

Stoffkreisläufe und Biodiversität in terrestrischen Ökosystemen

Buchmann, Nina

Max-Planck-Institut für Biogeochemie

Forschungsgruppe - Ökophysiologie

Forschungsgebiet: Geo- und Klimaforschung

Korrespondierender Autor: Buchmann, Nina

E-Mail: buchmann@bgc-jena.mpg.de

Zusammenfassung

Verschiedene Aspekte des Schwerpunkts "Stoffkreisläufe und Biodiversität in terrestrischen Ökosystemen" werden am Max-Planck-Institut für Biogeochemie in zahlreichen Projekten bearbeitet. So laufen umfangreiche Arbeiten zur Quantifizierung der Kohlenstoff-Bilanz eines unbewirtschafteten Buchenmischbestandes, die durch Studien zur Partitionierung dieses Netto-Flusses in die Einzelfluss-Komponenten und zu deren Kontroll-Faktoren unterstützt werden. Hierbei kommt die Analytik von stabilen Isotopen, aber auch von ^{14}C zum Einsatz. Darüber hinaus wird der Zusammenhang von Biodiversität und Ökosystemfunktionen in etablierten, bewirtschafteten Grasländern, aber auch in experimentellen, d. h. angesäten Graslandbeständen untersucht.

Abstract

Various aspects of the research focus "Biogeochemistry and biodiversity in terrestrial ecosystems" are addressed within numerous projects at the Max Planck Institute for Biogeochemistry. Detailed studies about quantification of the net carbon budget of an unmanaged mixed beech forest are supported by studies on partitioning these net fluxes into their component fluxes. Investigations on the controlling factors of CO_2 fluxes and their partitioning are carried out as well, using stable isotope and ^{14}C analyses. Furthermore, relationships between biodiversity and ecosystem processes are studied in established, managed grasslands systems as well as in experimental, sown grassland communities.

Seit der Implementierung biologischer Senken im Kyoto-Protokoll (1997) [1] stehen biologische und biogeochemische Prozesse im Mittelpunkt wissenschaftlicher Forschung, die das Potenzial terrestrischer Ökosysteme bestimmen, Kohlenstoff langfristig festzulegen. In den Verhandlungen wurden neben Bewirtschaftungsaspekten hauptsächlich Auswirkungen von Aufforstung, Wiederbewaldung und Abholzung von Wäldern diskutiert. Das Hauptaugenmerk wurde hierbei auf die Plantagenwirtschaft und die Bewirtschaftung sehr produktiver Wälder gesetzt. Nicht bewirtschaftete Wälder oder Naturwälder, die sich in einem weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadium befinden, wurden nicht berücksichtigt. Das liegt an der weit verbreiteten Annahme, dass diese Wälder nur eine unbedeutende Rolle für den globalen Kohlenstoff-Haushalt spielen und daher keine Kohlenstoff-Senken darstellen (können). Laut gängiger Theorie werde die Kohlenstoff-Aufnahme während der Photosynthese (Assimilation) durch die Kohlenstoff-Abgabe während der Atmung (Respiration) ausgeglichen. So gehe die Netto-Primärproduktion, d. h., die Bilanz zwischen Input und Output, gegen null. Auf Bestandesebene soll sich somit ein Kohlenstoff-Gleichgewicht einstellen [2, 3]. Diese Hypothese wird durch Studien gestützt, die belegen, dass die Netto-Primärproduktion eines Bestandes mit dem Bestandesalter abnimmt (z. B. [4, 5,

6]). Diese experimentellen Befunde stammen jedoch vorwiegend aus Wäldern, die in ihrer Altersstruktur und ihrer Artenzusammensetzung sehr homogen aufgebaut waren. Es gibt jedoch kaum Hinweise darauf, dass diese Hypothese auch für Wälder gilt, die nicht bewirtschaftet sind oder die eine sehr vielfältige Alters- und Artenstruktur mit verschiedenen Baumarten aufweisen [7]. Im Gegenteil, in einer neueren Arbeit über Waldinventuren in subalpinen Wäldern konnte gezeigt werden, dass die Netto-Primärproduktion für artenreiche Wälder wesentlich höher war als ursprünglich angenommen [8]. Am Max-Planck-Institut für Biogeochemie laufen daher umfangreiche Arbeiten zur Quantifizierung der Kohlenstoff-Bilanz eines unbewirtschafteten Buchenmischbestandes im Nationalpark Hainich (Thüringen), der sich durch eine sehr umfassende Altersstruktur (bis zu 250 Jahren) und eine sehr diverse Artenmischung auszeichnet.

