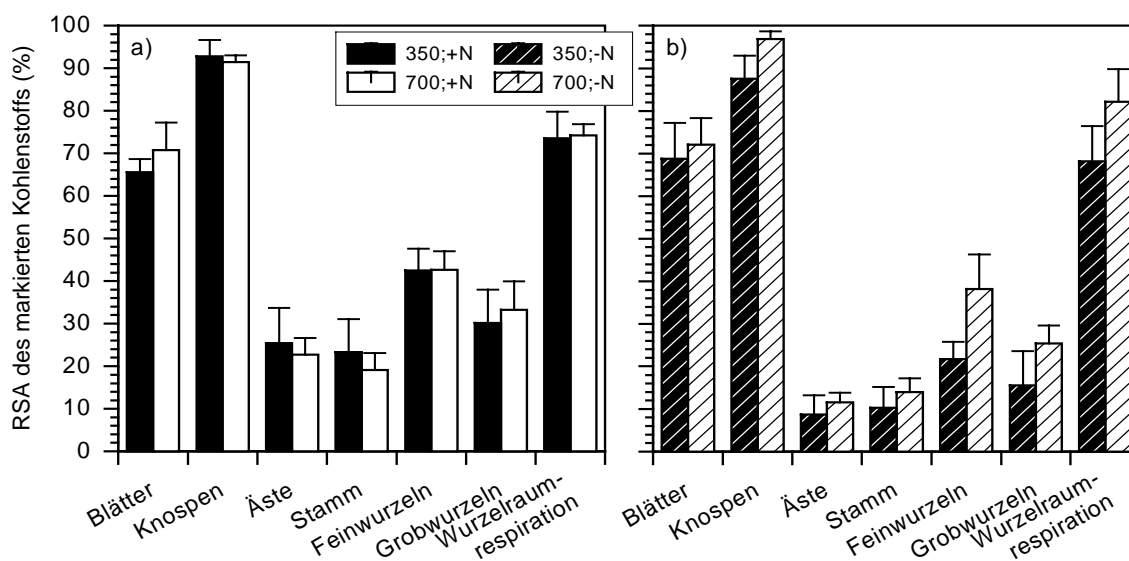


Abb. 15: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 18 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 5).

### 24 Wochen

Zwischen der 18. und 24. Woche erhöhte sich die RSA allgemein nur wenig, lediglich in der 700;+N-Variante und der 350;-N-Variante war eine Zunahme der RSA in den Feinwurzeln zu beobachten. Im Stamm waren die Unterschiede zwischen den N-Varianten nur noch im Trend zu erkennen ( $p = 0,059$ ). Die Unterschiede in der RSA waren am deutlichsten zwischen der 700;+N-Variante und den übrigen Varianten, die alle etwa auf dem gleichen Niveau lagen (vgl. auch Abb. 12d).

Die im Laufe der Vegetationsperiode neu entstandenen Knospen wurden fast vollständig (> 90 %) aus neuen Assimilaten gebildet. Die Blattbildung wurde zu maximal 36 % (in der 350;+N-Variante) aus pflanzeninternen Kohlenstoffvorräten gespeist. Die C-Zuwächse über die gesamte Vegetationsperiode (24 Wochen) in Stamm und Ästen lagen zwischen 12,0 % (700;-N-

Variante) und 21,2 % (700;+N-Variante); in den unterirdischen Pflanzenorganen lag die RSA z. T. deutlich höher, zwischen 18,6 % (GW in der 700;-N-Variante) und 54,4 % (FW in der 700;+N-Variante). Die RSA der Wurzelraumrespiration lag zwischen 73,1 und 83,9 %.

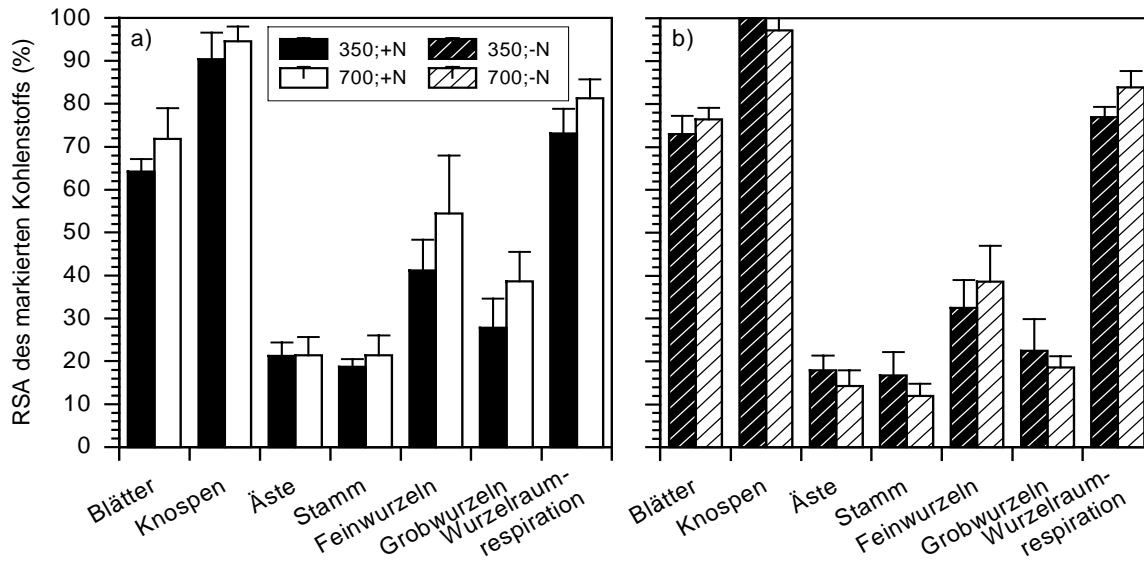


Abb. 16: Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 24 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 5).

### 2.J.-Variante

In der +N-Variante lag die RSA C der gesamten Pflanze (im ersten Jahr der Markierung) 24 Wochen nach Blattaustrieb bei 36,1 % für die ambiante CO<sub>2</sub>-Variante und bei 45,6 % für erhöhte [CO<sub>2</sub>] (Abb. 12d). Da während des Winters die Wurzelraumrespiration zu C-Verlust führte und dieser vor allem neue Assimilate betraf (vgl. Abb. 8a,c, Abb. 9a,c), sollte die RSA der 2.J.-Variante vor dem Blattaustrieb (im zweiten Jahr der Markierung) etwas niedriger liegen als die oben genannten Werte. Dies trifft aber nur für die 350 ppm-Variante zu (Tab. 10), allerdings sind die Fehler so groß, daß keine eindeutige Aussage getroffen werden kann. Zudem ist die Vergleichbarkeit deswegen eingeschränkt, weil die Bäume der 2.J.-Varianten und der +N-Varianten bei Versuchbeginn gleich alt waren.



Woche	0	6
Variante	RSA C (%)	
350	33,4a (3,3)	44,7ab (6,4)
700	47,8b (6,8)	55,3b (5,9)

Tab. 10: RSA des markierten Kohlenstoffs in der gesamten Pflanze in den 2.J-Varianten (im zweiten Jahr der Markierung) vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede (ANOVA) beim Vergleich der Mittelwerte ( $n = 3$  für 0 Wochen,  $n = 5$  für 6 Wochen, Standardabweichung in Klammern).

Die RSA der gesamten Pflanze ist in der 2.J.-Variante unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant erhöht, und zwar sowohl vor Blattaustrieb, als auch nach 6 Wochen Wachstum. Der Anstieg der RSA in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb war in der 2.J.-Variante geringer als in den +N-Varianten, vor allem unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  (vgl. Abb. 12a).

Vor dem Blattaustrieb war das Muster RSA in den 2.J-Varianten ähnlich wie in der Beerntung nach 24 Wochen in den +N-Varianten, wenn auch, wie oben erwähnt, auf einem etwas höheren Niveau. Die RSA war am höchsten in den Knospen mit 89,5 % in der 350 ppm-Variante und 99,0 % in der 700 ppm-Variante (Abb. 17a), aber auch die Feinwurzeln wiesen eine hohe RSA von bis zu 77,6 % auf. Im Vergleich zum Stamm hatten die Äste in der 2.J-Variante eine höhere RSA als dies in der +N-Variante nach 24 Wochen der Fall war, sie lag bei 41,9 bzw. 49,0 % für die beiden  $\text{CO}_2$ -Varianten.

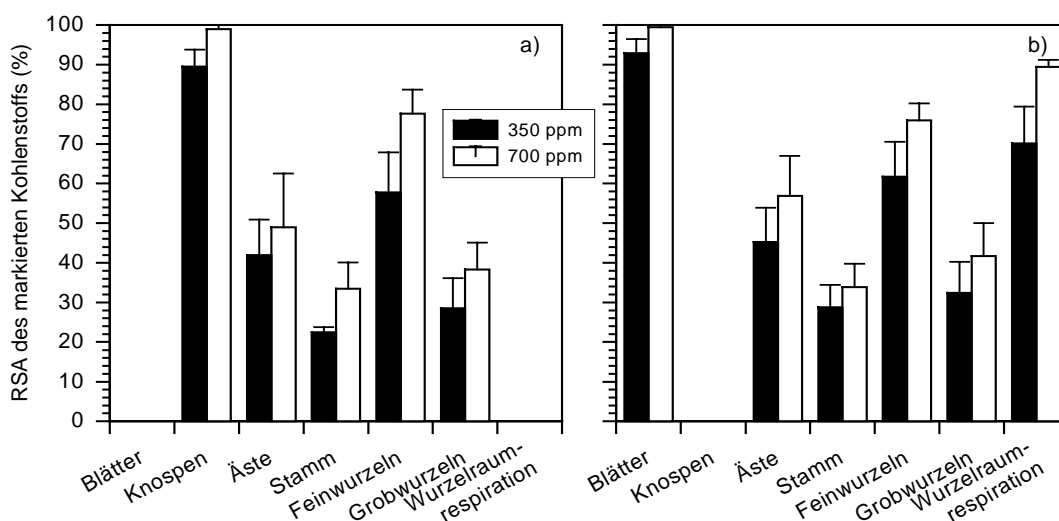


Abb. 17: Anteil des markierten Kohlenstoffs am Gesamt-Kohlenstoff (RSA) in den verschiedenen Kompartimenten (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen nach Blattaustrieb für die 2.J-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 3$  für 0 Wochen,  $n = 5$  für 6 Wochen).

Wie in Kap. 4.2.1.1 gezeigt, wurde im zweiten Jahr der Markierung der Blattaustrieb fast vollständig aus markierten (d. h. dies- und vorjährigen) Assimilaten bestritten (Abb. 17b). Die RSA der Wurzelraumrespiration während der ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb war mit 70,1 % für die 350 ppm-Variante und 89,4 % für die 700 ppm-Variante nicht verändert gegenüber dem letzten Beprobungstermin der +N-Varianten (vgl. Abb. 16a). Außer in den Ästen war in allen Kompartimenten die RSA zu beiden Terminen unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant erhöht, allerdings ließen sich außer einer Zunahme der RSA der Gesamt-Pflanze keine signifikanten Änderungen zwischen den Terminen feststellen.

#### 4.2.3.2.2 Partitioning des neu aufgenommenen Kohlenstoffs

##### *+N- und -N-Varianten*

Die Blätter waren sechs Wochen nach Blattaustrieb die Hauptsenke für den neu aufgenommenen Kohlenstoff (Abb. 18). Unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  war das Partitioning in den Blättern über die gesamte Saison signifikant erniedrigt. Die Vorjahres-N-Behandlung führte tendenziell zu einem geringeren Partitioning in die Blätter der -N-Varianten ( $p = 0,051$ ). Sechs Wochen nach Blattaustrieb lag das Partitioning zwischen 39,1 % in der 350;+N -Variante und 33,9 % in der 700;-N-Variante. Im Laufe der Vegetationsperiode ging das Partitioning in die Blätter in allen Varianten beständig zurück und lag nach 24 Wochen zwischen 10,9 % (350;+N-Variante) und 8,4 % (700;-N-Variante).

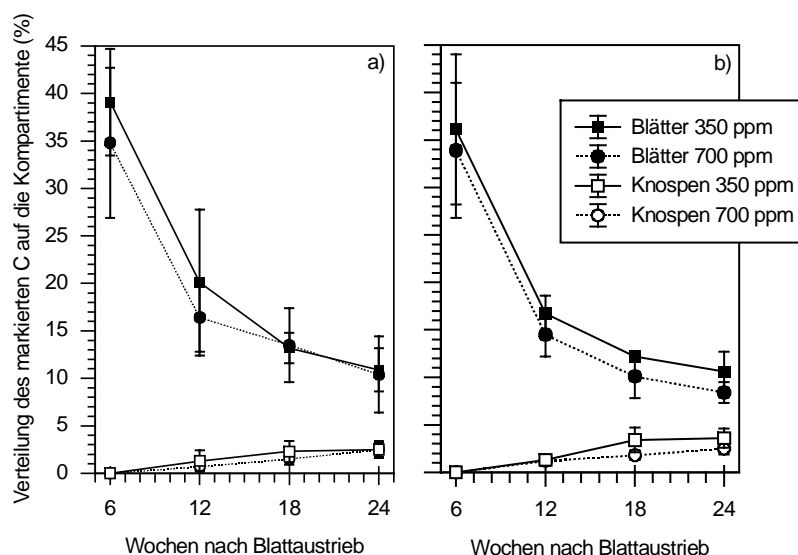


Abb. 18: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Blatt und Knospen (a) in den +N-Varianten und (b) in den -N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Obwohl die Knospen fast vollständig aus neuen Assimilaten gebildet wurden (vgl. Abb. 16), war der Anteil des neu aufgenommenen Kohlenstoffs, der in den Knospen gefunden wurde, nie größer als 3,6 % (Abb. 18). Das Partitioning in die Knospen nahm im Saisonverlauf in allen Varianten zu, allerdings war es unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant niedriger als in den ambienten Varianten. In den  $-N$ -Varianten war zudem das Partitioning in die Knospen signifikant erhöht. Nach 24 Wochen lag das Partitioning in der 350; $-N$ -Variante bei 3,6 %; in allen übrigen Varianten betrug es 2,5 %.

Das Partitioning des neuen C in die Äste nahm im Saisonverlauf ständig ab (Abb. 19). Unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  sowie unter Vorjahres-N-Mangel war es signifikant erniedrigt. Nach sechs Wochen lag der Anteil des neuen C, der in den Ästen gefunden wurde, zwischen 3,3 % (700; $-N$ -Variante) und 5,3 % (350; $+N$ -Variante) und nahm bis zur 24. Woche bis auf 2,5 und 3,7 % für die genannten Varianten ab.

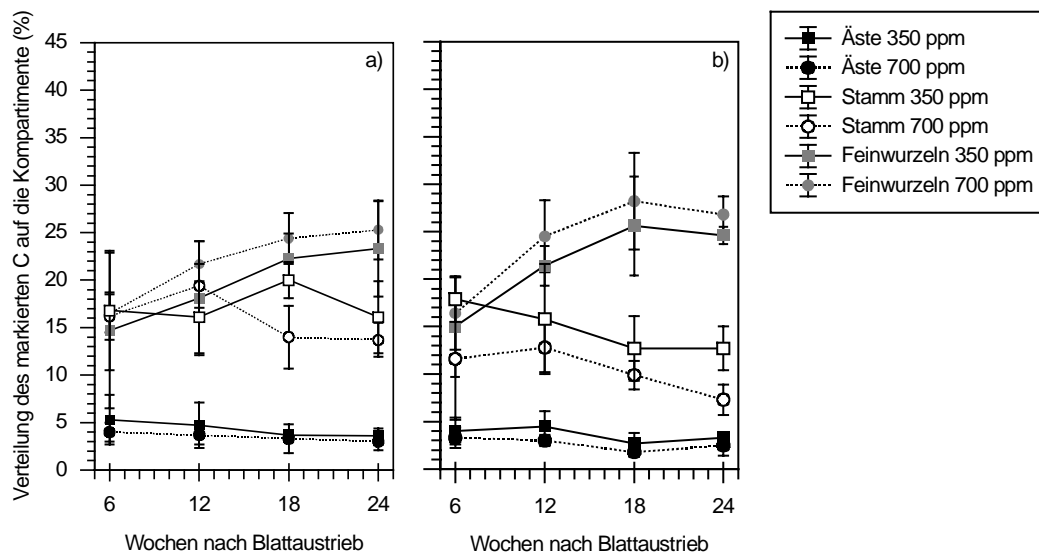


Abb. 19: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Äste, Stamm und Feinwurzeln (a) in den  $+N$ -Varianten und (b) in den  $-N$ -Variante im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Auch das Partitioning in den Stamm nahm mit der Zeit ab. In diesem Kompartiment war auch eine signifikante Interaktion zwischen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration und der Vorjahres-N-Ernährung zu beobachten: Während zwischen beiden  $+N$ -Varianten und der 350; $-N$ -Variante keine Unterschiede gefunden wurden, war das Partitioning in den Stamm in der 700; $-N$ -Variante signifikant geringer (Abb. 19). Sechs Wochen nach Blattaustrieb lag das Partitioning bei 12 % (700; $-N$ -Variante) bzw. 17 % (übrige Varianten) und fiel auf 7,3 % (700; $-N$ -Variante) bzw. 14 % (übrige Varianten) ab.

Im Gegensatz zu den oberirdischen Kompartimenten (außer Knospen) nahm in den Feinwurzeln das Partitioning im Saisonverlauf zu (Abb. 19). Es war unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant erhöht, und es zeigte sich tendenziell ein höheres Partitioning in den  $-N$ -Varianten ( $p = 0,056$ ). Die Werte lagen zwischen 14,7 % (700;+N-Variante) und 16,5 % (350;+N-Variante) nach sechs Wochen, bzw. 23,3 % (350;+N-Variante) und 26,8 % (700;-N-Variante) nach 24 Wochen. Die Feinwurzeln waren ab der 18. Woche die zweitgrößte C-Senke nach der Wurzelraumrespiration (Abb. 20).

In den Grobwurzeln war ein umgekehrter Effekt zu erkennen wie in den Feinwurzeln: Unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  nahm das Partitioning signifikant ab, und es wurde ein Trend ( $p = 0,051$ ) zu geringerem Partitioning in den  $-N$ -Varianten gefunden (Abb. 20). Im Laufe der Vegetationsperiode nahm das Partitioning in die Grobwurzeln um etwa 3 Prozentpunkte zu und betrug nach 24 Wochen 17,1 % in der 350;+N-Variante, bzw. 10,9 % in der 700;-N-Variante.

Die Wurzelraumrespiration nahm im Laufe der Vegetationsperiode ständig zu und war ab der 18. Woche, vor allem in den  $-N$ -Varianten, die wichtigste C-Senke (Abb. 20). Zu Beginn der Vegetationsperiode (nach sechs Wochen) und am Ende (nach 24 Wochen) war das Partitioning in der 700;-N-Variante gegenüber den übrigen Varianten signifikant erhöht. Nach sechs Wochen wurden 25,9 % (700;-N-Variante) bzw. 14 % (übrige Varianten) des in dieser Zeit aufgenommenen Kohlenstoffs über die Wurzelraumrespiration abgegeben, nach 24 Wochen lag der Anteil bei 41,5 bzw. 28 %.

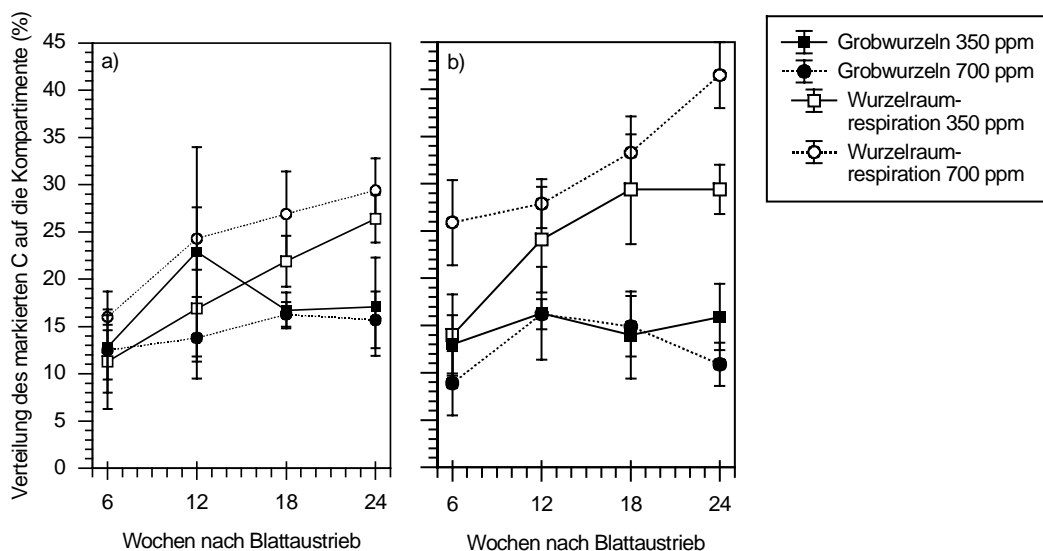


Abb. 20: Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs auf die Kompartimente Grobwurzeln und Wurzelraumrespiration (a) in den +N-Varianten und (b) in den  $-N$ -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Der neu aufgenommene Kohlenstoff wurde also in der ersten Vegetationshälfte vorwiegend in oberirdische Pflanzenkompartimente verlagert, während in der zweiten Vegetationshälfte die unterirdischen Kompartimente die Hauptsinken für den Kohlenstoff waren. Das Partitioning in die oberirdischen Organe nahm von über 55 % nach sechs Wochen auf unter 30 % nach 24 Wochen ab, dabei war unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  sowie nach Vorjahres-N-Mangel eine Zunahme der Senkenstärke der unterirdischen Kompartimente zu beobachten.

### 2.J.-Variante

Vor Blattaustrieb waren die Feinwurzeln die Hauptsenke für den markierten (d. h. dies- und vorjährigen) Kohlenstoff (33 %). Im Stamm und in den Grobwurzeln wurden 27 % bzw. 23 % des markierten Kohlenstoffs gefunden. In den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb (im zweiten Jahr der Markierung) ging das Partitioning in allen Kompartimenten zurück, und die sich neu entwickelnden Blätter hatten einen Anteil von 19 % am markierten Kohlenstoff. 5 % des markierten C wurden in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb über die Wurzelraumrespiration veratmet (Tab. 11).

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Feinwurzeln	Grobwurzeln	WRR*
Termin	Variante	Partitioning (%)						
0. Wo	350 ppm	-	5,2	13,6	28,6	28,7	23,9	-
		-	(2,1)	(1,6)	(3,6)	(4,7)	(7,4)	-
	700 ppm	-	4,7	10,5	26,2	36,5	22,1	-
		-	(0,6)	(2,3)	(5,0)	(7,7)	(1,3)	-
6. Wo	350 ppm	18,2	-	8,8	21,3	27,9	19,4	4,5
		(2,7)	-	(1,3)	(3,2)	(2,5)	(5,7)	(1,1)
	700 ppm	19,6	-	8,9	18,7	26,8	19,6	6,4
		(4,1)	-	(2,3)	(4,0)	(7,8)	(1,7)	(0,7)

\* Wurzelraumrespiration

Tab. 11: Verteilung des markierten Kohlenstoffs (2.J.-Variante) auf die Kompartimente vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) (n = 3 für 0 Wochen, n = 5 für 6 Wochen).

#### 4.2.3.2.3 Mengen des neu aufgenommenen Kohlenstoffs

Die Menge des insgesamt neu aufgenommenen Kohlenstoffs wurde durch Vorjahres-N-Mangel verringert und durch erhöhte  $[\text{CO}_2]$  erhöht (Abb. 21), im Laufe der Vegetationsperiode nahm dabei der N-Effekt zu. Ein ähnliches Muster wurde in den einzelnen Kompartimenten gefunden: Außer im Blatt nahm die Menge an neu aufgenommenem C in allen Kompartimenten im Saisonverlauf zu und in allen Kompartimenten war die Menge an neuem C durch N-Mangel reduziert (im Falle der WRR nur als Trend,  $p = 0,079$ ). Ein signifikanter  $\text{CO}_2$ -Effekt wurde nur in den unterirdischen Kompartimenten (FW, GW, WRR) gefunden.

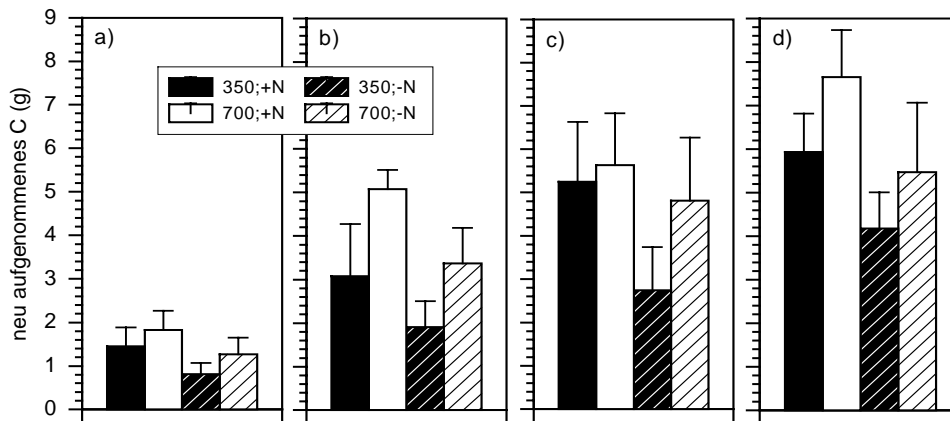


Abb. 21: Menge des neu aufgenommenen Kohlenstoffs für die gesamte Pflanze für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb.

Die Ergebnisse für die einzelnen Kompartimente (auch für die 2.J.-Varianten) sind in Anhang 5 dargestellt.

### 4.2.3.3 Stickstoff

#### 4.2.3.3.1 RSA des Stickstoffs

##### *Gesamtpflanze*

Unter der Annahme normalverteilter Werte innerhalb der Stichproben ( $n = 4$  bzw.  $n = 5$ ) wurden die Einflüsse der Wachstumsdauer, der Vorjahres-N-Ernährung und der atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die RSA des markierten Stickstoffs in der Gesamtpflanze mit Hilfe einer 3-faktoriellen Varianzanalyse (ANOVA, STATISTICA/w) untersucht (Kap. 3.4.2). Die Meßgrößen wurden beeinflusst von der Vorjahres-N-Ernährung und der Wachstumsdauer; beide Faktoren konnten 49 % der Gesamtvarianz erklären (Tab. 12).

Faktor	df	Quadratsumme‡	F-Wert	p*
Wachstumsdauer (W)	3	48,6%	150,0	***
N-Ernährung (N)	1	49,0%	151,2	***
$\text{CO}_2$ -Konzentration ( $\text{CO}_2$ )	1	0,3%	1,0	n.s.
W x N	3	0,8%	2,5	°
W x $\text{CO}_2$	3	0,4%	1,4	n.s.
N x $\text{CO}_2$	1	0,2%	0,7	n.s.
W x N x $\text{CO}_2$	3	0,2%	0,7	n.s.
Fehler	60	0,3%		

†: Freiheitsgrade

‡: mittlere Quadratsumme der erklärten Varianz in % der Gesamtvarianz

\*: n.s. = nicht signifikant; °:  $p < 0,1$ ; \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,005$

Tab. 12: Varianzanalyse der RSA des neu aufgenommenen Stickstoffs für die N- und  $\text{CO}_2$ -Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Es wurden keine signifikanten Interaktionen zwischen den Faktoren gefunden, allerdings zeigte sich die Tendenz einer Interaktion ( $p = 0,068$ ) zwischen der Wachstumsdauer und der N-Ernährung, die darauf hindeutete, daß die Unterschiede der RSA zwischen den N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode zunehmen und in der 24. Woche am größten sind. In Anhang 10 sind die Ergebnisse der 3-faktoriellen Varianzanalysen für die einzelnen Kompartimente dargestellt, die Ergebnisse der statistischen Analyse werden bei der Darstellung der Ergebnisse weiter unten genannt.

Der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff der Buchen war in Pflanzen, die im Vorjahr ohne N-Düngung aufgezogen worden waren (-N-Variante), zu allen Terminen signifikant erhöht (Abb. 22). Dies war nicht damit zu erklären, daß in der +N-Variante ein größerer N-Pool zu verdünnen war, da die Bäume der -N-Variante zwar ein Jahr älter waren, im Vorjahr aber keinen Stickstoff aufnehmen konnten und daher der Gesamtvorrat N in beiden Varianten gleich groß war.

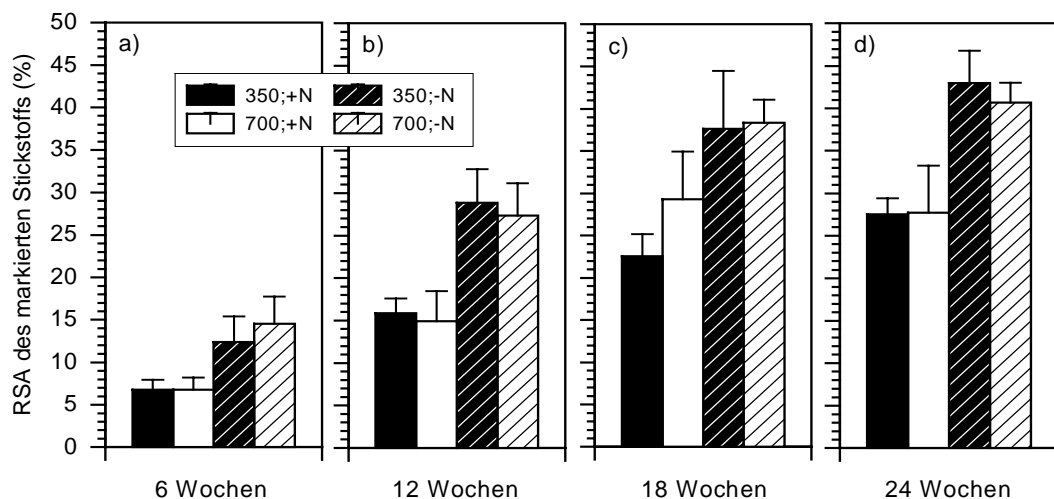


Abb. 22: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff für die gesamte Pflanze für die verschiedenen Varianten (a) sechs Wochen, (b) zwölf Wochen, (c) 18 Wochen und (d) 24 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$  [+N] bzw. 5 [-N]).

Es ließ sich kein  $\text{CO}_2$ -Effekt auf dem Niveau der Gesamtpflanzen feststellen (vgl. Tab. 12). Die RSA des neuen Stickstoffs lag in den +N-Varianten bei 6,8 % und stieg auf 28 % nach 24 Wochen an. In den -N-Varianten stieg die RSA im gleichen Zeitraum von 13 auf 42 % an. In den +N-Varianten lag die relative N-Aufnahme damit niedriger als die relative C-Aufnahme (36,1 bzw. 45,6 % für die 350 und 700 ppm-Varianten, Abb. 12); in den -N-Varianten war die relative N-Aufnahme größer als die relative C-Aufnahme (33,5 bzw. 36,8 % für die beiden  $\text{CO}_2$ -Varianten, Abb. 12).

## 6 Wochen

Sechs Wochen nach Blattaustrieb war der Anteil des neuen Stickstoffs in der +N-Variante in allen Kompartimenten relativ gering, die höchste RSA wurde in den Feinwurzeln gefunden, sie lag bei 12 % (Abb. 23a). Der Blattaustrieb wurde nur zu 7 % aus neuen N-Assimilaten gespeist (vgl. Kap. 4.2.1.2). In den –N-Varianten war die RSA in den Grobwurzeln deutlich höher als in den +N-Varianten (4 % in den +N-Varianten vs. 14 % in den –N-Varianten, Abb. 23). Im Blatt war die RSA mit 23 % in den –N-Varianten ebenfalls signifikant erhöht. In den übrigen Kompartimenten waren keine signifikanten Unterschiede festzustellen; in den Feinwurzeln betrug die RSA in beiden N-Varianten 13 %.

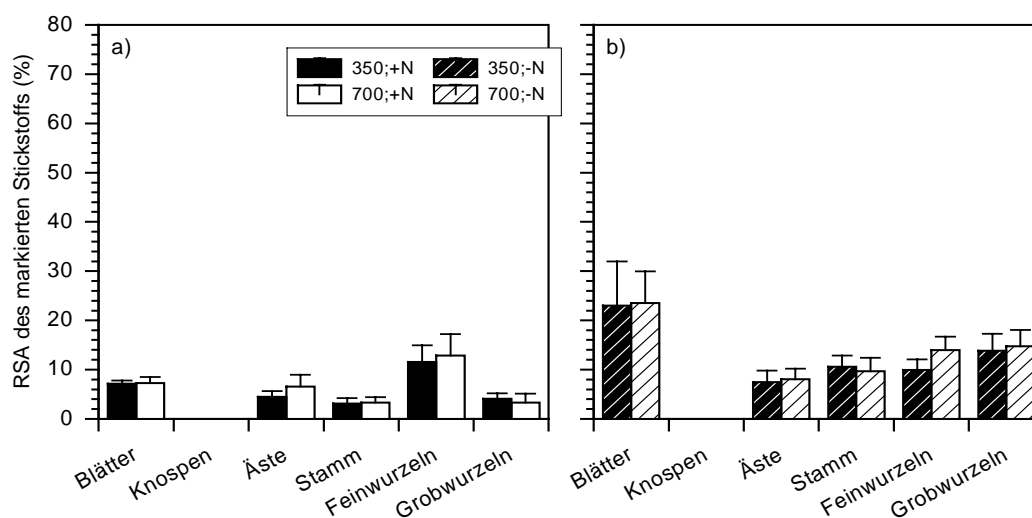


Abb. 23: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) sechs Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die –N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4 [+N] bzw. 5 [–N]).

