

**Untersuchung des globalen Kohlenstoffkreislaufs
mit Hilfe der stabilen Isotope ^{12}C und ^{13}C**

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

vorgelegt von

Uwe Wittenberg

aus Hollen

September 1998

Dekan: Prof. Dr. Christian Kunze
1. Gutachter: Prof. Dr. Gerd Esser
2. Gutachter: apl. Prof. Dr. Hubert Felle

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Theorie und Definitionen	7
3	Material und Methoden	10
3.1	Modelle	10
3.1.1	High-Resolution Biosphere Model	10
3.1.2	HILDA-Ozeanmodell	13
3.1.3	Transportmodell für die Atmosphäre	13
3.2	Datensätze	14
3.3	^{13}C -Kreislauf: Erweiterung des HRBM	16
3.3.1	Modellierung des ^{12}C - und ^{13}C -Kreislaufs	17
3.3.2	Netto-Primärproduktivität	18
3.3.3	Produktion von Bestandesabfall	22
3.3.4	Produktion von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden	22
3.3.5	Abbau von Bestandesabfall und <i>SOC</i>	23
3.4	Modelle zur Vorhersage von Vorkommen und <i>NPP</i> der C_4 -Pflanzen	23
3.4.1	C_4 -Pflanzen in der natürlichen Vegetation	24
3.4.2	C_4 -Pflanzen in der Landwirtschaft	27
3.4.3	Änderungen der Netto-Primärproduktion von C_4 -Pflanzen seit vorindustrieller Zeit	32
3.5	Modellexperimente	32
3.5.1	Modellläufe mit vorgeschriebener atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur: Das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre	32
3.5.2	Kopplung des HRBM mit einem Ozeanmodell: Vorhersage des CO_2 - Anstiegs und der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit	33
3.5.3	Kopplung des HRBM mit einem Transportmodell für die Atmosphäre: Regionale Bilanz der stabilen Kohlenstoffisotope	36
4	Ergebnisse	38
4.1	Fraktionierungsfaktoren im ^{13}C -Modellkreislauf	38
4.1.1	Isotopentrennung bei der C-Aufnahme in die Phytomasse	38
4.1.2	Fraktionierungsfaktoren für die Produktion von <i>SOC</i>	40
4.1.3	Fraktionierungsfaktoren für den Abbau von Bestandesabfall und <i>SOC</i>	42
4.1.4	Übersicht über die Fraktionierungsfaktoren im Isotopenmodul	48
4.2	Netto-Primärproduktivität von C_4 -Pflanzen	48
4.2.1	Eine Karte für die <i>NPP</i> von C_4 -Pflanzen in natürlicher Vegetation	48
4.2.2	Lage und Netto-Primärproduktion von landwirtschaftlich genutzten Gitterelementen mit Anbau von C_4 -Pflanzen	51
4.2.3	Globale Netto-Primärproduktion der C_4 -Pflanzen 1860 und 1980	55

4.3	Das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre	55
4.4	Vorhersage des CO ₂ -Anstiegs und der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit	58
4.4.1	Der Zeitraum 1765 bis 1860	59
4.4.2	Der Zeitraum 1860 bis 1987	59
4.5	Regionale Bilanz der stabilen Kohlenstoffisotope	62
5	Diskussion	68
5.1	Das Modell für den ¹³ C-Kreislauf	68
5.2	Netto-Primärproduktivität der C ₄ -Pflanzen	70
5.3	Die Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre	72
5.4	CO ₂ -Anstieg und $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit	74
5.5	Der regionale Austausch von Kohlenstoff mit der Atmosphäre	76
6	Schlußfolgerungen	79
7	Zusammenfassung	81
8	Literaturverzeichnis	84
A	Tabellen und Datenbanken	96
A.1	$\delta^{13}\text{C}$ -Werte von Pflanzenteilen und von <i>SOC</i>	96
A.2	$\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C ₄ -Pflanzen	101
A.3	Daten zum Vorkommen von C ₄ -Pflanzen	102
B	Abkürzungen und Symbole	112

Abbildungsverzeichnis

1.1	Unterschiede in der Kohlenstoff-Isotopenzusammensetzung von Substanzen der Atmosphäre, der Biosphäre und des Ozeans	4
3.1	Systemdiagramm des High-Resolution Biosphere Model (HRBM)	10
3.2	Systemdiagramme der Modelle für die Isotopenfraktionierung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in C ₃ - und C ₄ -Pflanzen	20
3.3	Funktionen zur Berechnung des CO ₂ -Düngeeffekts für C ₃ - und C ₄ -Pflanzen	27
3.4	Funktionen zur Bewertung der Eignung einer Klimavariablen für den Anbau einer C ₄ -Pflanze	29
4.1	Die Abhängigkeit der Fraktionierung $\epsilon_{a\,ass}$ von dem Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO ₂ -Konzentration	41
4.2	Unterschiede in den Isotopensignaturen von Pflanzenmaterial und <i>SOC</i> : Modellergebnisse und Meßdaten	43
4.3	Systemdiagramm eines alternativen Bodenmodells für das HRBM	45
4.4	Der Anteil der C ₄ -Pflanzen an der <i>NPP</i>	49
4.5	<i>NPP</i> der C ₄ -Gräser in Südafrika	50
4.6	Die von dem Modell für 1980 vorhergesagten Anbauflächen für Mais und <i>Sorghum</i> in den USA	52
4.7	Anbauflächen für <i>Sorghum</i> und Zuckerrohr in Indien	53
4.8	Anbauflächen für Mais und Zuckerrohr in Brasilien	53
4.9	Die Netto-Primärproduktion der C ₄ -Pflanzen in Kultursystemen zwischen 1961 und 1990	54
4.10	Ergebnisse eines Modellaufs (B1) unter vorgeschriebener atmosphärischer CO ₂ -Konzentration und Isotopensignatur für den Zeitraum 1800 bis 1987	57
4.11	Beobachtungen und Modellvorhersagen (Modellauf B2) zum Anstieg der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration und zur Abnahme von $\delta^{13}C_a$ seit 1860	59
4.12	Jährliche Änderungen der beobachteten und vorhergesagten atmosphärischen CO ₂ -Konzentration und Isotopensignatur	60
4.13	Modellvorhersagen zum Anstieg der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration und zur Abnahme von $\delta^{13}C_a$ seit 1860 (Modellläufe M2, M3 und M4)	62
4.14	Modellvorhersagen zum Anstieg der atmosphärischen CO ₂ -Konzentration und zur Abnahme von $\delta^{13}C_a$ seit 1860 (Modellläufe M5 und M6)	63
4.15	Der beobachtete und vorhergesagte meridionale Gradient im $\delta^{13}C$ des atmosphärischen CO ₂	64
4.16	Der biosphärische Netto- ¹³ C-Fluß und der ¹³ C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts als Funktion der geographischen Breite für das Jahr 1987	66
4.17	Globale Karten des Netto- ¹³ C-Flusses und des ¹³ C-Flusses aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts für das Jahr 1987	67
A.1	Häufigkeitsverteilung der $\delta^{13}C$ -Werte von C ₄ -Pflanzen in der Datenbank des Autors	101