Betrachtet man das gesamte Ökosystem, also nicht nur den Pflanzenbestand, sondern schließt den Boden mit ein, dann ist die Netto-CO₂-Bilanz dieses Ökosystems („net ecosystem exchange“, NEE) die recht kleine Differenz zweier großer Flüsse, der Assimilation und der Respiration. Will man nun die Reaktion von terrestrischen Ökosystemen auf sich ändernde Umweltbedingungen verstehen, spielt die Auftrennung dieser Netto-Bilanz bzw. dieses Netto-Flusses in seine Einzelkomponenten eine wichtige Rolle. Erst diese Auftrennung erlaubt die mechanistische Untersuchung der Netto-CO₂-Flüsse [9], da Umweltfaktoren, wie z. B. Temperatur oder Bodenfeuchte, biologische Aktivitäten verschiedener Organismen, d. h. Pflanzen und Mikroorganismen, sehr unterschiedlich beeinflussen (z. B. [10]). Im Rahmen verschiedener Projekte wird daher untersucht, welche Prozesse mit welchem Anteil am Gesamt-CO₂-Fluss beteiligt sind und welche Faktoren diese Anteile beeinflussen. Insbesondere die Bodenatmung, aber auch die Herkunft und das Alter des veratmeten CO₂ stehen im Mittelpunkt der Arbeiten.

Ein weiterer Aspekt, der die Stoffkreisläufe in terrestrischen Ökosystemen beeinflussen kann, ist die Biodiversität. Unter Biodiversität versteht man meist den Artenreichtum, aber auch die genetische, strukturelle und funktionelle Vielfalt von Arten. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Biodiversität und Ökosystemprozessen stehen seit mehreren Jahren im Mittelpunkt ökologischer Forschung. Eine Reihe von Experimenten, in denen der Zusammenhang zwischen pflanzlicher Diversität und Ökosystem-Produktivität gemessen wurde, war die Folge [11, 12, 13, 14]. Trotz zum Teil widersprüchlicher Ergebnisse ließ sich in diesen Experimenten ein Trend zu steigender Produktivität mit steigender Biodiversität erkennen – d. h. ein positiv korrelierter Zusammenhang zwischen Biodiversität und Ökosystemprozessen [15]. Die Ergebnisse wurden in der wissenschaftlichen Literatur zum Teil jedoch heftig kritisiert [16, 17]. Zum einen seien diese Ergebnisse zwar für experimentelle Ökosysteme zutreffend, eine Extrapolation auf natürliche, bestehende Ökosysteme sei jedoch schwierig. Zum anderen sei in den Untersuchungen hauptsächlich der Zusammenhang zwischen Diversität und Produktivität untersucht worden. Die diesem Prozess zugrunde liegenden Mechanismen blieben aber weiterhin unbekannt. Daher werden am Max-Planck-Institut für Biogeochemie Untersuchungen über den Zusammenhang von Biodiversität und Ökosystemfunktionen in etablierten und bewirtschafteten montanen Grasländern durchgeführt. Innerhalb dieses Projektes wird zum einen der Einfluss verschiedener abiotischer Faktoren auf die pflanzliche Biodiversität in der gesamten Region Thüringer Schiefergebirge/Frankenwald untersucht. Zum anderen werden die kausalen Beziehungen zwischen Biodiversität und ausgewählten Ökosystemprozessen und der Effekt von Störungen auf diese Beziehungen erfasst. In einem weiteren Ansatz wird die funktionelle Diversität von experimentellen, d. h. angesäten Graslandbeständen untersucht. Innerhalb eines sehr großen (ca. 9 ha) und langfristig (ca. 10 Jahre) angelegten Versuchs wurden im Frühjahr 2002, 1-, 2-, 4-, 8-, 16- und 60-Artenmischungen etabliert, alle Pflanzenarten gehören einer von vier funktionellen Gruppen an (Artengruppen mit

ähnlichen Eigenschaften). Neben Fragen zur Ökophysiologie der Pflanzen und zur Beziehung zwischen Biodiversität und Ökoystemprozessen wie dem Energie-, Gas- und Wasser-Austausch mit der Atmosphäre stehen Fragen zur Austauschbarkeit von Pflanzenarten innerhalb funktioneller Gruppen und zur interannuellen Variabilität im Vordergrund.