## 12 Wochen

In der Periode von der sechsten bis zwölften Woche verdoppelte sich die RSA in beiden N-Varianten (vgl. Abb. 22) und stieg in der +N-Variante vor allem in den Grobwurzeln stark an auf 15 % (Abb. 24a). Die RSA war in dieser Variante aber weiterhin in den Feinwurzeln am höchsten, sie betrug dort 28 %. In den Blättern betrug die RSA unverändert 7 %. In der –N-Variante stieg die RSA in den Blättern bis zur zwölften Woche noch deutlich an (Abb. 24b). Hierbei war genauso wie in den Kompartimenten Äste, Stamm und Grobwurzeln für die beiden CO<sub>2</sub>-Varianten eine unterschiedliche Auswirkung auf die RSA zu beobachten: Die RSA stieg vor allem in der 350 ppm-Variante stark an, während der Anstieg in der 700 ppm-Variante schwächer ausgeprägt war. Im Ast hatte dies zur Folge, daß es in den beiden N-Varianten gegenläufige CO<sub>2</sub>-Effekte gab: Während in der +N-Variante erhöhte [CO<sub>2</sub>] in einer erhöhten RSA des neuen N



resultierte, war in der  $-N$ -Variante unter erhöhter  $[CO_2]$  die RSA erniedrigt. Weiterhin wurde bei 350 ppm eine signifikant höhere RSA in allen Kompartimenten in der  $-N$ -Variante gefunden, während unter 700 ppm nur Blätter und Knospen in der  $-N$ -Variante eine signifikant höhere RSA aufwiesen. Der gegenläufige  $CO_2$ -Effekt wurde auch bei den übrigen Beerntungen gefunden. In den Feinwurzeln war ein umgekehrter Trend zu beobachten: Während sich in der  $+N$ -Variante die  $CO_2$ -Varianten kaum unterschieden, war die RSA des neuen N unter 350 ppm der  $-N$ -Variante signifikant erniedrigt, während unter 700 ppm die RSA etwa so hoch war wie in den  $+N$ -Varianten.

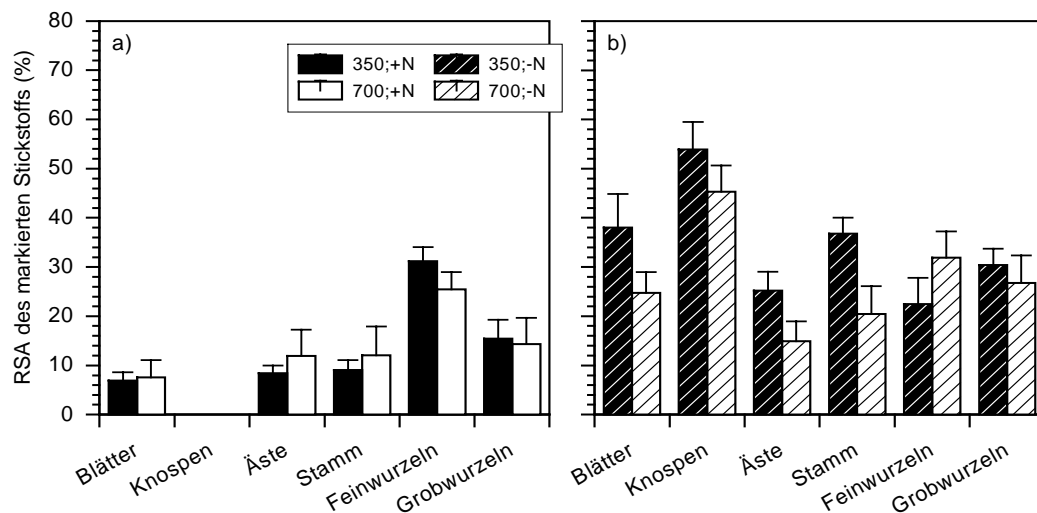


Abb. 24: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) zwölf Wochen nach Blattaustrieb (a) für die  $+N$ -Varianten und (b) für die  $-N$ -Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$  [ $+N$ ] bzw.  $5$  [ $-N$ ]).

Die höchste RSA in der  $-N$ -Variante wurde in den Knospen gefunden, sie betrug 53,9 % für die 350 ppm-Variante und 45,3 % für die 700 ppm-Variante.

### 18 Wochen

In der Periode von der 12. bis 18. Woche waren keine wesentlichen Änderungen in der RSA des neu aufgenommenen Stickstoffs zu beobachten (Abb. 25). Sie stieg in allen Varianten im Vergleich zur vorherigen Beprobung an. Besonders auffällig war der starke Anstieg in der 700;+N-Variante im Gegensatz zu dem moderaten Anstieg in der 350;+N-Variante. Insgesamt wurde der Unterschied zwischen den +N- und den -N-Varianten zunehmend größer.

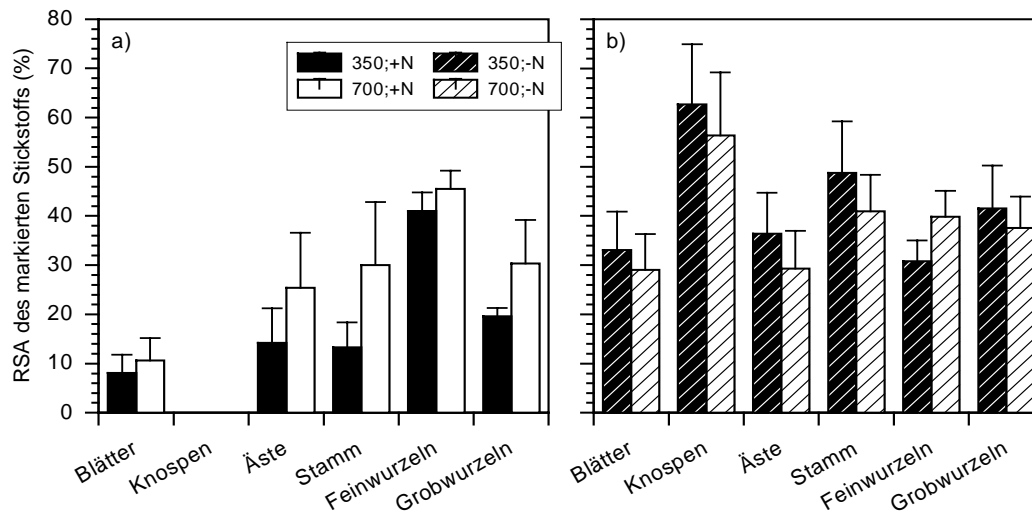


Abb. 25: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 18 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4 [+N] bzw. 5 [-N]).

### 24 Wochen

Das Muster der RSA in den verschiedenen Kompartimenten war 24 Wochen nach Blattaustrieb weiterhin unverändert (Abb. 26): Die RSA des neu aufgenommenen Stickstoffs war nach wie vor in den -N-Varianten im Vergleich zu den +N-Varianten signifikant erhöht. Dabei wurde in allen Kompartimenten eine signifikante Interaktion der CO<sub>2</sub>-Konzentration mit der Vorjahres-N-Behandlung festgestellt: In Blättern, Ästen, Stamm und Grobwurzeln war der Unterschied zwischen den N-Varianten unter 350 ppm höher als unter 700 ppm. In den Feinwurzeln wurde ein entgegengesetzter Effekt festgestellt, insofern als die RSA in den +N-Varianten vergleichbar war der RSA in der 700;-N-Variante (im Mittel 42 %), die 350;-N-Variante allerdings eine signifikant niedrigere RSA (33,3 %) aufwies.

Während in der +N-Variante die höchste RSA in den Feinwurzeln gefunden wurde (Abb. 26a), hatten in der -N-Variante neben den Knospen (61 %) vor allem der Stamm (55 %) und die Grobwurzeln (44 %) neues N aufgenommen (Abb. 26b). In der +N-Variante lag die RSA für Stamm und Grobwurzeln lediglich bei 25 % (350 ppm) bzw. 32 % (700 ppm).

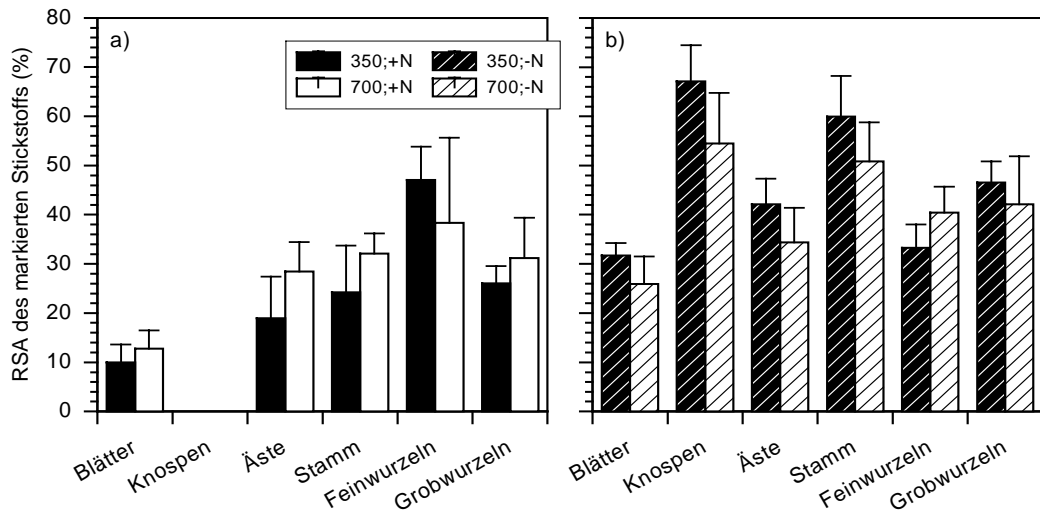


Abb. 26: Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff in den verschiedenen Kompartimenten (RSA) 24 Wochen nach Blattaustrieb (a) für die +N-Varianten und (b) für die -N-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$  [+N] bzw.  $5$  [-N]).

### *cycN*-Varianten

Die RSA des im Vorjahr aufgenommenen N im Laufe der Vegetationsperiode ist in Abb. 27 dargestellt. Die statistische Analyse (ANOVA, Anhang 10) ergab, daß die RSA im Jahresverlauf signifikant zurückging, es wurden aber keine  $\text{CO}_2$ -Effekte oder Interaktionen der beiden Einflußgrößen gefunden. Vor Blattaustrieb lag die RSA des Vorjahres-N für die Gesamt-Pflanze bei 25 % (Abb. 27a) und ging im Zuge der Aufnahme unmarkierten Stickstoffs im Versuchsjahr auf 13 % nach 24 Wochen zurück (Abb. 27e).

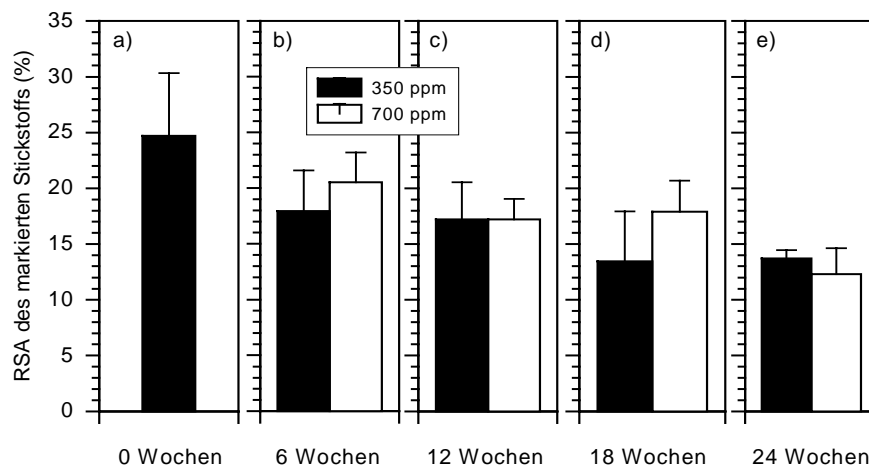


Abb. 27: Anteil des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA *cycN*) für die gesamte Pflanze (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen, (c) zwölf Wochen, (d) 18 Wochen und (e) 24 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 5$ ).

Vor Blattaustrieb war die RSA am höchsten in den Feinwurzeln (34,0 %, Tab. 13) und am niedrigsten in den Ästen (9,1 %). In allen Kompartimenten ging die RSA im Laufe der Vegetationsperiode zurück, dabei war der Rückgang in den Feinwurzeln am größten (auf 18,3 % in der 350 ppm-Variante und 13,7 % in der 700 ppm-Variante). Der Rückgang der RSA war besonders drastisch in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb im Stamm und in den Grobwurzeln, in den folgenden Wochen war in diesen Kompartimenten nur noch ein geringer bzw. kein Rückgang mehr zu verzeichnen. Die RSA in den Blättern lag bei 16 %, während die Knospen, aus denen die Blätter gebildet wurden, eine RSA von 13,2 % hatten. Es wurde also aus anderen Kompartimenten markierter Stickstoff (aus dem Vorjahr) in die Blätter transportiert.

Termin	Variante	Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Feinwurzeln	Grobwurzeln
		RSA cycN (%)					
0. Wo		-	13,2	9,1	16,9	34,0	25,4
		-	(8,9)	(6,0)	(11,5)	(4,0)	(8,7)
6. Wo	350 ppm	16,1	-	9,0	9,1	26,2	15,1
		(5,4)	-	(3,8)	(2,8)	(4,2)	(2,9)
	700 ppm	15,6	-	8,0	8,5	29,0	18,7
		(3,8)	-	(2,4)	(1,2)	(2,0)	(3,2)
12. Wo	350 ppm	18,4	14,2	9,8	9,2	21,7	15,0
		(1,1)	(1,8)	(1,9)	(1,7)	(6,3)	(4,6)
	700 ppm	18,8	16,4	10,9	10,2	21,7	13,3
		(4,9)	(3,9)	(2,4)	(1,8)	(2,3)	(1,7)
18. Wo	350 ppm	13,7	10,1	8,3	7,4	16,7	11,3
		(7,7)	(4,6)	(3,7)	(3,2)	(4,2)	(3,8)
	700 ppm	19,9	17,7	11,8	10,4	20,0	14,5
		(6,3)	(9,4)	(4,3)	(2,6)	(1,3)	(2,4)
24. Wo	350 ppm	13,5	10,6	7,8	7,0	18,3	11,2
		(4,8)	(2,7)	(2,1)	(1,9)	(0,8)	(2,0)
	700 ppm	14,5	11,1	9,0	8,6	13,7	10,9
		(2,4)	(1,3)	(0,8)	(1,6)	(3,5)	(3,0)

Tab. 13: Anteil des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs am Gesamt-N in den Kompartimenten (RSA cycN) vor Blattaustrieb (0 Wochen) und in den 24 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) (n = 5).

## 2.J.-Varianten

Die RSA des markierten Stickstoffs in der Gesamt-Pflanze lag im zweiten Markierungsjahr vor Blattaustrieb bei 33 % in der 2.J.-Variante. Dies war signifikant mehr, als in der cycN-Variante vor Blattaustrieb gefunden wurde (24,7 %, Abb. 27a). Dies korrespondiert mit den Ergebnissen, die für die RSA des Kohlenstoffs (Tab. 10) und die Trockengewichte der Pflanzen (Kap. 4.2.3.1) gefunden wurden. Neben den günstigeren Klimabedingungen in den Wuchskammern mag hier auch eine Rolle gespielt haben, daß die Gabe von markiertem Stickstoff in der 2.J.-Variante fast den ganzen Winter über fortgesetzt wurde (vgl. Kap. 3.2.1). Die RSA N für die Gesamt-Pflanze war in der 2.J.-Variante für beide CO<sub>2</sub>-Behandlungen gleich und zeigte während der ersten sechs

Wochen nach Blattaustrieb nur einen Trend zu höheren Werten ( $p = 0,093$ ) im Vergleich zu den Werten vor Blattaustrieb (Tab. 14).

Woche	0	6
Variante	RSA (%)	
350	29,6a (2,4)	38,5a (4,0)
700	35,6a (2,8)	35,0a (6,0)

Tab. 14: RSA des markierten Stickstoffs in der gesamten Pflanze in den 2.J-Varianten im zweiten Markierungsjahr vor Blattaustrieb (0 Wochen) und 6 Wochen nach Blattaustrieb. Verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede (ANOVA) beim Vergleich der Mittelwerte ( $n = 3$  für 0 Wochen,  $n = 5$  für 6 Wochen).

Vor Blattaustrieb war die RSA des markierten Stickstoffs am höchsten in den Feinwurzeln (Abb. 28a), wo sich auch ein Trend zu einer Erhöhung der RSA unter erhöhter  $[CO_2]$  zeigte ( $p = 0,096$ ). Die RSA betrug in den Feinwurzeln 38,9 bzw. 48,4 % für die beiden  $CO_2$ -Behandlungen. Insgesamt war das Muster der RSA vergleichbar mit der cycN-Variante vor Blattaustrieb (Tab. 13) mit einer vergleichbar hohen RSA in Knospen, Stamm und Feinwurzeln (jeweils 25-30 %) und der geringsten RSA in den Ästen.

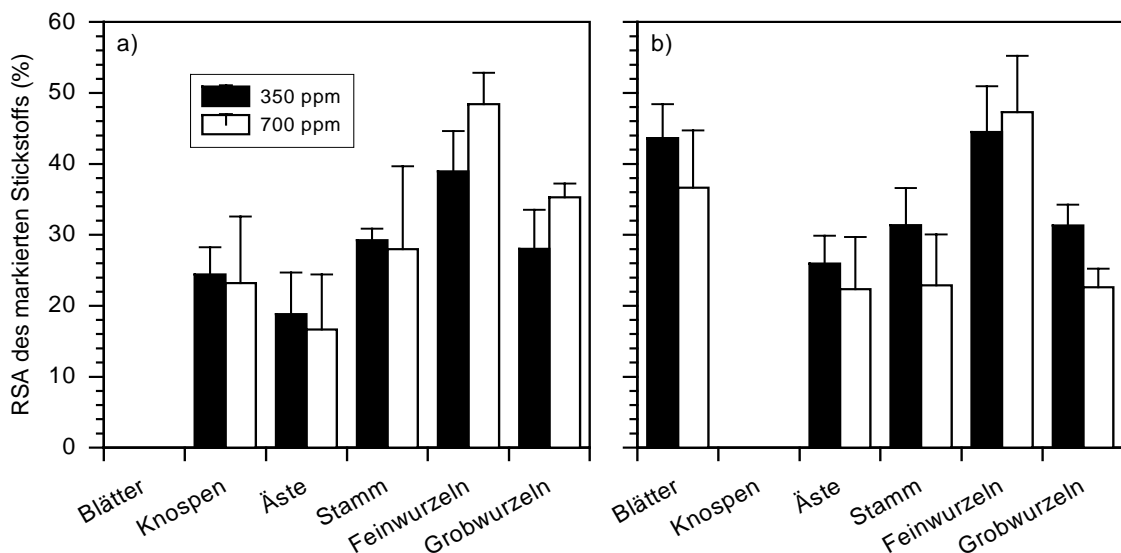


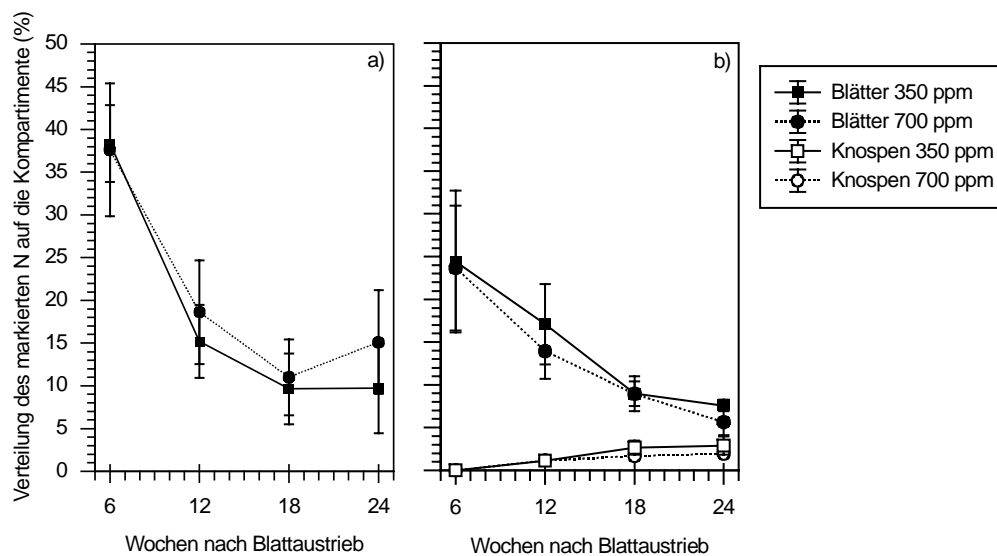
Abb. 28: Anteil des markierten Stickstoffs am Gesamt-Stickstoff (RSA) in den verschiedenen Kompartimenten der 2.J-Varianten im zweiten Markierungsjahr (a) vor Blattaustrieb und (b) sechs Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 3$  für 0 Wochen,  $n = 5$  für 6 Wochen).

In den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb zeigten sich keine wesentlichen Veränderungen, lediglich in den Grobwurzeln ging die RSA leicht zurück (Abb. 28b). Die RSA in den Blättern betrug 40 %, die Knospen, aus denen sie gebildet wurden, wiesen eine RSA von 24 % auf.

#### 4.2.3.3.2 Partitioning des Stickstoffs

##### *+N- und -N-Varianten*

Sechs Wochen nach Blattaustrieb waren die Blätter in den +N-Varianten eine starke N-Senke (Abb. 29a), etwa gleichauf mit den Feinwurzeln (Abb. 31a). In den -N-Varianten waren die Feinwurzeln die dominierende N-Senke. Nach sechs Wochen war das Partitioning in den Blättern in den +N-Varianten mit 38 % signifikant höher als in den -N-Varianten mit 24 % (Abb. 29); ab der zwölften Wochen wurden aber keine signifikanten Unterschiede mehr zwischen den N-Varianten gefunden.



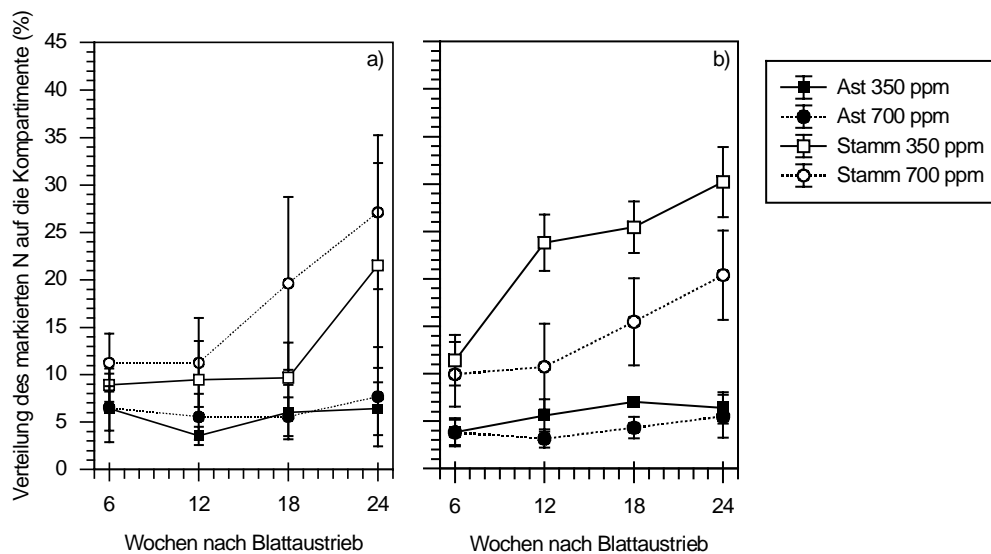
**Abb. 29:** Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Blätter und Knospen (a) in den +N-Varianten und (b) in den -N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 4$  [+N] bzw.  $5$  [-N]).

Das Partitioning für die Knospen in den +N-Varianten wurde nicht bestimmt (vgl. Kap. 3.2.2). In den -N-Varianten stieg das Partitioning im Verlauf der Saison kontinuierlich an und lag nach 24 Wochen bei 2,9 % für die 350 ppm-Variante bzw. 1,9 % für die 700 ppm-Variante, dabei war die Verringerung des Partitionings unter erhöhter  $[\text{CO}_2]$  signifikant (Abb. 29).

Der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs, der in die Äste verlagert wurde, betrug über die Vegetationsperiode konstant 6 %, lediglich in der 700;-N-Variante war das Partitioning mit 4,2 % signifikant verringert (Abb. 30).

Sechs Wochen nach Blattaustrieb wurden in allen Varianten 10 % des neu aufgenommenen Stickstoffs im Stamm gefunden (Abb. 30). In der +N-Variante waren beide  $\text{CO}_2$ -Varianten auch nach zwölf Wochen unverändert, nach 18 Wochen war in der 700 ppm-Variante das Partitioning in den Stamm auf 19,6 % erhöht. Nach 24 Wochen war auch in der 350 ppm-Variante das Parti-

tioning deutlich erhöht und lag dann bei 21,5 % (350 ppm) bzw. 27,1 % (700 ppm). In der -N-Variante war das Partitioning bereits nach der zwölften Wochen in den beiden CO<sub>2</sub>-Varianten verschieden. Der CO<sub>2</sub>-Effekt war hier umgekehrt im Vergleich zur +N-Variante. In der -N-Variante stieg das Partitioning unter ambienter CO<sub>2</sub>-Konzentration früher an (auf 23,8 %) und erst in der 18. Woche war auch in der 700 ppm-Variante ein (geringerer) Anstieg zu beobachten (15,5 %). Auch nach 24 Wochen waren die Unterschiede zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten signifikant, und das Partitioning lag bei 30,2 % in der 350 ppm-Variante und bei 20,4 % in der 700 ppm-Variante.



**Abb. 30:** Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Äste und Stamm (a) in den +N-Varianten und (b) in den -N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung (n = 4 [+N] bzw. 5 [-N]).

In den +N-Varianten lag das Partitioning in die Feinwurzeln nach sechs Wochen bei 39 % (Abb. 31a) und stieg bei den folgenden beiden Beerntungen in beiden CO<sub>2</sub>-Varianten an. Nach 24 Wochen lag das Partitioning bei 44 % in den beiden +N-Varianten. In den -N-Varianten lag das Partitioning in den Feinwurzeln sechs Wochen nach Blattaustrieb etwa auf dem Niveau der +N-Varianten nach sechs Wochen (44 %, Abb. 31b). In der 350;+N-Variante fiel es im Saisonverlauf leicht ab (auf 31,1 % nach 24 Wochen), in der 700;-N-Variante änderte sich das Partitioning im Saisonverlauf nicht. In den Feinwurzeln war ein dem Stamm entgegengesetzter Kreuzeffekt aus Stickstoffernährung und CO<sub>2</sub>-Konzentration zu beobachten: Während bei den Buchen der -N-Variante eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration eine Erhöhung des Partitionings in die Feinwurzeln zur Folge hatte, resultierte eine Erhöhung der CO<sub>2</sub>-Konzentration in der +N-Variante in einem Rückgang des Partitionings.

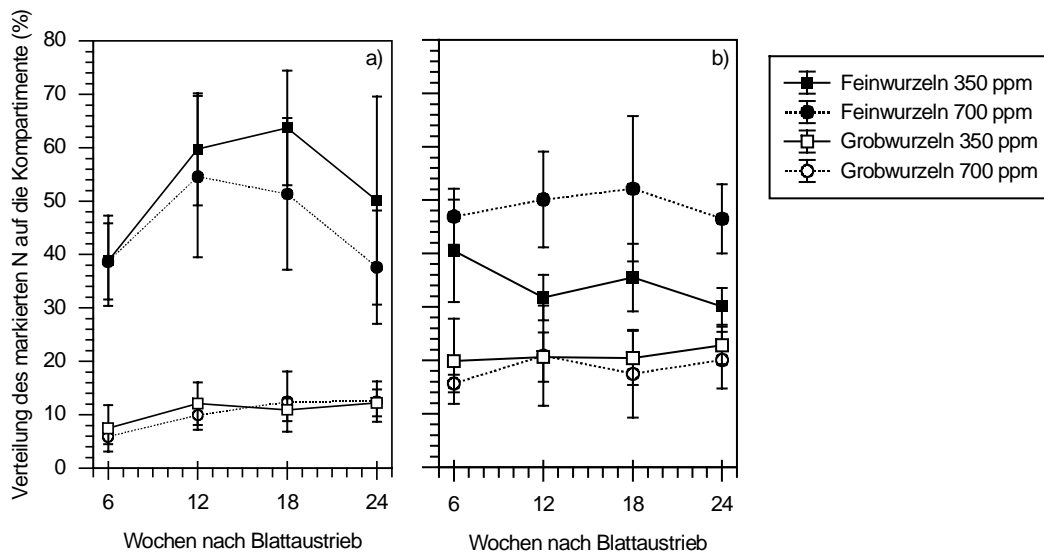


Abb. 31: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Feinwurzeln und Grobwurzeln (a) in den +N-Varianten und (b) in den -N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 4$  [+N] bzw.  $5$  [-N]).

Der Anteil des neu aufgenommenen Stickstoffs, der in den Grobwurzeln gefunden wurde, stieg im Laufe der Vegetationsperiode an (Abb. 31). Es zeigte sich kein  $\text{CO}_2$ -Effekt. Das Partitioning in den -N-Varianten war jedoch gegenüber den +N-Varianten deutlich erhöht. In der +N-Variante stieg das Partitioning von 7 % nach sechs Wochen auf 12 % nach 24 Wochen. In der -N-Variante stieg es von 18 auf 21 % an.

Zu Beginn der Vegetationsperiode waren die Blätter eine wichtige N-Senke, im weiteren Verlauf des Jahres waren zunächst die Feinwurzeln, später der Stamm und die Grobwurzeln starke N-Senken. Dies gilt insbesondere für die -N-Varianten, bei denen die Feinwurzeln eine weniger dominierende Rolle spielten.

### *cycN-Varianten*

Die Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs war durch die atmosphärische  $\text{CO}_2$ -Konzentration nicht beeinflusst.

Während nur 3 % des Vorjahres-Stickstoffs in den Knospen gespeichert waren (Abb. 32), stieg der Anteil des Vorjahres-N in den Blättern, die aus diesen Knospen gebildet wurden, auf 26,7 % nach zwölf Wochen an. Bis zum Versuchsende fiel der Anteil wieder auf 18 % ab. Die im Verlauf des Versuchs neu gebildeten Knospen enthielten nach 24 Wochen 1,6 % des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs.



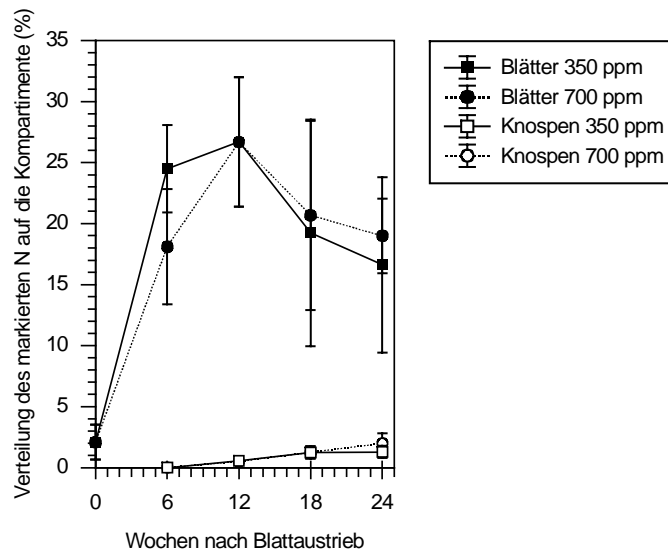


Abb. 32: Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs (cycN) auf die Kompartimente Blätter (bzw. bei 0 Wochen die Knospen, aus denen die Blätter entstanden) und Knospen im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Das Partitioning des im Vorjahr aufgenommenen N (cycN) in den Stamm wies eine starke Saisonalität auf: Vor Blattaustrieb waren hier 19,9 % des Vorjahres-Stickstoffs zu finden, dieser Wert nahm bis zur sechsten Woche nach Blattaustrieb bis auf 7 % ab und stieg anschließend wieder bis auf 12 % an (Abb. 33).

Der Anteil des Vorjahres-N, der in den Ästen gefunden wurde, zeigte im Saisonverlauf einen leichten Anstieg. Während das Partitioning vor Blattaustrieb 2,6 % betrug, waren es 24 Wochen nach Blattaustrieb 4 % (Abb. 33).

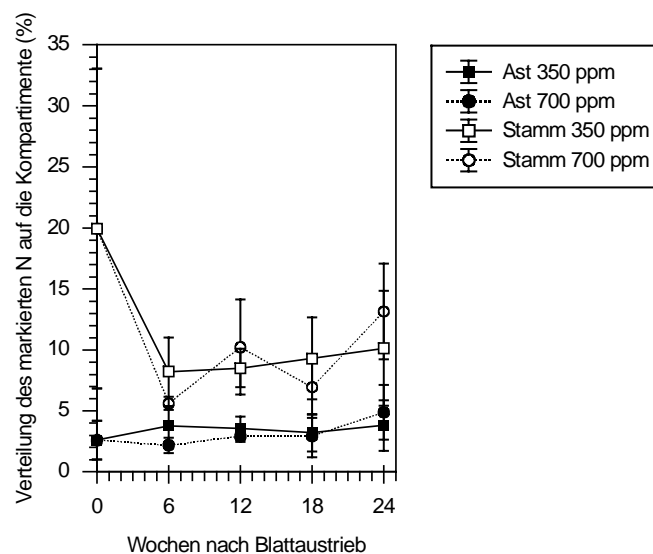


Abb. 33: Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs (cycN) auf die Kompartimente Äste und Stamm im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Die Feinwurzeln waren die stärkste Senke für den im Vorjahr aufgenommenen Stickstoff. Vor dem Blattaustrieb wurden hier 53,4 % des cycN gefunden und dieser Wert blieb über die Saison nahezu konstant (Abb. 34).