Tabellenverzeichnis

3.1	Die Kohlenstoffpools, -flüsse und Flußkoeffizienten des HRBM	11
3.2	Die Vegetationstypen nach OLSON (1992), für die eine vollständige oder teilweise landwirtschaftliche Nutzung angenommen wird	15
3.3	Startwerte für die Modelle zur Isotopentrennung bei der Fixierung von Kohlenstoff in C ₃ - und C ₄ -Pflanzen	21
3.4	Anteil der Gräser an der <i>NPP</i> in den sechs Biomen, in denen C ₄ -Pflanzen im Modell vorhergesagt werden	24
3.5	Die Kulturdauer und Kulturbedingungen zur Berechnung der hypothetischen Anbauwahrscheinlichkeiten für C ₄ -Nutzpflanzenarten	30
4.1	Die Fraktionierung bei der Aufnahme von CO ₂ in die Phytomasse für die Biome des Modells von PRENTICE <i>et al.</i> (1992)	39
4.2	Die Kohlenstoffpools, -flüsse und Flußkoeffizienten des alternativen Bodenmodells für das HRBM	46
4.3	Die Isotopentrennung im ¹³ C-Isotopenmodul	48
4.4	Die Netto-Primärproduktion der C ₃ - und C ₄ -Pflanzen in der natürlichen Vegetation	50
4.5	Die globale Netto-Primärproduktion und der Anteil der C ₄ -Pflanzen zu vorindustrieller Zeit und 1980	51
4.6	Die Netto-Primärproduktion der Pflanzen in natürlicher Vegetation und in Kultursystemen und der jeweilige Anteil der C ₄ -Pflanzen	55
4.7	Globale Werte einiger Kohlenstoffpools und -flüsse und der Isotopensignaturen für die Jahre 1800 und 1987	56
4.8	Übersicht zu den Ergebnissen des Basislaufs 1 (B1) und der Sensitivitätsexperimente (S1 bis S6)	58
4.9	Das mittlere globale ^δ ¹³ C-Budget für den Zeitraum 1970 bis 1987	61
A.1	^δ ¹³ C-Werte von Blatt- und Holzmaterial	96
A.2	^δ ¹³ C-Werte von Blatt- und Wurzelmaterial	98
A.3	^δ ¹³ C-Werte von Pflanzenmaterial sowie der darin enthaltenen Lignin- und ligninfreien Fraktion	99
A.4	^δ ¹³ C-Werte von lebender und toter Phytomasse und von <i>SOC</i>	100
A.5	Vorkommen von C ₄ -Pflanzen	102

Kapitel 1

Einleitung

Ohne *Treibhausgase* wäre das heutige Leben auf der Erde unmöglich. Sie reflektieren die langwellige Strahlung, die von der Erdoberfläche abgegeben wird. Auf diese Weise halten Treibhausgase die Temperatur der unteren Atmosphäre im Mittel auf 15 °C, die ohne sie auf unter –15 °C absinken würde. Wasserdampf und Kohlendioxid sind die wichtigsten Spurengase, die zu dem natürlichen Treibhauseffekt beitragen. Bedingt durch menschliche Eingriffe ist Kohlendioxid (CO₂) auch das Spurengas, das gegenwärtig am stärksten den Strahlungshaushalt der Erde verändert: Etwa 60% des Anstiegs der Temperatur der bodennahen Luftschicht der Erde von etwa 0.6 °C seit Beginn des industriellen Zeitalters werden auf den Anstieg der CO₂-Konzentration zurückgeführt (SCHIMEL *et al.*, 1996).

Messungen der CO₂-Konzentration in Luftblasen von Bohrkernen aus polnarem Gletschereis und direkte Messungen in der Atmosphäre dokumentieren einen Anstieg von etwa 280 ppmv im vorindustriellen Zeitalter auf 358 ppmv im Jahre 1994 (KEELING *et al.*, 1995). Die Ursachen für den CO₂-Anstieg sind in erster Linie die Verbrennungen fossiler Energieträger, aber auch Rodungen und die Zementproduktion. Da die Kohlenstoffkreisläufe der Hydrosphäre und der Biosphäre an den der Atmosphäre gekoppelt sind, bleiben Störungen in einem System nicht ohne Auswirkungen in den anderen. So hat der anthropogen freigesetzte Kohlenstoff nicht nur die atmosphärische CO₂-Konzentration erhöht, sondern auch eine zusätzliche Aufnahme von Kohlenstoff in den Ozean und die Biosphäre bewirkt.

Um den Kohlenstoffkreislauf der Biosphäre, der Hydrosphäre und der Atmosphäre quantitativ erfassen zu können, sind Modelle erforderlich, die eine mathematische Beschreibung der Prozesse in den Systemen enthalten. Die gegenwärtigen Kenntnisse über den globalen Kohlenstoffkreislauf reichen jedoch nicht aus, um die Aufnahme von Kohlenstoff in die verschiedenen Pools¹ zuverlässig zu bilanzieren. Damit können auch der zukünftig zu erwartende Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration und mögliche weitere Klimaänderungen nur unsicher abgeschätzt werden.

Lücken im Verständnis des biosphärischen Kohlenstoffkreislauf-Systems

Die Verweildauer von Kohlenstoff in den Pools der Biosphäre sowie Änderungen im globalen und regionalen biosphärischen Kohlenstoffhaushalt seit vorindustrieller Zeit sind wichtige Aspekte des Kohlenstoffkreislauf-Systems, die für eine zuverlässige Vorhersage des zukünftigen CO₂-Anstiegs nicht genau genug bekannt sind.

Die Verweildauer eines Stoffes in einem Pool ist zur Charakterisierung des Systemverhaltens geeignet. Sie gibt darüber Auskunft, wie lange ein System benötigt, um sich, ausgehend von einem stationären Zustand, auf geänderte Randbedingungen einzustellen. Das biosphärische Kohlenstoffkreislauf-System hat einen vorindustriellen stationären Zustand verlassen. Als wichtige Prozesse, die zu Ungleichgewichten biosphärischer Kohlenstoffflüsse führen, sind

¹Der Ausdruck *Pool* wird, wie es in der Fachliteratur üblich ist, für Kompartiment oder Vorrat verwendet.

Landnutzungsänderungen (HOUGHTON *et al.*, 1983, 1998), Änderungen in der Nutzung temperierter Wälder (DIXON *et al.*, 1994), Düngeeffekte durch die Verbrennung fossiler Energieträger (CO₂- und N-Düngereffekt; POORTER, 1993; PETERSON & MELILLO, 1985) und Klimaänderungen (DAI & FUNG, 1993) zu nennen. Wäre die Verweildauer bekannt, könnte z. B. bestimmt werden, wie lange ein Düngereffekt eine Kohlenstoffaufnahme in die Biosphäre oder wie lange eine reduzierte Netto-Primärproduktivität eine Kohlenstoffabgabe in die Atmosphäre bewirken würde. Die Biosphäre setzt sich jedoch aus Kompartimenten mit unterschiedlichen Verweildauern zusammen, die für eine zuverlässige Vorhersage einzeln bekannt sein müßten.

Die Verweildauer von Kohlenstoff in einem Pool kann z. B. durch Messung des ¹⁴C-Alters bestimmt werden (z. B. SCHARPENSEEL *et al.*, 1989; TRUMBORE, 1993). Je nachdem, welche Verfahren zur Auswahl der Kohlenstoffprobe aus einem Pool getroffen werden, beziehen sich die Meßdaten nur auf die Verweildauer einer Fraktion des Pools oder geben das mittlere Alter des Kohlenstoffs in dem Pool wieder. Das mittlere Alter des Kohlenstoffs, besonders das von organisch gebundenem Kohlenstoff in einer Bodenprobe kann aber von der mittleren Verweildauer des Kohlenstoffs in der Probe verschieden sein (TRUMBORE, 1993). Meßdaten zur Verweildauer von Kohlenstoff in biosphärischen Pools sind folglich das Ergebnis von Punktmessungen.

Um Modellvorhersagen zur Verweildauer von Kohlenstoff in biosphärischen Pools daraufhin zu überprüfen, ob sie mit beobachteten Daten vereinbar sind, wird anstelle der beispielhaften Gegenüberstellung mit Punktdaten bevorzugt der Vergleich mit Daten vorgenommen, die durch die (unterschiedlichen) Verweildauern von Kohlenstoff in der Biosphäre in aggregierter Form beeinflußt werden (STUIVER & QUAY, 1981; JAIN *et al.*, 1996). Die Abnahme der ¹⁴C-Konzentration in der Atmosphäre durch die Freisetzung von ¹⁴C-freiem CO₂ aus der Verbrennung fossiler Energieträger (¹⁴C-Suess Effekt; SUESS, 1955) wird durch den Austausch von Kohlenstoff mit dem Ozean und der Biosphäre verzögert und ist daher auch eine Funktion der Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools der Biosphäre. STUIVER & QUAY (1981) haben mit Hilfe eines globalen Kohlenstoffkreislaufmodells, in dem die Biosphäre durch wenige Pools repräsentiert wurde, durch Modellierung des beobachteten ¹⁴C-Suess Effekts der Atmosphäre die mittlere Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre abgeschätzt.