Ökosystemphysiologie und Biogeochemie in Wäldern

Die CO₂-Flüsse unseres Waldstandorts im Nationalpark Hainich (Thüringen), einem unbewirtschafteten Buchenmischwald mit sehr heterogener Alters- und Bestandesstruktur, werden mit der Eddy-Kovarianz-Technik gemessen. Hierbei werden hochfrequente Messungen (ca. 10 Hz) der Windgeschwindigkeit (dreidimensional) und der CO₂-Konzentration über dem Bestand miteinander korreliert. Nach entsprechenden Korrekturen können Halbstunden-Mittelwerte berechnet werden, die ein positives Vorzeichen haben, wenn die CO₂-Flüsse zur Atmosphäre gerichtet sind (d. h. zu Zeiten der Atmung, z. B. nachts), während sie ein negatives Vorzeichen haben, wenn die Flüsse in den Bestand hinein gerichtet sind (d. h. zu Zeiten der Assimilation, also tagsüber). Die Kohlenstoffbilanz unseres alten, heterogenen Waldbestandes ist negativ, d. h., er nimmt Kohlenstoff auf und stellt somit eine Kohlenstoff-Senke dar [18]. Der Netto-CO₂-Austausch (NEE) lag während der Jahre 2000 bis 2002 zwischen -470 und -490 g C m⁻² a⁻¹. Dies entspricht einer vergleichsweise hohen Aufnahmerate zwischen 4,7 und 4,9 t C ha⁻² a⁻¹ (**Abb. 1**).

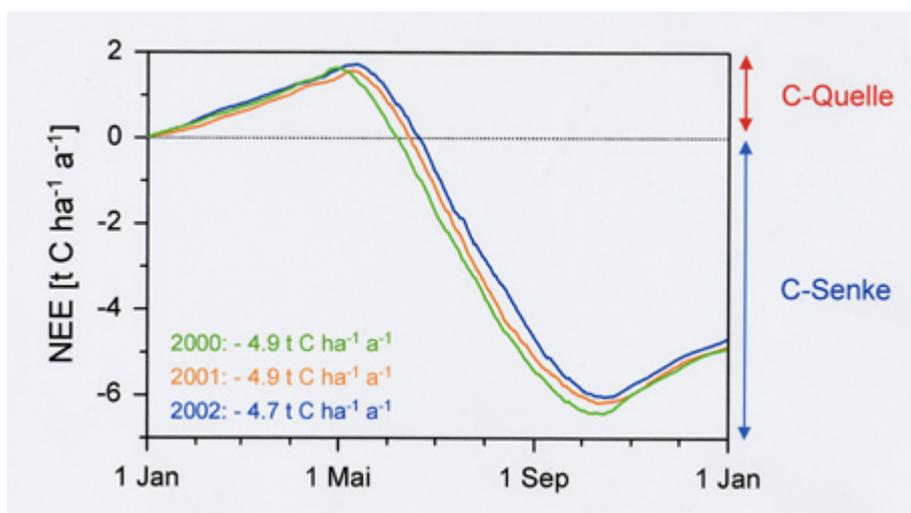


Abb. 1: Kumulativer Netto-CO₂-Austausch (NEE) des Buchenmischwaldes am Standort Hainich für die Jahre 2000 bis 2002.

Diese hohe C-Senke ist umso erstaunlicher, als es sich um einen Wald handelt, dessen Bilanz nahe dem Gleichgewicht, also nahe null sein sollte. Selbst wenn wir eine konservative Fehlerabschätzung durchführen, mit einem Fehler von ca. 20 %, ist die Bilanz signifikant unterschiedlich von null. Das bedeutet, dass die Assimilation dieses Waldes nicht durch die Respiration ausgeglichen wird. Weitere, zurzeit laufende Untersuchungen zur Bodenatmung (siehe unten), zu den Kohlenstoff-Vorräten und ihren zeitlichen Veränderungen sowie zu den Biomassezuwächsen der Bäume werden zeigen, wo dieser Kohlenstoff gespeichert wird und für wie lange. Bereits jetzt können wir aber belegen, dass auch alte, nicht bewirtschaftete Wälder eine bedeutende Kohlenstoff-Senke darstellen können, und daher nicht von vornherein vernachlässigt werden sollten [19].

Der jahreszeitliche Verlauf der Netto-CO₂-Flüsse eines Ökosystems kann Aufschlüsse über die Beteiligung verschiedener Organismen, aber auch über abiotische Einflussfaktoren liefern (**Abb. 2**). Für den Standort Hainich kann man so zum Beispiel die Bedeutung des Unterwuchses zu Beginn der Vegetationsperiode, aber auch den Einfluss der Länge der Vegetationsperiode auf die Gesamtbilanz abschätzen.