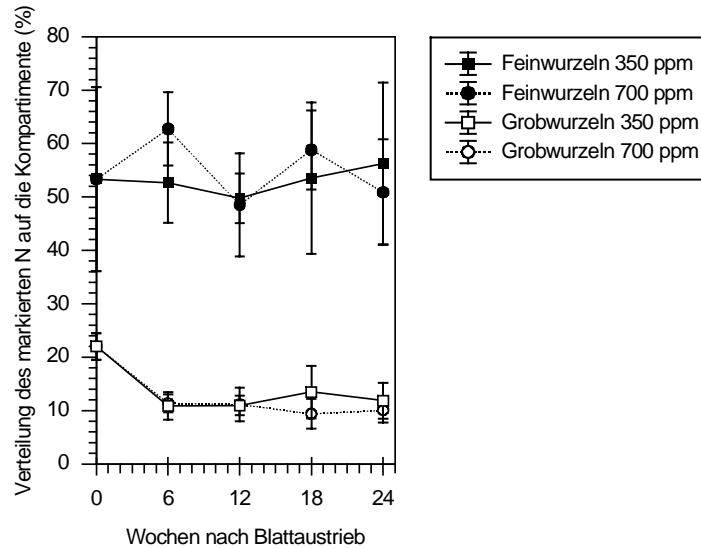


Abb. 34: Verteilung des neu aufgenommenen Stickstoffs auf die Kompartimente Feinwurzeln und Grobwurzeln im Laufe der Vegetationsperiode. Mittelwert und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Der Anteil der Grobwurzeln am Vorjahres-N zeigte zu Saisonbeginn einen dem Stamm ähnlichen Verlauf: Zwischen dem Blattaustrieb und der sechsten Woche ging das Partitioning von 22,0 % auf 11 % zurück und blieb den Rest der Saison konstant (Abb. 34).

### 2.J.-Variante

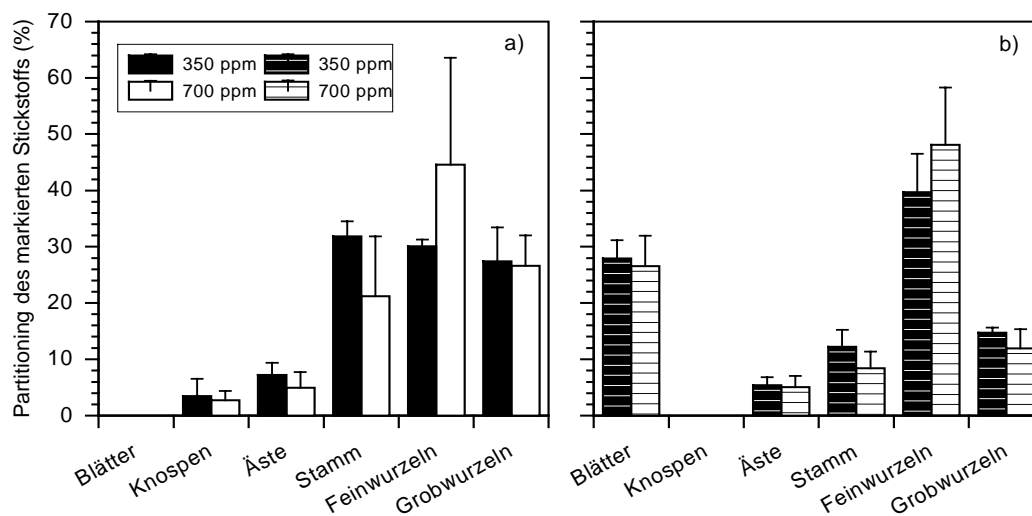


Abb. 35: Verteilung des markierten Stickstoffs (2.J.-Variante) auf die Kompartimente (a) vor Blattaustrieb und (b) 6 Wochen nach Blattaustrieb.

Es wurden keine signifikanten Interaktionen zwischen den Faktoren gefunden, allerdings zeigte sich die Tendenz einer Interaktion ( $p = 0,068$ ) zwischen der Wachstumsdauer und der N-Ernährung, die darauf hindeutete, daß die Unterschiede der RSA zwischen den N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode zunehmen und in der 24. Woche am größten sind. In Anhang 10 sind die Ergebnisse der 3-faktoriellen Varianzanalysen für die einzelnen Kompartimente dargestellt, die Ergebnisse der statistischen Analyse werden bei der Darstellung der Ergebnisse weiter unten genannt.

#### 4.2.3.3.3 Stickstoffgehalte

Wie in Kap. 3.2.1 erläutert, sind die Gesamtmengen der Stickstoffaufnahme des Versuchsjahres 1997 nicht mit denen des Versuchsjahres 1998 vergleichbar.

Ein Vergleich der N-Aufnahmemengen von Buchen unter ständig guter N-Versorgung und Buchen nach N-Mangel ist jedoch anhand der Ergebnisse der 2.J.-Variante vor Blattaustrieb sowie der –N-Variante (Beerntung 24 Wochen nach Blattaustrieb) möglich. Hierbei muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Pflanzen der 2.J.-Variante über den Winter weiter mit N versorgt waren und daher eine N-Aufnahme über den Winter nicht ausgeschlossen werden kann.

Variante	2.J.-Variante („+N“) neu aufgenommenes N (mg)	–N-Variante
350 ppm	100,4 (11,5)	98,3 (8,0)
700 ppm	98,9 (5,4)	94,4 (4,2)

**Tab. 15:** Mengen des markierten N in den Gesamtpflanzen der 2.J.-Variante vor Blattaustrieb und der –N-Variante nach der 24wöchigen Vegetationsperiode. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern). Die Werte unterscheiden sich zwischen den N-Varianten nicht signifikant ( $p = 0.88$ ).

In Tab. 15 sind die Mengen des neu aufgenommenen N für die beiden Varianten dargestellt. Mittels ANOVA (Statistica/w) konnte kein Unterschied zwischen den N-Varianten festgestellt werden. Dies zeigt, daß die N-Aufnahme in der –N-Variante gegenüber der „+N“-Variante nicht verringert war. Unterstellend, daß die N-Aufnahme während des Winters nicht besonders groß war, deutet es auch darauf hin, daß die N-Aufnahme in der –N-Variante gegenüber der +N-Variante nicht wesentlich erhöht war.

Im Folgenden werden die N-Konzentrationen und die N-Mengen in den einzelnen Kompartimenten und der Gesamtpflanze dargestellt. Aus diesen Daten lassen sich – wenn auch ungenauer als über die N-Markierung – Rückschlüsse auf die –N Stickstoffaufnahme und das Partitioning während der Vegetationsperiode ziehen.

Vor dem Blattaustrieb waren die N-Konzentrationen in den Bäumen der  $-N$ -Varianten (0,58 %) deutlich niedriger als in den  $+N$ -Varianten (0,85 %) (Abb. 36). Im Verlauf der Saison drehte sich das Verhältnis allerdings um: Während die N-Konzentrationen in den  $+N$ -Varianten leicht fielen (auf 0,81 % nach 24 Wochen), stiegen sie in den  $-N$ -Varianten deutlich an (0,95 % nach 24 Wochen). Bis sechs Wochen nach Blattaustrieb wurden in der  $+N$ -Variante höhere N-Konzentrationen gefunden als in der  $-N$ -Variante, nach 24 Wochen waren dagegen die N-Konzentrationen in der  $-N$ -Variante signifikant höher. Es wurden keine  $CO_2$ -Effekte gefunden.

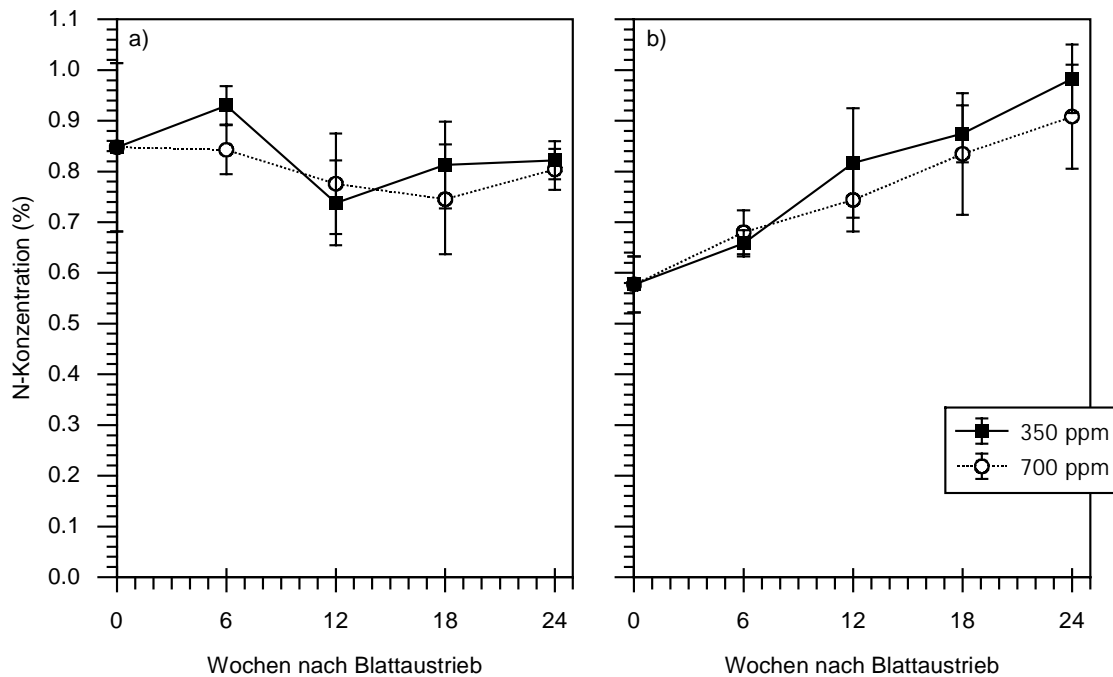


Abb. 36: N-Konzentrationen der gesamten Pflanzen (a) in den  $+N$ -Varianten und (b) in den  $-N$ -Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Die zu Beginn der Vegetationsperiode signifikant geringeren N-Mengen in den  $-N$ -Varianten wurden im Verlauf der Vegetationsperiode ausgeglichen und ab der 18. Woche ließ sich kein Unterschied zwischen den N-Varianten mehr feststellen (Tab. 16).

In den Blättern war kein Effekt der Vorjahres-N-Ernährung auf die Stickstoffkonzentration zu erkennen (Abb. 37). Unter erhöhter  $[CO_2]$  war die N-Konzentration jedoch verringert. Die N-Konzentration nahm im Saisonverlauf in den  $+N$ -Varianten beständig ab, in den  $-N$ -Varianten war dieser Rückgang erst nach der zwölften Wochen zu erkennen. Die N-Mengen waren in den Blättern der  $-N$ -Varianten gegenüber den  $+N$ -Varianten reduziert (Tab. 16).

In den Knospen war über die Saison keine Veränderung in den N-Konzentrationen zu beobachten, und weder  $[CO_2]$  noch N-Ernährung hatten einen Einfluß auf die in den Knospen gefundenen N-Mengen. Die N-Konzentrationen lagen bei 1,25 %.

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	Summe
Termin	Variante	N-Mengen (mg)						
0 Wo.	+N	-	<b>5,5</b>	<b>10,8</b>	<b>40,1</b>	<b>51,0</b>	<b>30,4</b>	<b>137,8</b>
		-	(2,6)	(5,2)	(7,5)	(13,0)	(7,2)	(27,1)
	-N	-	<b>4,3</b>	<b>8,7</b>	<b>26,7</b>	<b>48,7</b>	<b>20,9</b>	<b>109,3</b>
		-	(1,0)	(5,2)	(6,9)	(17,0)	(7,2)	(21,6)
	350; 2.J.	-	<b>13,1</b>	<b>38,1</b>	<b>108,7</b>	<b>78,3</b>	<b>100,8</b>	<b>338,9</b>
		-	(8,9)	(2,7)	(4,4)	(11,0)	(30,5)	(31,9)
700; 2.J.	-	<b>11,5</b>	<b>29,4</b>	<b>72,6</b>	<b>90,1</b>	<b>74,5</b>	<b>278,1</b>	
	-	(4,3)	(8,5)	(13,1)	(34,7)	(14,5)	(6,8)	
6 Wo.	350; +N	<b>59,0</b>	-	<b>16,0</b>	<b>34,2</b>	<b>75,3</b>	<b>26,8</b>	<b>211,3</b>
		(4,0)	-	(3,1)	(8,3)	(9,3)	(5,1)	(14,8)
	700; +N	<b>42,7</b>	-	<b>10,4</b>	<b>24,4</b>	<b>78,8</b>	<b>22,9</b>	<b>179,1</b>
		(9,0)	-	(3,6)	(3,2)	(9,7)	(6,2)	(19,1)
	350; -N	<b>18,2</b>	-	<b>8,3</b>	<b>17,2</b>	<b>65,5</b>	<b>22,9</b>	<b>132,1</b>
		(6,0)	-	(2,0)	(2,8)	(8,1)	(7,9)	(13,5)
	700; -N	<b>21,0</b>	-	<b>10,1</b>	<b>20,6</b>	<b>69,1</b>	<b>22,4</b>	<b>143,2</b>
		(6,8)	-	(5,2)	(4,5)	(15,2)	(7,0)	(31,9)
	350; 2.J.	<b>76,4</b>	-	<b>24,6</b>	<b>46,4</b>	<b>106,7</b>	<b>56,2</b>	<b>310,2</b>
		(8,8)	-	(5,2)	(10,5)	(17,8)	(5,3)	(28,6)
	700; 2.J.	<b>86,3</b>	-	<b>26,8</b>	<b>43,0</b>	<b>122,7</b>	<b>62,3</b>	<b>341,0</b>
		(14,3)	-	(8,2)	(6,6)	(33,3)	(17,4)	(32,4)
12 Wo.	350; +N	<b>41,3</b>	<b>1,1</b>	<b>10,6</b>	<b>26,4</b>	<b>67,8</b>	<b>21,6</b>	<b>168,8</b>
		(7,3)	(0,4)	(3,4)	(1,9)	(13,2)	(4,0)	(21,4)
	700; +N	<b>53,3</b>	<b>1,1</b>	<b>10,2</b>	<b>37,5</b>	<b>82,7</b>	<b>29,9</b>	<b>214,8</b>
		(13,4)	(0,3)	(3,5)	(19,0)	(24,7)	(6,1)	(49,3)
	350; -N	<b>21,0</b>	<b>0,9</b>	<b>10,0</b>	<b>28,9</b>	<b>65,2</b>	<b>30,3</b>	<b>156,3</b>
		(7,7)	(0,4)	(3,0)	(2,8)	(13,2)	(6,2)	(16,8)
	700; -N	<b>26,7</b>	<b>1,2</b>	<b>10,0</b>	<b>24,8</b>	<b>73,7</b>	<b>37,0</b>	<b>173,3</b>
		(6,0)	(0,4)	(2,2)	(8,0)	(8,3)	(15,2)	(19,4)
18 Wo.	350; +N	<b>39,4</b>	<b>3,5</b>	<b>10,5</b>	<b>34,6</b>	<b>89,6</b>	<b>33,8</b>	<b>211,3</b>
		(9,0)	(0,9)	(2,6)	(4,3)	(27,0)	(12,7)	(17,0)
	700; +N	<b>34,9</b>	<b>2,5</b>	<b>8,5</b>	<b>23,1</b>	<b>98,4</b>	<b>21,4</b>	<b>188,9</b>
		(8,5)	(1,1)	(5,1)	(9,6)	(16,4)	(4,5)	(26,1)
	350; -N	<b>20,5</b>	<b>3,0</b>	<b>14,4</b>	<b>38,4</b>	<b>83,9</b>	<b>35,5</b>	<b>195,8</b>
		(6,8)	(0,6)	(2,8)	(3,5)	(13,8)	(4,5)	(20,9)
	700; -N	<b>23,2</b>	<b>2,3</b>	<b>11,1</b>	<b>27,6</b>	<b>95,1</b>	<b>33,4</b>	<b>192,7</b>
		(3,0)	(0,7)	(3,0)	(4,2)	(15,9)	(11,0)	(10,4)
24 Wo.	350; +N	<b>40,0</b>	<b>3,9</b>	<b>14,9</b>	<b>45,3</b>	<b>99,4</b>	<b>33,9</b>	<b>237,4</b>
		(12,8)	(0,7)	(5,8)	(12,3)	(24,8)	(5,7)	(17,3)
	700; +N	<b>36,2</b>	<b>4,9</b>	<b>14,8</b>	<b>42,2</b>	<b>104,5</b>	<b>25,9</b>	<b>228,6</b>
		(2,4)	(1,7)	(6,4)	(9,5)	(13,0)	(4,8)	(26,8)
	350; -N	<b>23,6</b>	<b>4,1</b>	<b>14,7</b>	<b>49,6</b>	<b>88,9</b>	<b>48,0</b>	<b>228,8</b>
		(2,5)	(1,2)	(2,3)	(3,4)	(4,7)	(5,3)	(9,1)
	700; -N	<b>21,3</b>	<b>3,4</b>	<b>15,3</b>	<b>37,6</b>	<b>108,8</b>	<b>46,4</b>	<b>232,7</b>
		(7,1)	(0,6)	(6,3)	(5,6)	(8,6)	(12,6)	(16,6)

Tab. 16: Stickstoffmengen in der gesamten Pflanze für die +N-, -N-, und 2.J.-Varianten. Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) (n = 5).

In den Ästen waren die N-Konzentrationen durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] signifikant erniedrigt (Abb. 37). Sie lagen zu Saisonbeginn relativ hoch (0,93 % vor Blattaustrieb), fielen bis zur 18. Woche ab (0,67 % in der 350- und 0,49 % in der 700 ppm-Variante) und stiegen zum Saisonende

wieder an (auf 0,76 bzw. 0,68 %). In der –N-Variante stiegen die N-Konzentrationen dagegen kontinuierlich an (auf 0,94 % in der 350 ppm-Variante und 0,81 % in der 700 ppm-Variante). Nach 24 Wochen waren so in den N-Mengen keine Unterschiede zwischen den N- und CO<sub>2</sub>-Varianten mehr feststellbar (Tab. 16).

Ebenso wie in den Ästen wurde im Stamm die N-Konzentration durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] verringert; im Stamm hatte die CO<sub>2</sub>-Konzentration aber auch Auswirkung auf die N-Mengen. Besonders groß waren die Unterschiede am Ende der Vegetationsperiode. Während die N-Konzentration in den +N-Varianten konstant blieb (0,39 % bei 350 ppm und 0,36 % bei 700 ppm), stieg sie in den –N-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode an (Abb. 37). Sechs Wochen nach Blattaustrieb lag sie mit 0,26 und 0,29 % (bei 350 bzw. 700 ppm) niedriger als in den +N-Varianten, nach 24 Wochen lag sie mit 0,72 und 0,54 % deutlich höher als in den +N-Varianten. Dadurch waren nach 24 Wochen keine Unterschiede in den N-Mengen zwischen den N-Varianten festzustellen (Tab. 16).

In den Feinwurzeln war kein Effekt der CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die N-Konzentrationen festzustellen. In beiden Varianten stieg die N-Konzentration im Saisonverlauf an, allerdings lagen die Werte in den +N-Varianten (1,45 % nach 24 Wochen) höher als in den –N-Varianten (1,34 % nach 24 Wochen). Dieser Unterschied war aber zu Saisonbeginn größer als am Ende (Abb. 37). Die N-Mengen waren im Unterschied zu den Konzentrationen nicht von der N-Ernährung abhängig, sie lagen aber in den 700 ppm-Varianten höher als unter ambienter [CO<sub>2</sub>] (Tab. 16).

Die N-Konzentration in den Grobwurzeln war in den 700 ppm-Varianten geringer als in den ambienten Varianten (Abb. 37). In den +N-Varianten ging die N-Konzentration im Saisonverlauf leicht zurück (auf 0,47 % bei 350 ppm bzw. 0,40 % bei 700 ppm nach 24 Wochen), in den –N-Varianten stieg sie dagegen an (auf 0,74 % bei 350 ppm und 0,67 % bei 700 ppm nach 24 Wochen). Zu Beginn der Vegetationsperiode lagen die N-Mengen etwa auf gleichem Niveau, nach 24 Wochen waren die N-Mengen in den –N-Varianten allerdings deutlich höher (Tab. 16).

Die N-Mengen in den 2.J.-Varianten liegen deutlich über denen der +N-Variante (Tab. 16), dies kann, wie oben erwähnt, daran liegen, daß das N-Aufnahmevermögen in der Klimakammer höher ist als im Freiland. Die N-Konzentrationen der 2.J.-Varianten unterscheiden sich weniger deutlich von denen der +N-Varianten, sie sind in Anhang 6 dargestellt.

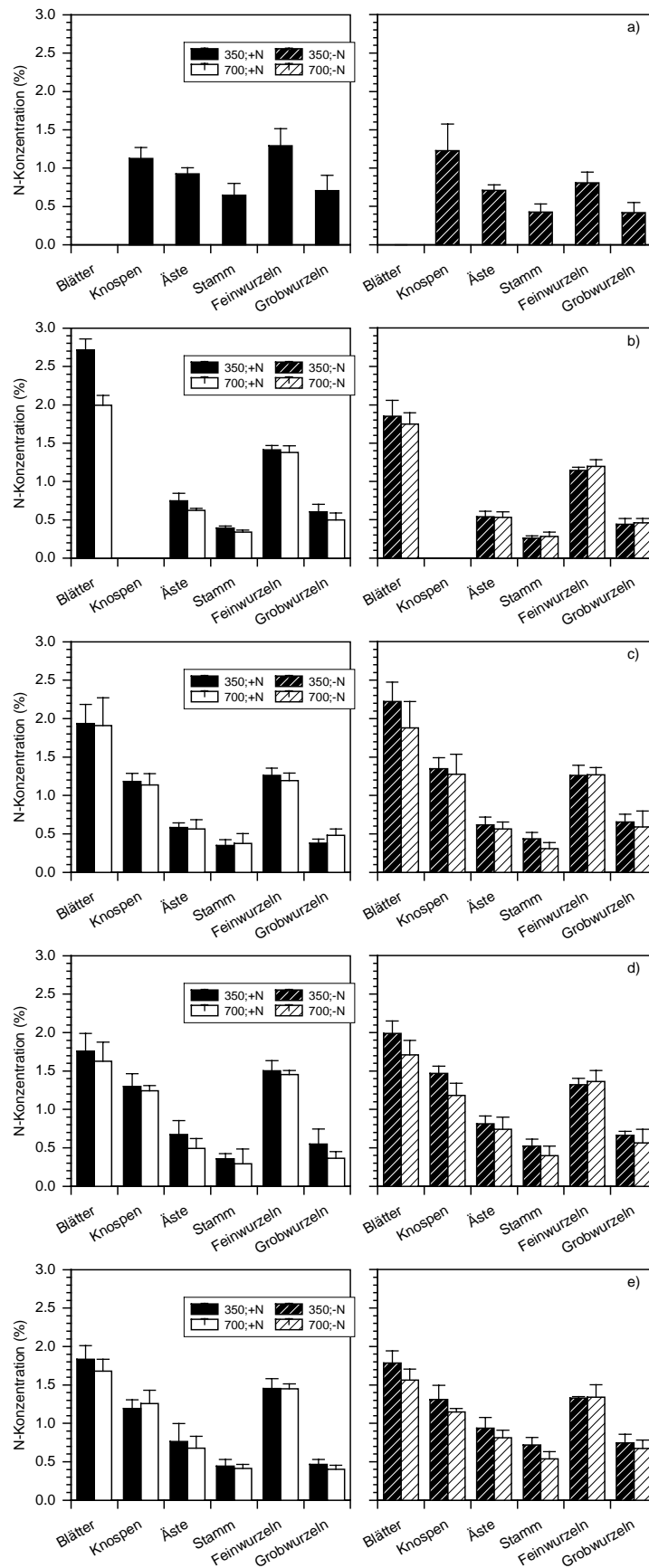


Abb. 37: N-Konzentrationen in den Kompartimenten der Pflanzen (a) vor Blattaustrieb und (b) 6 Wochen, (c) 12 Wochen (d) 18 Wochen und (e) 24 Wochen nach Blattaustrieb. Mittelwerte und Standardabweichung (n = 5).

## 5 DISKUSSION

Die Diskussion der Ergebnisse ist in drei Teile gegliedert. Im ersten Teil (Kap. 5.1) wird die Aufnahme und Translokation von C und N und die Remobilisierung von Speicher-N diskutiert, in Kapitel 5.2 wird der Einfluß der bauminternen N-Speicher auf das Wachstum von Buchen behandelt, und im letzten Teil (Kap. 5.3) wird die Reaktion von Buchen auf erhöhte atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unter der Berücksichtigung der bauminternen Stickstoffverfügbarkeit diskutiert.

### 5.1 Source-Sink-Beziehungen in Buchen im Saisonverlauf

#### 5.1.1 Blattaustrieb

Der C-Bedarf für den Blattaustrieb der Buche wurde überwiegend aus neuen Assimilaten bestritten (Abb. 6a). Bereits drei Wochen nach Blattaustrieb betrug der Anteil der neuen Assimilate 45,0 % am gesamten Blatt-C, nahm danach aber nur noch geringfügig zu. Nach sechs Wochen lag die RSA bei 52,4 %. Die Blattbildung wurde zu diesem Zeitpunkt als abgeschlossen betrachtet, weil die Trockenmassen sowie die N-Mengen nicht weiter zunahmen (Anhang 1; Tab. 6). Nach POLLE & MORAWE (1995) haben auch die Chlorophyllgehalte im Blatt nach sechs Wochen ihr Maximum erreicht.

Neu aufgenommenes N spielte für den Blattaustrieb eine weit weniger bedeutende Rolle, zwei Wochen nach Blattaustrieb lag die RSA bei lediglich 2 %. Sie stieg danach auf 7 % nach vier Wochen an (Abb. 7a), dieser Wert blieb bis zum Ende der Vegetationsperiode nahezu konstant. Die geringe Bedeutung neuer N-Assimilate für den Blattaustrieb von blattwerfenden Laubbäumen wird in der Literatur vielfach beschrieben und mit Werten zwischen 7 % (MUÑOZ *et al.* 1993) und 40 % (WENDLER & MILLARD 1996) angegeben. Der Anteil des im Vorjahr aufgenommenen N betrug in den Knospen 13 % und stieg in den Blättern, die sich aus diesen Knospen entwickelten, bis zur ersten Woche nach Blattaustrieb auf 16 % an (Abb. 7b). Durch die Aufnahme des neuen N würde dieser Wert in den folgenden zwei Wochen abnehmen, wenn der Anteil des cycN dadurch verdünnt würde. Es wurden aber im Saisonverlauf keine signifikanten Unterschiede für die RSA des Vorjahres-N gefunden. Dies kann einerseits daran liegen, daß die durch die geringen Aufnahmeraten des neuen N (7 %) verursachten Änderungen der RSA cycN nicht erkannt werden konnten, weil die Meßungenauigkeit zu groß war. Es ist aber andererseits auch möglich, daß z. B. die Einlagerung von cycN und neuem N in etwa immer dem gleichen Verhältnis stattfand. Anders als bei Kohlenstoff scheint aber für die N-Speicherung nicht das LIFO-Prinzip



(“last in first out”) zu gelten (LACOINTE *et al.* 1993), sondern es werden N-Speicher verschiedenen Alters (d. h. markiertes, letztjähriges und unmarkiertes, älteres N) gleichzeitig remobilisiert. Die RSA von 43,6 % des aktuellen und Vorjahres-N (2.J.-Variante, Abb. 7b) zeigt, daß auch ältere N-Speicher in die sich entwickelnden Blätter verlagert werden. WEINBAUM & VAN KESSEL (1998) haben in einer Langzeituntersuchung die Remobilisierung von Stickstoff in *Juglans regia* (Walnuß) verfolgt und festgestellt, daß auch sechs Jahre alte N-Pools zum Blattaustrieb beitragen. Die mittlere Verweildauer von gespeichertem Stickstoff im Baum geben sie mit 2 Jahren an.

Die Veränderung des Partitioning in der cycN-Variante in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb deutet darauf hin, daß in den Versuchspflanzen der Hauptteil des remobilisierten Stickstoffs zu etwa gleichen Teilen aus dem Stamm und den Grobwurzeln remobilisiert wurde (Abb. 33, Abb. 34). Dies wurde auch in der 2.J.-Variante gefunden (Abb. 35). In der cycN-Variante entspricht die Menge des im Blatt gefundenen remobilisierten Stickstoffs 75 % der aus dem Stamm und den Grobwurzeln remobilisierten Menge, für die 2.J.-Variante liegt dieser Wert bei 84 %, allerdings ist hier die Neuaufnahme des aktuellen Jahres in die Blätter mit enthalten. Diese Ergebnisse decken sich mit den Beobachtungen von MARMANN *et al.* (1997), die fanden, daß in Esche 77 % des oberirdisch festgelegten N aus der Remobilisation aus den Wurzeln stammt.

In der 2.J.-Variante lag die RSA des neu aufgenommenen N in den Knospen deutlich höher (25 %) und auch die RSA in den darauf gebildeten Blättern sechs Wochen nach Blattaustrieb war mit 45 % höher als die Summe aus der RSA der +N- und der cyc-N-Variante. Dies mag dadurch erklärbar sein, daß die N-Aufnahmeraten in der 2.J.-Variante aufgrund der im Vergleich zum Freiland günstigeren Klimabedingungen in den Klimakammern höher waren als im Freiland. Ein weiterer Grund für die hohen Aufnahmeraten im zweiten Jahr kann die Tatsache sein, daß die Pflanzen nicht umgepflanzt wurden und mit ihrem etablierten Wurzelsystem mehr Nährstoffe aufnehmen konnten. Dafür spricht, daß die N-Konzentrationen in der 2.J.-Variante vor allem in den ersten 3 Wochen deutlich höher waren als in der +N-Variante, der Unterschied danach aber abnahm (Tab. 6). Trotz der höheren N-Aufnahme der 2.J.-Variante zeigt die Dynamik der RSA ein ähnliches Muster, wie in der +N-Variante: die RSA stieg nur während der ersten drei Wochen nach Blattaustrieb und blieb danach konstant (Abb. 7b).

Die N-Konzentration war in den Knospen relativ niedrig (1,1 %, Tab. 6). Dieser Wert erklärt sich wahrscheinlich daraus, daß die Knospenschuppen mit einer sehr geringen N-Konzentration diesen Wert stark beeinflussen. In den jungen Blättern stieg die N-Konzentration in der ersten Woche nach Blattaustrieb deutlich bis auf 3 % an. Danach fiel der Wert wieder ab, da mit Beginn

der Photosyntheseaktivität die N-Remobilisierung ins Blatt nicht mit der Einlagerung neuer C-Assimilate Schritt halten konnte. Mit Beginn der verstärkten N-Aufnahme neuer N-Assimilate erhöhte sich die N-Konzentration in den Blättern wieder und lag nach sechs Wochen bei 2,7 %. In der 2.J.-Variante wurde das gleiche Muster des N-Konzentrationsverlaufs gefunden, allerdings auf einem insgesamt höheren Niveau, möglicherweise, weil (wie oben angedeutet) die N-Verfügbarkeit besser war. Im weiteren Saisonverlauf nahm (in der +N-Variante) die N-Konzentration ebenso wie die N-Menge ab. BAUER *et al.* (1997) berichten von Buchen im Freiland einen ähnlichen Verlauf, die N-Konzentrationen im Blatt stiegen bis Mitte Mai auf ca. 2,7 % an und fielen bis Ende Mai auf ca. 1,9 % ab. CENTRITTO & JARVIS (1999) schließen aus ihren Untersuchungen an *Picea sitchensis*, daß die Bäume unter optimalen Photosynthesebedingungen N aus den Blättern umverlagern und in andere limitierende Prozesse investieren. Gestützt wird diese Annahme durch das Partitioning der cycN-Variante, das in den Blättern von 26,7 % nach 12 Wochen auf 16,6 % nach 24 Wochen abnahm (Abb. 32).

Der Kohlenstoff in den Knospen der 2.J.-Variante stammte zu 89,5 % aus neuen (d. h. im Vorjahr aufgenommenen) C-Assimilaten, in der ersten Woche nach Blattaustrieb ging die RSA des neuen C allerdings leicht zurück. Bis zur vollständigen Blattausbildung nach sechs Wochen hatte die RSA 92,9 % erreicht. Die Verlagerung von C-Assimilaten, die älter als ein Jahr sind, wie sie in den ersten Wochen nach Blattaustrieb stattgefunden hat, ist insofern verwunderlich, als LACOINTE *et al.* (1993) berichten, daß diese Assimilate relativ immobil sind und nur in erheblichen Streßsituationen (extreme Trockenheit, Fraßschäden o.ä.) genutzt werden. Eine Erklärung dafür könnte die N-begleitende C-Translokation sein: Beim Transport von Stickstoff als Amino-N wird immer auch Kohlenstoff mitverlagert, der dann im Blatt gefunden wird. Wie oben gezeigt spielen N-Speicher eine weitaus größere Rolle als C-Speicher.

Variante	Menge der N-begleitenden C-Translokation		Anteil der N-begleitenden C-Translokation an der gesamten C-Aufnahme	
	neues C	altes C	neues C	altes C
+N	8 mg	94 mg	1 %	34 %
-N	15 mg	17 mg	5 %	§
2.J.	57 mg	63 mg	6 %	100 %

§: die Gesamtaufnahme von altem C war negativ, daher ist dieser Wert nicht anzugeben

**Tab. 17: N-begleitende C-Translokation für verschiedene Varianten in den ersten sechs (+N- und 2.J.-Varianten) bzw. 12 Wochen (-N) nach Blattaustrieb.**

In Tab. 17 sind die Anteile des in die Blätter verlagerten Kohlenstoffs angegeben, die als N-begleitende C-Translokation stattgefunden haben. Die Anteile wurden abgeschätzt unter der Annahme, daß die C- und N-Quellen, aus denen die Transportform des Stickstoffs besteht, gleich alt sind, d. h. die gleiche Markierung haben. Als vorwiegende Transportform von N im Xylem

der Buche wurden Asparagin und Glutamin gefunden (GESSLER *et al.* 1998), die ein C/N-Verhältnis von 1,71 bzw. 2,14 haben. Es wurde daher mit einem mittleren C/N-Verhältnis von 1,9 gerechnet. Die Werte für die 2.J.-Variante zeigen, daß sich die Einlagerung „alten“ Kohlenstoffs unter den gemachten Annahmen vollständig durch die N-begleitende C-Translokation erklären läßt (Tab. 17).