Heutige Modelle des biosphärischen Kohlenstoffkreislaufs können die Verweildauer von Kohlenstoff in biosphärischen Pools mit hoher räumlicher Auflösung (z. B. 0.5° in geographischer Länge und Breite) vorhersagen. Ein Vergleich von fünf der wichtigsten Modelle hat jedoch gezeigt, daß von Modell zu Modell unterschiedliche Verweildauern für Kohlenstoff in biosphärischen Pools vorhergesagt werden (KICKLIGHTER *et al.*, 1998; MEYER *et al.*, 1998).

Mit unterschiedlichen Modellansätzen wurde in den letzten Jahren versucht, durch Bestimmung der Änderungen im Kohlenstoffgehalt von Atmosphäre und Ozean auf Änderungen im Kohlenstoffgehalt der Biosphäre zu schließen. In den 80er Jahren wurden etwa 5.5 Pg C a⁻¹ durch die Verbrennung fossiler Energieträger in die Atmosphäre freigesetzt (MARLAND *et al.*, 1989). Messungen der atmosphärischen CO₂-Konzentration zeigten, daß etwa 3.3 Pg C (60%) in der Atmosphäre verblieben sind (KEELING *et al.*, 1989). Der Ozean nimmt nach Angaben von QUAY *et al.* (1992), TANS *et al.* (1993), KEELING *et al.* (1992) und BENDER *et al.* (1996) etwa 2 Pg C im Jahr auf. Die Nettoaufnahme der Biosphäre beträgt danach etwa 0.2 Pg C a⁻¹ (SCHIMMEL *et al.*, 1996).

Die Freisetzung von CO₂ aus den fossilen Energieträgern, die zu fast 95% auf der Nordhemisphäre erfolgt (ANDRES *et al.*, 1996), sollte einen größeren Nord-Süd (meridionalen) CO₂-Gradienten in der Atmosphäre erzeugen, als gegenwärtig gemessen wird (CONWAY *et al.*, 1994). Dies haben Studien mit atmosphärischen Transportmodellen von HEIMANN & KEELING (1989) und DENNING *et al.* (1995) ergeben. Eine CO₂-Senke in höheren nördlichen Breiten wurde postuliert (KEELING *et al.*, 1989; TANS *et al.*, 1990). KEELING *et al.*

(1989) haben eine ozeanische Senke in der Nordhemisphäre für die 80er Jahre vorhergesagt. CIAIS *et al.* (1995) bestimmten für die Jahre 1992 und 1993 eine biosphärische Senke von etwa 3.5 Pg C a^{-1} . (Die hohe biosphärische Senke in diesen Jahren wird Klima-anomalien zugeschrieben).

Da eine Kohlenstoffsinke oder -quelle die Folge mehrerer entgegengesetzt gerichteter Kohlenstoffflüsse sein kann, ist es jedoch mit Hilfe dieser Modellansätze nicht möglich, auf die Bedeutung der entsprechenden Prozesse im Kohlenstoffhaushalt zu schließen. Die wichtigsten Prozesse, die zu Störungen im biosphärischen Kohlenstoffkreislauf-System führen, wurden bereits genannt. Das Prozeßverständnis und auch die derzeit vorliegenden Daten (z. B. über Landnutzungsänderungen) reichen nicht aus, um die einzelnen Störungen in den Kohlenstoffflüssen quantifizieren zu können. Zudem verändern die Störungen die Kohlenstoffflüsse zwischen Biosphäre und Atmosphäre, zwischen denen nach Schätzungen verschiedener Autoren (s. CRAMER *et al.*, 1998) etwa 40 bis 80 Pg C im Jahr durch Netto-Primärproduktivität und Abbau heterotropher Destruenten ausgetauscht werden, um nur etwa 5%. Entsprechend unsicher sind daher Vorhersagen zur biosphärischen Kohlenstoffbilanz: Der von KICKLIGHTER *et al.* (1998) durchgeführte Vergleich von Modellen des Kohlenstoffkreislaufs der Biosphäre (s. o.) ergab, daß alle untersuchten Modelle für heutige Verhältnisse eine Nettoaufnahme von Kohlenstoff aus der Atmosphäre in die Biosphäre vorhersagen, sich jedoch in der Abschätzung zur Höhe und Lage der Kohlenstoffsinke erheblich unterscheiden. Es kann derzeit nicht geklärt werden, welches Kohlenstoffkreislaufmodell die Prozesse in der Biosphäre korrekt beschreibt.

Ziel und Fragestellungen

Ziel dieser Arbeit ist es daher, das *High-Resolution Biosphere Model* (HRBM), eines der biosphärischen Kohlenstoffkreislaufmodelle, die an dem Modellvergleich teilgenommen haben, daraufhin zu untersuchen, ob Widersprüche zwischen Modellvorhersagen und beobachteten Daten vorliegen, um auf diese Weise Schwächen im Prozeßverständnis über den Kohlenstoffkreislauf aufdecken zu können. Konkret werden folgende Fragestellungen angegangen:

1. Sind die Vorhersagen des HRBM zur Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools der Biosphäre mit Meßdaten vereinbar?
2. Werden Düngeneffekt und die Kohlenstofffreisetzungen aufgrund von Landnutzungsänderungen im HRBM zuverlässig abgeschätzt?
3. Sind die Vorhersagen des HRBM zum regionalen Vorkommen der Kohlenstoffsinken und -quellen mit Beobachtungen vereinbar? Im Vordergrund soll dabei die meridionale Verteilung der Quellen und Senken stehen.

Das Ziel soll durch die Unterscheidung der stabilen Kohlenstoffisotope ^{12}C und ^{13}C im Modell erreicht werden: Neben den Kohlenstoffmengen, die innerhalb der Biosphäre transportiert oder mit der Atmosphäre ausgetauscht werden, können dann auch die Verhältnisse dieser Isotope in biosphärischen Pools durch das Modell berechnet und mit Beobachtungsdaten (Abbildung 1.1) verglichen werden. Insbesondere die Isotopenverhältnisse im atmosphärischen CO_2 und deren Änderung über längere Zeiträume geben Aufschluß über die Prozesse, die zu einer bestimmten Konzentration von CO_2 in der Atmosphäre beigetragen haben. Viele dieser Prozesse, insbesondere chemisch-physikalische, die die Aufnahme von CO_2 in die Ozeane bestimmen, und biologische, die den Umsatz in der terrestrischen Biosphäre bestimmen, bewirken nämlich verschiedene Trennungen der Kohlenstoffisotope. Die Methode bietet also die Möglichkeit, Schwächen im Verständnis des Kohlenstoffkreislaufs aufzudecken, die auftreten, wenn Kohlenstoffflüsse und Isotopenzusammensetzungen in den Kohlenstoffpools nicht gleichzeitig in Übereinstimmung mit Beobachtungen vorhergesagt werden können.

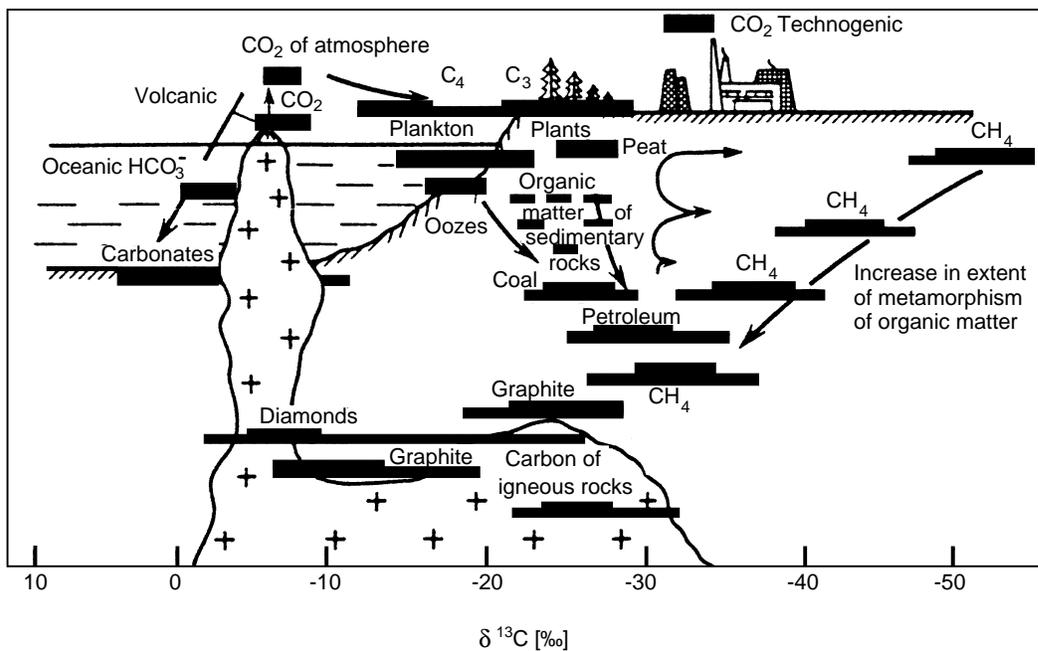


Abbildung 1.1: Unterschiede in der Kohlenstoff-Isotopenzusammensetzung von Substanzen der Atmosphäre, der Biosphäre und des Ozeans (nach GALIMOV, 1985; Isotopenzusammensetzungen in der δ Notation, $\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{Probe}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{Standard}}} - 1 \right] \cdot 1000\text{‰}$).