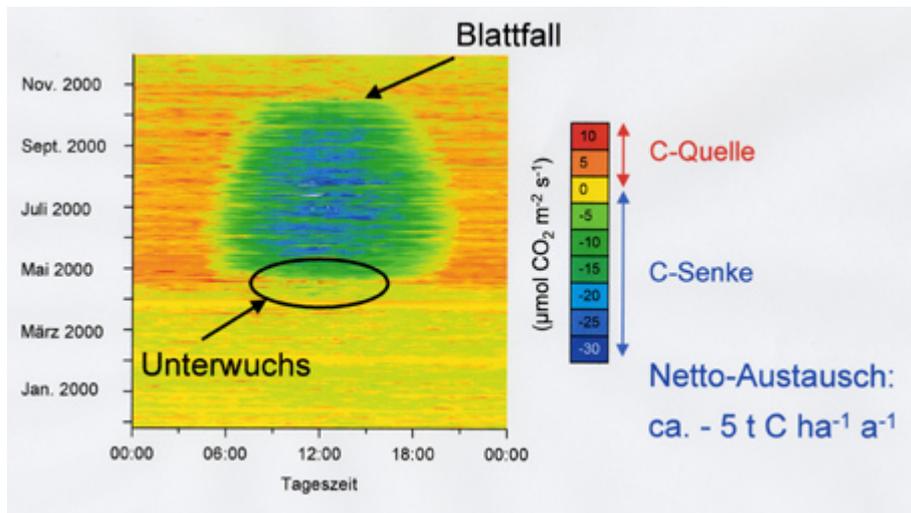


Abb. 2: Tages- und jahreszeitlicher Verlauf des Netto-CO₂-Austausches eines Buchenmischwaldes im Nationalpark Hainich für das Jahr 2000.

Die Untersuchung der stabilen Isotope von Kohlenstoff (¹³C) und Sauerstoff (¹⁸O) im Kohlendioxid liefert weitere aufschlussreiche Informationen über ökophysiologische Prozesse, die dem Netto-CO₂-Austausch zugrunde liegen. Damit stellen Isotopen-Untersuchungen eine wichtige Ergänzung zu den kontinuierlichen Eddy-Kovarianz-Messungen dar. Aufgrund ihrer höheren Masse gegenüber den hauptsächlich vorkommenden Isotopen (¹²C und ¹⁶O) werden die schweren Isotope (¹³C und ¹⁸O) bei bestimmten Prozessen wie z. B. der Photosynthese in einem geringeren Maße umgesetzt. Diese Eigenschaft kann genutzt werden, um zwischen den Prozessen im Boden und in Pflanzen zu unterscheiden.

Sehr wenig ist bisher bekannt über die kurzfristige Variabilität des Kohlenstoff-Isotopensignals ($\delta^{13}\text{C}$) während der Assimilation und der Respiration auf Ökosystem-Ebene. Um dieser Frage nachzugehen und um zu klären, wie sich das ¹³C-Signal von der Blatt- und Bodenebene über das Ökosystem bis hin zur Region auswirkt, führten wir eine intensive Messkampagne im Nationalpark Hainich durch. Über einen Zeitraum von drei Wochen fanden gleichzeitig Messungen von ¹³C im CO₂ der Luft mithilfe von Kammern (Boden und Pflanze), Kronenraum-Profile und Flugzeug-Messungen statt. Es zeigte sich, dass es auf Ökosystem-Ebene zu großen Veränderungen im ¹³C-Signal des CO₂-Austausches kommen kann, sowohl im Laufe eines Tages, als auch von Tag zu Tag und von Monat zu Monat. Die Schwankungen lagen zwischen 1,9 und 3,1 ‰. Diese schnellen Veränderungen stellen voraussichtlich eine Reaktion auf Änderungen der Umweltfaktoren wie z. B. des Sättigungsdefizits der Atmosphäre (ein Maß der Trockenheit der Luft) dar (**Abb. 3**). Da jedoch das Sättigungsdefizit nur die Assimilation beeinflusst, nicht aber die Respiration, ist dies ein Hinweis, dass Respiration und Assimilation eng miteinander gekoppelt sind. Darüber hinaus konnten wir erstmalig zeigen, dass es für einen Laubwald circa 4 Tage

dauert, bis der Großteil der Assimilate eines bestimmten Tages über die Respiration aus den Wurzeln wieder an die Atmosphäre abgegeben wird [20].