Die Massenbilanz der Knospen und Blätter der –N-Variante ergab, daß in den Blättern sechs Wochen nach Blattaustrieb weniger „altes“ C (aus dem Vorjahr) enthalten ist, als in den Knospen. Dies kann zum einen dadurch erklärt werden, daß die Knospenschuppen, die bei der Knospenbeobachtung mit erfaßt wurden, abgefallen sind und nicht mit den Blättern beprobt wurden. Außerdem ist es möglich, daß ein Teil des Kohlenstoffs veratmet wurde.

### 5.1.2 Saisonverlauf der C- und N-Verlagerung

Wie in Kap. 5.1.1 gezeigt, wird der C-Bedarf des Blattaustriebs vor allem aus neuen Assimilaten bestritten, entsprechend ist das Partitioning während der ersten sechs Wochen wesentlich von den Blättern dominiert, wo 39,1 % des neu aufgenommenen Kohlenstoffs gefunden werden. Nach sechs Wochen ist der Blattapparat fertig ausgebildet und in der Folgezeit wird fast kein neues C mehr in den Blätter festgelegt (Anhang 5). Stattdessen wird der assimilierte Kohlenstoff zunehmend unterirdisch investiert, dabei ist der Anteil der Feinwurzeln und der Wurzelraumrespiration nach 24 Wochen am größten (23,3 bzw. 26,4 %). Das Partitioning in den Stamm blieb über die gesamte Vegetationsperiode konstant um 17 % (Abb. 19a), d. h. das Wachstum hatte eine konstante Priorität unabhängig von der Entwicklungsphase der Bäume. In pulse-chase Experimenten haben LACOINTE *et al.* (1995), DICKSON *et al.* (1990) und MORDACQ *et al.* (1986) für verschiedene Baumarten eine ähnliche Verschiebung des Allokationsmusters berichtet, allerdings fehlt in diesen Untersuchungen die quantitative Information. In Abb. 38 ist Partitioning von C und N in die oberirdischen Organe dargestellt. Sowohl für C als auch N wird in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb der oberirdische Pflanzenteil deutlich gestärkt. Dies ist für C vor allem auf die Neuaufnahme zurückzuführen, die nach sechs Wochen zu 61,2 % oberirdisch festgelegt war. Der Anstieg des Anteils der oberirdischen Organe am Gesamt-N ist vor allem auf die Translokation von Speicher-N zurückzuführen (vgl. Abb. 34), aber auch neu aufgenommenes N wird überwiegend oberirdisch festgelegt.

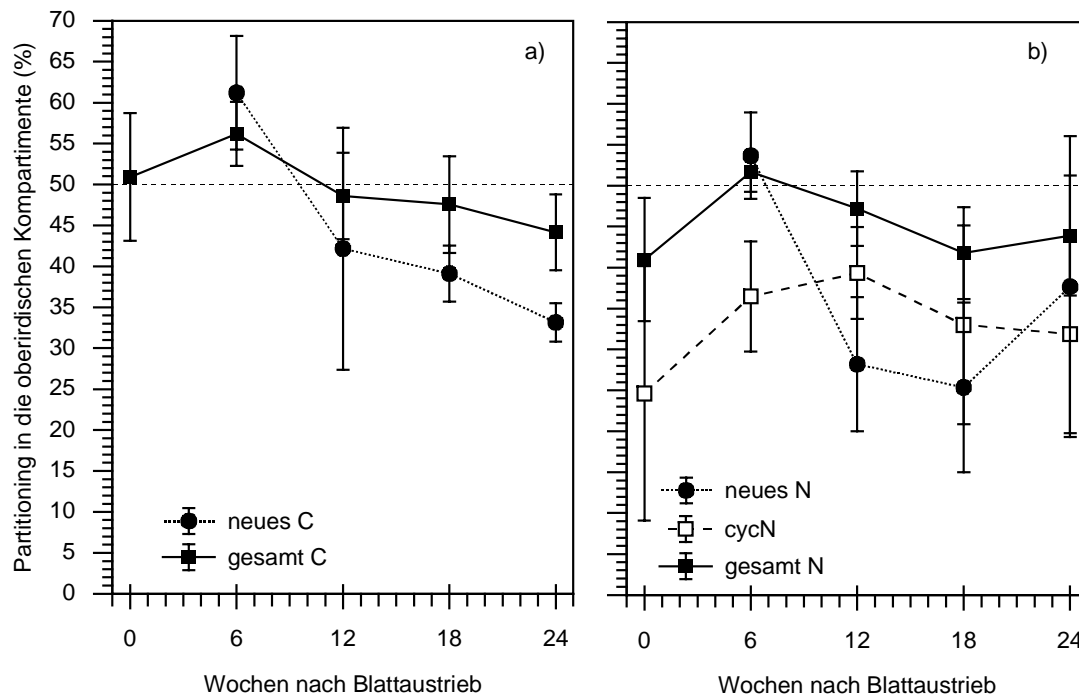


Abb. 38: Anteil der oberirdischen Organe (a) am Gesamt-C, am neuen C und (b) am gesamt N, am cycN und am neuen N während der Vegetationsperiode.

Nach Beendigung des Blattaustriebs werden das neu aufgenommene C und N überwiegend unterirdisch verlagert. Besonders starke C-Zuwächse können zum Ende der Vegetationsperiode die Fein- und Grobwurzeln verzeichnen, die RSA dieser Kompartimente liegt bei 41,2 und 27,8 % (Abb. 16a). Allerdings berichten HENDRICK & PREGITZER (1993) von einer sehr hohen Umsatzdynamik im Wurzelraum, d. h. daß viele Feinwurzeln absterben und neu gebildet werden, ohne daß eine Nettozunahme beobachtet würde, was insbesondere für die sehr feinen Haarwurzeln gilt. Haarwurzeln werden fast ausschließlich aus neuen Assimilaten gebildet (VAN DEN DRIESSE 1987) und haben ein sehr enges C/N-Verhältnis (PREGITZER *et al.* 1997), so daß sie rasch mikrobiell abgebaut werden können. Die resultierenden hohen Turnoverraten von Haarwurzeln werden in der Wurzelraumrespiration mit erfaßt. Der Verlust an altem C war in der vorliegenden Arbeit relativ klein (0,1 g; entsprechend 3 % des C in den Feinwurzeln), d. h. der Abbau älterer Wurzeln findet nur sehr langsam statt.

Im Vergleich zu den Feinwurzeln konnten Äste und Stamm nur relativ geringe Zuwächse von jeweils 21,4 % über die gesamte Vegetationsperiode verzeichnen (Abb. 16a). Insgesamt waren die Wachstumsraten also im Wurzelraum größer als in der oberirdischen Biomasse, dies wird, unter Berücksichtigung der hohen Wurzelumsatzraten, auch von HENDRICK & PREGITZER (1993) für einen 70jährigen *Acer saccharum*-Bestand berichtet.

Demgegenüber stehen Untersuchungen an zehnjährigen Buchen mit einem R/S-Verhältnis von 1,8 (36 % unterirdische Biomasse, GANSERT 1994) bzw. ca. 30jährigen Buchen, bei denen die unterirdische Biomasse 18 % der Gesamtbiomasse ausmacht LEBAUPE *et al.* (2000). Nach dieser Untersuchung werden 25 % der neuen C-Assimilate in den Blättern festgelegt.

Die Verteilung des Stickstoffs auf die Kompartimente ist zu Beginn der Vegetationsperiode basipetaler als die des Kohlenstoffs (Abb. 38). Durch die Verlagerung des in den Grobwurzeln gespeicherten N in den Blattapparat wird das root/shoot- (R/S)-Verhältnis kleiner, allerdings steigt das Verhältnis im weiteren Saisonverlauf wieder an, da das neu aufgenommene N ab der zwölften Woche überwiegend unterirdisch gefunden wird. Nach 24 Wochen ist das R/S-Verhältnis des Gesamt-N fast ausgeglichen.

Das Partitioning des neu aufgenommenen Stickstoffs wird die ganze Saison über von den Feinwurzeln dominiert (Abb. 31a). Während in den ersten sechs Wochen vor allem die Blätter eine starke Senke waren (Abb. 29a), war zwischen der 18. und 24. Woche der Stamm eine starke Senke (Abb. 33a). Dies korrespondiert mit der Remobilisation des Stickstoffs vor allem aus Stamm und Grobwurzeln während der ersten sechs Wochen der Vegetationsperiode. In der cycN-Variante waren vor Blattaustrieb 25 % des markierten N in den oberirdischen Organen gespeichert, dieser Wert stieg in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb auf 36 %. In dieser Zeit wurden 51 % des im Vorjahr in Stamm und Grobwurzeln gespeicherten Stickstoffs remobilisiert. MARMANN *et al.* (1997) fanden ähnliche Ergebnisse in Esche. In dieser Baumart wurden 33 % des unterirdisch gespeicherten N in oberirdische Organe umverteilt. Die Verteilung des cycN blieb in der vorliegenden Arbeit im weiteren Verlauf der Saison im Wesentlichen gleich, lediglich eine leichte basipetale Tendenz war zu beobachten (Abb. 32).

Die in der Literatur beschriebenen Verteilungsmuster für N in älteren Bäumen im Freiland zeigen ein deutlich acropetaleres Muster als in dieser Untersuchung: FEIGENBAUM *et al.* (1987) berichten, daß in *Citrus sinensis* 75 % des Gesamtstickstoffs oberirdisch festgelegt sind, MILLARD & NEILSEN (1989) berichten, daß in *Malus domestica* mehr als 85 % des Stickstoffs oberirdisch zu finden sind. Angesichts der Tatsache, daß in der vorliegenden Arbeit der Großteil des N in den Feinwurzeln gefunden wurde, könnte dies darauf zurückzuführen sein, daß bei der Probenahme ein Teil der Feinwurzeln nicht erfaßt werden konnte und damit die N-Verteilung im Baum verzerrt wird. Über ähnliche Probleme bei der quantitativen Erfassung der Wurzelbiomasse berichten HENDRICK & PREGITZER (1993), VOGT *et al.* (1998) zeigten zudem, daß verschiedene Methoden zur Bestimmung der Wurzelbiomasse zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen kommen.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre, daß das R/S-Verhältnis der Bäume mit dem Alter abnimmt.

MILLARD & PROE (1991) berichten, daß *Acer pseudoplatanus* wenig N aus den absterbenden Blättern zurückverlagern kann, anders als dies von DICKSON (1989) vor allem für Arten berichtet wird, die überschüssiges N in den Blättern (in Form von RuBisCo) speichern. In der vorliegenden Arbeit konnte kein signifikanter Rückgang der N-Konzentrationen in der Blattstreu gegenüber den aktiven Blättern beobachtet werden (Tab. 7). Dies läßt allerdings keine Aussage über die vor dem Blattfall verlagerten N-Mengen zu, da in der Absterbephase der Blätter auch ein Trockengewichtsverlust denkbar ist. Der Anteil des neu aufgenommenen N war in der Blattstreu 1,2 Prozentpunkte (entsprechend 85 % der ursprünglichen RSA) geringer als in den Blättern 24 Wochen nach Blattaustrieb. Zwar kann auch für diese Größe keine Massenbilanzen aufgestellt werden, weil die Blattstreu nicht quantitativ den einzelnen Bäumen zugeordnet werden konnte, aber die Daten zeigen eine deutliche N-Dynamik während des Blattfalls an. Eine mögliche Erklärung wäre, daß die Blätter der Buche als N-Speicher fungiert haben, allerdings zeigt die N-Aufnahmedynamik, daß die Speicher während der ersten Wochen nach Blattaustrieb hätten gebildet werden müssen, weil die RSA danach nicht weiter anstieg (Abb. 7a). Dies ist wenig wahrscheinlich, weil dies die Zeit des größten N-Bedarfs war. Möglicherweise handelt es sich auch um einen schnell umgesetzten N-Pool, der im Saisonverlauf beständig gefüllt und wieder geleert wird. Dieser könnte dadurch zu erklären sein, daß die Stickstoffassimilation (d. h. die Umwandlung von anorganischem Stickstoff in Amino-N) zum Teil auch in den Blättern stattfindet, obwohl von SCHNEIDER *et al.* (1996) nur geringe Mengen anorganischen Stickstoffs im Xylem von Buchen gefunden wurden. GLAVAC & JOCHHEIM (1993) fanden dagegen, daß Nitrat einen Anteil von bis zu 35 % am Gesamt-N im Xylem von Buchen hat. Der Rückgang der RSA verbunden mit den tendenziell geringeren N-Konzentrationen könnte aber auch auf die erwähnte Remobilisierung des Blatt-N während des Absterbens der Blätter zurückzuführen sein. Hierbei bliebe die Frage offen, warum die neuen Assimilate, so sie nicht einem kurzlebigen Pool zuzurechnen sind, mobiler sein sollten, als die alten N-Pools.

### 5.1.3 Wurzelraumrespiration

Der Anteil der Wurzelraumrespiration am Partitioning des neu aufgenommenen C nahm im Saisonverlauf kontinuierlich zu. Sechs Wochen nach Blattaustrieb wurden 11,3 % des neu aufgenommenen C veratmet, bis zum Ende der Vegetationsperiode summierte sich der Verlust über die Wurzelraumrespiration auf 26,4 % (Abb. 20a). Die neuen Assimilate stellten zum Ende der Saison 73,1 % des gesamten im Wurzelraum veratmeten Kohlenstoffs (Abb. 16a).

In den ersten drei Wochen nach Blattaustrieb wurde die Wurzelraumrespiration überwiegend aus im Vorjahr assimiliertem C bestritten (Abb. 9a,c), die veratmeten Mengen sind in diesem Zeitraum mit 8 mg C/d sehr gering (Abb. 8a). Nach Ende der Vegetationsperiode (d. h. nach dem Blattfall) sank der Wert auf 5 mg C/d ab, dieser Wert wurde auch in der 2.J.-Variante vor Blattaustrieb gemessen (Abb. 8c). Es liegt also nahe, diesen Wert als Basisrespiration des Wurzelraumes während der Ruhephase der Bäume zu betrachten. Ab der dritten Woche nach Blattaustrieb stieg der Anteil der neuen Assimilate in der Wurzelraumrespiration stark an, gleichzeitig stieg auch die Gesamtmenge an veratmetem C. Acht Wochen nach Blattaustrieb betrug der Anteil der neuen Assimilate 80 % und blieb für den Rest der Saison auf diesem Niveau. Erst nach Ende der Vegetationsperiode wurde ein leichter Rückgang der RSA beobachtet. Die höchste CO<sub>2</sub>-C-Freisetzung aus dem Wurzelraum wurde zwischen der 10. und 15. Woche beobachtet, sie betrug 23 mg C/d (d. h. um den Faktor 3,8 über der Basisrespiration). Der Saisonverlauf ist ähnlich dem für Buche (GANSERT 1994) oder Ahorn (EDWARDS & NORBY 1998) im Freiland beschriebenen, allerdings sind dort die Amplituden zwischen Basis- und Maximalrespiration größer (für Buche etwa Faktor 5). Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß im Freiland die Temperaturen im Sommer deutlich ansteigen, was in den Klimakammern ausgeschlossen war. Die Respiationsleistung bezogen auf die Feinwurzeltrockenmasse wird im Freiland für Ahorn und Kiefer mit 2-6 nmol/(gTG s) angegeben (EDWARDS & NORBY 1998, CLINTON & VOSE 1999). GANSERT (1994) fand für Buche Respiationsleistungen von 6 nmol/(gTG s) im Unterholz (Lichtstärken von 30-60 µE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) und 3 nmol/(gTG s) auf Lichtungen (Lichtstärken von 60-160 µE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). In der vorliegenden Arbeit wurde gemittelt über eine Saison eine Respiationsleistung von 3 nmol/(gTG s) gefunden. Dieser Wert liegt im Bereich der Literaturdaten, die allerdings im Freiland bei deutlich geringeren Temperaturen gemessen wurden.

Die Wurzelraumrespiration zeigte in den Klimakammern einen ausgeprägten Tagesgang (Abb. 5). Die Zunahme der Respiration in der Lichtphase wurde auf die zu dieser Zeit herrschenden höheren Temperaturen zurückgeführt. Eine starke Abhängigkeit der Wurzelatmung von der Temperatur wurde auch im Freiland gefunden (GANSERT 1994, ZOGG *et al.* 1996). Wenn die Respiationsleistung aufgrund von besserer Verfügbarkeit neuer Assimilate während der Lichtperiode stiege, würde man erwarten, daß der Anteil des neuen C, der im Wurzelraum freigesetzt wird, während der Lichtperiode zunimmt. Dies konnte aber in dieser Untersuchung widerlegt werden: Die δ<sup>13</sup>C-Werte der Wurzelraumrespiration waren im Tagesgang konstant (Tab. 4).

Die enge Korrelation zwischen der Menge der Wurzelraumrespiration und dem Anteil der neuen Assimilate zeigt, daß während der Vegetationsperiode im Wesentlichen neue Assimilate veratmet werden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen, daß im Vorjahr aufgenommenes C

unbedeutend für die Wurzelraumrespiration wird, sobald neue Assimilate zur Verfügung stehen. HORWATH *et al.* (1994) zeigten mit  $^{14}\text{C}$ -pulse-chase Untersuchungen an Pappeln, daß die Wurzelraumrespiration ausschließlich aus Assimilaten bestritten wird, die jünger als 10 Tage sind. Es kann daher vermutet werden, daß der geringe Beitrag älterer C-Quellen abgestorbene Wurzeln oder Wurzelexudate sind, die mikrobiell veratmet werden.

## 5.2 Einfluß der bauminternen N-Speicher auf die Translokation von C und N

### 5.2.1 Blattaustrieb

Die C-Versorgung für die Blattbildung ist in der –N-Variante noch stärker als in der +N-Variante auf die neuen Assimilate gestützt (Abb. 6). Die absoluten Aufnahmemengen waren aber in der –N-Variante kleiner als in der +N-Variante (Anhang 4). Dies zeigt, daß das Blattwachstum entscheidend durch die bauminternen N-Speicher beeinflusst wird. In der –N-Variante waren diese aufgrund des N-Mangels im Vorjahr reduziert und dadurch das Blattwachstum verringert. Entsprechend war der Anteil des neu aufgenommenen N am Gesamt-N der Blätter in der –N-Variante deutlich größer als in der +N-Variante; die RSA stieg ab der 3. Woche nach Blattaustrieb auf 23,0 % (nach sechs Wochen) an und betrug nach zwölf Wochen 38 % (Abb. 7b). Dies ist ein deutlicher Hinweis, daß die Blattbildung trotz guter aktueller N-Versorgung bei reduzierten bauminternen N-Speichern verzögert ist und nicht, wie in der +N-Variante, nach sechs, sondern erst nach zwölf Wochen abgeschlossen war. Die verzögerte Blattentwicklung bei verringerten N-Speichern zeigte sich auch an den N-Konzentrationen während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb: In der +N-Variante stiegen die N-Konzentrationen nach einer anfänglichen Abnahme bis zur sechsten Woche an und fielen im weiteren Saisonverlauf wieder ab. In der –N-Variante war ein ähnlicher Verlauf zu beobachten, allerdings war hier der Einbruch zu Beginn der Vegetationsperiode verzögert (Tab. 6) und das zwischenzeitliche Maximum der N-Konzentrationen erst nach 12 Wochen zu beobachten (Abb. 37). Bei der Beerntung nach sechs Wochen wurden in der –N-Variante etliche ungeöffnete Knospen gefunden, was bei der Beerntung nach zwölf Wochen nicht mehr der Fall war. Dies deutet darauf hin, daß ein reduzierter N-Speicher einen etappenweisen Blattaustrieb induzieren kann.

Die Blätter der –N-Variante erreichten deutlich später (nach 12 Wochen) ihre maximale Respirationsleistung als die Blätter der +N-Variante (nach 6 Wochen). Die verringerten Assimilationsraten in der –N-Variante gegenüber der +N-Variante belegen aber auch, daß die Pflanzen mit verringertem N-Speicher trotz reichlichen aktuellen Stickstoffangebots nicht in der Lage waren, die Defizite aus dem Vorjahr auszugleichen und langsamer wuchsen als bei durchgehend opti-



maler N-Versorgung. Entscheidend hierfür war der kleinere Blattapparat (vgl. Tab. 16) und die dadurch geringere Photosyntheseleistung der Bäume der –N-Variante.

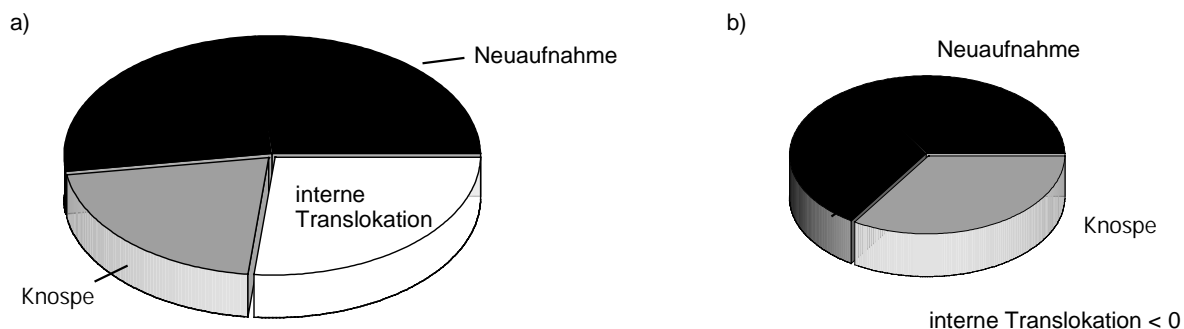


Abb. 39: C-Quellen für den Blattaustrieb (a) in der +N- und (b) in der –N-Variante. Die Flächenverhältnisse der Torten entsprechen den Mengenverhältnissen der absoluten Aufnahme (+N = 100 %; –N = 43 %). Als Bezugspunkt wurde jeweils der Zeitpunkt der vollständigen Blattrife genommen, d. h. nach sechs Wochen in der +N-Variante und nach 12 Wochen in der –N-Variante.

In Abb. 39 sind die C-Aufnahmebilanzen für den Blattaustrieb in den +N- und –N-Varianten dargestellt. In beiden Varianten wird der Hauptteil des C-Bedarf aus der Neuaufnahme gedeckt. Für beide Varianten mengenmäßig fast gleich (218 mg vs. 165 mg) sind die Beiträge aus der Knospe. Dazu ist aber anzumerken, daß dies lediglich die Mengen sind, die in der Knospe gespeichert waren. Nicht berücksichtigt werden hierbei Atmungsverluste und der C-Verlust durch den Verlust der Knospenschuppen, die bei den Blattbeprobungen nicht miterfaßt wurden. Da zwischen den Beiträgen aus der Knospe und der internen Translokation nicht unterschieden werden kann, kann der Anteil der internen Translokation durchaus höher sein. Im Falle der –N-Variante ist davon auch auszugehen, da schon die Menge an N-begleitender C-Translokation (wenn sie im Blatt verbliebe) einen erheblichen Anteil des Blatt-C ausmachen müßte, die berechnete interne Translokation dagegen sogar negativ ist. Dies kann auf die Dunkelatmung zurückzuführen sein, die nach DICKSON *et al.* (1990) 50 % der Assimilationsleistung ausmachen kann, es wird aber auch auf alte Assimilate zurückgegriffen (HANSEN *et al.* 1996). Dabei ist davon auszugehen, daß in der vorliegenden Arbeit die Atmungsverluste an altem C in der –N-Variante höher sind als in der +N-Variante, da aufgrund der verzögerten Blattbildung erst später Substrat über die Photosynthese bereitgestellt werden kann. Unter Berücksichtigung dieser Unsicherheit läßt sich schließen, daß die Quellen für den Blattaustrieb in beiden N-Varianten also im Wesentlichen die gleichen sind.

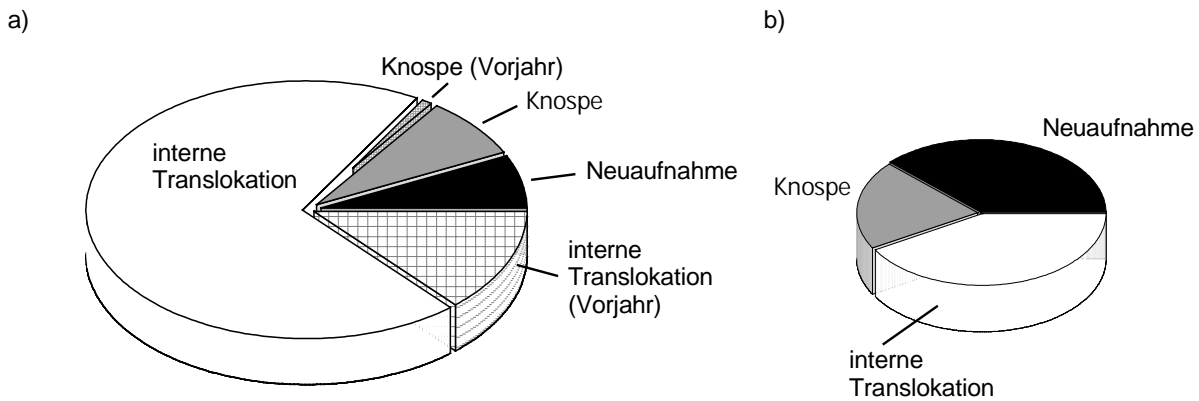


Abb. 40: N-Quellen für den Blattaustrieb (a) in der +N- und (b) in der -N-Variante. Die Flächenverhältnisse der Torten entsprechen den Mengenverhältnissen der absoluten Aufnahme (+N = 100 %; -N = 31 %). Als Bezugspunkt wurde jeweils der Zeitpunkt der vollständigen Blattroife genommen, d. h. nach sechs Wochen in der +N-Variante und nach 12 Wochen in der -N-Variante.

Die N-Aufnahmebilanzen für den Blattaustrieb zeigen, daß die Quellen in den verschiedenen N-Varianten sehr unterschiedlich beansprucht werden (Abb. 40). In der +N-Variante wurde der Blattaustrieb zu 84 % aus der internen Translokation bestritten, während die Knospe nur 9,3 % des N zur Blattbildung beitrug. In der -N-Variante stammten immerhin 20,0 % des N aus der Knospe und der übrige Bedarf wurde zu etwa gleichen Teilen aus interner Translokation und Neuaufnahme gespeist.

### 5.2.2 Saisonverlauf der C-Verlagerung in Abhängigkeit der internen N-Speicher

Die absoluten C-Gehalte der Bäume der -N-Variante unterschieden sich vor Blattaustrieb nicht von denen der +N-Variante. Die Verringerung der Blattbildung resultierte aber in geringeren C-Aufnahmeraten (Abb. 12) so daß der Unterschied im C Gehalt zwischen den N-Varianten im Saisonverlauf größer wurde.

Die Ergebnisse zeigen, daß das aktuelle Wachstum der Buchen deutlich stärker durch die bauminternen N-Speicher als durch die aktuelle Aufnahme beeinflusst wurde. BUCHER *et al.* (1998) konnten in einem 20wöchigen Experiment keine Auswirkung der aktuellen N-Versorgung auf das Wachstum von Buchen finden, *Fraxinus excelsior* L. und *Quercus Robur* L. reagierten dagegen auf die externe N-Verfügbarkeit. Ebenso konnten MILLARD & PROE (1991) zeigen, daß das Wachstum von *Acer pseudoplatanus* wesentlich von den internen N-Speichern abhängig ist. In einem zweijährigen Experiment wuchsen Bäume, die im ersten Jahr unter N-Mangel angezogen worden waren, im Folgejahr schlechter als Bäume, die vorher großzügig mit N versorgt worden waren. Dies war unabhängig davon, ob die N-Versorgung im Folgejahr mangelhaft oder großzügig war.

Anders als die Buche ist *Acer pseudoplatanus* aber auch stark von der aktuellen N-Versorgung abhängig: MACKIE-DAWSON *et al.* (1994) fanden, daß das Wachstum von Pflanzen, die nach einem Jahr N-Mangel großzügig mit N versorgt wurden, sogar größer ist als bei Pflanzen, die kontinuierlich großzügig mit N versorgt waren. Ebenso wurde von EL KOHEN *et al.* (1992) ein wesentlicher Einfluß der aktuellen N-Versorgung auf das Wachstum von *Castanea sativa* gefunden

Das Partitioning des neu aufgenommenen C war in der –N-Variante basipetaler als in der +N-Variante (Abb. 41). Lediglich das Partitioning in die Knospen war in der –N-Variante signifikant erhöht gegenüber der +N-Variante (Abb. 18). Nutznießer der verstärkten Verlagerung des neuen C in unterirdische Kompartimente waren vor allem die Feinwurzeln und die Wurzelraumrespiration. Dies deckt sich mit etlichen Untersuchungen, die eine negative Korrelation zwischen der N-Verfügbarkeit und der Wurzelbiomasse gefunden haben (BURKE *et al.* 1992, BROWN & HIGGINBOTHAM 1986, WENDLER & MILLARD 1996, EL KOHEN & MOUSSEAU 1994). Diese Untersuchungen beziehen sich allerdings immer auf die externe N-Verfügbarkeit und nicht auf die pflanzeninternen N-Speicher.

Dies zeigt, daß die Pflanzen bestrebt sind, den Stickstoffmangel, durch verstärkte Investition in den Wurzelraum auszugleichen, gleichzeitig aber die für den Austrieb im Folgejahr wichtigen Knospen bevorzugt versorgen.

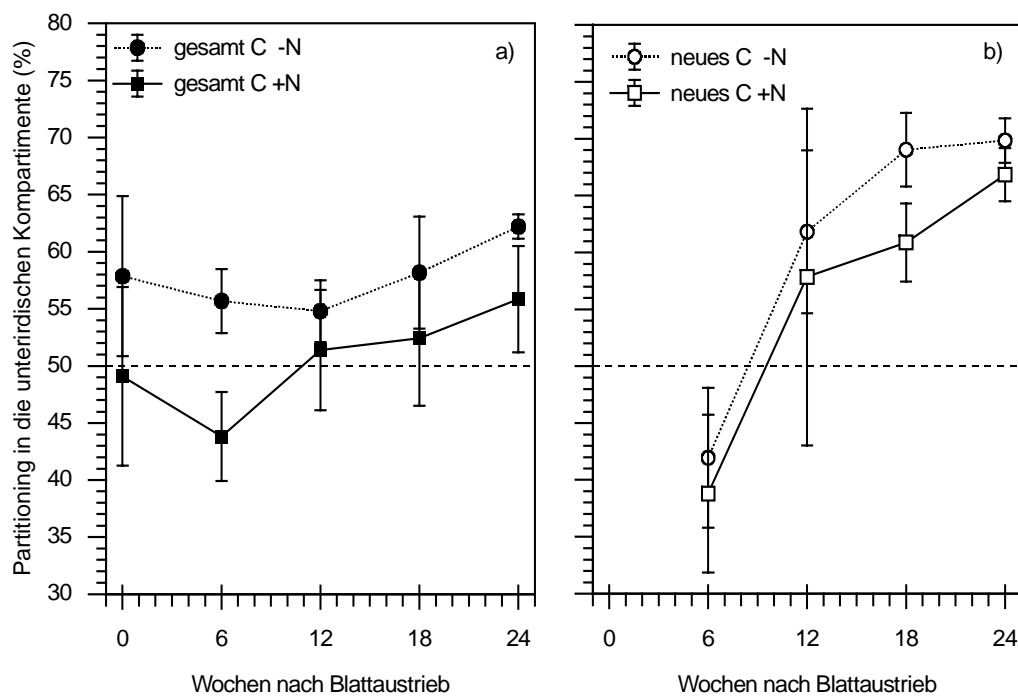


Abb. 41: Partitioning in die unterirdischen Organe (a) des Gesamt-C und (b) des neuen C während der Vegetationsperiode in der +N- und der –N-Variante. Mittelwerte und Standardabweichung (n = 5).

Die Ergebnisse der C-Aufnahme könnten dadurch verfälscht sein, daß die Pflanzen Kohlenstoff in Form von Aminosäuren durch die Assimilation von Amino-N aus dem Boden aufnehmen. Diese C-Körper wären dann, da sie aufgrund des C-freien Substrates aus abgestorbenen Wurzeln bzw. Wurzelexudaten stammen müßten, nur teilweise markiert. ABUZINADAH & READ (1989) fanden in *Betula pendula*, daß die C-Aufnahme in Verbindung mit der N-Assimilation bei Bäumen die im Tiefschatten wuchsen 9 % beträgt. In dieser Untersuchung wurde den Bäumen aber lediglich Amino-N zur Verfügung gestellt, während in der vorliegenden Untersuchung Ammoniumnitrat gegeben wurde. Die Unterschätzung der C-Aufnahme durch die Aufnahme unmarkierten Kohlenstoffs aus dem Boden ist daher vernachlässigbar klein.

Die Wurzelraumrespiration war durch die Vorjahres-N-Versorgung absolut (Abb. 8) und bezogen auf die Feinwurzelbiomasse signifikant erniedrigt (Abb. 10). Da die Wurzelatmung wesentlich auf die Verfügbarkeit neuer Assimilate angewiesen ist (Kap. 5.1.3), liegt die Vermutung nahe, daß die geringere Bereitstellung neuer Assimilate zu einer Verringerung der Wurzelraumrespiration geführt hat. Die geringeren Werte könnten auch mit dadurch verursacht sein, daß die Buchen im Vorjahr unter N-Mangel verstärkt in die Feinwurzelbiomasse investiert haben (Anhang 4), diese Wurzeln aber größtenteils nicht mehr aktiv sind.

Bezogen auf die Menge  $C_{\text{neu}}$  in den Feinwurzeln war die Wurzelraumrespiration in der -N-Variante gegenüber der +N-Variante vor allem zu Beginn der Vegetationsperiode signifikant erhöht (Abb. 10). Die könnte ein Hinweis darauf sein, daß zu diesem Zeitpunkt verstärkt alte Wurzeln an der Respiration beteiligt sind, weil das Angebot neuer Assimilate begrenzt ist. Gestützt wird diese Annahme dadurch, daß die RSA C der Wurzelraumrespiration in der -N-Variante langsamer ansteigt, als in der +N-Variante (Abb. 9a,b).