In drei Studien werden die Modellvorhersagen (i) zur Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre und (ii) zur Änderung des globalen und (iii) des regionalen Austausches von Kohlenstoff zwischen der Atmosphäre und der Biosphäre seit vorindustrieller Zeit unter Berücksichtigung der Kreisläufe der stabilen Kohlenstoffisotope untersucht. Die Studien sind in den folgenden Abschnitten beschrieben.

Das isotopische Ungleichgewicht und die Verweildauer von Kohlenstoff in der Biosphäre

Bei der Fixierung von CO_2 (CO_2 -Assimilation) nehmen Pflanzen $^{13}\text{CO}_2$ im Vergleich zum Vorkommen in der Atmosphäre weniger häufig auf als $^{12}\text{CO}_2$. Das Pflanzenmaterial ist daher gegenüber der Atmosphäre mit ^{13}C abgereichert. Seit vorindustrieller Zeit wird Material, das in der Biosphäre festgelegt wurde, durch Rodungen und Verbrennung von fossilen Energieträgern in die Atmosphäre freigesetzt. Die Emissionen von leichtem (^{13}C -armen) Kohlenstoff erniedrigen den $\delta^{13}\text{C}$ -Wert² der Atmosphäre ($\delta^{13}\text{C}_a$). Die anthropogen bedingte Reduktion des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes eines Kohlenstoffpools wird in Anlehnung an den ^{14}C -Suess Effekt als ^{13}C -Suess Effekt bezeichnet (KEELING, 1979). Es ist eine $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit 1800 von 1,4‰ festgestellt worden (LEUENBERGER *et al.*, 1992; KEELING *et al.*, 1989). Die photosynthetische Aufnahme von CO_2 , das durch die Emissionen mit $^{12}\text{CO}_2$ verdünnt wurde, und die zeitliche Verzögerung zwischen der Kohlenstoffaufnahme und dem Abbau von totem Pflanzenmaterial und Humus führen zu einem isotopischen Ungleichgewicht zwischen der Atmosphäre und der Biosphäre: Die Isotopenzusammensetzung des Kohlenstoffs, der von der Biosphäre aufgenommen wird, ist verschieden von der des abgegebenen Kohlenstoffs. Aufgrund der Heterogenität der biosphärischen Kohlenstoffpools und der unterschiedlichen Verweildauern zeigt das frei-

² $\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{Probe}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{Standard}}} - 1 \right] \cdot 1000\text{‰}$.

gesetzte CO₂ ebenfalls unterschiedliche Isotopenzusammensetzungen. Aus dem isotopischen Ungleichgewicht kann also auf die Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre geschlossen werden.

Einige Autoren haben in den letzten Jahren versucht, aus beobachteten Daten des atmosphärischen CO₂, des $\delta^{13}\text{C}_a$ und der Isotopenzusammensetzung des gelösten anorganischen Kohlenstoffs des Ozeans (DIC) die Senken für den Kohlenstoff aus fossilen Quellen zu ermitteln (QUAY *et al.*, 1992; TANS *et al.*, 1993). Eine Zusammenfassung findet sich bei HEIMANN & MAIER-REIMER (1996). In den Methoden werden Annahmen zum isotopischen Ungleichgewicht gemacht. Durch die Unterscheidung des ¹²C- und ¹³C-Kreislaufs im HRBM kann geprüft werden, ob die Verweildauer des Kohlenstoffs ein isotopisches Ungleichgewicht in der bisher angenommenen Größenordnung erzeugen kann, wie es zur Erklärung der beobachteten CO₂-Konzentration und Isotopensignatur der Atmosphäre angenommen wurde.

Erste Modelluntersuchungen haben gezeigt, daß Annahmen z. B. zur Verbreitung von C₄-Pflanzen die Vorhersage zum biosphärischen isotopischen Ungleichgewicht beeinflussen (WITTENBERG & ESSER, 1997). Daher prüfe ich mit Hilfe von Sensitivitätstests die Abhängigkeit der Vorhersage zum isotopischen Ungleichgewicht von solchen Randbedingungen.

Der globale Austausch von Kohlenstoffisotopen zwischen Atmosphäre und Biosphäre

Etwa 60% des CO₂, das aus fossilen Quellen freigesetzt wurde, ist seit vorindustrieller Zeit in der Atmosphäre verblieben (SCHIMMEL *et al.*, 1996). Während die sog. *airborne ratio* für fossiles ¹²CO₂ wie für ¹³CO₂ etwa 60% beträgt, wird die Störung im $\delta^{13}\text{C}_a$ aufgrund der Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Biosphäre bzw. Ozean schneller beseitigt als die Störung in der atmosphärischen CO₂-Konzentration: Etwa 15% des $\delta^{13}\text{C}$ -Signals des CO₂ aus fossilen Quellen bleiben im $\delta^{13}\text{C}_a$ erhalten (JOOS & BRUNO, 1998). Für die Bilanzierung des Isotopenkreislaufs sind also nicht nur die Differenz der Austauschflüsse mit der Atmosphäre, die zu den Pooländerungen führen, sondern auch die Höhe der Austauschflüsse von Bedeutung. Die Austauschflüsse können unabhängig von den Pooländerungen zu einer Änderung in der Isotopenzusammensetzung der beteiligten Pools führen. Ein Isotopenaustausch mit der Atmosphäre ist jedoch als $\delta^{13}\text{C}_a$ -Signal meßbar.

Wird das HRBM zusammen mit einem Ozeanmodell an eine Modellatmosphäre gekoppelt, sollten unter Berücksichtigung der fossilen Emissionen der CO₂-Anstieg in der Atmosphäre seit vorindustrieller Zeit und gleichzeitig auch die $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme vorhergesagt werden können. Der Vergleich mit beobachteten Daten kann zeigen, ob mit den bisherigen Vorstellungen über die Prozesse zum Austausch von Kohlenstoff zwischen den Systemen die Beobachtungen in der Atmosphäre erklärt werden können. Ebenso kann untersucht werden, ob eine andere landwirtschaftliche Fläche (z. B. BELWARD, 1996) und ein anderer Düngeeffekt (z. B. ELZEN *et al.*, 1997), als bisher im HRBM angenommen wurden, mit den beobachteten Änderungen der CO₂-Konzentration und des $\delta^{13}\text{C}_a$ vereinbar sind.

Der regionale Austausch von Kohlenstoffisotopen zwischen Atmosphäre und Biosphäre

Der beobachtete meridionale Gradient in der atmosphärischen CO₂-Konzentration beträgt etwa 3 bis 4 ppmv. Ebenso wird ein meridionaler $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient beobachtet: In der Nordhemisphäre wurden 1993 etwa 0.2‰ stärker negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte gemessen als in der Südhemisphäre (TROLIER *et al.*, 1996). Im Gegensatz zum CO₂-Gradienten wird der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient durch den Kohlenstoffaustausch mit dem Ozean nur gering beeinflusst (KEELING *et al.*, 1989). Der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient wird also vorrangig durch die Emissionen aus den fossilen Quellen und durch die Austauschflüsse mit der Biosphäre bestimmt.