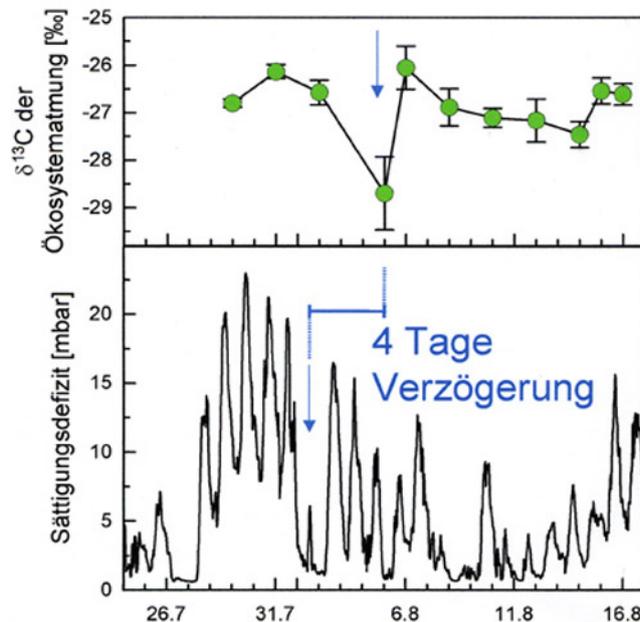


Abb. 3: Starke Variabilität des ^{13}C -Signals der nächtlichen Ökosystematmung und ihre Beziehung zum Sättigungsdefizit der Atmosphäre (Maß für Trockenheit der Luft).

Um die Ökosystematmung dieses Bestandes besser verstehen zu können, wurden umfangreiche Messungen der Bodenatmung durchgeführt, die typischerweise den Hauptanteil der Gesamtatmung ausmacht. Die Bodenatmung betrug für den Zeitraum von 2000 bis 2002 im Durchschnitt rund $880 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ und zeigte beträchtliche räumliche und zeitliche Schwankungen. Diese Variationsbreite konnte genutzt werden, um die wichtigsten Einflussfaktoren auf diesen Prozess zu identifizieren [21].

Der hohe CO_2 -Verlust durch Bodenatmung könnte eine relativ kurze Verweildauer von Kohlenstoff im Boden nahe legen. Dies kann mithilfe von ^{14}C -Bestimmungen der organischen Substanz im Boden untersucht werden. Die Konzentration des radioaktiven Isotops ^{14}C im atmosphärischen CO_2 wurde in den 50er- und 60er-Jahren durch oberirdische Atombombenversuche drastisch erhöht. Seitdem wird dieser so genannte „Bomben-Kohlenstoff“ in die Böden inkorporiert und gleichzeitig durch Atmung freigesetzt. Wir haben ein neues Modell entwickelt, das die Erhöhung der ^{14}C -Konzentration in Atmosphäre und Böden nutzt, um die Verweilzeit des aktiven Kohlenstoffs im Boden zu berechnen [22]. Das Modell nimmt an, dass jedes Jahr eine bestimmte Menge Kohlenstoff über den Streufall (u. a. Blätter, aber auch Zweige) mit einer definierten ^{14}C -Konzentration in den aktiven Kohlenstoff-Pool der Böden inkorporiert wird (**Abb. 4**). Gleichzeitig wird die Abbaurrate des aktiven Kohlenstoff-Pools im Boden so angepasst, dass die modellierte ^{14}C -Konzentration mit der beobachteten ^{14}C -Konzentration übereinstimmt. Aus der Abbaurrate wird die Verweilzeit berechnet, die sich reziprok zur Abbaurrate verhält. So konnten wir die Verweilzeiten des aktiven Kohlenstoff-Pools für verschiedene europäische Waldstandorte berechnen. Diese liegt für den Standort Hainich mit 9,1 Jahren vergleichsweise hoch. Für die anderen Nadel- und Laubwälder lagen die Verweilzeiten zwischen 5 und 16 Jahren.