Bezieht man die im Wurzelraum veratmeten neuen Assimilate auf die neu gebildete Wurzelbiomasse, läßt sich ein Anhaltspunkt für die Wachstumsatmung angeben, d. h. die pro Gramm gebildete Wurzel notwendige Respiration. Dieser Wert liegt in der -N-Variante mit 1,08 etwas höher als in der +N-Variante mit 0,96 ( $\text{mg } C_{\text{neu}} \text{ FW} / (\text{mg } C_{\text{neu}} \text{ WRR})$ ). Für Erbse (*Pisum sativum*) wird die Wachstumsatmung mit 1,25 ( $\text{mg C FW} / (\text{mgC WRR})$ ) angegeben (SCHULZE 1993). Die in der -N-Variante erhöhte Veratmung neuer Assimilate pro Gramm  $C_{\text{neu}}$  in den Feinwurzeln läßt sich möglicherweise auf die aufgrund der erhöhten N-Aufnahme erhöhte Wurzelaktivität zurückführen, wie dies von NADELHOFFER *et al.* (1985) vermutet wird.

### 5.2.3 Saisonverlauf der N-Verlagerung in Abhängigkeit der internen N-Speicher

Die N-Konzentration der Bäume der -N-Variante war vor dem Blattaustrieb signifikant geringer als in der +N-Variante (Abb. 36). Die Stickstoffaufnahme im Versuchsjahr war in der -N-Variante gegenüber der +N-Variante nicht erniedrigt (vgl. Kap. 4.2.3.3.3), so daß die N-Konzentrationen in der -N-Variante im Vergleich zur +N-Variante beständig zunahmen, da die C-Aufnahme in der -N-Variante geringer war als in der +N-Variante (vgl. Kap. 5.2.2). Die Ergebnisse der RSA von C (Abb. 12d) und N (Abb. 22d) zeigen außerdem, daß die relative Zunahme von neuem N in der -N-Variante größer war als die relative Zunahme von neuem C, so daß das C/N-Verhältnis im Saisonverlauf abnahm. Nach 24 Wochen waren die N-Konzentrationen in der -N-Variante signifikant höher als in der +N-Variante, die N-Mengen waren in beiden Varianten gleich. In der Buche ist offensichtlich die Aufnahme von C und N nicht besonders eng aneinander gekoppelt sondern wird wesentlich vom Angebot bzw. dem Aufnahmevermögen mitbestimmt.

Die Verteilung des neu aufgenommenen N in der -N-Variante war in den ersten sechs Wochen nach Blattaustrieb dadurch gekennzeichnet, daß deutlich weniger neues N in die Blätter transportiert wurde als in der +N-Variante (Abb. 29) und stattdessen in den Feinwurzeln verblieb (Abb. 31), obwohl in der -N-Variante aufgrund der reduzierten N-Speicher ein hoher Bedarf an neuem N für die Blattbildung bestand. Der Grund dafür mag darin liegen, daß der Stickstoff zwar aus dem Boden aufgenommen wird, das aufgenommene Nitrat bzw. Ammonium aber nicht in die Transportform Asparagin oder Glutamin (GESSLER *et al.* 1998) umgewandelt werden kann, weil der dafür notwendige Kohlenstoff (als Energielieferant bzw. Substrat) nicht vorhanden ist. Die verringerte Translokation von N ins Blatt spiegelt sich auch im Partitioning des Gesamt-N wieder: Über die gesamte Vegetationsperiode war der Anteil des Gesamt-N in den Blättern in der -N-Variante gegenüber der +N-Variante erniedrigt, lediglich nach 24 Wochen ist das Partitioning der Blätter in der +N-Variante auf das Niveau der -N-Variante abgesunken (vgl. Tab. 16). In der -N-Variante nimmt das Partitioning in die Blätter allerdings nicht wesentlich ab, dies bedeutet, daß über die gesamte Vegetationsperiode N ins Blatt transportiert wurde, sonst hätte das Partitioning aufgrund der hohen Gesamtneuaufnahme abnehmen müssen.

In der +N-Variante kann der Rückgang des Partitioning ins Blatt einmal auf die Neuaufnahme zurückzuführen sein, andererseits kann aber auch der Heraustransport von N zur Verwendung an anderer Stelle stattgefunden haben, wie dies von MILLARD & NEILSEN (1989) berichtet wird. Allerdings wurde dies an Pflanzen beobachtet, die aktuell unter N-Mangel wuchsen. Die Pflanzen hatten folglich einen hohen N-Bedarf zur Füllung der internen Speicher und einen Blattapparat, der nicht durch N-Mangel im Vorjahr beeinflußt war.

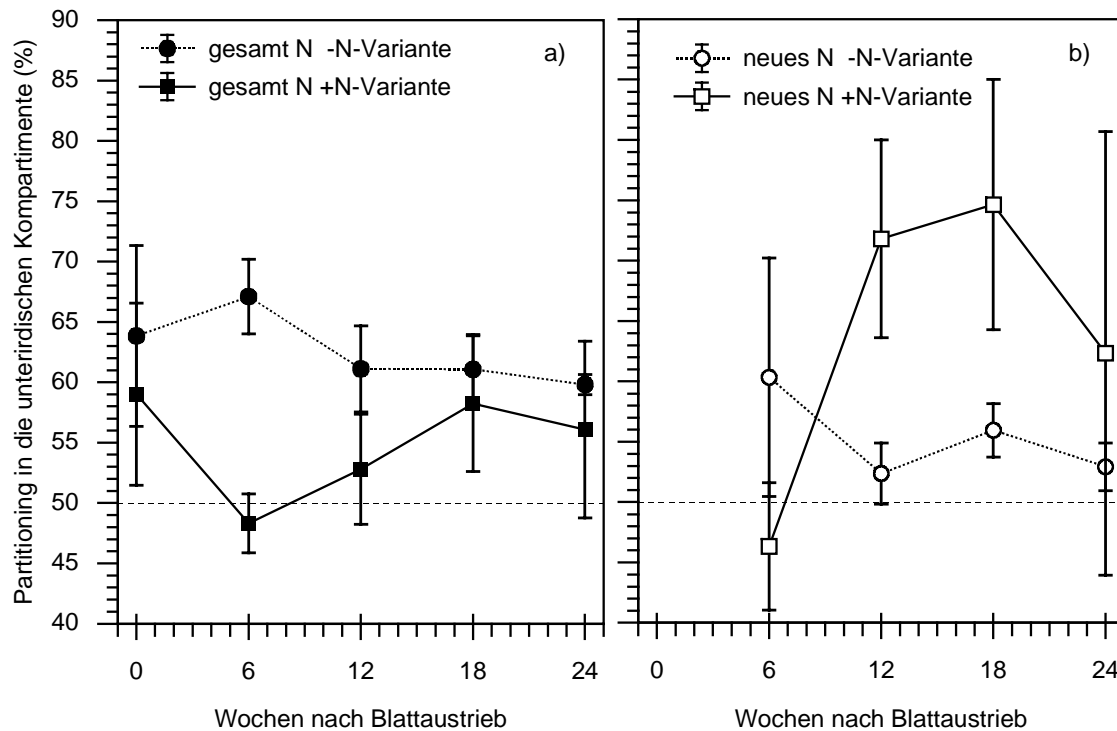


Abb. 42: Partitioning in die unterirdischen Organe (a) des Gesamt-N und (b) des neuen N während der Vegetationsperiode in der +N- und der -N-Variante. Mittelwerte und Standardabweichung ( $n = 5$ ).

Nach der sechsten Woche stieg die Senkenstärke der Feinwurzeln in der +N-Variante stark an (Abb. 34a), demgegenüber nahm sie in der -N-Variante eher ab und vor allem der Stamm war eine wichtige Senke für das neu aufgenommene N. In der +N-Variante begann die verstärkte Verlagerung von N in den Stamm erst nach der 18. Woche (Abb. 30). Die Grobwurzeln waren in der -N-Variante über die gesamte Saison eine deutlich wichtigere N-Senke als in der +N-Variante (Abb. 34). Der verstärkten Einlagerung von Stickstoff in den Stamm und die Grobwurzeln (Abb. 30) stand keine entsprechende Einlagerung von C gegenüber (Abb. 19), die Einlagerung von neuem C in die Grobwurzeln war in der -N-Variante gegenüber der +N-Variante sogar verringert (Abb. 20). Diese Ergebnisse zeigen, daß in der Pflanze N-Speicher gebildet wurden, die für den Austrieb im nächsten Jahr bedeutend sind.

Die Bildung von N-Speichern kann einerseits induziert werden durch Bedarf (d. h. geringen „Füllstand“ des Speichers), andererseits kann der Anlaß zur Speicherbildung sein, daß die Pflanze das aufgenommene N nicht in Wachstum umsetzen kann, weil ein dazu notwendiges Element limitierend wirkt. BURKE *et al.* (1992) berichten, daß im Falle eines erhöhten N-Angebots (und -Aufnahme) die Allokation des Kohlenstoffs in *Acer saccharum* verändert war: Das Partitioning in die Blätter wurde erhöht und in die Wurzeln erniedrigt, außerdem nahmen die C-Speicher (in den Feinwurzeln) ab. Die Pflanze versucht also, die Limitierung aufzuheben, indem sie die Aufnahme erhöht (größere Blätter) und auf Reservestoffe zurückgreift.

Am Ende der Vegetationsperiode waren lediglich in den Blättern die N-Konzentrationen in beiden N-Varianten gleich, in allen anderen Kompartimenten war die N-Menge gleich und damit verbunden die N-Konzentration in der –N-Variante höher. Offensichtlich ist die Senkenstärke der Blätter nach dem Blattaustrieb so gering, daß keine größeren N-Mengen dahin verlagert werden, obwohl der Blattapparat deutlich kleiner ist, als in der +N-Variante. Erklärbar ist dies einmal dadurch, daß die Senkenstärke eines Organs eine zeitabhängige Größe sein könnte, die sich unabhängig von der Senkenfüllung ändert, oder aber die Speicherbildung hat, anders als MINCHIN *et al.* (1997) das für *Malus domestica* berichten, in Buche eine höhere Priorität, möglicherweise, weil das Wachstum im Folgejahr wesentlich davon beeinflußt wird.

In mehreren Untersuchungen wurde gezeigt, daß die N-Aufnahme nicht von dem pflanzeninternen N-Status, d. h. von der Senkenstärke abhängt, sondern allein über die externe N-Verfügbarkeit gesteuert wird. LOVETT & TOBIESSEN (1993) fanden, daß *Quercus robur* nach Entblätterung mit entsprechendem N-Verlust keine erhöhte N-Aufnahme zeigte; in einem Übersichtsartikel zeigte MILLARD (1996), daß die N-Aufnahme nicht von der Vorjahres-N-Aufnahme sondern allein von der aktuellen N-Verfügbarkeit abhängt. Umgekehrt ist auch die Speicherremobilisation unabhängig von der aktuellen N-Verfügbarkeit (MILLARD 1989). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit passen gut in das skizzierte Bild, allerdings scheint die Buche, anders als dies für *Acer pseudoplatanus* berichtet wird (MILLARD & PROE 1991, MACKIE-DAWSON *et al.* 1994), in ihrem aktuellen Wachstum maßgeblich vom Speicher abhängig zu sein, und die aktuelle N-Versorgung ist nur von untergeordneter Wichtigkeit.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die C- und N-Aufnahme der Buche maßgeblich durch die Ausbildung der Assimilationsorgane (Blätter bzw. Feinwurzeln) bestimmt wird und C- und N-Aufnahme auch voneinander entkoppelt stattfinden können. Dies ging in der vorliegenden Untersuchung so weit, daß die N-Aufnahme bei mangelnder C-Verfügbarkeit und damit gehindertem Wachstum diejenige von Bäumen mit guter C-Versorgung überstieg.

## 5.3 Einfluß der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration auf das Wachstum von Buchen

### 5.3.1 Blattaustrieb

Erhöhte atmosphärische [CO<sub>2</sub>] bewirkten vor allem zu Beginn der Vegetationsperiode an eine Erhöhung der C-Aufnahme und eine höhere RSA C in den Blättern, unabhängig von der Vorjahres-N-Versorgung (Abb. 6). Während in der +N-Variante die Unterschiede in der RSA C von Beginn an zu beobachten waren, traten sie in der –N-Variante erst in der dritten Woche nach Blattaustrieb auf, gleichzeitig mit einer deutlichen Erhöhung der RSA N in den Blättern. Offensichtlich war der Blattaustrieb vorher so stark N-limitiert, daß ein erhöhtes Angebot an C nicht in eine Erhöhung der C-Aufnahme umgesetzt werden konnte. Die Erhöhung der RSA C in den Blättern unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] der –N-Variante war nach 12 Wochen wieder verschwunden, dies könnte darauf zurückzuführen sein, daß zu diesem Zeitpunkt die N-Versorgung der Blätter wieder limitierend wirkte und ein höheres Blattwachstum verhinderte. In der +N-Variante dagegen ist die RSA C auch nach 24 Wochen in der 700 ppm-Variante noch tendenziell höher als in der 350 ppm-Variante. In Kap. 5.2 wurde gezeigt, daß der Blattaustrieb in der –N-Variante deutlich N-limitiert war und daß diese Limitierung durch eine aktuell gute N-Versorgung nicht kompensiert werden konnte. Dies spiegelt sich auch in den CO<sub>2</sub>-Effekten wider: In der +N-Variante war das Blattwachstum in höherem Maße durch die erhöhte CO<sub>2</sub>-Verfügbarkeit beeinflusst, als in der –N-Variante.

Im zweiten Jahr der [CO<sub>2</sub>]-Erhöhung (2.J.-Variante) war neben der RSA C (Abb. 6) auch das Trockengewicht der Blätter erhöht (Anhang 1). Dies ist ein Hinweis darauf, daß die erhöhte C-Einlagerung ins Blatt auch im zweiten Jahr anhielt. OVERDIECK & FORSTREUTER (1995) berichten, daß auch nach drei Jahren das Blattwachstum von Buchen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] gegenüber Pflanzen unter ambienten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen erhöht war.

Die RSA des neu aufgenommenen Stickstoffs ist in den Blättern der +N-Variante nicht beeinflusst, in der –N-Variante ist die RSA N dagegen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] signifikant erniedrigt (Abb. 7). Möglicherweise bewirkt die höhere Bereitstellung von Kohlenstoff eine Erhöhung der N-Senken außerhalb des Blattes, so daß die Versorgung des Blattes mit neu aufgenommenem N in der 700;–N-Variante gegenüber der 350;–N-Variante verringert ist.



Die Remobilisierung von gespeichertem Stickstoff (cycN-Variante) ist durch die atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration nicht beeinflusst (Abb. 7b).

Aufgrund der unterschiedlichen Wirkung auf die RSA N im Vergleich zur RSA C, führte erhöhte [CO<sub>2</sub>], wie in vielen anderen Untersuchungen berichtet wird (NORBY *et al.* 1999), zur Verringerung der N-Konzentrationen im Blatt (Tab. 6). Dieser Effekt konnte in der +N-Variante nach der zwölften Woche ausgeglichen werden (Abb. 37); in der –N-Variante waren die N-Konzentrationen unter 700 ppm CO<sub>2</sub> über die gesamte Vegetationsperiode verringert. Auch in der 2.J.-Variante waren die N-Konzentrationen sechs Wochen nach Blattaustrieb unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration erniedrigt.

ARP *et al.* (1998) und CENTRITTO & JARVIS (1999) argumentieren, daß Pflanzen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] eine erhöhte nitrogen use efficiency (NUE) (d. h. erhöhte Aufnahme von C pro Gramm N im Blatt) haben. Die geringeren N-Konzentrationen im Blatt seien die Folge davon, daß unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] weniger RuBisCO für die CO<sub>2</sub>-Assimilation benötigt werde und der Stickstoff zu stärker limitierenden Prozessen verlagert würde. Zwar war auch in der vorliegenden Arbeit die NUE erhöht, dennoch scheint ein Heraustransport von N aus den Blättern unwahrscheinlich, da die N-Konzentrationen vor allem in der –N-Variante erniedrigt waren, in der – auf dem Niveau der Gesamtpflanze – nicht die N-Verfügbarkeit, sondern die C-Verfügbarkeit wachstumslimitierend war. Die erniedrigten N-Konzentrationen scheinen also eher durch die Akkumulation von nichtstrukturellen Kohlenhydraten verursacht zu sein, wie dies von LANDOLT & PFENNINGER (1997) für Buche berichtet wird. Dies wird in der vorliegenden Arbeit dadurch gestützt, daß die Konzentrationen von Lignin und struktureller Biomasse in den Blättern (und im Stamm) der Buchen sechs Wochen nach Blattaustrieb tendenziell verringert sind (DYCKMANS *et al.* 2000b).

Die bisherigen Ergebnisse über den Einfluß erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf die N-Dynamik in den Blättern von Buchen erlauben noch keine abschließende Bewertung, da in verschiedenen Untersuchungen unterschiedliche Effekte beobachtet wurden: POLLE *et al.* (1997) fanden in Buche verringerte N- und Chlorophyll-Konzentrationen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>], der Anteil des Chlorophyll bezogen auf den N-Gehalt war aber unbeeinflusst. EPRON *et al.* (1996) fanden dagegen in Buche unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] eine Verringerung des Chlorophyll-Gehaltes bezogen auf die N-Menge ebenso wie auf die Blattfläche. Dabei war der N-Gehalt bezogen auf die Blattfläche nicht beeinflusst durch erhöhte [CO<sub>2</sub>].

In der vorliegenden Arbeit hatte erhöhte [CO<sub>2</sub>], obwohl sie zu einer erhöhten C-Aufnahme in die Blätter führte, keinen Einfluß auf die N-Aufnahme in die Blätter. Lediglich bei N-Mangel

fürte eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration dazu, daß die Senkenstärke der Blätter für N herabgesetzt wurde.

### 5.3.2 Saisonverlauf der C-Verlagerung in Abhängigkeit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration

Trotz der von Anfang an erhöhten C-Aufnahme in den Blättern, die auch auf der Ebene der Gesamtpflanze gefunden wurde, waren die Trockengewichte in den +N- und -N-Varianten nur in der Tendenz durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] erhöht ( $p = 0,091$ , Abb. 11). Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß der über Jahre integrierende Parameter der Trockenmasse nur sehr eingeschränkt geeignet ist, um in mehrjährigen Pflanzen den Einfluß einer relativ kurzzeitigen Veränderung der CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die C-Aufnahme und Translokation aufzuzeigen.

Im Gegensatz zu den Trockenmassen konnte für die RSA C ein deutlicher Effekt der Erhöhung der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen festgestellt werden. Außer in Stamm und Ästen war die RSA C in allen Kompartimenten durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] erhöht. Dabei war der Effekt etwa so groß wie der Effekt der Vorjahres-N-Ernährung (Tab. 9). 24 Wochen nach Blattaustrieb war die RSA C der +N-Variante bei 700 ppm um 26 % höher als in der 350 ppm-Variante (Abb. 12). In der 2.-Variante lag die Wachstumssteigerung durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] bei 24 % (Tab. 10).

Eine Erhöhung der C-Aufnahme und daraus resultierend erhöhtes Wachstum wurde für eine Vielzahl von Bäumen in etlichen Untersuchungen gefunden. In einer Literaturübersicht berichten CURTIS & WANG (1998), daß die mittlere Erhöhung der Biomasse ohne Interaktion anderer Parameter bei 31 % liegt, dabei wurden 60 einzelne Untersuchungen berücksichtigt. Für Buche wurde nach einem Jahr unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] eine Wachstumssteigerung von 53 % gefunden (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995). Im weiteren Verlauf dieser Untersuchung verstärkte sich die Auswirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration auf die Gesamtpflanze (+75 % nach drei Jahren). LEE & JARVIS (1995) fanden in Buche nach 2 Jahren eine Erhöhung des Wachstums von 27 % und nach 5 Jahren eine Erhöhung von 41 %. Eine stärkere Stimulation des Wachstums fanden HEATH & KERSTIENS (1997) mit 92 % Trockenmassezunahme nach anderhalb Jahren unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] im Vergleich zu ambienter [CO<sub>2</sub>].

In der vorliegenden Arbeit war in der +N-Variante für die Wachstumsstimulation durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] keine Zeitabhängigkeit zu beobachten, die Erhöhung der RSA C lag von 6 Wochen nach Blattaustrieb an die ganze Vegetationsperiode hindurch (und auch nach 6 Wochen im zweiten Jahr) unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] bei 25 – 30 %. In der -N-Variante war das anders: Während sechs Wochen nach Blattaustrieb die C-Aufnahme um über 50 % stimuliert war und dies auch 18

Wochen nach Blattaustrieb noch der Fall war, lag die Stimulation am Ende der Vegetationsperiode nur noch bei 10 %. Möglicherweise war die Blattalterung, die in der -N-Variante früher (schon nach der 18. Woche) begann, in der 700 ppm-Variante deutlicher ausgeprägt. Hinweise zu einer früher einsetzenden Blattalterung in Buchen (die nicht unter N-Mangel litten) unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] werden von GÜNTHARDT-GOERG (1997) berichtet. Der Grund für die frühere Blattalterung könnte sein, daß die Vegetationszeiträume unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] verkürzt sind, wie es auch für andere Baumarten gefunden wird (MURRAY & CEULEMANS 1998).

Die Verteilung des neu aufgenommen Kohlenstoffs war unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] basipetaler als unter ambienter [CO<sub>2</sub>]: Unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] war das Partitioning ins Blatt in beiden N-Varianten, das Partitioning in den Stamm in der -N-Variante verringert. Dagegen war vor allem das Partitioning in die Feinwurzeln erhöht, während die Grobwurzeln nicht profitieren konnten. Der CO<sub>2</sub>-Effekt war über die gesamte Vegetationsperiode zu beobachten, dabei verschob sich das Partitioning in allen Varianten im Saisonverlauf zugunsten des Wurzelraums. Daraus resultierend war in beiden N-Varianten die Menge des neuen C in den Feinwurzeln unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] erhöht (Anhang 5).

In anderen Untersuchungen konnte dagegen bei guter N-Versorgung kein verändertes Partitioning durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] festgestellt werden: TOMLINSON & ANDERSON (1998) fanden während der ersten 10 Wochen nach Blattaustrieb in *Quercus rubra* keine Unterschiede im Partitioning, ebensowenig war das R/S-Verhältnis bei *Quercus robur*, *Alnus incana* und *Fraxinus excelsior* beeinflusst (BUCHER *et al.* 1998). Für *Quercus robur* wurde sogar ein Rückgang des R/S-Verhältnisses gefunden (VIVIN *et al.* 1995, HEATH & KERSTIENS 1997). Demgegenüber stehen Untersuchungen von ZAK *et al.* (1993), die für *Populus grandidentata* eine Erhöhung der R/S-ratio beobachteten, ebenso wie EL KOHEN & MOUSSEAU (1994) für *Castanea sativa*. In letzterer Untersuchung wurde die relative Erhöhung der Wurzelbiomasse allerdings nur bei schlechter N-Versorgung gefunden, in der gut gedüngten Variante war die oberirdische Biomasse stärker gefördert. Kontrastierend dazu war in *Populus tremuloides* nur bei gutem N-Angebot im Boden ein erhöhtes Wurzelwachstum zu beobachten (PREGITZER *et al.* 2000). CROOKSHANKS *et al.* (1998) fanden für *Fraxinus excelsior* und *Quercus petraea* eine Erhöhung der Feinwurzelbiomasse, während die Grobwurzelmasse, ebenso wie das R/S-Verhältnis, nicht beeinflusst war. In Buche wurde eine Erhöhung des R/S-Verhältnisses (EPRON *et al.* 1996), bzw. kein signifikanter Effekt (HEATH & KERSTIENS 1997) gefunden. OVERDIECK & FORSTREUTER (1995) fanden in Buche im ersten Jahr unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] eine Erhöhung des R/S-Verhältnisses, dabei war vor allem das Wachstum der Grobwurzeln gefördert, in den Folgejahren zeigten aber vor allem die oberirdischen Organe erhöhte Wachstumsraten aufgrund von erhöhter [CO<sub>2</sub>] und das R/S-Verhältnis sank.

In den genannten Untersuchungen wurde aber entweder das R/S-Verhältnis der Gesamtpflanze gemessen, was, wie oben ausgeführt, nur eine relativ ungenaue Bestimmung des CO<sub>2</sub>-Effektes zuläßt, oder die Untersuchungen wurden mit Kurzzeitmarkierungen (Kap. 2.3.2.1) durchgeführt (VIVIN *et al.* 1995, EL KOHEN & MOUSSEAU 1994). Mit dieser Technik können zwar Flüsse sehr genau beobachtet werden, eine quantitative Betrachtung (über eine Vegetationsperiode integrierend) ist dagegen nicht möglich.

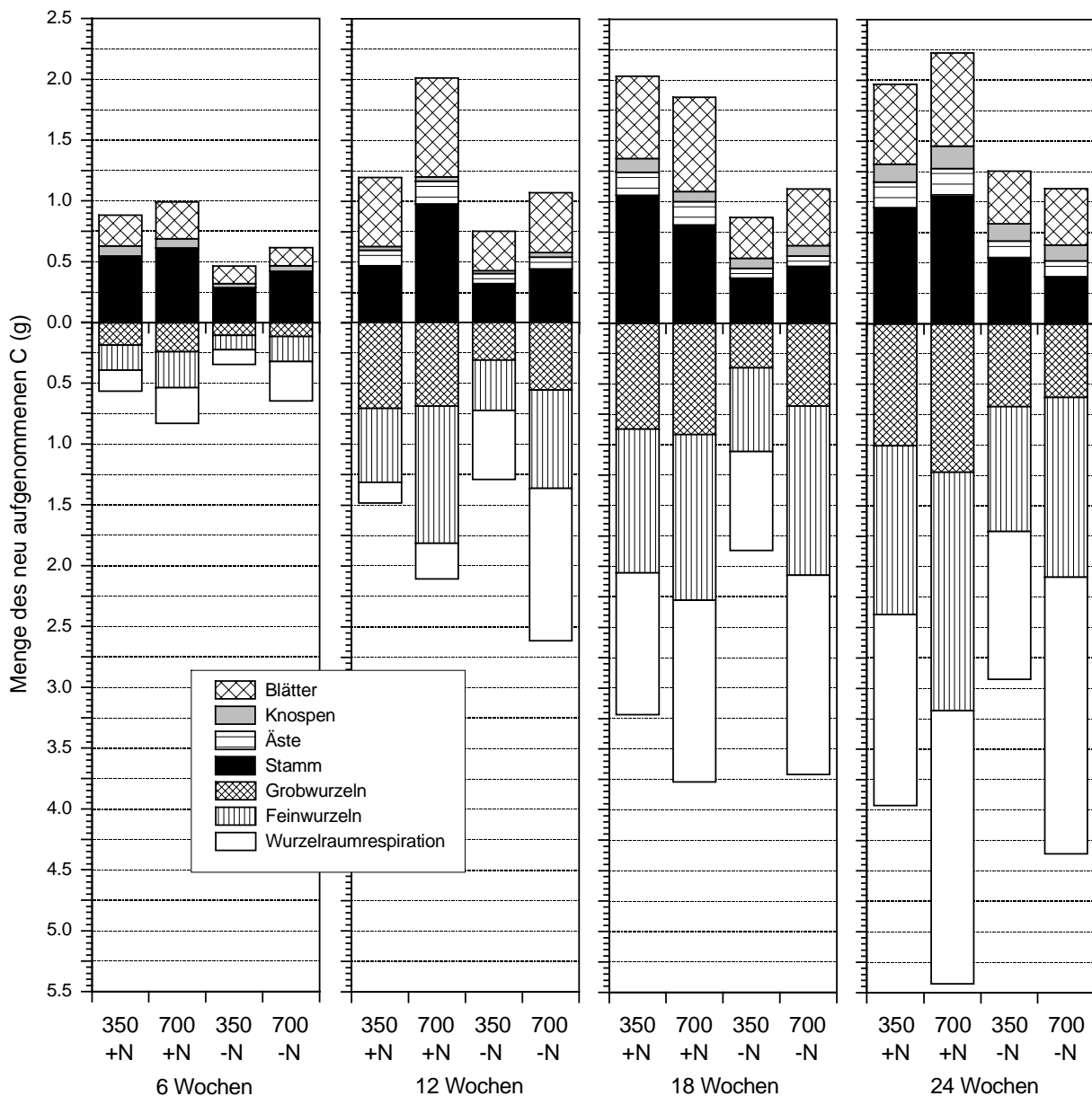


Abb. 43: Menge des neu aufgenommenen Kohlenstoff im Saisonverlauf in Abhängigkeit der CO<sub>2</sub>-Konzentration und der internen N-Speicher. Der mittlere Fehler beträgt 34 %.

In Abb. 43 ist die Verteilung des neu aufgenommenen Kohlenstoffs dargestellt. In allen Varianten war die Investition des neuen Kohlenstoffs in die unterirdischen Kompartimente wesentlich höher als in die oberirdischen Pflanzenteile, in der 700;-N-Variante (80 % unterirdisch) war

dies ausgeprägter der Fall, als in den übrigen Varianten (um 70 % unterirdisch). Während in den unterirdischen Kompartimenten unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] im gesamten Saisonverlauf größere Zuwachsraten zu verzeichnen waren als unter ambienter [CO<sub>2</sub>], war dies in den oberirdischen Kompartimenten nur in den ersten zwölf Wochen der Fall.

Die Wurzelraumrespiration war in beiden N-Varianten unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration erhöht, wie dies auch in anderen Untersuchungen berichtet wird (VIVIN *et al.* 1996a, PREGITZER *et al.* 2000). Das Ausmaß der Stimulation war in der -N-Variante deutlich größer als in der +N-Variante (Abb. 8a,b). Diese Daten zeigen, daß neben der Notwendigkeit der Nährstoffaufnahme vor allem auch die Verfügbarkeit der Kohlenstoffassimilate die Menge der unterirdischen C-Austräge bestimmt. Wie weiter oben gezeigt wurde, wird die C-Veratmung überwiegend aus sehr jungen Assimilaten gespeist und ist daher direkt an deren Verfügbarkeit gekoppelt. Der relative Anstieg der Wurzelraumrespiration unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] war bei der -N-Variante größer als in der +N-Variante. Über die gesamte Saison wurden 26 % (350;+N-Variante), 29 % (700;+N- und 350;-N-Variante) bzw. 42 % (700;-N-Variante) des neu assimilierten Kohlenstoffs über die Wurzelraumrespiration abgegeben. NORTON *et al.* (1990) bezifferten den unterirdischen C-Verlust von *Pinus ponderosa* (in einem sandigen Lehmboden) auf 30 % der C-Assimilation. Für Buche wurde dieser Wert um 10 % angegeben (GANSERT 1994).

Wie in Kap. 5.1.3 erläutert, ist die Wurzelraumrespiration nicht ausschließlich auf Wurzelatmung zurückzuführen, sondern wird auch aus der mikrobiellen Veratmung von Wurzelexudaten und abgestorbenen Feinwurzeln verursacht (HENDRICK & PREGITZER 1993, PREGITZER *et al.* 1995). Die Auswirkung erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf die Wurzelexudation ist bisher wenig untersucht. (HODGE 1996 und HODGE & MILLARD 1998 berichten allerdings, daß sie nicht beeinflusst ist. PATERSON *et al.* (1997) fanden weiterhin, daß, falls eine erhöhte Wurzelexudation auftritt, diese schlechter mikrobiell verwertbar ist. Ebenso sind die Auswirkungen erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf die Feinwurzeldynamik nicht eindeutig geklärt: Einerseits wurde berichtet, daß erhöhte [CO<sub>2</sub>] zu einer Erhöhung des Feinwurzelumsatzes führt, d. h. es werden mehr Feinwurzeln gebildet, die aber eine kürzere Lebensdauer haben (PREGITZER *et al.* 1995, CROOKSHANKS *et al.* 1998), in anderen Untersuchungen wird dies zurückgewiesen (VAN NOORDWIJK *et al.* 1998). VAN GINKEL *et al.* (1997) fanden unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] einen erhöhten C-Eintrag von *Lolium perenne* in den Boden, allerdings wurde in dieser Untersuchung nicht zwischen Wurzelexudation und Feinwurzelabbau unterschieden.

Uneinigkeit besteht auch hinsichtlich des Beitrages der Mykorrhiza zur Wurzelatmung unter erhöhter [CO<sub>2</sub>]. Während HODGE (1996) berichten, daß keine erhöhte Mykorrhizierung zu er-

warten ist, gehen HAMPP *et al.* (1999) davon aus, daß unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] die Mykorrhiza eine größere Rolle spielen werden, weil die Nährstoffnachfrage der Bäume größer wird.

FORSTREUTER (1995) fand für Buche eine erhöhte Wurzelraumrespiration unter erhöhter [CO<sub>2</sub>], wie dies auch in der vorliegenden Arbeit der Fall war (Abb. 8). Um allerdings Aussagen über die Wurzelaktivität treffen zu können, müssen entweder Messungen an einzelnen, aus dem Boden entnommenen Wurzeln durchgeführt werden (CROOKSHANKS *et al.* 1998) oder die Messungen sind auf einjährige Sämlinge beschränkt (VIVIN *et al.* 1995). Dagegen ist es in der vorliegenden Arbeit möglich, die Wurzelraumrespiration bezogen auf die neu gebildete Feinwurzelbiomasse darzustellen<sup>3</sup> (Abb. 10), ohne daß in das Wurzelsystem eingegriffen werden mußte. Nach diesen Daten läßt sich schließen, daß die Erhöhung der Wurzelraumrespiration weniger auf eine Erhöhung der spezifischen Aktivität der Wurzeln, sondern vielmehr auf die Zunahme der Feinwurzelbiomasse zurückzuführen. Zu diesen Ergebnissen gelangten ebenfalls VIVIN *et al.* (1995) an einjährigen *Quercus robur*. CROOKSHANKS *et al.* (1998) fanden dagegen für *Fraxinus excelsior* und *Quercus petraea* einen Rückgang der Wurzelatmung bezogen auf das Wurzeltrockengewicht.