Durch die Unterscheidung des ^{12}C - und ^{13}C - Kreislaufs im Biosphärenmodell ist es möglich, regional die Austauschflüsse der Isotope mit der Atmosphäre vorherzusagen. Werden diese zusammen mit den Austauschflüssen des Ozeans und den Beiträgen aus der Verbrennung fossiler Energieträger in einem Transportmodell für die Atmosphäre als untere Randbedingung benutzt, kann der meridionale $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient in der Atmosphäre vorhergesagt werden. Der Vergleich mit den beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Werten an Meßstationen kann zeigen, ob die im Modell vorhergesagten Quellen und Senken für CO_2 einen entsprechenden Gradienten in der Atmosphäre erzeugen können.

Arbeitsschritte und verwendete Modelle

Für die Studien wurde das *High-Resolution Biosphere Model* (HRBM) eingesetzt. Es ist in der Version 3.00 ausführlich dokumentiert (ESSER *et al.*, 1994a) und hat im Rahmen internationaler Projekte an Studien zum Vergleich von Modellergebnissen mit beobachteten Daten teilgenommen (HEIMANN *et al.*, 1998; WITTENBERG *et al.*, 1998; KICKLIGHTER *et al.*, 1998).

Das HRBM wird um ein Modul zur Modellierung des ^{13}C -Kreislaufs erweitert. Dazu werden im Rahmen einer Literaturstudie die Flüsse des HRBM daraufhin überprüft, ob es bei den ihnen zu Grunde liegenden Prozessen zu einer Trennung der Kohlenstoffisotope kommt. Ggf. werden die Koeffizienten für den ^{13}C -Kreislauf modifiziert. Das HRBM mit dem gekoppelten Isotopenmodul wird anschließend in den Modellexperimenten eingesetzt.

Als Ozeanmodell werden *Pulse-Response*-Funktionen (JOOS *et al.*, 1996, 1991) für die Kohlenstoffkreisläufe der Isotope des HILDA-Ozeanmodells (SIEGENTHALER & JOOS, 1992) verwendet. Das Modell wurde von dem Physikalischen Institut der Universität Bern (F. Joos, pers. Mitteilung, Juli 1997) zur Verfügung gestellt. Als Transportmodell für die Atmosphäre wird das TM2 (HEIMANN, 1995) eingesetzt. Der TM2-Modellauf wurde von M. Heimann durchgeführt. Beide Modelle haben ebenfalls an internationalen Projekten teilgenommen (SCHIMEL *et al.*, 1995; SIEGENTHALER & SARMIENTO, 1993; RAYNER & LAW, 1995).

Kapitel 2

Theorie und Definitionen

Isotopentrennung

Bei einem Element haben die massenreicheren Isotope geringere Diffusionsgeschwindigkeiten und höhere Bindungsenergien als die massenärmeren (MELANDER & SAUNDERS, 1980; GALIMOV, 1985). Aufgrund dieser Eigenschaften kommt es bei einem Diffusionsprozeß oder im Verlauf einer chemischen Reaktion zu einer (unvollständigen) Trennung der Isotope. Der Vorgang wird auch als Isotopenfraktionierung bezeichnet (z. B. MOOK, 1986).

Die Isotopenzusammensetzung einer Substanz S wird als Verhältnis R_S der Menge N [mol] des schweren zum leichten Isotop ausgedrückt. Für die Zusammensetzung der stabilen Kohlenstoffisotope gilt daher:

$$R_S = \frac{N_{^{13}\text{C}}}{N_{^{12}\text{C}}}, \quad (2.1)$$

wobei Angaben relativ zu einem Standard R_{PDB} in der δ Notation ausgedrückt werden können:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_S}{R_{PDB}} - 1 \right) \cdot 1000 \text{‰}. \quad (2.2)$$

$\delta^{13}\text{C}$ -Werte sind dimensionslos. Der Standard ist ein Kalkstein der Pee Dee Formation in South Carolina (PDB; $R_{PDB} = 0.0112372$; CRAIG, 1957).¹

In der Literatur werden unterschiedliche mathematische Formulierungen für die Isotopentrennung eines Prozesses verwendet (FARQUHAR *et al.*, 1982; GALIMOV, 1985; VOGEL, 1980. Eine Übersicht findet sich bei FARQUHAR *et al.*, 1989). In dieser Arbeit wird die Formulierung von CRAIG (1954) übernommen, die in dieser Weise ebenfalls von MOOK (1986) und SCHLESER (1991) genutzt wird. Tritt bei einem Prozeß eine Isotopentrennung auf, so wird sie nach diesen Autoren durch den *Fraktionierungsfaktor* α als Quotient der Isotopenverhältnisse des Produkts (R_B) und des Edukts (R_A) beschrieben:

$$\alpha_{AB} = \frac{R_B}{R_A}. \quad (2.3)$$

Da der Wert von α meist nahe bei 1 liegt, wird die *Fraktionierung* ϵ als Abweichung von 1 definiert:

$$\epsilon_{AB} = \alpha_{AB} - 1. \quad (2.4)$$

¹Da der PDB Standard nicht länger verfügbar ist, wird empfohlen (COPLIN, 1994; IUPAC, 1994), die Zusammensetzung der Kohlenstoffisotope relativ zum Wiener PDB Kalkstein (VPDB) anzugeben. PDB und VPDB sind in ihrer Zusammensetzung identisch.

Enthält bei einem Prozeß das Produkt weniger ^{13}C als das Edukt, ist ϵ negativ. Die Formulierung der Fraktionierung ist mit umgekehrtem Vorzeichen nahezu identisch mit der der *Diskriminierung* (Δ), wie sie von FARQUHAR *et al.* (1982) verwendet wird ($\Delta = R_A/R_B - 1 = \alpha_{AB}^{-1} - 1$). In der Literatur werden die beiden Begriffe häufig synonym verwendet und auch die Werte mit umgekehrtem Vorzeichen direkt übernommen. In der vorliegenden Arbeit wird die Bezeichnung *Fraktionierung* nur in Verbindung mit ϵ gemäß Definition 2.4 verwendet.

Reagieren Isotope in Prozessen unterschiedlich, so wird zwischen kinetischer und thermodynamischer Isotopentrennung unterschieden (MOOK, 1986; O'LEARY, 1988). Kinetische Isotopentrennung tritt bei irreversiblen chemischen oder physikalischen Prozessen auf. In der Regel ist die gebildete Phase oder Verbindung mit ^{13}C abgereichert. Der Fraktionierungsfaktor für die kinetische Isotopentrennung (α_{kinetic}) ist definiert als Quotient der Flußkoeffizienten k für ^{13}C und ^{12}C (BIGELEISEN, 1949):

$$\alpha_{\text{kinetic}} = \frac{{}^{13}k}{{}^{12}k}. \quad (2.5)$$

α_{kinetic} ist identisch mit α_{AB} in der allgemeinen Definition für den Fraktionierungsfaktor (Gleichung 2.3), sofern sich die Menge des Edukts (A) nur unwesentlich bei der Bildung des Produkts (B) ändert. Andernfalls ist α_{AB} eine Funktion der Zeit. Bei vollständigem Umsatz des Edukts tritt keine Isotopentrennung auf. Die kinetische Isotopentrennung bei der Diffusion von CO_2 in freier Luft (α_{diff}), auf die ich in meiner Arbeit noch zurückkommen werde, ist nach Gleichung 2.5 gleich dem Quotienten der Diffusionskoeffizienten für $^{13}\text{CO}_2$ und $^{12}\text{CO}_2$. Nach MASON & MARRERO (1970) ist die Diffusionsgeschwindigkeit eines Gases in einem anderen umgekehrt proportional zu der Quadratwurzel der reduzierten Massen ($m_1 m_2 / (m_1 + m_2)$), wobei m das Molekulargewicht der Gase 1 und 2 ist). Für die Diffusion von CO_2 in Luft erhält man damit

$$\alpha_{\text{diff}} = \frac{D_{^{13}\text{CO}_2}}{D_{^{12}\text{CO}_2}} = \sqrt{(m_{^{12}\text{CO}_2} / m_{^{13}\text{CO}_2})(m_{^{13}\text{CO}_2} + m_{\text{air}}) / (m_{^{12}\text{CO}_2} + m_{\text{air}})}. \quad (2.6)$$

Mit $m_{\text{air}} = 29$ ist $\alpha_{\text{diff}} = 0.9956$ und die Fraktionierung ϵ_{diff} ist -4.4% .