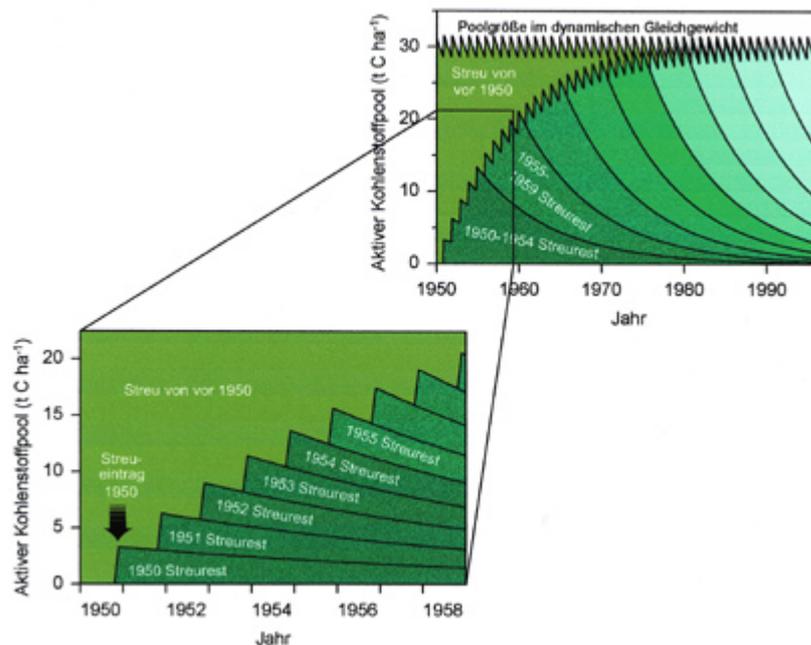


Abb. 4: ^{14}C -Modell. Erklärung siehe Text.

Dieses Modell berechnet zusätzlich zur Verweilzeit des aktiven Boden-Kohlenstoffs auch dessen ^{14}C -Konzentration und kann so zur weiteren quantitativen Partitionierung der Bodenatmung in mikrobielle Atmung und in Wurzelatmung herangezogen werden. Wir können annehmen, dass CO_2 aus der mikrobiellen Bodenatmung (d. h. Produktion von CO_2 durch Abbau der toten organischen Substanz) die gleiche ^{14}C -Konzentration hat wie der aktive Boden-Kohlenstoff. Neben der mikrobiellen Atmung stellt die Wurzelatmung die zweite große Quelle von Boden- CO_2 dar. Da die Wurzeln frisch assimilierten Kohlenstoff veratmen, sollte CO_2 aus der Bodenatmung dieselbe

^{14}C -Konzentration haben wie das aktuelle atmosphärische CO_2 . Es ergibt sich also eine Differenz zwischen der jeweiligen ^{14}C -Konzentration des CO_2 aus mikrobieller Atmung und aus Wurzelatmung. Dabei enthält das mikrobielle CO_2 mehr Bomben-Kohlenstoff, also eine höhere ^{14}C -Konzentration, als das durch Wurzeln veratmete CO_2 . Somit sind alle benötigten Input-Größen für das Modell bekannt: die ^{14}C -Konzentrationen im CO_2 aus den beiden Quellen – Wurzeln und Mikroorganismen – als auch die messbare ^{14}C -Konzentration der Gesamt-Bodenatmung.

Mithilfe eines so genannten „Girdling“-Experimentes in zwei unterschiedlich alten Fichtenbeständen im Thüringer Schiefergebirge (35 und 115 Jahre alt) konnten wir unser Modell auch experimentell validieren. Beim „Girdling“ bzw. „Ringeln“ wird den Bäumen das Phloem durchgeschnitten. Dadurch können die Bäume keine Assimilate mehr in die Wurzeln verlagern, die Wurzelatmung der Bäume geht auf ein Minimum zurück, und die mikrobielle Atmung bleibt als einzige Boden- CO_2 -Quelle übrig. Die Girdling-Methode wurde bereits in Nord-Schweden erfolgreich angewandt, um die Anteile mikrobieller Atmung und der Wurzelatmung zu berechnen [23]. Im Juli 2002 war der Anteil der Wurzelatmung (repräsentiert durch die Differenz zwischen den Kurven) in beiden Fichtenbeständen am höchsten (**Abb. 5**). Dabei war der Anteil der Wurzelatmung im Jungbestand (45 %) höher als im Altbestand (23 %). Um das ^{14}C -Modell zu testen, sammelten wir im Juli 2002 das Boden-veratmete CO_2 und analysierten es auf

seine ^{14}C -Konzentration. Dabei stellte sich heraus, dass die ^{14}C -Konzentration des veratmeten CO_2 auf den geringelten Flächen höher war als auf den Kontrollflächen, was unsere Modellannahme bestätigt, dass CO_2 aus mikrobieller Atmung eine höhere ^{14}C -Konzentration besitzt als CO_2 aus der Wurzelatmung. Außerdem war die ^{14}C -Konzentration des CO_2 im Altbestand höher als die im Jungbestand. Dies bestätigt die Flussmessungen der Bodenatmung, dass der Anteil der Wurzelatmung an der Gesamt-Bodenatmung im Jungbestand höher war als im Altbestand.