### 5.3.3 Saisonverlauf der N-Verlagerung in Abhängigkeit der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration

Die Menge des neu aufgenommenen Stickstoffs war durch die erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration nicht beeinflusst (Tab. 16). Die RSA N ist in allen Varianten (+N, -N, 2.J., cycN) unabhängig von der atmosphärischen [CO<sub>2</sub>], lediglich in den Feinwurzeln der -N-Variante ist die RSA N unter 700 ppm erhöht gegenüber 350 ppm (Abb. 22). Da aber die RSA C durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen erhöht war, ergibt sich eine Tendenz zu geringeren N-Konzentrationen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] auf dem Niveau der Gesamtpflanze (p = 0,078, Abb. 36). Ein Rückgang der N-Konzentrationen unter erhöhten [CO<sub>2</sub>] wird vielfach berichtet. BASSIRIRAD *et al.* (1997) fanden die N-Aufnahme in verschiedenen Kiefernarten erhöht, allerdings war dies nicht ausreichend, um mit der erhöhten C-Assimilation Schritt zu halten. EL KOHEN *et al.* (1992) fanden ebenfalls einen Rückgang der N-Konzentrationen unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] in *Castanea sativa*, dabei blieb die N-Menge pro Baum aber konstant, auch wenn das N-Angebot erhöht wurde.

---

<sup>3</sup> Da die Feinwurzelbildung fast ausschließlich aus neuen Assimilaten erfolgt (VAN DEN DRIESSCHE 1987) und der Hauptteil der Wurzelatmung auf die (neu gebildeten) Feinwurzeln zurückzuführen ist (HENDRICK & PREGITZER 1993), ist das Verhältnis WRR [mg C]/C<sub>neu</sub> FW [mg] ein relativ guter Anhaltspunkt für die Wurzelaktivität.

GEBAUER *et al.* (1998) folgerte, daß zurückgehende Nährstoffverfügbarkeit in der Pflanze durch eine zu geringe N-Aufnahmefähigkeit zur Akkumulation von Kohlenhydraten führt, wie dies von der Theorie der carbon nutrient balance beschrieben wird. Die teilweise konstant bleibenden Konzentrationen von Zuckern (ENTRY *et al.* 1998) erklären KINNEY *et al.* (1997) damit, daß „dynamische Metabolite“ der CNB nicht so streng folgen, wie das für die Endprodukte des Metabolismus gilt.

In Buche finden OVERDIECK & FORSTREUTER (1994), EPRON *et al.* (1996), EGLI *et al.* (1998) und GRAMS & MATYSSEK (1999) übereinstimmend unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] einen Rückgang der Photosyntheseaktivität im Spätsommer. Dies könnte damit zusammenhängen, daß zu diesem Zeitpunkt die Nährstoffverfügbarkeit eingeschränkt ist (FARAGE *et al.* 1998). In der Untersuchung von HEATH *et al.* (1997) wurde dagegen keine down-regulation gefunden.

In beiden N-Varianten war die N-Menge unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] im Stamm erniedrigt und in den Feinwurzeln erhöht, dieser Unterschied war dabei in der –N-Variante deutlich stärker ausgeprägt (Tab. 16). Die C-Mengen im Stamm waren dagegen nicht durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] beeinflusst. Der daraus resultierende starke Anstieg der N-Konzentration in der –N-Variante ist möglicherweise auf die Speicherbildung zurückzuführen (Kap. 5.2.3). Die Möglichkeit zur Speicherbildung scheint unter erhöhter [CO<sub>2</sub>] zurückzugehen, da aufgrund der erhöhten C-Aufnahme in der 700 ppm-Variante mehr Stickstoff für Wachstumsprozesse benötigt wird.

Die Erhöhung der [CO<sub>2</sub>] kann also teilweise die Defizite in der C-Aufnahme, die aus dem Vorjahres-N-Mangel entstehen, ausgleichen. Während der gesamten Vegetationsperiode ist die Menge des neu aufgenommenen C in der 350;+N-Variante und der 700;–N-Variante gleich (Abb. 21). Dagegen ist das Partitioning des neuen C ist deutlich basipetaler in der 700;–N-Variante im Vergleich zur 350;+N-Variante und besonders das Partitioning in die Wurzelraumrespiration war in der 700;–N-Variante deutlich erhöht. Dies läßt die Schlußfolgerung zu, daß die Auswirkungen von verschiedenen Nährstoffverfügbarkeit von Kohlenstoff einerseits und Stickstoff andererseits, zu unterschiedlichen Reaktionen in der Pflanze führen.

Diese Beobachtung wurde auch in anderen Studien gemacht, in denen die Auswirkungen von zusätzlicher N-Verfügbarkeit (Düngung) und der von zusätzlicher C-Verfügbarkeit (erhöhte [CO<sub>2</sub>]) untersucht wurden. In beiden Fällen wurde sowohl die Biomasseproduktion als auch die Photosyntheseleistung positiv beeinflusst, allerdings führte das erhöhte N-Angebot zu einer stärkeren Stimulation der Biomasseproduktion, während die erhöhte [CO<sub>2</sub>] zu stärkerer Stimulation der Photosynthese führte (EL KOHEN & MOUSSEAU 1994, SILVOLA & AHLHOLM 1992). Die Erhöhung der [CO<sub>2</sub>] scheint also die Dunkelatmung in stärkerem Maße zu stimulieren, als ein erhöhtes

N-Angebot dies bewirkt. Unterschiedliche Steuerungsmechanismen bei der Regulierung der Dunkelatmung schlußfolgerten auch GRIFFIN *et al.* (1996) aus ihren Ergebnissen: In ihrer Untersuchung an *Ponderosa pine* wurde keine Interaktion der N- und CO<sub>2</sub>-Effekte auf die Dunkelatmung gefunden.

In der vorliegenden Untersuchung wurde mit den verschiedenen N-Varianten der Einfluß der bauminternen Speicher auf die Reaktion auf erhöhte [CO<sub>2</sub>] untersucht. Demgegenüber gibt es eine Reihe von Studien, die die aktuelle N-Versorgung als Variable berücksichtigen. Diese Untersuchungen haben insofern nur begrenzte Aussagekraft, als in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, daß in erster Linie die N-Speicher für das aktuelle Wachstum in Anspruch genommen werden und dieses daher von der aktuellen externen N-Versorgung weitgehend unabhängig ist. Erst in mehrjährigen Versuchsansätzen wirken unterschiedliche N-Düngungen auch auf die bauminternen N-Speicher und lassen dann einen Schluß auf die Reaktion der Buche auf erhöhte [CO<sub>2</sub>] in verschiedenen Düngungsstufen zu. Dabei zeigt sich, daß die Biomasserhöhung durch erhöhte [CO<sub>2</sub>] bei Buchen, die unter guter N-Versorgung wachsen, im Laufe der Jahre zunimmt (OVERDIECK & FORSTREUTER 1995, LEE & JARVIS 1995), während unter N-Mangelbedingungen nur geringe oder keine Wachstumssteigerungen zu erkennen sind (EGLI *et al.* 1998). In einem 20wöchigen Experiment konnte BUCHER *et al.* (1998) keine CO<sub>2</sub>-Effekte auf das Wachstum von Buchen finden, unabhängig von der N-Versorgung. Dies stützt die These, daß zunächst (d. h. im ersten Jahr) die bauminternen N-Speicher die Reaktion der Buche auf erhöhte [CO<sub>2</sub>] beeinflussen.

#### 5.3.4 Fazit

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß die Effekte erhöhter [CO<sub>2</sub>] im Wesentlichen durch die bauminternen N-Speicher gesteuert wurden und daß die Aufnahme neuen Stickstoffs nicht durch die erhöhte C-Verfügbarkeit beeinflusst war. Da auch die baumintere Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs nicht durch die atmosphärische [CO<sub>2</sub>] beeinflusst war, kann gefolgert werden, daß C- und N-Haushalt in der Pflanze nicht besonders eng aneinander gekoppelt sind. Erhöhte [CO<sub>2</sub>] führte zu einer verstärkten Investition des neu aufgenommenen Kohlenstoffs in die Feinwurzeln und die Wurzelraumrespiration, dabei war die Wurzelatmung pro Gramm neuer Feinwurzelmasse nicht verändert. Diese Daten zeigen, daß die Pflanze – trotz der kurzfristig unbeeinflussten N-Aufnahme – langfristig bestrebt ist, die Nährstoffaufnahme im Boden zu erhöhen, um der erhöhten Nachfrage aufgrund von höherer C-Verfügbarkeit nachzukommen.



## 6 ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde ein Versuchsaufbau entwickelt, der es ermöglicht, vor dem Hintergrund der vorhandenen Biomasse in dreijährigen Buchen die Aufnahme und Translokation der Nährelemente C und N über die Markierung mit den stabilen Isotopen  $^{13}\text{C}$  und  $^{15}\text{N}$  zu verfolgen.

Diese Technik wurde zunächst angewendet, um den Einfluß der bauminternen Speicher auf das Wachstum von Buchen zu untersuchen, da bekannt ist, daß das Wachstum von Bäumen zu einem großen Teil von den internen Speichern bestimmt wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß der Blattaustrieb von Buchen überwiegend aus der aktuellen C-Assimilation gespeist wird, dagegen wurde deutlich, daß die N-Versorgung des Blattaustriebs im Wesentlichen von den bauminternen N-Speichern abhängig ist. Sind diese N-Speicher schlecht ausgebildet, ist der Blattaustrieb der Buche deutlich beeinträchtigt und das Wachstum der Buche ist – trotz hoher aktueller N-Aufnahme - im gesamten Saisonverlauf stark verringert. Bei gut ausgebildeten internen N-Speichern wurde das Wachstum durch eine aktuelle N-Mangelversorgung während einer Vegetationsperiode nur wenig beeinträchtigt.

Die Verteilung der Assimilate im Baum wurde deutlich durch den Füllungsstatus der internen Speicher beeinflusst: Bei reduziertem N-Vorrat wurde eine Verstärkung des Wachstums der Feinwurzeln beobachtet. Die verstärkte Bildung von Feinwurzeln und die gestiegene Wurzelraumrespiration zeigen, daß die Pflanze dem N-Mangel durch verstärkte Aufnahme entgegenwirkt. Dies ging in der vorliegenden Untersuchung so weit, daß die N-Aufnahme bei Pflanzen mit reduziertem N-Speicher trotz deutlich verringerter C-Aufnahme und damit verringerten Wachstums höher war als bei Pflanzen, die aufgrund der besser ausgebildeten N-Speicher ein stärkeres Wachstum zeigten.

Unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration war die C-Aufnahme der Buchen erhöht, während die Aufnahme neuen Stickstoffs durch die erhöhte C-Verfügbarkeit nicht beeinflusst war. Da auch die baumintere Verteilung des im Vorjahr aufgenommenen Stickstoffs nicht durch die atmosphärische  $\text{CO}_2$ -Konzentration beeinflusst war, kann gefolgert werden, daß die aktuelle C- und N-Assimilation in der Pflanze nicht eng aneinander gekoppelt sind. Ähnlich wie bei Pflanzen mit reduziertem N-Speicher zeigte sich unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration eine verstärkte C-Translokation in die Feinwurzeln und eine erhöhte Wurzelraumrespiration. Dies zeigt, daß die

Pflanze bestrebt ist, der erhöhten N-Nachfrage aufgrund von höherer C-Aufnahme nachzukommen.

Im Gegensatz zu den Buchen mit gut gefülltem N-Speicher konnte bei verringertem N-Speicher die erhöhte C-Aufnahmeleistung nicht über die gesamte Vegetationsperiode aufrecht erhalten werden. Daraus kann gefolgert werden, daß die Nachhaltigkeit der Wachstumszunahme unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration wesentlich von der bauminternen N-Versorgung abhängt. Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß es Rückkopplungseffekte zwischen einer erhöhten C-Aufnahme und einer verringerten Speicherbildung gibt: Bei Pflanzen mit verringertem Speicher bewirkte die erhöhte C-Aufnahme unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration eine Veränderung der Stickstoffallokation, die in einer Verringerung der N-Speicherbildung resultierte.

Die Interaktion zwischen der CO<sub>2</sub>-Verfügbarkeit und der Ausbildung bauminterner N-Speicher dürfte daher für die langfristige Wirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration auf das Wachstum von Buchen von großer Bedeutung sein.

## 7 LITERATUR

- ABUZINADAH, R. A. & READ, D. J., (1989). Carbon transfer associated with assimilation of organic nitrogen source by silver birch (*Betula pendula* Roth.). *Trees - Structure & Function* **3**, 17-23.
- AMTHOR, J. S., (1991). Respiration in a future, higher-CO<sub>2</sub> world. *Plant Cell & Environment* **14**, 13-20.
- 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.
- 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 & Environment* **21**, 1-11.
- AVICE, J. C., OURRY, A., LEMAIRE, G., BOUCAUD, J., (1996). Nitrogen and carbon flows estimated by <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C pulse-chase labeling during regrowth of alfalfa. *Plant Physiology* **112**, 281-290.
- BASSIRIRAD, H., GRIFFIN, K. L., REYNOLDS, J. F., STRAIN, B. R., (1997). Changes in root NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> absorption rates of loblolly and ponderosa pine in response to CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant & Soil* **190**, 1-9.
- BAUER, G., SCHULZE, E. D., MUND, M., (1997). Nutrient contents and concentrations in relation to growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* along a European transect. *Tree Physiology* **17**, 777-786.
- BEERLING, D. J. & KELLY, C. K., (1997). Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO<sub>2</sub> increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany* **84**, 1572-1583.
- BEERLING, D. J. & WOODWARD, F. I., (1995). Leaf stable carbon isotope composition records increased water-use efficiency of C<sub>3</sub> plants in response to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Functional Ecology* **9**, 394-401.
- BEERLING, D. J. & WOODWARD, F. I., (1996). *In situ* gas exchange responses of boreal vegetation to elevated CO<sub>2</sub> and temperature: first season results. *Global Ecology & Biogeography* **5**, 117-127.
- BESFORD, R. T., MOUSSEAU, M., MATTEUCCI, G., (1998). Biochemistry, physiology and biophysics of photosynthesis. In: *European forests and global change: the likely impacts of rising CO<sub>2</sub> and temperature* (Hrsg.: JARVIS, P. G.), S. 29-78. University Press, Cambridge.

- BETTARINI, I., VACCARI, F. P., MIGLIETTA, F., (1998). Elevated CO<sub>2</sub> concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO<sub>2</sub> spring in central Italy. *Global Change Biology* **4**, 17-22.
- BILLÈS, G., ROUHIER, H., BOTTNER, P., (1993). Modifications of the carbon and nitrogen allocations in the plant (*Triticum aestivum* L.) soil system in response to increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Plant & Soil* **157**, 215-225.
- BÖTTCHER, M. E., USDOWSKI, E., HOEFS, J., (1991). Die <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C und <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O-Fraktionierung bei der Absorption von CO<sub>2</sub>-Gas durch alkalische Lösungen - Aspekte für die praktische Anwendung auf Bodengas-Proben. *Zeitschrift für Wasser- & Abwasserforschung* **24**, 194-198.
- BROWN, K. R. & HIGGINBOTHAM, K. O., (1986). Effects of carbon dioxide enrichment and nitrogen supply on growth of boreal tree seedlings. *Tree Physiology* **2**, 223-232.
- BUCHER, J. B., TARJAN, D. P., SIEGWOLF, R. T. W., SAURER, M., BLUM, H., HENDREY, G. R., (1998). Growth of a deciduous tree seedling community in response to elevated CO<sub>2</sub> and nutrient supply. *Chemosphere* **36**, 777-782.
- BUCHMANN, N., BROOKS, J. R., RAPP, K. D., EHLERINGER, J. R., (1996b). Carbon isotope composition of C<sub>4</sub> grasses is influenced by light and water supply. *Plant Cell & Environment* **19**, 392-402.
- BUCHMANN, N., GEBAUER, G., SCHULZE, E. D., (1996a). Partitioning of <sup>15</sup>N-labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below- and above-ground biomass of trees and understory in a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry* **33**, 1-23.
- BUCHMANN, N., SCHULZE, E. D., GEBAUER, G., (1995). <sup>15</sup>N-ammonium and <sup>15</sup>N-nitrate uptake of a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Oecologia* **102**, 361-370.
- BURKE, M. K., RAYNAL, D. J., MITCHELL, M. J., (1992). Soil nitrogen availability influences seasonal carbon allocation patterns in sugar maple (*Acer saccharum*). *Canadian Journal of Forest Research - Journal Canadien de la Recherche Forestière* **22**, 447-456.
- CANADELL, J. G., PITELKA, L. F., INGRAM, S. I., (1996). The effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on plant-soil carbon below-ground: A summary and synthesis. *Plant & Soil* **187**, 391-400.
- CENTRITTO, M. & JARVIS, P. G., (1999). Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). II. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency. *Tree Physiology* **19**, 807-814.
- CEULEMANS, R. & MOUSSEAU, M., (1994). Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants: A review. *New Phytologist* **127**, 425-446.

- CEULEMANS, R., SHAO, B. Y., JIANG, X. N., KALINA, J., (1996). First- and second-year aboveground growth and productivity of two *Populus* hybrids grown at ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiology* **16**, 61-68.
- CLAUB, G. & EBNER, H., (1985). *Statistik*. 5. Aufl., Verlag Harri Deutsch, Frankfurt am Main, 530 S.
- CLINTON, B. D. & VOSE, J. M., (1999). Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) in situ: the importance of CO<sub>2</sub> in controlled environments. *Tree Physiology* **19**, 475-479.
- CLIQUET, J. B., DELÉENS, E., MARIOTTI, A., (1990). C and N mobilization from stalk and leaves during kernel filling by <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N tracing in *Zea mays* L. *Plant Physiology* **94**, 1547-1553.
- COLPAERT, J. V., VAN LAERE, A., VAN ASSCHE, J. A., (1996). Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal and non- mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Tree Physiology* **16**, 787-793.
- CROOKSHANKS, M., TAYLOR, G., BROADMEADOW, M., (1998). Elevated CO<sub>2</sub> and tree root growth - contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist* **138**, 241-250.
- CURTIS, P. S. & WANG, X. Z., (1998). A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* **113**, 299-313.
- DANSO, S. K. A., ZAPATA, F., AWONAIKE, K. O., (1995). Measurement of biological N<sub>2</sub> fixation in field-grown *Robinia pseudoacacia* L. *Soil Biology & Biochemistry* **27**, 415-419.
- DE ANGELIS, P. & SCARASCIA-MUGNOZZA, G. E., (1998). Long-term CO<sub>2</sub>-enrichment in a mediterranean natural forest: an application of large open top chambers. *Chemosphere* **36**, 763-770.
- DELÉENS, E., CLIQUET, J. B., PRIOUL, J. L., (1994). Use of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**, 133-146.
- DELÉENS, E., PAVLIDÈS, D., QUEIROZ, O., (1983). Application du traçage isotopique naturel par le <sup>13</sup>C à la mesure du renouvellement de la matière foliaire chez les plantes en C<sub>3</sub>. *Physiologie Végétale* **21**, 723-729.
- DEN HERTOOG, J., STULEN, I., POSTHUMUS, F., POORTER, H., (1998). Interactive effects of growth-limiting N supply and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth and carbon balance of *Plantago major*. *Physiologia Plantarum* **103**, 451-460.
- DENG, X., WEINBAUM, S. A., DEJONG, T. M., (1989). Use of labeled nitrogen to monitor transition in nitrogen dependence from storage to current-year uptake in mature walnut trees. *Trees - Structure & Function* **3**, 11-16.

- DIAZ, S., GRIME, J. P., HARRIS, J., MCPHERSON, E., (1993). Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature* **364**, 616-617.
- DICKSON, R. E., (1989). Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annales des Sciences Forestières* **46**, 631-647.
- DICKSON, R. E., ISEBRANDS, J. G., TOMLINSON, P. T., (1990). Distribution and metabolism of current photosynthate by single-flush northern red oak seedlings. *Tree Physiology* **7**, 65-77.
- DUFRENE, E., PONTAILLER, J. Y., SAUGIER, B., (1993). A branch bag technique for simultaneous CO<sub>2</sub> enrichment and assimilation measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant Cell & Environment* **16**, 1131-1138.
- DYCKMANS, J., FLESSA, H., POLLE, A., BEESE, F., (2000b). The effect of elevated [CO<sub>2</sub>] on uptake and allocation of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N in beech (*Fagus sylvatica* L.) during leafing. *Plant Biology* **2**, 113-120.
- DYCKMANS, J., FLESSA, H., SHANGGUAN, Z., BEESE, F., (2000a). A dual <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N long term labeling technique to investigate uptake and translocation of C and N in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Isotopes in Environmental & Health Studies* **36**, 63-78.
- EDWARDS, N. T. & NORBY, R. J., (1998). Below-ground respiratory responses of sugar maple and red maple sapling to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and elevated air temperature. *Plant & Soil* **206**, 85-97.
- EGLI, P., MAURER, S., GUNTARDT-GOERG, M. S., KÖRNER, C., (1998). Effects of elevated CO<sub>2</sub> and soil quality on leaf gas exchange and above-ground growth in beech-spruce model ecosystems. *New Phytologist* **140**, 185-196.
- EL KOHEN, A. & MOUSSEAU, M., (1994). Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and mineral nutrition on growth and CO<sub>2</sub> exchange of sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa*). *Tree Physiology* **14**, 679-690.
- EL KOHEN, A., ROUHIER, H., MOUSSEAU, M., (1992). Changes in dry weight and nitrogen partitioning induced by elevated CO<sub>2</sub> depend on soil nutrient availability in sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill). *Annales des Sciences Forestières* **49**, 83-90.
- ENTRY, J. A., RUNION, G. B., PRIOR, S. A., MITCHELL, R. J., ROGERS, H. H., (1998). Influence of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant & Soil* **200**, 3-11.
- EPRON, D., LIOZON, R., MOUSSEAU, M., (1996). Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on leaf characteristics and photosynthetic capacity of beech (*Fagus sylvatica*) during the growing season. *Tree Physiology* **16**, 425-432.

- FALUSI, M. & CALAMASSI, R., (1990). Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiology* **6**, 429-438.
- FARAGE, P. K., MCKEE, I. F., LONG, S. P., (1998). Does a low nitrogen supply necessarily lead to acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub>? *Plant Physiology* **118**, 573-580.
- FEIGENBAUM, S., BIELORAI, H., ERNER, Y., DASBERG, S., (1987). The fate of <sup>15</sup>N labeled nitrogen applied to mature citrus trees. *Plant & Soil* **97**, 179-187.
- FLESSA, H., LUDWIG, B., HEIL, B., MERBACH, W., (2000). The origin of soil organic C, dissolved organic C and respiration in a long-term maize experiment in Halle, Germany, determined by <sup>13</sup>C natural abundance. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **163**, 157-163.
- FORDHAM, M., BARNES, J. D., BETTARINI, I., POLLE, A., SLEE, N., RAINES, C., MIGLIETTA, F., RASCHI, A., (1997) . The impact of elevated CO<sub>2</sub> on growth and photosynthesis in *Agrostis Canina* L. ssp. *monteluccii* adapted to contrasting atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Oecologia* **110**, 169-178.
- FORSTREUTER, M., (1995). Bestandesstruktur und Netto-Photosynthese von jungen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **24**, 283-292.
- FORSTREUTER, M., (1998). What can we learn from microcosms? In: *European forests and global change: the likely impacts of rising CO<sub>2</sub> and temperature* (Hrsg.: JARVIS, P. G.), S. 274-292. University Press, Cambridge.
- GANSERT, D., (1994). Root respiration and its importance for the carbon balance of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) in a montane beech forest. *Plant & Soil* **167**, 109-119.
- GEBAUER, R. L. E., STRAIN, B. R., REYNOLDS, J. F., (1998). The effect of elevated CO<sub>2</sub> and N availability on tissue concentrations and whole plant pools of carbon-based secondary compounds in loblolly pine (*Pinus taeda*). *Oecologia* **113**, 29-36.
- GEBBING, T., SCHNYDER, H., KUHBAUCH, W., (1999). The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>/<sup>12</sup>CO<sub>2</sub> labelling. *Plant Cell & Environment* **22**, 851-858.
- GEIGER, D. R. & SHIEH, W. J., (1988). Analysing partitioning of recently fixed and of reserve carbon in reproductive *Phaseolus vulgaris* L. plants. *Plant Cell & Environment* **11**, 777-783.

- GESSLER, A., SCHNEIDER, S., WEBER, P., HANEMANN, U., RENNENBERG, H., (1998). Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison between the roots of Norway spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees grown under field conditions. *New Phytologist* **138**, 385-399.
- GLAVAC, V. & JOCHHEIM, H., (1993). A contribution to understanding the internal nitrogen budget of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Trees - Structure & Function* **7**, 237-241.
- GLEIXNER, G., DANIER, H. J., WERNER, R. A., SCHMIDT, H. L., (1993). Correlations between the <sup>13</sup>C content of primary and secondary plant products in different cell compartments and that in decomposing basidiomycetes. *Plant Physiology* **102**, 1287-1290.
- GRAMS, T. E. E., ANEGG, S., HÄBERLE, K. H., LANGEBARTELS, C., MATYSSEK, R., (1999). Interactions of chronic exposure to elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist* **144**, 95-107.
- GRAMS, T. E. E. & MATYSSEK, R., (1999). Elevated CO<sub>2</sub> counteracts the limitation by chronic ozone exposure on photosynthesis in *Fagus sylvatica* L.: Comparison between chlorophyll fluorescence and leaf gas exchange. *Phyton* **39**, 31-39.
- GRIFFIN, K. L., BALL, J. T., STRAIN, B. R., (1996). Direct and indirect effects of elevated CO<sub>2</sub> on whole-shoot respiration in ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology* **16**, 33-41.
- GUEHL, J. M., PICON, C., AUSSENAC, G., GROSS, P., (1994). Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology* **14**, 707-724.
- GUNDERSON, C. A. & WULLSCHLEGER, S. D., (1994). Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective [review]. *Photosynthesis Research* **39**, 369-388.
- GÜNTHARDT-GOERG, M. S., (1997). Leaf and shoot formation of young spruce and beech exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **18**, 335-341.
- HAMPP, R., WIESE, J., MIKOLAJEWSKI, S., NEHLS, U., (1999). Biochemical and molecular aspects of C/N interaction in ectomycorrhizal plants: an update. *Plant & Soil* **215**, 103-113.
- HANSEN, J., VOGG, G., BECK, E., (1996). Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring. *Trees - Structure & Function* **11**, 83-90.
- HANTSCHHEL, R. E., FLESSA, H., BEESE, F., (1994). An automated microcosm system for studying soil ecological processes. *Soil Science Society of America Journal* **58**, 401-404.



- HÄTTENSCHWILER, S. & KÖRNER, C., (2000). Tree seedling responses to *in situ* CO<sub>2</sub>-enrichment differ among species and depend on understorey light availability. *Global Change Biology* **6**, 213-226.
- HEATH, J. & KERSTIENS, G., (1997). Effects of elevated CO<sub>2</sub> on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant Cell & Environment* **20**, 57-67.
- HEATH, J., KERSTIENS, G., TYREE, M. T., (1997). Stem hydraulic conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and pedunculate oak (*Quercus robur* L.) grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1487-1489.
- HEIMANN, M., (1997). A review of the contemporary global carbon cycle and as seen a century ago by Arrhenius and Högbom. *Ambio* **26**, 17-24.
- HENDREY, G. R., ELLSWORTH, D. S., LEWIN, K. F., NAGY, J., (1999). A free-air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* **5**, 293-309.
- HENDRICK, R. L. & PREGITZER, K. S., (1993). The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research- Journal Canadien de la Recherche Forestière* **23**, 2507-2520.
- HODGE, A., (1996). Impact of elevated CO<sub>2</sub> on mycorrhizal associations and implications for plant growth [Review]. *Biology & Fertility of Soils* **23**, 388-398.
- HODGE, A. & MILLARD, P., (1998). Effect of elevated CO<sub>2</sub> on carbon partitioning and exudate release from plantago lanceolata seedlings. *Physiologia Plantarum* **103**, 280-286.
- HORWATH, W. R., PREGITZER, K. S., PAUL, E. A., (1994). <sup>14</sup>C allocation in tree-soil systems. *Tree Physiology* **14**, 1163-1176.
- KAJJI, A., LACOINTE, A., DAUDET, F. A., ARCHER, P., FROSSARD, J. S., (1993). An experimental system for the quantitative <sup>14</sup>C-labelling of whole trees *in situ*. *Annales des Sciences Forestières* **50**, 309-318.
- KEELING, C. D., MOOK, W. G., TANS, P. P., (1979). Recent trends in the <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratio of atmospheric carbon dioxide. *Nature* **277**, 121-123.
- KEELING, C. D., WHORF, T. P., WHALEN, M., VAN DER PLICHT, J., (1995). Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* **375**, 666-670.

- KEUTGEN, N., ROEB, G. W., MINCHIN, P. E. H., FÜHR, F., (1995). Use of transfer function and compartmental analysis to quantify  $^{14}\text{C}$ -labelled photoassimilate export from wheat leaves. *Journal of Experimental Botany* **46**, 489-496.
- KINNEY, K. K., LINDROTH, R. L., JUNG, S. M., NORDHEIM, E. V., (1997). Effects of  $\text{CO}_2$  and  $\text{NO}_3^-$  availability on deciduous trees - phytochemistry and insect performance. *Ecology* **78**, 215-230.
- KLEINER, K. W., RAFFA, K. F., DICKSON, R. E., (1999). Partitioning of C-14-labeled photosynthate to allelochemicals and primary metabolites in source and sink leaves of aspen: evidence for secondary metabolite turnover. *Oecologia* **119**, 408-418.
- KOHZU, A., YOSHIOKA, T., ANDO, T., TAKAHASHI, M., KOBAYASHI, K., WADA, E., (1999). Natural  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  abundance of field-collected fungi and their ecological implications. *New Phytologist* **144**, 323-330.
- KOUCHI, H. & YONEYAMA, T., (1984). Dynamics of carbon photosynthetically assimilated in nodulated soya bean plants under steady-state conditions 1. Development and application of  $^{13}\text{CO}_2$  assimilation system at a constant  $^{13}\text{C}$  abundance. *Annals of Botany* **53**, 875-882.
- KÖRNER, C. & MIGLIETTA, F., (1994). Long term effects of naturally elevated  $\text{CO}_2$  on mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia* **99**, 343-351.
- KRAUSE, G. H. & WEIS, E., (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**, 313-349.
- KRIEBITZSCH, W. U., LIESEBACH, M., SCHOLZ, F., (1999). The influence of elevated  $\text{CO}_2$  on growth parameters of various provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different irradiance. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **118**, 51-65.
- KRONZUCKER, H. J., SIDDIQI, M. Y., GLASS, A. D. M., (1997). Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature* **385**, 59-61.
- KUBISKE, M. E., PREGITZER, K. S., ZAK, D. R., MIKAN, C. J., (1998). Growth and C allocation of *Populus tremuloides* genotypes in response to atmospheric  $\text{CO}_2$  and soil N availability. *New Phytologist* **140**, 251-260.
- LACOINTE, A., KAJJI, A., DAUDET, F. A., ARCHER, P., FROSSARD, J. S., (1993). Mobilization of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Botanica Gallica* **140**, 435-441.
- LACOINTE, A., KAJJI, A., DAUDET, F. A., ARCHER, P., FROSSARD, J. S., (1995). Seasonal variation of photosynthetic carbon flow rate into young walnut and its partitioning among the plant organs and functions. *Journal of Plant Physiology* **146**, 222-230.

- LAJTHA, K. & MARSHALL, J. D., (1994). Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. In: *Stable isotopes in ecology and environmental studies* (Hrsg.: LAJTHA, K. & MICHENER, R. H.), S. 1-21. Blackwell Scientific, Oxford.
- LANDOLT, W. & PFENNINGER, I., (1997). The effect of elevated CO<sub>2</sub> and soil type on non-structural carbohydrates in beech leaves and Norway spruce needles growing in model ecosystems. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **18**, 351-359.
- LARCHER, W., (1994). *Ökophysiologie der Pflanzen*. 5. Aufl., Ulmer Verlag, Stuttgart, 394 S.
- LEBAUBE, S., LE GOFF, N., OTTORINI, J. M., GRANIER, A., (2000). Carbon balance and tree growth in a *Fagus sylvatica* stand. *Annals of Forest Science* **57**, 49-61.
- LEE, H. S. J. & JARVIS, P. G., (1995). Trees differ from crops and from each other in their responses to increases in CO<sub>2</sub> concentration. *Journal of Biogeography* **22**, 323-330.
- LIN, G. H. & EHLERINGER, J. R., (1997). Carbon isotopic fractionation does not occur during dark respiration in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiology* **114**, 391-394.
- LOVETT, G. M. & TOBIESSEN, P., (1993). Carbon and nitrogen assimilation in red oaks (*Quercus rubra* L.) subject to defoliation and nitrogen stress. *Tree Physiology* **12**, 259-269.
- MACKIE-DAWSON, L. A., PRATT, S. M., MILLARD, P., (1994). Root growth and nitrogen uptake in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *Plant & Soil* **158**, 233-238.
- MAILLARD, P., DELÉENS, E., DAUDET, F. A., LACOINTE, A., FROSSARD, J. S., (1994). Carbon and nitrogen partitioning in walnut seedlings during the acquisition of autotrophy through simultaneous <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> and <sup>15</sup>NO<sub>3</sub> long-term labelling. *Journal of Experimental Botany* **45**, 203-210.
- MARINO, B. D. & MCELROY, M. B., (1991). Isotopic composition of atmospheric CO<sub>2</sub> inferred from carbon in C<sub>4</sub> plant cellulose. *Nature* **349**, 127-131.
- MARMANN, P., WENDLER, R., MILLARD, P., HEILMEIER, H., (1997). Nitrogen storage and remobilization in ash (*Fraxinus excelsior*) under field and laboratory conditions. *Trees - Structure & Function* **11**, 298-305.
- MAURER, S., EGLI, P., SPINNLER, D., KÖRNER, C., (1999). Carbon and water fluxes in Beech-Spruce model ecosystems in response to long-term exposure to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and increased nitrogen deposition. *Functional Ecology* **13**, 748-755.
- MELILLO, J. M., MCGUIRE, A. D., KICKLIGHTER, D. W., MOORE, B., VOROSMARTY, C. S., SCHOLOSS, A. L., (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* **363**, 234-240.