Thermodynamische Isotopentrennung tritt auf, wenn es zwischen zwei Phasen oder Verbindungen zur Gleichgewichtseinstellung kommt. Sie wird daher auch als Gleichgewichtsisotopentrennung bezeichnet. Es kann gezeigt werden, daß der thermodynamische Fraktionierungsfaktor (α_{eqbm}) dem Quotienten der kinetischen Fraktionierungsfaktoren der Hin- ($\alpha_{\text{kinetic},1}$) und Rückreaktion ($\alpha_{\text{kinetic},-1}$) entspricht (GALIMOV, 1985):

$$\alpha_{\text{eqbm}} = \frac{\alpha_{\text{kinetic},1}}{\alpha_{\text{kinetic},-1}} = \frac{{}^{13}k_1 / {}^{13}k_{-1}}{{}^{12}k_1 / {}^{12}k_{-1}}. \quad (2.7)$$

Der thermodynamische Fraktionierungsfaktor beschreibt die Isotopenverteilung im System im Zustand des Energieminimums. Da der Energiezustand eines Systems von der Temperatur abhängt, ist auch α_{eqbm} temperaturabhängig. In der Regel kann nicht vorhergesagt werden, ob α_{eqbm} Werte größer oder kleiner als 1 annimmt.

Atmosphärische $\delta^{13}\text{C}$ -Budget

Zur Bilanzierung der Änderung des $\delta^{13}\text{C}$ in der Atmosphäre ($d[N_a \delta^{13}\text{C}_a] / dt$) wird gewöhnlich das untenstehende Modell verwendet (z. B. TANS *et al.*, 1993; JOOS & BRUNO, 1998), in dem die einzelnen Terme Einheiten von $\text{Pg C } \% \text{ a}^{-1}$ aufweisen. Die Formulierung in der δ -Notation wird verwendet, da als Meßdaten für die Isotopenzusammensetzung der Atmosphäre die $\delta^{13}\text{C}_a$ Werte und nicht die ^{13}C -Mengen selber zur Verfügung stehen. Das Isotopenverhältnis $R_S = N_{^{13}\text{C}} / N_{^{12}\text{C}}$ wird durch $R_S = N_{^{13}\text{C}} / (N_{^{12}\text{C}} + N_{^{13}\text{C}})$ ersetzt; der dadurch entstehende Fehler ist gering, weil $N_{^{13}\text{C}} / N_{^{12}\text{C}}$ stets um etwa den gleichen Betrag größer ist

als $N_{13C}/(N_{12C} + N_{13C})$ (TANS *et al.*, 1993). Die tiefgestellten Indizes beziehen sich auf die Kohlenstoffpools Atmosphäre (a), Biosphäre (b), Ozean (o), fossile Quellen ($foss$). F_{xy} bezeichnet einen Kohlenstofffluß aus dem Pool x in den Pool y . F_{xy}^{net} ist der Nettofluß zwischen zwei Kohlenstoffpools ($F_{xy} - F_{yx}$).

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt}(N_a \delta^{13}C_a) \approx & + F_{foss} \delta^{13}C_{foss} \\
& - F_{ao}^{net} (\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ao}) \\
& - F_{ab}^{net} (\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) \\
& - F_{oa} [(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ao}) - (\delta^{13}C_o + {}^{13}\epsilon_{oa})] \\
& - F_{ba} [(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - (\delta^{13}C_b + {}^{13}\epsilon_{ba})]
\end{aligned} \tag{2.8}$$

$F_{foss} \delta^{13}C_{foss}$ ist der anthropogene Beitrag aus den fossilen Quellen. Die Zeilen 2 und 3 beziehen sich auf die Aufnahme von ^{13}C in den Ozean bzw. in die Biosphäre, die durch Änderungen in den Kohlenstoffpools der beiden Kompartimente bedingt sind (Netto- ^{13}C -Flüsse). In den letzten beiden Zeilen findet sich der Beitrag des Ozeans bzw. der Biosphäre zum $\delta^{13}C$ -Budget, der aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts entsteht. Die Flüsse führen unabhängig von Änderungen im Kohlenstoffpool zu Änderungen in der Isotopenzusammensetzung der Kompartimente (^{12}C wird durch ^{13}C ersetzt).

Bei den Beiträgen der Biosphäre oder des Ozeans zum atmosphärischen $\delta^{13}C$ -Budget wird also zwischen einem Netto- ^{13}C -Fluß und einem ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts unterschieden. Die Unterscheidung ergibt sich allein durch mathematische Umformung aus dem Beitrag (hier für die Biosphäre)

$$F_{ab}(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - F_{ba}(\delta^{13}C_b + {}^{13}\epsilon_{ba}) .$$

Mit $F_{ab} = F_{ab}^{net} + F_{ba}$ erhält man

$$F_{ab}^{net}(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) + F_{ba}(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - F_{ba}(\delta^{13}C_b + {}^{13}\epsilon_{ba}) ,$$

und schließlich durch Ausklammern von F_{ba} :

$$F_{ab}^{net}(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) + F_{ba}[(\delta^{13}C_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - (\delta^{13}C_b + {}^{13}\epsilon_{ba})] .$$

Um einen Vergleich mit Literaturdaten vornehmen zu können, berechne ich in meiner Arbeit als Beitrag der Biosphäre zum atmosphärischen $\delta^{13}C$ -Budget den Netto- ^{13}C -Fluß und den ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts.

Kapitel 3

Material und Methoden

3.1 Modelle

3.1.1 High-Resolution Biosphere Model

Das *High-Resolution Biosphere Model* (HRBM) ist ein Kohlenstoffkreislaufmodell für die terrestrische Biosphäre. Der Transport von Kohlenstoff in der Biosphäre wird durch ein System von Kohlenstoffpools und -flüssen beschrieben, wobei die Flüsse Funktionen der treibenden Kräfte (wie z. B. Klima, CO₂-Konzentration und anthropogener Einfluß) und der Pools des Modells sind. Die Standardversion (3.00) wurde auf ein Gitter von 0.5° geographischer Länge und Breite regionalisiert. Die zeitliche Auflösung beträgt einen Monat. Es enthält Module für die Modellierung von Vegetationsbränden und anthropogenen Eingriffen in Form von Landnutzungsänderungen und der Freisetzung von CO₂ aus fossilen Energieträgern und der Zementproduktion. Eine ausführliche Modellbeschreibung findet sich bei ESSER *et al.* (1994a).

3.1.1.1 Der Kohlenstoffkreislauf im HRBM

Das HRBM beschreibt in jedem Gitterelement den Austausch von Kohlenstoff zwischen der Atmosphäre und je Gitterelement neun biosphärischen Kohlenstoffpools. Sie bestehen aus dem Phytomasse-, dem Bestandesabfall- und dem organisch gebundenen Kohlenstoffpool im Boden (*SOC*; vgl. Abbildung 3.1), wobei Phytomasse- und Bestandesabfallpool in jeweils vier Kompartimente unterteilt sind. Unterschieden wird zwischen holzigem und krautigem

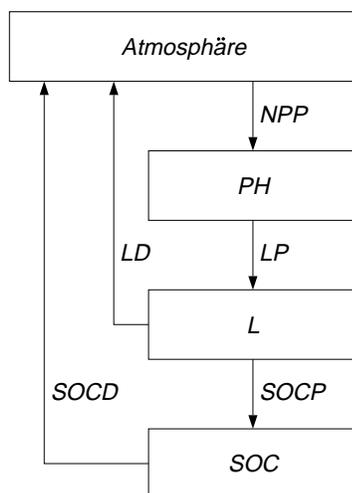


Abbildung 3.1: Systemdiagramm des HRBM. Kohlenstoffpools sind durch Kästen, Kohlenstoffflüsse durch Pfeile gekennzeichnet. Eine Liste der Symbole findet sich in Tabelle 3.1. Die Aufteilung der Phytomasse und des Bestandesabfalls in jeweils vier Kompartimente und die entsprechend vierfach auftretenden Flüsse *NPP*, *LP*, *LD* und *SOC* sind zur besseren Übersicht weggelassen.

Tabelle 3.1: Die Kohlenstoffpools, -flüsse und Flußkoeffizienten des HRBM und ihre Abhängigkeiten bei der Berechnung im Modell.