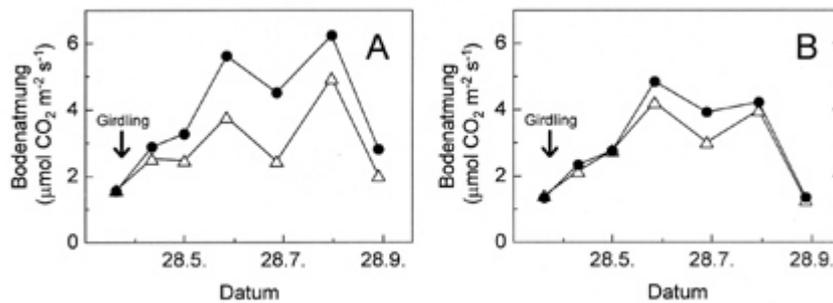


Abb. 5: Bodenatmung für geringelte (weiße Symbole) und nicht-geringelte Flächen (schwarze Symbole) im 35-jährigen (A) und im 115-jährigen (B) Fichtenbestand im Jahr 2002. Bodenatmung der geringelten Flächen repräsentiert die mikrobielle Atmung, die der nicht-geringelten Kontrollflächen die Kombination mikrobielle und Wurzel-Atmung.

Biodiversität und Biogeochemie

Dieser neue Forschungsschwerpunkt berücksichtigt einerseits die Frage, was pflanzliche Biodiversität bestimmt, zum anderen aber auch, welchen Einfluss Biodiversität auf Ökosystemprozesse ausübt. Die beobachtete Biodiversität in bewirtschafteten Grasländern im Thüringer Schiefergebirge wurde auf eine Vielzahl von (direkt oder indirekt wirkenden) Faktoren hin untersucht. Neben Bodenparametern standen Bewirtschaftungs-Faktoren der Gegenwart und der vergangenen zehn Jahre sowie orografische Parameter für die Analyse zur Verfügung. Die Bodenparameter beeinflussten zwar nicht die Artenanzahl, wohl aber die Artenzusammensetzung [24]. Während Bewirtschaftungs-Faktoren nur bei den Bergwiesen einen signifikanten Einfluss auf die Artenzusammensetzung zeigten, wurde die Artenzusammensetzung der Fettwiesen hauptsächlich durch orografische Parameter bestimmt. Für beide Grasland-Typen (Bergwiesen und Fettwiesen) zeigte sich außerdem, dass nicht die Artenanzahl *per se*, sondern die Artenzusammensetzung die stehende Biomasse, d. h. die Produktivität dominierte. Das bedeutet, dass Ergebnisse aus experimentell angesäten Grasland-Gemeinschaften nicht ohne weiteres auf bereits etablierte, bewirtschaftete Gemeinschaften übertragen werden können.

Welchen Einfluss die Biodiversität auf Ökosystem-Prozesse ausübt, wurde in den bewirtschafteten Grasländern anhand verschiedener Parameter untersucht. Der Prozess, der auch in früheren Arbeiten bevorzugt gemessen wurde [13, 15], die Produktivität, zeigte auch in den bewirtschafteten Systemen den gleichen positiven Zusammenhang mit dem Artenreichtum, allerdings nur innerhalb eines Vegetationstyps. Wenn beide Wiesentypen gemeinsam analysiert wurden, war der Einfluss der edaphischen Parameter auf die Produktivität weitaus wichtiger [25]. Ein weiterer wichtiger Prozess des Kohlenstoff-Haushaltes terrestrischer Ökosysteme, die Bodenatmung, wird seltener untersucht. Wir

fanden jedoch keinen Beleg dafür, dass Biodiversität die CO₂-Flüsse aus dem Boden beeinflusst. Auch nach einer Störung der natürlichen Niederschlagsbedingungen mithilfe von tragbaren Dächern konnte kein Effekt der Biodiversität auf die Bodenatmung festgestellt werden. Alle Standorte zeigten eine deutliche Reduktion der Atmung, artenreichere Standorte hatten jedoch keinen stabilisierenden Effekt auf diese Reduktion.