- MILLARD, P., (1989). Effect of nitrogen supply on growth and internal nitrogen cycling within deciduous trees. *Annales des Sciences Forestières* **46**, 666-668.
- MILLARD, P., (1996). Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **159**, 1-10.
- MILLARD, P. & NEILSEN, G. H., (1989). The influence of nitrogen supply on the uptake and remobilisation of stored N for the seasonal growth of apple trees. *Annals of Botany* **63**, 301-309.
- MILLARD, P. & PROE, M. F., (1991). Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist* **117**, 587-596.
- MILLARD, P. & THOMSON, C. M., (1989). The effect of the autumn senescence of leaves on the internal cycling of nitrogen for the spring growth of apple trees. *Journal of Experimental Botany* **40**, 1285-1289.
- MINCHIN, P. E. H., THORPE, M. R., WÜNSCHE, J. N., PICTON, R. F., (1997). Carbon partitioning between apple fruits: short- and long-term response to availability of photosynthate. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1401-1406.
- MORDACQ, L., MOUSSEAU, M., DELÉENS, E., (1986). A <sup>13</sup>C method of estimation of carbon allocation to roots in a young chestnut coppice. *Plant Cell & Environment* **9**, 735-739.
- MOUSSEAU, M., (1998). Is dark respiration rate changed? In: *European forests and global change: the likely impacts of rising CO<sub>2</sub> and temperature* (Hrsg.: JARVIS, P. G.), S. 79-93. University Press, Cambridge.
- MULTRUS, F. & LUCYGA, D., (1996). *Einführung in Statistica/w*. Lucius & Lucius Verlag, Stuttgart, 410 S.
- MUÑOZ, N., GUERRI, J., LEGAZ, F., PRIMO-MILLO, E., (1993). Seasonal uptake of <sup>15</sup>N-nitrate and distribution of absorbed nitrogen in peach trees. *Plant & Soil* **150**, 263-269.
- MURRAY, M. B. & CEULEMANS, R., (1998). Will tree foliage be larger and live longer? In: *European forests and global change: the likely impacts of rising CO<sub>2</sub> and temperature* (Hrsg.: JARVIS, P. G.), S. 94-125. University Press, Cambridge.
- NADELHOFFER, K. J., ABER, J. D., MELILLO, J. M., (1985). Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology* **66**, 1377-1390.
- NADELHOFFER, K. J., DOWNS, M. R., FRY, B., ABER, J. D., MAGILL, A. H., MELILLO, J. M., (1995). The fate of <sup>15</sup>N-labelled nitrate additions to a northern hardwood forest in eastern Maine, USA. *Oecologia* **103**, 292-301.

- NAKANISHI, H., BUGHIO, N., MATSUHASHI, S., ISHIOKA, N. S., UCHIDA, H., TSUJI, A., OSA, A., SEKINE, T., KUME, T., MORI, S., (1999). Visualizing real time [ $^{14}\text{C}$ ]methionine translocation in Fe-sufficient and Fe-deficient barley using a Positron Emitting Tracer Imaging System (PETIS). *Journal of Experimental Botany* **50**, 637-643.
- NORBY, R. J., (1997). Inside the black box. *Nature* **388**, 522-523.
- NORBY, R. J., WULLSCHLEGER, S. D., GUNDERSON, C. A., JOHNSON, D. W., CEULEMANS, R., (1999). Tree responses to rising  $\text{CO}_2$  in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell & Environment* **22**, 683-714.
- NORTON, J. M., SMITH, J. L., FIRESTONE, M. K., (1990). Carbon flow in the rhizosphere of Ponderosa pine seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* **22**, 449-455.
- O'LEARY, M. H., (1993). Biochemical basis of carbon isotope fractionation. In: *Stable Isotopes and Plant Carbon - Water Relations* (Hrsg.: EHLERINGER, J. R., HALL, A. E., FARQUHAR, G. D.), S. 19-28. Academic Press, San Diego.
- O'LEARY, M. H., MADHAVAN, S., PANETH, P., (1992). Physical and chemical basis of carbon isotope fractionation in plants [review]. *Plant Cell & Environment* **15**, 1099-1104.
- OVERDIECK, D., (1993). Effects of atmospheric  $\text{CO}_2$  enrichment on  $\text{CO}_2$  exchange rates of beech stands in small model ecosystems. *Water Air & Soil Pollution* **70**, 259-277.
- OVERDIECK, D. & FORSTREUTER, M., (1994). Evapotranspiration of beech stands and transpiration of beech leaves subject to atmospheric  $\text{CO}_2$  enrichment. *Tree Physiology* **14**, 997-1003.
- OVERDIECK, D. & FORSTREUTER, M., (1995). Stoffproduktion junger Buchen (*Fagus sylvatica* L.) bei erhöhtem  $\text{CO}_2$ -Angebot. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **24**, 323-330.
- PATERSON, E., HALL, J. M., RATTRAY, E. A. S., GRIFFITHS, B. S., RITZ, K., KILLHAM, K., (1997). Effect of elevated  $\text{CO}_2$  on rhizosphere carbon flow and soil microbial processes. *Global Change Biology* **3**, 363-377.
- PICON, C., FERHI, A., GUEHL, J. M., (1997). Concentration and  $\delta^{13}\text{C}$  of leaf carbohydrates in relation to gas exchange in *Quercus robur* under elevated  $\text{CO}_2$  and drought. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1547-1556.
- POLLE, A., EIBLMEIER, M., SHEPPARD, L., MURRAY, M., (1997). Responses of antioxidative enzymes to elevated  $\text{CO}_2$  in leaves of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings grown under a range of nutrient regimes. *Plant Cell & Environment* **20**, 1317-1321.

- POLLE, A. & MORAWE, B., (1995). Seasonal changes of the antioxidative systems in foliar buds and leaves of field-grown beech trees (*Fagus sylvatica*) in a stressful climate. *Botanica Acta* **108**, 314-320.
- PONTAILLER, J. Y., BARTON, C. V. M., DURRANT, D., FORSTREUTER, M., (1998). How can we study CO<sub>2</sub> impacts on trees and forests? In: *European forests and global change: the likely impacts of rising CO<sub>2</sub> and temperature* (Hrsg.: JARVIS, P. G.), S. 1-28. University Press, Cambridge.
- POORTER, H., VAN BERKEL, Y., BAXTER, R., DEN HERTOOG, 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 & Environment* **20**, 472-482.
- POTTHOFF, M., (1999). Synchronisation des Stoffkreislaufs durch Förderung bodenbiologischer Prozesse im Ackerbau. Dissertation, Universität Göttingen, 217 S.
- PREGITZER, K. S., KUBISKE, M. E., YU, C. K., HENDRICK, R. L., (1997). Relationships among roof branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia* **111**, 302-308.
- PREGITZER, K. S., ZAK, D. R., CURTIS, P. S., KUSBISKE, M. E., TEERI, J. A., VOGEL, C. S., (1995). Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New Phytologist* **129**, 579-585.
- PREGITZER, K. S., ZAK, D. R., MAZIASZ, J., DEFORREST, J., CURTIS, P. S., LUSSENHOP, J., (2000). Interactive effects of atmospheric CO<sub>2</sub> and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications* **10**, 18-33.
- PROE, M. F. & MILLARD, P., (1995). Effect of N supply upon the seasonal partitioning of N and P uptake in young Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien de la Recherche Forestière* **25**, 1704-1709.
- RAUBUCH, M., (1992). Wechselwirkungen zwischen mikrobiologischen und chemischen Parametern in Waldböden unter Berücksichtigung des atmosphärischen Eintrags. Dissertation, Universität Göttingen, Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Band 89, 130 S.
- ROBE, W. E., GRIFFITHS, H., SLEEP, D., QUARMBY, C., (1994). Nitrogen partitioning and assimilation: methods for the extraction, separation and mass spectrometric analysis of nitrate, amino acid and soluble protein pools from individual plants following <sup>15</sup>N labelling. *Plant Cell & Environment* **17**, 1073-1079.
- ROBERTZ, P. & LINDER, S., (1999). Effects of long-term CO<sub>2</sub> enrichment and nutrient availability in Norway spruce. II. Foliar chemistry. *Trees - Structure & Function* **14**, 17-27.

- ROEB, G. W. & BRITZ, S. J., (1991). Short-term fluctuations in the transport of assimilates to the ear of wheat measured with steady-state  $^{14}\text{C}$ - $\text{CO}_2$ -labelling of the flag leaf. *Journal of Experimental Botany* **42**, 469-475.
- ROGGY, J.C., PREVOST, M.F., GOURBIÈRE, F., CASABIANCA, H., GARBAYE, J., DOMENACH, A.M., (1999). Leaf natural  $^{15}\text{N}$  abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia*, **120**, 171-182.
- ROUHIER, H., BILLÈS, G., BILLÈS, L., BOTTNER, P., (1996). Carbon fluxes in the rhizosphere of sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa*) grown under two atmospheric  $\text{CO}_2$  concentrations:  $^{14}\text{C}$  partitioning after pulse labelling. *Plant & Soil* **180**, 101-111.
- SAXE, H., ELLSWORTH, D. S., HEATH, J., (1998). Tree and forest functioning in an enriched  $\text{CO}_2$  atmosphere. *New Phytologist* **139**, 395-436.
- SCARASCIA-MUGNOZZA, G. E., DE ANGELIS, P., MATTEUCCI, G., VALENTINI, R., (1996). Long-term exposure to elevated  $\text{CO}_2$  concentration in a natural *Quercus ilex* L. community: net photosynthesis and photochemical efficiency of PSII at different levels of water stress. *Plant Cell & Environment* **19**, 643-654.
- SCHEU, S., (1990). Die saprophage Makrofauna (Diplopoda, Isopoda und Lumbricidae) in Lebensräumen auf Kalkgestein: Sukzession und Stoffumsatz. Dissertation, Universität Göttingen, Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Band 57, 302 S.
- SCHIMMEL, D., ENTING, I., HEIMANN, M., WIGLEY, T., RAYNAUD, D., ALVES, D., SIEGENTHALER, U., (1995). The global carbon cycle. In: *Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios* (Hrsg.: HOUGHTON, J.), S. 35-71. University Press, Cambridge.
- SCHLESER, G. H., (1992).  $\delta^{13}\text{C}$  pattern in a forest tree as an indicator of carbon transfer in trees. *Ecology* **73**, 1922-1925.
- SCHNEIDER, S., GESSLER, A., WEBER, P., VON SENGBUSCH, D., HANEMANN, U., RENNENBERG, H., (1996). Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New Phytologist* **134**, 103-114.
- SCHULZE, J., (1993). Untersuchungen zur Kohlenstoffbilanz bei Leguminosen und Nichtleguminosen unter besonderer Berücksichtigung der organischen Wurzelasscheidungen. Dissertation, Universität Halle/Wittenberg, 111 S.

- SHANGGUAN, Z. P., SHAO, M. G., DYCKMANS, J., (2000). Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental & Experimental Botany*.
- SILVOLA, J. & AHLHOLM, U., (1992). Photosynthesis in willows (*Salix x dasyclados*) grown at different CO<sub>2</sub> concentrations and fertilization levels. *Oecologia* **91**, 208-213.
- SPEIR, T. W., TOWNSEND, J. A., MORE, R. D., HILL, L. F., (1999). Short-lived isotopic method to measure nitrous oxide emissions from a soil under four low-fertility management systems. *Soil Biology & Biochemistry* **31**, 1413-1421.
- SPRUGEL, D. G., HINCKLEY, T. M., SCHAAP, W., (1991). The theory and practice of branch autonomy. *Annual Reviews of Ecology & Systematics* **22**, 309-334.
- SPUNDA, V., KALINA, J., CAJANEK, M., PAVLICKOVA, H., MAREK, M. V., (1998). Long-term exposure of norway spruce to elevated co<sub>2</sub> concentration induces changes in photosystem ii mimicking an adaptation to increased irradiance. *Journal of Plant Physiology* **152**, 413-419.
- STADLER, B. & MÜLLER, T., (2000). Effects of aphids and moth caterpillars on epiphytic microorganisms in canopies of forest trees. *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien de la Recherche Forestière* **30**, 631-638.
- STICKAN, W. & ZHANG, X., (1992). Seasonal changes in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange of young European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Trees - Structure & Function* **6**, 96-102.
- TENG, Y. W., TANABE, K., TAMURA, F., ITAI, A., (1999). Partitioning pattern of <sup>13</sup>C-assimilates in young 'Nijisseiki' pear trees during the initial period of fruit growth. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* **68**, 1079-1083.
- THORPE, M. R., WALSH, K. B., MINCHIN, P. E. H., (1998). Photoassimilate partitioning in nodulated soybean I. <sup>11</sup>C methodology. *Journal of Experimental Botany* **49**, 1805-1815.
- TINGEY, D. T., MCCOETY, B. D., WASCHMANN, R., JOHNSON, M. G., PHILLIPS, D. L., RYGIWICZ, P. T., OLSZYK, D. M., (1996). A versatile sun-lit controlled-environment facility for studying plant and soil processes. *Journal of Environmental Quality* **25**, 614-625.
- TOMLINSON, P. T. & ANDERSON, P. D., (1998). Ontogeny affects response of northern red oak seedlings to elevated CO<sub>2</sub> and water stress. II Recent photosynthate distribution and growth. *New Phytologist* **140**, 493-504.
- USDOWSKI, E. & HOEFS, J., (1986). <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C-partitioning and kinetics of CO<sub>2</sub> absorption by hydroxide buffer solutions. *Earth & Planetary Science Letters*. **80**, 130-134.



- VAN DEN DRIESSCHE, R., (1987) . Importance of current photosynthate to new root growth in planted conifer seedlings. *Canadian Journal of Forest Research-Journal Canadien de la Recherche Forestière* **17**, 776-782.
- VAN GINKEL, J. H., GORISSEN, A., VAN VEEN, J. A., (1997). Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant & Soil* **188**, 299-308.
- VAN NOORDWIJK, M., MARTIKAINEN, P., BOTTNER, P., CUEVAS, E., ROULAND, C., DHILLION, S. S., (1998). Global change and root function. *Global Change Biology* **4**, 759-772.
- VERBURG, P. S. J. & VAN BREEMEN, N., (2000). Nitrogen transformations in a forested catchment in southern Norway subjected to elevated temperature and CO<sub>2</sub>. *Forest Ecology and Management* **129**, 31-39.
- VIVIN, P., GROSS, P., AUSSENAC, G., GUEHL, J. M., (1995). Whole-plant CO<sub>2</sub> exchange, carbon partitioning and growth in *Quercus robur* seedlings exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiology & Biochemistry* **33**, 201-211.
- VIVIN, P. & GUEHL, J. M., (1997). Changes in carbon uptake and allocation patterns in *Quercus robur* seedlings in response to elevated CO<sub>2</sub> and water stress: an evaluation with <sup>13</sup>C labelling. *Annales des Sciences Forestières* **54**, 597-610.
- VIVIN, P., GUEHL, J. M., CLEMENT, A. M., AUSSENAC, G., (1996a). The effects of elevated CO<sub>2</sub> and water stress on whole plant CO<sub>2</sub> exchange, carbon allocation and osmoregulation in oak seedlings. *Annales des Sciences Forestières* **53**, 447-459.
- VIVIN, P., MARTIN, F., GUEHL, J. M., (1996b). Acquisition and within-plant allocation of <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N in CO<sub>2</sub>-enriched *Quercus robur* plants. *Physiologia Plantarum* **98**, 89-96.
- VOGT, K. A., VOGT, D. J., BLOOMFIELD, J., (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant & Soil* **200**, 71-89.
- WALLANDER, H. & NYLUND, J. E., (1992). Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist* **120**, 495-503.
- WEINBAUM, S. A. & VAN KESSEL, C., (1998). Quantitative estimates of uptake and internal cycling of <sup>14</sup>N-labeled fertilizer in mature walnut trees. *Tree Physiology* **18**, 795-801.
- WENDLER, R. & MILLARD, P., (1996). Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiology* **16**, 153-159.

- WIENEKE, J. & ROEB, G. W., (1998). Effect of methionine sulphoximine on  $^{15}\text{N}$ -ammonium fluxes in the roots of barley and squash seedlings. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **161**, 1-7.
- WONG, S. C., COWAN, I. R., FARQUHAR, G. D., (1985c). Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of  $\text{CO}_2$  during ontogeny. *Plant Physiology* **78**, 821-825.
- WONG, S. C., COWAN, I. R., FARQUHAR, G. D., (1985b). Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation. II. Effects of short-term exposures to different photon flux densities. *Plant Physiology* **78**, 826-829.
- WONG, S. C., COWAN, I. R., FARQUHAR, G. D., (1985a). Leaf conductance in relation to rate of  $\text{CO}_2$  assimilation. III: Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology* **78**, 830-834.
- YONEYAMA, T., ARAI, K., TOTSUKA, T., (1980). Transfer of nitrogen and carbon from a mature sunflower leaf -  $^{15}\text{NO}_2$  and  $^{13}\text{CO}_2$  feeding studies. *Plant & Cell Physiology* **21**, 1367-1381.
- YONEYAMA, T., FUJIWARA, H., WILSON, J. M., (1998). Variations in fractionation of carbon and nitrogen isotopes in higher plants: N metabolism and partitioning in phloem and xylem. In: *Stable isotopes: integration of biological, ecological and geochemical processes* (Hrsg.: GRIFFITHS, H.), S. 99-110. Bios Scientific, Oxford.
- ZAK, D. R., PREGITZER, K. S., CURTIS, P. S., TEERI, J. A., FOGEL, R., RANDLETT, D. L., (1993). Elevated atmospheric  $\text{CO}_2$  and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant & Soil* **151**, 105-117.
- ZELLER, B., COLIN-BELGRAND, M., DAMBRINE, E., MARTIN, F., BOTTNER, P., (2000). Decomposition of  $^{15}\text{N}$ -labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* **123**, 550-559.
- ZOGG, G. P., ZAK, D. R., BURTON, A. J., PREGITZER, K. S., (1996). Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology* **16**, 719-725.



## Anhang

Anhang 1: Trockengewichte der einzelnen Kompartimente während des Saisonverlaufs.....	119
Anhang 2: C-Konzentrationen im Blatt während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb für die verschiedenen Varianten .....	120
Anhang 3: C-Konzentrationen in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf.....	121
Anhang 4: Kohlenstoffmengen in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf .....	122
Anhang 5: Mengen des neu assimilierten Kohlenstoffs in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf .....	123
Anhang 6: N-Konzentrationen in den 2.J.-Varianten in den verschiedenen Kompartimenten .....	124
Anhang 7: Varianzanalyse des Trockengewichts.....	125
Anhang 8: Varianzanalyse der RSA C .....	126
Anhang 9: Varianzanalyse des Partitioning C .....	127
Anhang 10: Varianzanalyse der RSA N .....	128
Anhang 11: Varianzanalyse des Partitioning N.....	129
Anhang 12: Varianzanalyse der N-Konzentrationen.....	130
Anhang 13: Varianzanalyse der N-Mengen.....	131

Anhang 1: Trockengewichte der einzelnen Kompartimente während des Saisonverlaufs

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	Summe	
Termin	Variante	TG [g]							
0 Wo.	+N	-	<b>0,48</b>	<b>1,18</b>	<b>6,49</b>	<b>4,17</b>	<b>4,78</b>	<b>17,10</b>	
			(0,20)	(0,61)	(1,98)	(1,74)	(2,35)	(6,15)	
	-N	-	<b>0,36</b>	<b>1,25</b>	<b>6,55</b>	<b>6,08</b>	<b>5,03</b>	<b>19,28</b>	
			(0,12)	(0,78)	(2,26)	(2,05)	(1,40)	(5,48)	
6 Wo.	350; +N	<b>2,18</b>	-	<b>2,14</b>	<b>8,67</b>	<b>5,32</b>	<b>4,45</b>	<b>22,77</b>	
		(0,23)	-	(0,26)	(1,56)	(0,66)	(0,63)	(2,22)	
	700; +N	<b>2,13</b>	-	<b>1,67</b>	<b>7,14</b>	<b>5,75</b>	<b>4,61</b>	<b>21,30</b>	
		(0,34)	-	(0,56)	(0,77)	(1,01)	(0,95)	(2,42)	
	350; -N	<b>0,97</b>	-	<b>1,57</b>	<b>6,65</b>	<b>5,72</b>	<b>5,13</b>	<b>20,04</b>	
		(0,26)	-	(0,42)	(0,65)	(0,69)	(1,10)	(1,61)	
700; -N	<b>1,20</b>	-	<b>1,85</b>	<b>7,29</b>	<b>5,74</b>	<b>4,87</b>	<b>20,94</b>		
	(0,39)	-	(0,74)	(1,32)	(0,99)	(1,51)	(3,74)		
12 Wo.	350; +N	<b>2,18</b>	<b>0,10</b>	<b>1,83</b>	<b>7,73</b>	<b>5,43</b>	<b>5,79</b>	<b>23,06</b>	
		(0,56)	(0,03)	(0,61)	(1,11)	(1,34)	(1,13)	(3,44)	
	700; +N	<b>2,80</b>	<b>0,10</b>	<b>1,82</b>	<b>9,68</b>	<b>6,94</b>	<b>6,19</b>	<b>27,52</b>	
		(0,64)	(0,02)	(0,49)	(1,60)	(2,16)	(0,42)	(4,26)	
	350; -N	<b>0,94</b>	<b>0,07</b>	<b>1,69</b>	<b>6,82</b>	<b>5,27</b>	<b>4,77</b>	<b>19,55</b>	
		(0,34)	(0,02)	(0,67)	(1,64)	(1,46)	(1,37)	(4,40)	
700; -N	<b>1,45</b>	<b>0,10</b>	<b>1,80</b>	<b>8,02</b>	<b>5,80</b>	<b>6,19</b>	<b>23,36</b>		
	(0,35)	(0,04)	(0,42)	(1,40)	(0,26)	(1,14)	(2,45)		
18 Wo.	350; +N	<b>2,25</b>	<b>0,26</b>	<b>1,58</b>	<b>9,82</b>	<b>6,02</b>	<b>6,26</b>	<b>26,18</b>	
		(0,45)	(0,03)	(0,21)	(1,20)	(1,87)	(1,34)	(3,24)	
	700; +N	<b>2,20</b>	<b>0,20</b>	<b>1,74</b>	<b>8,85</b>	<b>6,75</b>	<b>5,95</b>	<b>25,68</b>	
		(0,67)	(0,07)	(0,82)	(2,58)	(0,91)	(0,64)	(4,39)	
	350; -N	<b>1,04</b>	<b>0,20</b>	<b>1,83</b>	<b>7,63</b>	<b>6,36</b>	<b>5,42</b>	<b>22,49</b>	
		(0,40)	(0,03)	(0,59)	(1,83)	(1,10)	(0,79)	(3,01)	
700; -N	<b>1,39</b>	<b>0,20</b>	<b>1,58</b>	<b>7,23</b>	<b>7,11</b>	<b>5,95</b>	<b>23,45</b>		
	(0,34)	(0,07)	(0,65)	(1,25)	(1,73)	(0,80)	(3,63)		
24 Wo.	350; +N	<b>2,18</b>	<b>0,32</b>	<b>1,92</b>	<b>10,27</b>	<b>6,99</b>	<b>7,31</b>	<b>28,99</b>	
		(0,64)	(0,04)	(0,40)	(1,86)	(2,45)	(1,10)	(3,10)	
	700; +N	<b>2,16</b>	<b>0,39</b>	<b>2,10</b>	<b>10,09</b>	<b>7,22</b>	<b>6,42</b>	<b>28,38</b>	
		(0,22)	(0,12)	(0,59)	(1,27)	(0,99)	(0,91)	(2,37)	
	350; -N	<b>1,32</b>	<b>0,31</b>	<b>1,57</b>	<b>6,94</b>	<b>6,68</b>	<b>6,51</b>	<b>23,33</b>	
		(0,10)	(0,06)	(0,18)	(0,48)	(0,36)	(0,65)	(0,94)	
700; -N	<b>1,36</b>	<b>0,30</b>	<b>1,97</b>	<b>7,09</b>	<b>8,25</b>	<b>6,99</b>	<b>25,96</b>		
	(0,41)	(0,06)	(1,04)	(1,37)	(1,49)	(2,26)	(4,17)		
0 Wo.	350; 2.J	-	<b>0,59</b>	<b>3,03</b>	<b>11,93</b>	<b>4,60</b>	<b>7,90</b>	<b>28,04</b>	
			(0,29)	(0,38)	(1,40)	(0,52)	(1,98)	(3,33)	
	700; 2.J	-	<b>0,59</b>	<b>2,59</b>	<b>9,42</b>	<b>5,86</b>	<b>7,01</b>	<b>25,46</b>	
			(0,07)	(0,62)	(1,46)	(2,68)	(1,25)	(5,50)	
6 Wo.	350; 2.J	<b>2,70</b>	-	<b>2,74</b>	<b>10,63</b>	<b>6,41</b>	<b>8,42</b>	<b>30,90</b>	
		(0,33)	-	(0,36)	(1,52)	(0,75)	(1,93)	(2,67)	
	700; 2.J	<b>3,86</b>	-	<b>3,12</b>	<b>11,24</b>	<b>7,45</b>	<b>9,77</b>	<b>35,44</b>	
			(0,84)	-	(0,87)	(1,04)	(3,10)	(1,76)	(4,44)

**Anhang 2: C-Konzentrationen im Blatt während der ersten zwölf Wochen nach Blattaustrieb für die verschiedenen Varianten**

<b>Tage</b>	<b>7</b>	<b>14</b>	<b>21</b>	<b>28</b>	<b>42</b>	<b>84</b>
<b>Variante</b>	<b>C-Konzentration (%)</b>					
<b>350; +N</b>	<b>44,4</b> (0,8)	<b>44,3</b> (0,5)	<b>46,2</b> (0,4)	<b>46,6</b> (0,4)	<b>47,7</b> (0,4)	<b>45,4</b> (0,7)
<b>700; +N</b>	<b>44,7</b> (0,8)	<b>44,1</b> (0,7)	<b>45,3</b> (0,6)	<b>45,7</b> (1,0)	<b>45,3</b> (2,4)	<b>46,2</b> (0,5)
<b>350;-N</b>	<b>48,2</b> (1,3)	<b>45,3</b> (0,7)	<b>46,4</b> (1,8)	<b>47,3</b> (1,3)	<b>47,1</b> (1,8)	<b>47,8</b> (0,7)
<b>700; -N</b>	<b>47,1</b> (0,5)	<b>45,4</b> (0,5)	<b>44,4</b> (1,0)	<b>47,2</b> (1,6)	<b>48,4</b> (0,8)	<b>47,7</b> (0,8)
<b>350; 2.J</b>	<b>46,1</b> (0,5)	<b>46,4</b> (0,6)	<b>45,6</b> (0,6)	<b>47,1</b> (0,2)	<b>48,1</b> (0,4)	- -
<b>700; 2.J</b>	<b>47,3</b> (0,9)	<b>45,6</b> (0,6)	<b>46,3</b> (0,6)	<b>46,1</b> (0,4)	<b>47,8</b> (0,9)	- -

Anhang 3: C-Konzentrationen in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	Summe
Termin	Variante	C-Konzentration (%)						
0 Wo.	+N	-	<b>45,50</b>	<b>50,15</b>	<b>47,83</b>	<b>42,47</b>	<b>45,35</b>	<b>45,96</b>
		-	(1,77)	(0,40)	(0,99)	(1,70)	(0,39)	(0,17)
	-N	-	<b>45,32</b>	<b>48,50</b>	<b>45,38</b>	<b>44,27</b>	<b>46,07</b>	<b>45,33</b>
		-	(0,86)	(1,15)	(0,99)	(1,68)	(1,82)	(0,85)
6 Wo.	350; +N	<b>47,66</b>	-	<b>47,34</b>	<b>46,91</b>	<b>44,72</b>	<b>44,42</b>	<b>46,06</b>
		(0,35)	-	(0,20)	(0,31)	(1,03)	(2,83)	(0,59)
	700; +N	<b>45,30</b>	-	<b>47,66</b>	<b>46,15</b>	<b>43,17</b>	<b>45,06</b>	<b>45,06</b>
		(2,38)	-	(1,19)	(1,07)	(4,82)	(1,35)	(1,64)
	350; -N	<b>47,12</b>	-	<b>48,14</b>	<b>46,60</b>	<b>48,11</b>	<b>45,58</b>	<b>46,94</b>
		(1,79)	-	(0,32)	(0,32)	(0,50)	(0,71)	(0,37)
	700; -N	<b>48,37</b>	-	<b>47,04</b>	<b>46,51</b>	<b>48,43</b>	<b>43,78</b>	<b>46,53</b>
		(0,85)	-	(0,69)	(0,86)	(0,89)	(1,37)	(0,53)
12 Wo.	350; +N	<b>45,41</b>	<b>46,58</b>	<b>46,19</b>	<b>44,87</b>	<b>43,13</b>	<b>43,58</b>	<b>44,25</b>
		(0,70)	(0,80)	(0,66)	(0,33)	(2,01)	(0,46)	(0,61)
	700; +N	<b>46,17</b>	<b>45,59</b>	<b>45,86</b>	<b>43,24</b>	<b>44,68</b>	<b>43,61</b>	<b>44,21</b>
		(0,52)	(2,72)	(0,79)	(2,57)	(1,16)	(0,68)	(0,86)
	350; -N	<b>47,75</b>	<b>46,65</b>	<b>48,24</b>	<b>46,64</b>	<b>47,43</b>	<b>45,26</b>	<b>46,67</b>
		(0,70)	(1,09)	(0,63)	(0,59)	(1,73)	(0,42)	(0,57)
	700; -N	<b>47,68</b>	<b>47,54</b>	<b>48,91</b>	<b>45,82</b>	<b>47,36</b>	<b>44,61</b>	<b>46,24</b>
		(0,79)	(0,80)	(1,31)	(1,56)	(1,06)	(1,15)	(0,70)
18 Wo.	350; +N	<b>46,03</b>	<b>46,06</b>	<b>48,55</b>	<b>46,74</b>	<b>46,43</b>	<b>46,96</b>	<b>46,79</b>
		(0,75)	(1,48)	(1,47)	(0,97)	(0,84)	(0,43)	(0,38)
	700; +N	<b>48,56</b>	<b>45,18</b>	<b>47,81</b>	<b>47,07</b>	<b>47,13</b>	<b>46,53</b>	<b>47,13</b>
		(2,16)	(1,56)	(0,29)	(1,28)	(1,91)	(1,16)	(0,74)
	350; -N	<b>47,13</b>	<b>45,82</b>	<b>47,76</b>	<b>46,14</b>	<b>49,05</b>	<b>46,08</b>	<b>47,16</b>
		(1,70)	(0,68)	(0,40)	(0,65)	(1,25)	(0,64)	(0,48)
	700; -N	<b>47,08</b>	<b>45,01</b>	<b>47,64</b>	<b>46,35</b>	<b>49,57</b>	<b>45,45</b>	<b>47,21</b>
		(0,59)	(0,75)	(0,96)	(1,23)	(1,39)	(0,49)	(0,54)
24 Wo.	350; +N	<b>46,84</b>	<b>50,08</b>	<b>51,89</b>	<b>49,30</b>	<b>49,30</b>	<b>49,17</b>	<b>49,25</b>
		(1,09)	(0,84)	(0,34)	(1,23)	(1,78)	(0,98)	(0,73)
	700; +N	<b>49,01</b>	<b>50,14</b>	<b>51,22</b>	<b>49,11</b>	<b>50,38</b>	<b>48,60</b>	<b>49,46</b>
		(1,70)	(1,85)	(0,39)	(0,25)	(3,05)	(1,07)	(0,66)
	350; -N	<b>44,76</b>	<b>46,03</b>	<b>48,10</b>	<b>46,14</b>	<b>47,31</b>	<b>45,94</b>	<b>46,43</b>
		(1,61)	(0,48)	(1,25)	(0,61)	(1,78)	(0,98)	(0,76)
	700; -N	<b>44,57</b>	<b>45,81</b>	<b>48,65</b>	<b>46,03</b>	<b>46,05</b>	<b>45,96</b>	<b>46,17</b>
		(1,11)	(0,51)	(0,91)	(0,73)	(1,81)	(1,31)	(0,63)
0 Wo.	350; 2.J	-	<b>45,15</b>	<b>47,54</b>	<b>46,83</b>	<b>47,72</b>	<b>47,23</b>	<b>47,15</b>
		-	(0,92)	(0,70)	(1,54)	(1,76)	(0,60)	(1,05)
	700; 2.J	-	<b>44,52</b>	<b>47,14</b>	<b>46,44</b>	<b>46,81</b>	<b>46,63</b>	<b>46,54</b>
		-	(1,70)	(0,46)	(0,34)	(1,88)	(0,95)	(0,09)
6 Wo.	350; 2.J	<b>48,06</b>	-	<b>47,26</b>	<b>46,74</b>	<b>47,12</b>	<b>47,12</b>	<b>47,10</b>
		(0,36)	-	(1,08)	(0,63)	(0,25)	(0,43)	(0,31)
	700; 2.J	<b>47,80</b>	-	<b>47,64</b>	<b>46,35</b>	<b>46,15</b>	<b>46,40</b>	<b>46,55</b>
		(0,94)	-	(0,15)	(0,27)	(1,44)	(0,33)	(0,31)