Symbol	Variable	Abhängigkeit
PH	Phytomasse	Netto-Primärproduktivität, Produktion von Bestandesabfall
L	Bestandesabfall	Produktion und Abbau von Bestandesabfall, Produktion von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden (SOC)*
SOC	Organisch gebundener Kohlenstoff im Boden	Produktion und Abbau von SOC
NPP	Netto-Primärproduktivität	Temperatur, Niederschlag, Bodenfaktor [†] , CO ₂ -Düngeeffekt [‡] , relative landwirtschaftliche Produktivität (falls landwirtschaftlich genutzt)
LP	Produktion von Bestandesabfall	Phytomasse, Produktionskoeffizient für Bestandesabfall
$SOCP$	Produktion von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden	Produktion von Bestandesabfall, Ligningehalt*
LD	Abbau von Bestandesabfall	Bestandesabfall, Abbaukoeffizient
$SOCD$	Abbau von SOC	SOC , Abbaukoeffizient
clp	Produktionskoeffizient für Bestandesabfall	mittleres Bestandesalter der krautigen oder holzigen Vegetation im Biom [§]
$csocp$	Produktionskoeffizient für SOC	Ligningehalt im Phytomassenkompartiment
cld	Abbaukoeffizient für Bestandesabfall	Temperatur, Niederschlag, abzubauen Material (krautig/holzig)
$csocd$	Abbaukoeffizient für SOC	Temperatur, Niederschlag, Bodentyp

*Im HRBM geht bei der Produktion von Bestandesabfall der Ligninanteil eines Phytomassenkompartiments in den SOC über, und der Rest verbleibt im Bestandesabfall. Damit ist die Produktion von SOC proportional zur Produktion von Bestandesabfall und damit auch vom Ligninanteil in der Phytomasse abhängig.

[†]Empirischer Faktor für 37 der 106 Bodentypen aus der FAO-UNESCO Bodenkarte (FAO, 1974 ff.), der die NPP -Vorhersage des MIAMI-Modells (LIETH, 1975) für einen gegebenen Bodentyp an gemessene NPP -Daten anpaßt.

[‡]Der CO₂-Düngeeffekt wird berechnet aus der aktuellen CO₂-Konzentration und dem Bodenfaktor.

[§]Der Biomtyp wird dem Modell von PRENTICE *et al.* (1992) entnommen.

Material, das jeweils in ober- sowie unterirdisches Material getrennt wird. Zwischen der Atmosphäre und den Biosphärenpools werden folgende Flüsse berechnet: Netto-Primärproduktivität (NPP), Abbau von Bestandesabfall und SOC und die Produktion von Bestandesabfall und SOC . Mit Ausnahme des Abbaus von SOC , werden alle Flüsse getrennt für die krautigen, holzigen, sowie ober- und unterirdischen Pools berechnet.

Für die Pooländerungen gilt das unten stehende Differentialgleichungssystem. Eine Beschreibung der Symbole findet sich in Tabelle 3.1:

$$\frac{d}{dt}PH = NPP - LP = NPP - clp \cdot PH, \quad (3.1)$$

$$\frac{d}{dt}L = LP - LD - SOCP = clp \cdot PH - cld \cdot L - csocp \cdot clp \cdot PH, \quad (3.2)$$

$$\frac{d}{dt}SOC = SOCP - SOCD = csocp \cdot clp \cdot PH - csocd \cdot SOC. \quad (3.3)$$

Für die atmosphärische Bilanz in einem Gitterelement (*ATMBL*) gilt dann:

$$\frac{d}{dt}ATMBL = -NPP + LD + SOCD = -NPP + cld \cdot LD + csocd \cdot SOC . \quad (3.4)$$

Die Differentialgleichungen gelten gleichermaßen für die krautigen, holzigen, ober- und unterirdischen Kompartimente. Die *NPP* und die Koeffizienten für die anderen Flüsse werden individuell für jedes Kompartiment bestimmt. Tabelle 3.1 gibt einen Überblick darüber, welche Abhängigkeiten zwischen den Pools und den Flüssen bestehen und welche Variablen und gitterelementbezogenen Daten zur Bestimmung der Koeffizienten genutzt werden.

Die Koeffizienten zur Verteilung der *NPP* auf die vier Phytomassenkompartimente und die mittleren Bestandesalter, die zur Berechnung der Koeffizienten für die Produktion von Bestandesabfall erforderlich sind, werden im HRBM als genetisch fixierte Größen betrachtet. Daher wird als Randbedingung das in jedem Gitterelement auftretende Biom erforderlich. In der Standardversion wird der Biomtyp dem Biommodell von PRENTICE *et al.* (1992) entnommen.

Der Kohlenstoffkreislauf auf landwirtschaftlich genutzten Flächen. In landwirtschaftlich genutzten Gitterelementen werden folgende Änderungen in die oben beschriebene Modellierung des Kohlenstoffkreislaufs eingeführt:

- Die *NPP* wird mit einem landesspezifischen Faktor der relativen landwirtschaftlichen Produktivität (RAP, Quotient aus der *NPP* landwirtschaftlicher Kulturen und der *NPP* der potentiellen natürlichen Vegetation derselben Fläche) multipliziert. Die RAP liegt für die meisten Länder zwischen 0.1 und 1. Die RAP-Werte für die 149 Länder des HRBM wurden für die Jahre 1980 und 1990 aus Daten der FAO (1993) ermittelt (ESSER *et al.*, 1994b). Zwischen diesen beiden Jahren wird der RAP-Wert eines Landes durch lineare Interpolation berechnet. Vor 1980 wird der RAP-Wert von 1980 benutzt.
- Die gesamte *NPP* wird zum Aufbau von krautiger Phytomasse verwendet, wobei 60% in den oberirdischen Anteil gelangen.
- Das mittlere Bestandesalter für die krautige Phytomasse wird auf sechs Monate gesetzt.

3.1.1.2 Landnutzungsänderungen und Rodungen

Im HRBM werden für die Zeiträume 1860 bis 1990 und 1991 bis 2050 unterschiedliche Algorithmen zur Vorhersage von Landnutzungsänderungen verwendet. Da ich in meiner Arbeit das Modell für zukünftige Landnutzungsänderungen nicht einsetze, gebe ich hier nur eine (kurze) Beschreibung des Modells für historische Landnutzungsänderungen wieder. Eine ausführliche Beschreibung beider Versionen findet sich in ESSER *et al.* (1994a).

Über Landnutzungsänderungen wird stets innerhalb eines Landes entschieden, wobei nur komplette Gitterelemente in Nutzung oder aus der Nutzung genommen werden. Das Modell bestimmt in jedem Jahr anhand von Datensätzen die landwirtschaftlichen Flächen, die in den einzelnen Ländern genutzt wurden (Sollflächen): Ein auf das 0.5°-Gitter regionalisierter Datensatz spezifiziert für ein Jahr (Stichjahr), welche Gitterelemente genutzt wurden, ein weiterer Datensatz enthält länderbezogene Daten, die für den Vorhersagezeitraum die Änderungen der landwirtschaftlichen Fläche relativ zum Stichjahr wiedergeben. Die Sollflächen der Länder werden in jedem Jahr mit den aktuellen landwirtschaftlichen Flächen im Modell verglichen, und ggf. werden neue Gitterelemente in Nutzung oder bereits genutzte aus der Nutzung genommen.

Welche Gitterelemente umgewandelt werden, darüber entscheiden die Nutzungswahrscheinlichkeit und der regionalisierte Datensatz. Die Nutzungswahrscheinlichkeit eines Gitterelements ist umso höher, je höher Produktivität und Bodenqualität sind und je mehr Gitterelemente bereits in der Umgebung genutzt werden. Das Gitterelement mit der höchsten Nutzungswahrscheinlichkeit, das auch im Stichjahr genutzt ist, wird zuerst gerodet, falls es zu einem Anstieg der Fläche in dem entsprechenden Land kommt, während bei einem Rückgang der landwirtschaftlichen Fläche das Gitterelement mit der geringsten Nutzungswahrscheinlichkeit zuerst in Brache zurückverwandelt wird. Durch diese Vorgehensweise erstreckt sich die landwirtschaftliche Fläche im Stichjahr auf die Gitterelemente, die durch den regionalisierten Datensatz vorgegeben werden.