Während etablierte, bewirtschaftete Standorte bestimmte Fragestellungen ermöglichen, ist die Trennung des Einflusses auf Ökosystem-Prozesse durch Artenreichtum gegenüber funktionellen Gruppen nicht möglich (Huston 1997). Dies kann nur mit experimentellen Ansätzen bearbeitet werden. Mit der Ansaat von 82 Versuchsflächen (mit jeweils 400 m²) wurden in unserem zweiten Biodiversitäts-Projekt beide Aspekte berücksichtigt und ein möglichst voll-faktorielles Versuchsdesign verwirklicht. Neben verschiedenen Mischungen aus 60 typischen Arten des mitteleuropäischen Graslandtyps *Arrhenatherum* werden auch vier funktionelle Gruppen getestet: Gräser, kleine Kräuter, große Kräuter und Leguminosen (Stickstoff-fixierende Pflanzen). Im ersten Jahr des Experimentes konnten die Gemeinschaften erfolgreich etabliert werden. Eine erste Ernte bestätigte die positive Beziehung zwischen Artenreichtum und Produktivität früherer Experimente [12, 13, 26]. Allerdings konnte in diesen Studien der Effekt von Artenreichtum und Anzahl funktioneller Gruppen nicht unabhängig voneinander getestet werden. Das heisst, die Frage von Probenahmen-Effekten gegenüber Komplementaritäts-Effekten blieb unbeantwortet und führte zu viel Kritik. Im Gegensatz dazu können wir mit unserem Versuchsdesign dieses Problem explizit angehen und zur Lösung dieser wissenschaftlichen Debatte beitragen.

Literatur

- [1] Kyoto Protocol (1997) Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change. FCCC/CP/1997/7/Add.1, Decision 1/CP.3, Annex 7.
- [2] Jarvis PG (1989) Atmospheric carbon dioxide and forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 324, 369-392.
- [3] Melillo JM, Prentice IC, Farquhar GD, Schulze ED, Sala OE (1996) Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate. In: Tu HJ, Meira Filho LG, Callander BA, Harris N, Kattenberg A, Maskell K (Hrsg.), *Climate Change 1995: the Science of Climate Change*. Cambridge University Press, New York, S. 444-481.
- [4] Yoder BJ, Ryan MG, Waring RH, Schoettle AW, Kaufmann MR (1994) Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40(3), 513-527.
- [5] Gower ST, McMurtrie RE, Murty D (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology & Evolution* 11(9), 378-382.
- [6] Ryan MG, Binkley D, Fownes JH (1997) Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research* Vol. 27, S. 213-262.

- [7] Buchmann N, Schulze ED (1999) Net CO₂ and H₂O fluxes of terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 751-760.
- [8] Carey EV, Sala A, Keane R, Mu CR (2001) Are old forests underestimated as global carbon sinks. *Global Change Biology* 7, 339-344.
- [9] Buchmann N (2002) Plant ecophysiology and forest response to global change. *Tree Physiology* 22, 1177-1184.
- [10] Baldocchi D, Falge E, Gu LH, Olson R, Hollinger D, Running S, Anthoni P, Bernhofer C, Davis K, Evans R, Fuentes J, Goldstein A, Katul G, Law B., Lee XH, Malhi Y, Meyers T, Munger W, Oechel W, Pilegaard K, Schmid HP, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S (2001) FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society* 82(11), 2415-2434.
- [11] Tilman D, Downing JA (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365.
- [12] Hooper D U, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302-1305.
- [13] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn J, Freitas H, Giller PS, Good J, R Harris, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn E, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286, 1123-1127.
- [14] Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843-845.
- [15] Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- [16] Grime JP (1997) Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens. *Science* 277, 1260-1261.
- [17] Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449-460.
- [18] Knohl A, Schulze ED, Kolle O, Buchmann N (2003) Large carbon uptake by an unmanaged old deciduous forest in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology* (in Druck).
- [19] Schulze ED, Valentini R, Sanz MJ (2002) The long way from Kyoto to Marrakesh: Implications of the Kyoto Protocol negotiations for global ecology. *Global Change Biology* 8(6), 505-518.
- [20] Knohl A et al., in Bearbeitung.
- [21] Søe A, Buchmann N, in Bearbeitung.

[22] Hahn V, Buchmann N, in Bearbeitung.

[23] Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789-792.

[24] Kahmen A et al., in Bearbeitung.

[25] Kahmen A, Buchmann N, in Bearbeitung.

[26] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302.