## Anhang 4: Kohlenstoffmengen in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	WRR	Summe
Termin	Variante	C-Mengen [g]							
0 Wo.	+N	-	<b>0,22</b>	<b>0,59</b>	<b>3,11</b>	<b>1,77</b>	<b>2,17</b>	-	<b>7,86</b>
		-	(0,09)	(0,31)	(0,99)	(0,73)	(1,08)	-	(2,83)
	-N	-	<b>0,17</b>	<b>0,60</b>	<b>2,98</b>	<b>2,68</b>	<b>2,33</b>	-	<b>8,76</b>
		-	(0,06)	(0,36)	(1,06)	(0,89)	(0,72)	-	(2,61)
6 Wo.	350; +N	<b>1,04</b>	-	<b>1,01</b>	<b>4,07</b>	<b>2,38</b>	<b>1,99</b>	<b>0,40</b>	<b>10,88</b>
		(0,11)	-	(0,13)	(0,73)	(0,26)	(0,36)	(0,14)	(1,03)
	700; +N	<b>0,97</b>	-	<b>0,80</b>	<b>3,29</b>	<b>2,44</b>	<b>2,08</b>	<b>0,54</b>	<b>10,11</b>
		(0,18)	-	(0,27)	(0,34)	(0,17)	(0,42)	(0,08)	(0,95)
	350; -N	<b>0,46</b>	-	<b>0,76</b>	<b>3,10</b>	<b>2,75</b>	<b>2,34</b>	<b>0,34</b>	<b>9,75</b>
		(0,13)	-	(0,20)	(0,30)	(0,33)	(0,51)	(0,08)	(0,78)
	700; -N	<b>0,58</b>	-	<b>0,87</b>	<b>3,39</b>	<b>2,78</b>	<b>2,12</b>	<b>0,55</b>	<b>10,30</b>
		(0,18)	-	(0,36)	(0,65)	(0,47)	(0,62)	(0,13)	(1,80)
12 Wo.	350; +N	<b>0,99</b>	<b>0,04</b>	<b>0,84</b>	<b>3,47</b>	<b>2,34</b>	<b>2,52</b>	<b>0,89</b>	<b>11,10</b>
		(0,25)	(0,01)	(0,27)	(0,51)	(0,54)	(0,49)	(0,42)	(1,92)
	700; +N	<b>1,29</b>	<b>0,04</b>	<b>0,83</b>	<b>4,17</b>	<b>3,10</b>	<b>2,70</b>	<b>1,66</b>	<b>13,80</b>
		(0,29)	(0,01)	(0,22)	(0,64)	(0,98)	(0,21)	(0,61)	(2,07)
	350; -N	<b>0,45</b>	<b>0,03</b>	<b>0,82</b>	<b>3,18</b>	<b>2,49</b>	<b>2,16</b>	<b>0,73</b>	<b>9,86</b>
		(0,16)	(0,01)	(0,33)	(0,76)	(0,68)	(0,63)	(0,10)	(2,16)
	700; -N	<b>0,69</b>	<b>0,05</b>	<b>0,88</b>	<b>3,67</b>	<b>2,75</b>	<b>2,76</b>	<b>1,23</b>	<b>12,02</b>
		(0,17)	(0,02)	(0,21)	(0,64)	(0,14)	(0,46)	(0,28)	(1,21)
18 Wo.	350; +N	<b>1,03</b>	<b>0,12</b>	<b>0,76</b>	<b>4,58</b>	<b>2,80</b>	<b>2,94</b>	<b>1,56</b>	<b>13,81</b>
		(0,21)	(0,02)	(0,11)	(0,51)	(0,87)	(0,64)	(0,43)	(1,72)
	700; +N	<b>1,07</b>	<b>0,09</b>	<b>0,83</b>	<b>4,19</b>	<b>3,18</b>	<b>2,76</b>	<b>2,00</b>	<b>14,13</b>
		(0,35)	(0,03)	(0,39)	(1,31)	(0,43)	(0,29)	(0,34)	(2,41)
	350; -N	<b>0,49</b>	<b>0,09</b>	<b>0,87</b>	<b>3,53</b>	<b>3,12</b>	<b>2,50</b>	<b>1,17</b>	<b>11,78</b>
		(0,19)	(0,01)	(0,27)	(0,89)	(0,57)	(0,38)	(0,36)	(1,83)
	700; -N	<b>0,65</b>	<b>0,09</b>	<b>0,75</b>	<b>3,35</b>	<b>3,54</b>	<b>2,70</b>	<b>1,96</b>	<b>13,04</b>
		(0,17)	(0,03)	(0,31)	(0,55)	(0,92)	(0,35)	(0,63)	(2,46)
24 Wo.	350; +N	<b>1,02</b>	<b>0,16</b>	<b>1,00</b>	<b>5,05</b>	<b>3,45</b>	<b>3,60</b>	<b>2,15</b>	<b>16,42</b>
		(0,29)	(0,02)	(0,21)	(0,81)	(1,28)	(0,53)	(0,35)	(1,81)
	700; +N	<b>1,06</b>	<b>0,19</b>	<b>1,07</b>	<b>4,95</b>	<b>3,62</b>	<b>3,12</b>	<b>2,76</b>	<b>16,79</b>
		(0,13)	(0,06)	(0,30)	(0,61)	(0,33)	(0,47)	(0,46)	(0,90)
	350; -N	<b>0,59</b>	<b>0,14</b>	<b>0,75</b>	<b>3,21</b>	<b>3,16</b>	<b>2,98</b>	<b>1,58</b>	<b>12,41</b>
		(0,03)	(0,03)	(0,07)	(0,26)	(0,10)	(0,25)	(0,19)	(0,65)
	700; -N	<b>0,61</b>	<b>0,14</b>	<b>0,95</b>	<b>3,27</b>	<b>3,78</b>	<b>3,23</b>	<b>2,69</b>	<b>14,66</b>
		(0,19)	(0,03)	(0,49)	(0,68)	(0,57)	(1,10)	(0,72)	(2,47)
0 Wo.	350; 2.J	-	<b>0,27</b>	<b>1,44</b>	<b>5,58</b>	<b>2,20</b>	<b>3,72</b>	-	<b>13,21</b>
		-	(0,13)	(0,19)	(0,57)	(0,31)	(0,89)	-	(1,41)
	700; 2.J	-	<b>0,26</b>	<b>1,22</b>	<b>4,38</b>	<b>2,71</b>	<b>3,27</b>	-	<b>11,85</b>
		-	(0,04)	(0,30)	(0,71)	(1,12)	(0,65)	-	(2,53)
6 Wo.	350; 2.J	<b>1,30</b>	-	<b>1,29</b>	<b>4,97</b>	<b>3,02</b>	<b>3,96</b>	<b>0,42</b>	<b>14,97</b>
		(0,16)	-	(0,16)	(0,74)	(0,35)	(0,89)	(0,07)	(1,15)
	700; 2.J	<b>1,84</b>	-	<b>1,49</b>	<b>5,21</b>	<b>3,42</b>	<b>4,53</b>	<b>0,68</b>	<b>17,18</b>
		(0,39)	-	(0,41)	(0,51)	(1,37)	(0,81)	(0,15)	(2,10)



## Anhang 5: Mengen des neu assimilierten Kohlenstoffs in den einzelnen Kompartimenten im Saisonverlauf

Termin	Variante	Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	WRR	Summe ohne WRR	Summe (incl. WRR)
		C neu [g]								
6 Wo.	350; +N	<b>0,55</b> (0,11)	-	<b>0,08</b> (0,04)	<b>0,25</b> (0,12)	<b>0,21</b> (0,12)	<b>0,19</b> (0,07)	<b>0,17</b> (0,09)	<b>1,45</b> (0,44)	<b>1,28</b> (0,36)
	700; +N	<b>0,61</b> (0,12)	-	<b>0,08</b> (0,03)	<b>0,30</b> (0,11)	<b>0,30</b> (0,05)	<b>0,24</b> (0,16)	<b>0,29</b> (0,07)	<b>1,82</b> (0,44)	<b>1,53</b> (0,37)
	350; -N	<b>0,29</b> (0,10)	-	<b>0,03</b> (0,02)	<b>0,14</b> (0,05)	<b>0,12</b> (0,06)	<b>0,11</b> (0,05)	<b>0,12</b> (0,06)	<b>0,81</b> (0,26)	<b>0,69</b> (0,20)
	700; -N	<b>0,42</b> (0,14)	-	<b>0,04</b> (0,02)	<b>0,15</b> (0,10)	<b>0,21</b> (0,07)	<b>0,12</b> (0,06)	<b>0,32</b> (0,09)	<b>1,26</b> (0,38)	<b>0,94</b> (0,31)
12 Wo.	350; +N	<b>0,57</b> (0,19)	<b>0,03</b> (0,01)	<b>0,13</b> (0,04)	<b>0,47</b> (0,16)	<b>0,61</b> (0,36)	<b>0,70</b> (0,37)	<b>0,57</b> (0,35)	<b>3,08</b> (1,20)	<b>2,51</b> (0,87)
	700; +N	<b>0,81</b> (0,23)	<b>0,04</b> (0,01)	<b>0,19</b> (0,07)	<b>0,98</b> (0,26)	<b>1,13</b> (0,47)	<b>0,69</b> (0,26)	<b>1,25</b> (0,48)	<b>5,08</b> (1,52)	<b>3,83</b> (1,06)
	350; -N	<b>0,32</b> (0,12)	<b>0,02</b> (0,01)	<b>0,08</b> (0,03)	<b>0,32</b> (0,18)	<b>0,41</b> (0,15)	<b>0,31</b> (0,13)	<b>0,43</b> (0,06)	<b>1,91</b> (0,60)	<b>1,47</b> (0,55)
	700; -N	<b>0,49</b> (0,14)	<b>0,04</b> (0,02)	<b>0,10</b> (0,02)	<b>0,44</b> (0,18)	<b>0,81</b> (0,13)	<b>0,55</b> (0,18)	<b>0,94</b> (0,24)	<b>3,38</b> (0,81)	<b>2,43</b> (0,59)
18 Wo.	350; +N	<b>0,68</b> (0,13)	<b>0,11</b> (0,02)	<b>0,19</b> (0,04)	<b>1,05</b> (0,33)	<b>1,18</b> (0,37)	<b>0,87</b> (0,23)	<b>1,16</b> (0,37)	<b>5,25</b> (1,39)	<b>4,08</b> (1,05)
	700; +N	<b>0,77</b> (0,31)	<b>0,08</b> (0,03)	<b>0,19</b> (0,10)	<b>0,81</b> (0,30)	<b>1,36</b> (0,27)	<b>0,92</b> (0,22)	<b>1,49</b> (0,30)	<b>5,63</b> (1,20)	<b>4,14</b> (1,01)
	350; -N	<b>0,34</b> (0,12)	<b>0,08</b> (0,01)	<b>0,08</b> (0,07)	<b>0,37</b> (0,25)	<b>0,69</b> (0,21)	<b>0,37</b> (0,13)	<b>0,81</b> (0,33)	<b>2,74</b> (1,00)	<b>1,93</b> (0,71)
	700; -N	<b>0,50</b> (0,11)	<b>0,10</b> (0,04)	<b>0,10</b> (0,04)	<b>0,49</b> (0,12)	<b>1,55</b> (0,59)	<b>1,03</b> (0,78)	<b>1,69</b> (0,56)	<b>5,45</b> (1,89)	<b>3,76</b> (1,49)
24 Wo.	350; +N	<b>0,66</b> (0,21)	<b>0,15</b> (0,02)	<b>0,21</b> (0,07)	<b>0,95</b> (0,22)	<b>1,39</b> (0,38)	<b>1,01</b> (0,32)	<b>1,57</b> (0,29)	<b>5,93</b> (0,88)	<b>4,36</b> (0,66)
	700; +N	<b>0,77</b> (0,15)	<b>0,18</b> (0,06)	<b>0,23</b> (0,07)	<b>1,05</b> (0,24)	<b>1,96</b> (0,44)	<b>1,22</b> (0,36)	<b>2,25</b> (0,38)	<b>7,65</b> (1,08)	<b>5,41</b> (0,86)
	350; -N	<b>0,43</b> (0,04)	<b>0,15</b> (0,03)	<b>0,14</b> (0,04)	<b>0,54</b> (0,19)	<b>1,02</b> (0,20)	<b>0,69</b> (0,28)	<b>1,21</b> (0,16)	<b>4,18</b> (0,83)	<b>2,96</b> (0,69)
	700; -N	<b>0,46</b> (0,15)	<b>0,13</b> (0,02)	<b>0,13</b> (0,05)	<b>0,39</b> (0,08)	<b>1,48</b> (0,47)	<b>0,61</b> (0,26)	<b>2,27</b> (0,73)	<b>5,47</b> (1,60)	<b>3,20</b> (0,91)

## Anhang 6: N-Konzentrationen in den 2.J.-Varianten in den verschiedenen Kompartimenten

		Blätter	Knospen	Äste	Stamm	Fein- wurzeln	Grob- wurzeln	Summe
Termin	Variante	N-Konzentration (%)						
0 Wo.	350; 2.J.	-	<b>2,04</b>	<b>1,26</b>	<b>0,92</b>	<b>1,70</b>	<b>1,27</b>	<b>1,21</b>
		-	(0,66)	(0,09)	(0,07)	(0,08)	(0,14)	(0,05)
	700; 2.J.	-	<b>1,92</b>	<b>1,14</b>	<b>0,80</b>	<b>1,57</b>	<b>1,10</b>	<b>1,12</b>
		-	(0,61)	(0,16)	(0,24)	(0,10)	(0,35)	(0,19)
6 Wo.	350; 2.J.	<b>2,83</b>	-	<b>0,90</b>	<b>0,43</b>	<b>1,66</b>	<b>0,69</b>	<b>1,00</b>
		(0,14)	-	(0,14)	(0,07)	(0,09)	(0,12)	(0,06)
	700; 2.J.	<b>2,26</b>	-	<b>0,86</b>	<b>0,38</b>	<b>1,72</b>	<b>0,64</b>	<b>0,97</b>
		(0,21)	-	(0,16)	(0,06)	(0,25)	(0,11)	(0,07)

## Anhang 7: Varianzanalyse des Trockengewichts

Faktor	d <sup>4</sup>	Q <sup>5</sup>	F-Wert	p <sup>6</sup>
W <sup>7</sup>	3	0,7%	0,9	n.s.
N	1	92,0%	121,9	***
CO <sub>2</sub>	1	3,8%	5,1	*
W x N	3	0,5%	0,7	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,1%	1,5	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,8%	1,1	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,3%	0,3	n.s.
Fehler	62	0,8%		

Tab. I: Varianzanalyse des Trockengewichts der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	92,5%	153,7	***
N	1	3,9%	6,5	*
CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,2	n.s.
W x N	3	1,0%	1,7	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,2%	2,0	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,2	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,5%	0,9	n.s.
Fehler	62	0,6%		

Tab. II: Varianzanalyse des Trockengewichts der Knospen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	3,4%	0,2	n.s.
N	1	28,6%	1,3	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	0,7%	0,0	n.s.
W x N	3	2,5%	0,1	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	14,0%	0,6	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	18,2%	0,8	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	10,9%	0,5	n.s.
Fehler	62	21,8%		

Tab. III: Varianzanalyse des Trockengewichts der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

<sup>4</sup> Freiheitsgrade

† mittlere Quadratsumme der erklärten Varianz in % der Gesamtvarianz

<sup>6</sup> n. s.: nicht signifikant ( $p \geq 0,1$ )

° :  $p < 0,1$

\* :  $p < 0,05$

\*\* :  $p < 0,01$

\*\*\* :  $p < 0,005$

<sup>7</sup> W: Wachstumsdauer

N: N-Ernährung

CO<sub>2</sub>: atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	5,8%	2,5	°
N	1	75,7%	32,9	***
CO <sub>2</sub>	1	0,2%	0,1	n.s.
W x N	3	5,6%	2,5	°
W x CO <sub>2</sub>	3	6,0%	2,6	°
N x CO <sub>2</sub>	1	2,3%	1,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	2,0%	0,9	n.s.
Fehler	62	2,3%		

Tab. IV: Varianzanalyse des Trockengewichts des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	35,2%	4,9	***
N	1	0,2%	0,0	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	42,2%	5,9	*
W x N	3	3,1%	0,4	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	3,7%	0,5	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,9%	0,1	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	7,6%	1,1	n.s.
Fehler	62	7,2%		

Tab. V: Varianzanalyse des Trockengewichts der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	55,8%	9,6	***
N	1	4,5%	0,8	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	3,3%	0,6	n.s.
W x N	3	4,9%	0,8	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	4,8%	0,8	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	16,4%	2,8	°
W x N x CO <sub>2</sub>	3	4,6%	0,8	n.s.
Fehler	62	5,8%		

Tab. VI: Varianzanalyse des Trockengewichts der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	55,8%	75,3	***
N	1	5,2%	7,0	*
CO <sub>2</sub>	1	33,3%	44,8	***
W x N	3	0,6%	0,9	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	2,4%	3,3	*
N x CO <sub>2</sub>	1	1,0%	1,3	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	1,3	n.s.
Fehler	62	0,7%		

Tab. VII: Varianzanalyse der Menge der Wurzelraumrespiration für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

## Anhang 8: Varianzanalyse der RSA C

Faktor		F-Wert	p
W	3	13,1%	9,8 ***
N	1	47,4%	35,4 ***
CO <sub>2</sub>	1	29,1%	21,8 ***
W x N	3	3,2%	2,4 °
W x CO <sub>2</sub>	3	3,1%	2,3 °
N x CO <sub>2</sub>	1	2,3%	1,7 n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,5%	0,4 n.s.
Fehler	60	1,3%	

Tab. VIII: Varianzanalyse der RSA C der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	99,6%	6496,7 ***	
N	1	0,1%	5,0 *	
CO <sub>2</sub>	1	0,2%	10,2 ***	
W x N	3	0,0%	2,6 °	
W x CO <sub>2</sub>	3	0,1%	4,9 ***	
N x CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0 n.s.	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,1%	3,8 *	
Fehler	60	0,0%		

Tab. IX: Varianzanalyse der RSA C der Knospen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	29,7%	28,7 ***	
N	1	59,9%	57,8 ***	
CO <sub>2</sub>	1	0,6%	0,6 n.s.	
W x N	3	4,7%	4,5 **	
W x CO <sub>2</sub>	3	1,3%	1,2 n.s.	
N x CO <sub>2</sub>	1	0,8%	0,8 n.s.	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	2,1%	2,0 n.s.	
Fehler	60	1,0%		

Tab. X: Varianzanalyse der RSA C der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	34,3%	26,2 ***	
N	1	49,9%	38,2 ***	
CO <sub>2</sub>	1	2,8%	2,1 n.s.	
W x N	3	2,1%	1,6 n.s.	
W x CO <sub>2</sub>	3	3,1%	2,4 °	
N x CO <sub>2</sub>	1	2,2%	1,7 n.s.	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	4,3%	3,3 *	
Fehler	60	1,3%		

Tab. XI: Varianzanalyse der RSA C des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	56,9%	78,7 ***	
N	1	20,8%	28,8 ***	
CO <sub>2</sub>	1	17,9%	24,8 ***	
W x N	3	1,0%	1,4 n.s.	
W x CO <sub>2</sub>	3	0,8%	1,1 n.s.	
N x CO <sub>2</sub>	1	0,3%	0,4 n.s.	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,5%	2,0 n.s.	
Fehler	60	0,7%		

Tab. XII: Varianzanalyse der RSA C der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	42,6%	32,7 ***	
N	1	44,8%	34,4 ***	
CO <sub>2</sub>	1	5,6%	4,3 *	
W x N	3	1,6%	1,2 n.s.	
W x CO <sub>2</sub>	3	0,7%	0,5 n.s.	
N x CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0 n.s.	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,3%	2,6 °	
Fehler	60	1,3%		

Tab. XIII: Varianzanalyse der RSA C der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	53,8%	73,4 ***	
N	1	0,3%	0,4 n.s.	
CO <sub>2</sub>	1	39,4%	53,8 ***	
W x N	3	0,2%	0,3 n.s.	
W x CO <sub>2</sub>	3	2,2%	3,0 *	
N x CO <sub>2</sub>	1	2,4%	3,3 °	
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	1,3 n.s.	
Fehler	60	0,7%		

Tab. XIV: Varianzanalyse der RSA C der Wurzelraumrespiration für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

## Anhang 9: Varianzanalyse des Partitioning C

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	92,3%	122,4	***
N	1	3,0%	4,0	°
CO <sub>2</sub>	1	3,6%	4,8	*
W x N	3	0,1%	0,2	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,1%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,2%	0,2	n.s.
Fehler	62	0,8%		

Tab. XV: Varianzanalyse des Partitioning C der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	70,7%	62,5	***
N	1	5,7%	5,1	*
CO <sub>2</sub>	1	15,0%	13,3	***
W x N	3	1,2%	1,1	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	3,1%	2,7	°
N x CO <sub>2</sub>	1	1,4%	1,2	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,7%	1,5	n.s.
Fehler	62	1,1%		

Tab. XVI: Varianzanalyse des Partitioning C der Knospen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	20,2%	4,4	**
N	1	27,2%	5,9	*
CO <sub>2</sub>	1	42,7%	9,3	***
W x N	3	2,4%	0,5	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,1%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,6%	0,1	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,3%	0,3	n.s.
Fehler	62	4,6%		

Tab. XVII: Varianzanalyse des Partitioning C der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	8,4%	3,3	*
N	1	42,9%	16,8	***
CO <sub>2</sub>	1	26,8%	10,5	***
W x N	3	1,5%	0,6	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	3,6%	1,4	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	11,8%	4,6	*
W x N x CO <sub>2</sub>	3	2,5%	1,0	n.s.
Fehler	62	2,6%		

Tab. XVIII: Varianzanalyse des Partitioning C des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	61,6%	20,5	***
N	1	11,4%	3,8	°
CO <sub>2</sub>	1	21,0%	7,0	**
W x N	3	2,4%	0,8	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,5%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,2%	0,1	n.s.
Fehler	62	3,0%		

Tab. XIX: Varianzanalyse des Partitioning C der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	27,0%	4,8	***
N	1	22,2%	3,9	°
CO <sub>2</sub>	1	26,3%	4,7	*
W x N	3	0,7%	0,1	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	6,5%	1,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,2%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	11,5%	2,0	n.s.
Fehler	62	5,6%		

Tab. XX: Varianzanalyse des Partitioning C der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	32,6%	51,4	***
N	1	30,2%	47,6	***
CO <sub>2</sub>	1	31,3%	49,3	***
W x N	3	0,1%	0,2	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	1,4	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	2,4%	3,8	°
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,8%	2,9	*
Fehler	62	0,6%		

Tab. XXI: Varianzanalyse des Partitioning C der Wurzelraumrespiration für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

## Anhang 10: Varianzanalyse der RSA N

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	1,4%	2,8	*
N	1	92,9%	193,4	***
CO <sub>2</sub>	1	0,5%	1,1	n.s.
W x N	3	1,0%	2,1	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,6%	1,3	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	2,6%	5,3	*
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,5%	1,0	n.s.
Fehler	60	0,5%		

Tab. XXII: Varianzanalyse der RSA N der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	45,6%	53,2	***
N	1	35,1%	40,9	***
CO <sub>2</sub>	1	0,2%	0,2	n.s.
W x N	3	2,5%	2,9	*
W x CO <sub>2</sub>	3	0,7%	0,8	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	13,8%	16,1	***
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,3%	1,5	n.s.
Fehler	60	0,9%		

Tab. XXIII: Varianzanalyse der RSA N der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	35,5%	95,9	***
N	1	51,3%	138,7	***
CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,1	n.s.
W x N	3	2,7%	7,3	***
W x CO <sub>2</sub>	3	0,7%	2,0	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	8,4%	22,8	***
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	2,5	°
Fehler	60	0,4%		

Tab. XXIV: Varianzanalyse der RSA N des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	57,2%	6,6	***
CO <sub>2</sub>	1	16,5%	1,9	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	17,6%	2,0	n.s.
Fehler	31	8,7%		

Tab. XXVII: Varianzanalyse der RSA cycN für die Gesamtpflanze für die CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	75,0%	85,3	***
N	1	6,2%	7,0	**
CO <sub>2</sub>	1	3,8%	4,3	*
W x N	3	1,8%	2,0	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	1,0	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	9,9%	11,2	***
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,6%	1,8	n.s.
Fehler	60	0,9%		

Tab. XXV: Varianzanalyse der RSA N der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	43,4%	79,9	***
N	1	51,9%	95,5	***
CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,2	n.s.
W x N	3	0,3%	0,5	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,4%	0,7	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	2,6%	4,7	*
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	1,6	n.s.
Fehler	60	0,5%		

Tab. XXVI: Varianzanalyse der RSA N der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

## Anhang 11: Varianzanalyse des Partitioning N

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	69,2%	69,9	***
N	1	20,9%	21,1	***
CO <sub>2</sub>	1	0,4%	0,4	n.s.
W x N	3	5,3%	5,3	***
W x CO <sub>2</sub>	3	0,2%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	2,7%	2,7	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,3%	0,3	n.s.
Fehler	54	1,0%		

Tab. XXVIII: Varianzanalyse des Partitioning N der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	14,9%	2,2	n.s.
N	1	30,8%	4,5	*
CO <sub>2</sub>	1	5,0%	0,7	n.s.
W x N	3	10,8%	1,6	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	3,7%	0,5	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	21,5%	3,1	°
W x N x CO <sub>2</sub>	3	6,4%	0,9	n.s.
Fehler	54	6,9%		

Tab. XXIX: Varianzanalyse des Partitioning N der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	35,3%	25,9	***
N	1	11,7%	8,6	***
CO <sub>2</sub>	1	4,1%	3,0	°
W x N	3	2,2%	1,6	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,5%	1,1	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	40,6%	29,8	***
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,1%	2,3	°
Fehler	54	1,4%		

Tab. XXX: Varianzanalyse des Partitioning N des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	10,6%	4,7	**
N	1	22,2%	9,9	***
CO <sub>2</sub>	1	5,4%	2,4	n.s.
W x N	3	9,5%	4,2	**
W x CO <sub>2</sub>	3	0,4%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	46,4%	20,6	***
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,3%	1,4	n.s.
Fehler	54	2,3%		

Tab. XXXI: Varianzanalyse des Partitioning N der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	3,9%	2,4	°
N	1	89,4%	53,8	***
CO <sub>2</sub>	1	2,8%	1,7	n.s.
W x N	3	0,5%	0,3	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,4%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,8%	0,5	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,6%	0,3	n.s.
Fehler	54	1,7%		

Tab. XXXII: Varianzanalyse des Partitioning N der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

## Anhang 12: Varianzanalyse der N-Konzentrationen

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	23,3%	12,7	***
N	1	4,2%	2,3	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	38,5%	21,0	***
W x N	3	21,2%	11,6	***
W x CO <sub>2</sub>	3	2,6%	1,4	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	8,4%	4,6	**
Fehler	54	1,8%		

Tab. XXXIII: Varianzanalyse der N-Konzentration der Blätter für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	96,4%	481,5	***
N	1	0,7%	3,5	°
CO <sub>2</sub>	1	1,0%	4,8	*
W x N	3	0,4%	1,8	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	0,3%	1,3	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,9%	4,4	*
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,2%	1,2	n.s.
Fehler	54	0,2%		

Tab. XXXIV: Varianzanalyse der N-Konzentration der Knospen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	35,1%	11,1	***
N	1	11,9%	3,8	°
CO <sub>2</sub>	1	21,8%	6,9	*
W x N	3	24,7%	7,8	***
W x CO <sub>2</sub>	3	0,9%	0,3	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	1,2%	0,4	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,2%	0,4	n.s.
Fehler	54	3,2%		

Tab. XXXV: Varianzanalyse der N-Konzentration der Äste für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	35,6%	19,4	***
N	1	15,8%	8,6	***
CO <sub>2</sub>	1	18,2%	10,0	***
W x N	3	18,6%	10,2	***
W x CO <sub>2</sub>	3	1,8%	1,0	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	5,0%	2,7	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,2%	1,8	n.s.
Fehler	54	1,8%		

Tab. XXXVI: Varianzanalyse der N-Konzentration des Stamms für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	29,2%	12,6	***
N	1	50,1%	21,6	***
CO <sub>2</sub>	1	0,2%	0,1	n.s.
W x N	3	13,8%	5,9	**
W x CO <sub>2</sub>	3	0,4%	0,2	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	3,5%	1,5	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	0,5%	0,2	n.s.
Fehler	54	2,3%		

Tab. XXXVII: Varianzanalyse der N-Konzentration der Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	2,7%	1,3	n.s.
N	1	58,7%	28,2	***
CO <sub>2</sub>	1	8,4%	4,0	*
W x N	3	21,9%	10,5	***
W x CO <sub>2</sub>	3	2,8%	1,3	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,3%	1,6	n.s.
Fehler	54	2,1%		

Tab. XXXVIII: Varianzanalyse der N-Konzentration der Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	22,6%	7,5	***
N	1	0,1%	0,0	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	9,7%	3,2	°
W x N	3	58,9%	19,5	***
W x CO <sub>2</sub>	3	0,3%	0,1	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	5,3%	1,8	n.s.
Fehler	54	3,0%		

Tab. XXXIX: Varianzanalyse der N-Konzentration der Gesamtpflanze für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode



## Anhang 13: Varianzanalyse der N-Mengen

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	2,4%	3,9	*
N	1	89,3%	144,3	***
CO <sub>2</sub>	1	0,0%	0,0	n.s.
W x N	3	2,7%	4,4	**
W x CO <sub>2</sub>	3	2,1%	3,4	*
N x CO <sub>2</sub>	1	1,5%	2,5	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,3%	2,2	n.s.
Fehler	54	0,6%		

Tab. XL: Varianzanalyse der N-Mengen in den Blättern für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	91,6%	106,2	***
N	1	3,0%	3,5	°
CO <sub>2</sub>	1	0,1%	0,2	n.s.
W x N	3	1,2%	1,4	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,8%	2,1	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	0,3%	0,4	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,0%	1,2	n.s.
Fehler	54	0,9%		

Tab. XLI: Varianzanalyse der N-Mengen in den Knospen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	36,5%	4,6	**
N	1	1,7%	0,2	n.s.
CO <sub>2</sub>	1	10,0%	1,3	n.s.
W x N	3	18,5%	2,3	°
W x CO <sub>2</sub>	3	6,3%	0,8	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	11,2%	1,4	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	7,9%	1,0	n.s.
Fehler	54	7,9%		

Tab. XLII: Varianzanalyse der N-Mengen in den Ästen für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	51,2%	20,7	***
N	1	8,6%	3,5	°
CO <sub>2</sub>	1	15,6%	6,3	*
W x N	3	6,5%	2,6	°
W x CO <sub>2</sub>	3	7,8%	3,2	*
N x CO <sub>2</sub>	1	0,6%	0,2	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	7,3%	3,0	*
Fehler	54	2,5%		

Tab. XLIII: Varianzanalyse der N-Mengen im Stamm für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	49,9%	14,7	***
N	1	13,5%	4,0	°
CO <sub>2</sub>	1	26,6%	7,8	**
W x N	3	0,2%	0,1	n.s.
W x CO <sub>2</sub>	3	1,9%	0,6	n.s.
N x CO <sub>2</sub>	1	1,9%	0,6	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	2,6%	0,8	n.s.
Fehler	54	3,4%		

Tab. XLIV: Varianzanalyse der N-Mengen in den Feinwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode.

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	27,8%	9,7	***
N	1	42,1%	14,6	***
CO <sub>2</sub>	1	1,1%	0,4	n.s.
W x N	3	11,2%	3,9	*
W x CO <sub>2</sub>	3	7,7%	2,7	°
N x CO <sub>2</sub>	1	5,7%	2,0	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	1,6%	0,5	n.s.
Fehler	54	2,9%		

Tab. XLV: Varianzanalyse der N-Mengen in den Grobwurzeln für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode

Faktor	d*	Q†	F-Wert	p
W	3	40,5%	23,0	***
N	1	36,4%	20,7	***
CO <sub>2</sub>	1	0,7%	0,4	n.s.
W x N	3	7,4%	4,2	**
W x CO <sub>2</sub>	3	6,0%	3,4	*
N x CO <sub>2</sub>	1	3,8%	2,1	n.s.
W x N x CO <sub>2</sub>	3	3,6%	2,0	n.s.
Fehler	54	1,8%		

Tab. XLVI: Varianzanalyse der N-Mengen in der Gesamtpflanze für die N- und CO<sub>2</sub>-Varianten im Laufe der Vegetationsperiode



## Publikationen

- DYCKMANS, J., FLESSA, H., BEESE, F. (1999), Using the stable isotopes  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  to study leaf formation in beech under elevated atmospheric  $\text{CO}_2$  concentrations, *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, **91**, 763-766
- DYCKMANS, J., FLESSA, H., POLLE, A., BEESE, F. (2000). The effect of elevated  $[\text{CO}_2]$  on uptake and allocation of  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  in beech (*Fagus sylvatica* L.) during leafing. *Plant Biology* **2**, 113-120.
- DYCKMANS, J., FLESSA, H., SHANGGUAN, Z., BEESE, F. (2000). A dual  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  long term labeling technique to investigate uptake and translocation of C and N in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Isotopes in Environmental & Health Studies* **36**, 63-78.
- DYCKMANS, J. & FLESSA, H. (2000). Uptake and translocation of C and N in beech as affected by tree internal N status - a dual  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  labelling approach. *Tree Physiology*, accepted



## Lebenslauf

Jens Dyckmans

- geboren 21.2.1971 in Homburg/Saar
- 1977 – 1981 Besuch der Grundschule Sonnenfeld, Homburg/Saar
- 1981 – 1990 Besuch des Gymnasiums Johanneum in Homburg/Saar
- Mai 1990 Abitur am Gymnasium Johanneum
- 1990 – 1991 Zivildienst im Heim für psychisch kranke Erwachsene der Caritas, Blieskastel
- WS 1991/92 – SS 1993 Studium der Chemie an der Universität Kaiserslautern
- November 1993 Vordiplom an der Universität Kaiserslautern
- WS 1993/94 Beginn des Studiums der Chemie an der Georg-August-Universität Göttingen
- WS 1994/95 Studium an der University of Wales in Bangor im Rahmen des Erasmus-Programmes der EU
- Dezember 1995 – September 1996 Diplomarbeit im Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Forstlichen Fakultät an der Universität Göttingen zu dem Thema: „Untersuchungen zu mikrobiellen Adenylatgehalten in Waldböden mit einer Umkehrphasen-Ionenpaar-Chromatographie“
- November 1996 Diplom an der Georg-August-Universität Göttingen
- seit Februar 1997 Anfertigung der Dissertation mit dem Thema: „Untersuchung der Aufnahme und Translokation von C und N in Buchen unter veränderten atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unter Einsatz der stabilen Isotope <sup>15</sup>N und <sup>13</sup>C“ unter Anleitung von Prof. Dr. F. Beese
- seit Februar 1997 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Universität Göttingen