3.1.2 HILDA-Ozeanmodell

Der Modellozean im HILDA-Modell gliedert sich in vier Bereiche. Zwei vollständig durchmischte Boxen von 75 m Tiefe bilden die oberste, winddurchmischte Schicht des Ozeans (*mixed layer*). Von den beiden Boxen enthält eine (per definitionem) die Wassermassen, die im Jahresmittel wärmer als 5 °C sind, während die andere jene enthält, die kälter als 5 °C sind. Unter den beiden Oberflächenboxen befinden sich zwei weitere gut durchmischte Boxen, von denen eine das Tiefenwasser der hohen Breiten aufnimmt. Zusammen mit der kalten Oberflächenbox repräsentiert sie die Wassermassen des südlichen Ozeans (südlich von etwa 52° S) und Teile des Nordatlantiks. Die zweite Tiefenwasserbox enthält das Tiefenwasser der mittleren und tropischen Breiten. Der Transport im Modellozean wird mit Hilfe von vier Flüssen beschrieben: turbulente Diffusion, Advektion (aufquellendes Wasser in der Tiefenwasserbox der niederen Breiten), einem Austauschfluß zwischen der kalten Oberflächenbox und der Tiefenwasserbox der hohen Breiten, sowie einem Austauschfluß zwischen den Tiefenwasserboxen.

Der Oberflächenozean steht mit der Atmosphäre über Austauschflüsse der kalten und warmen Oberflächenbox in Verbindung. Bei der Aufnahme von Kohlenstoff in den Ozean und bei der Abgabe von Kohlenstoff in die Atmosphäre treten Isotopentrennungen auf. Der Fraktionierungsfaktor für die Aufnahme von Kohlenstoff in die warme Oberflächenbox beträgt 0.99822 und der für die Aufnahme in die kalte Oberflächenbox 0.99813. Bei der Abgabe von Kohlenstoff aus der warmen Oberflächenbox in die Atmosphäre wird ein Fraktionierungsfaktor von 0.99002 und bei der Abgabe aus der kalten Oberflächenbox ein Fraktionierungsfaktor von 0.98763 im Modell verwendet.

Eine Beschreibung des Modells findet sich bei SIEGENTHALER & JOOS (1992).

JOOS *et al.* (1996) haben gezeigt, daß der CO₂-Austausch zwischen der Atmosphäre und dem HILDA-Ozeanmodell durch eine Gleichung für den Austausch zwischen der Atmosphäre und der durchmischten obersten Schicht des Ozeans und einer *Mixed-Layer Pulse-Response-Funktion* (SIEGENTHALER, 1993) für den Austausch der Ozeanoberfläche mit der Tiefsee wiedergegeben werden kann. Anstelle des kompletten HILDA-Ozeanmodells wird daher die Austauschgleichung zusammen mit der *Pulse-Response-Funktion* in den Modellexperimenten eingesetzt. Rechenzeit- und Arbeitsspeicherbedarf können so reduziert werden.

3.1.3 Transportmodell für die Atmosphäre

Das dreidimensionale Transportmodell für die Atmosphäre TM2 ist eine Weiterentwicklung des TM1 (HEIMANN & KEELING, 1989), das auf dem Transportmodell des Goddard Institute for Space Studies (RUSSELL & LERNER, 1981) aufbaut. Das TM2 wurde mit einer räumlichen Auflösung von etwa 8° in geographischer Breite und 10° in geographischer Länge sowie neun Schichten in vertikaler Ausrichtung eingesetzt. Der Spurengastransport beruht auf zeitabhängigen dreidimensionalen Windfeldern und auf einer Parameterisierung für den

vertikalen Transport, die die Vorgänge in Cumuluswolken und bei turbulenter Diffusion wiedergibt. Die meteorologischen Windfelder mit einer zeitlichen Auflösung von zwölf Stunden stammen vom European Centre for Medium-Range Weather Forecasts und sind gültig für das Jahr 1987.

3.2 Datensätze

Temperatur, Niederschlag und Wolkenfreiheit. Der Datensatz enthält die mittleren Temperaturen im Monat, die monatliche Niederschlagssumme und den mittleren monatlichen Anteil der wolkenfreien Stunden zwischen Sonnenauf- und Untergang für ein Standardjahr. Die räumliche Auflösung beträgt 0.5° geographischer Länge und Breite (CRAMER & LEEMANS, W. Cramer, pers. Mitteilung, 1994). Die Werte wurden gewonnen durch Mittelung von Stations-Zeitreihen über unterschiedlich lange Zeiträume. Für die Mehrzahl der Stationen beträgt der mittlere Bezugszeitraum 1931 bis 1960. Der Datensatz von CRAMER & LEEMANS unterscheidet sich von dem ursprünglichen Datensatz von LEEMANS & CRAMER (1991) durch die Verwendung eines verbesserten Interpolationsverfahrens bei der Übertragung der Stationsdaten auf das 0.5° -Gitter.

Bodentyp und -faktor. Der Bodentyp wurde einem Datensatz mit einer räumlichen Auflösung von 0.5° geographischer Länge und Breite entnommen, der durch Digitalisierung der FAO-UNESCO Weltbodenkarten (FAO, 1974 ff.) entstanden ist. Für die wichtigsten 37 der 106 FAO-UNESCO Bodentypen liegen Bodenfaktoren vor (ESSER, 1991).

Landwirtschaft. Zur Erstellung eines Datensatzes der landwirtschaftlich genutzten Gitterelemente wurden aus dem Datensatz zur aktuellen Vegetation von OLSON *et al.* (1983; räumliche Auflösung: 0.5° in geographischer Länge und Breite) die Gitterelemente ausgewählt, die den folgenden Kategorien angehören: *mild/hot farmland & settlements, paddy rice and associated land mosaics, warm/hot cropland, irrigated extensively, cool cropland with irrigation of variable extent* und *cold cropland and pasture, irrigated locally*. In Ländern, in denen die landwirtschaftliche Fläche (Summe der Flächen der landwirtschaftlich genutzten Gitterelemente) geringer ist, als dies die Statistiken der FAO für das Jahr 1980 zeigen (Kategorie *arable land*; FAO, 1993), wurde angenommen, daß die Angaben der FAO korrekt sind. Die landwirtschaftliche Fläche wurde entsprechend um Gitterelemente erweitert, wobei jene Gitterelemente mit der höchsten Nutzungswahrscheinlichkeit ausgewählt wurden (s. Abschnitt 3.1.1.2). Die landwirtschaftlich genutzte Fläche beträgt im Datensatz 16.9 Mio km². Ich nehme an, daß der Datensatz für das Jahr 1980 gültig ist.

Eine alternativer Datensatz der landwirtschaftlich genutzten Gitterelemente wurde aus dem Datensatz zur aktuellen Vegetation von OLSON (1992) erstellt, der eine überarbeitete Version des Datensatzes von OLSON *et al.* (1983) ist. Es werden 58 natürliche und anthropogen beeinflusste Vegetationstypen unterschieden. Aus diesem Datensatz mit einer räumlichen Auflösung von $10'$ geographischer Länge und Breite wurde ein Datensatz mit einer Auflösung von $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ erzeugt (ESSER *et al.*, 1998):

1. Für jeden Vegetationstyp wurde unter Berücksichtigung der Angaben des World Atlas of Agriculture (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969 ff.) der Flächenanteil abgeschätzt, der landwirtschaftlich genutzt ist (% arable, Tabelle 3.2).
2. Für jedes 0.5° -Gitterelement der Landmaske (vorgegeben durch die Klimadatenätze von LEEMANS & CRAMER, 1991) wurde dann anhand der Vegetationstypen der darin enthaltenen $10'$ Gitterelemente der genutzte Flächenanteil bestimmt.

Tabelle 3.2: Die Vegetationstypen nach OLSON (1992), für die eine vollständige (100% arable; OLSON, 1992) oder teilweise (ESSER *et al.*, 1998) landwirtschaftliche Nutzung angenommen wird.

Category	Type	arable [%]
30	Cool farmland & settlements, more or less snowy.	100
31	Mild/hot farmland & settlements.	100
36	Paddy rice and associated land mosaics.	100
37	Warm/hot cropland, irrigated extensively.	100
38	Cool cropland with irrigation of variable extent.	100
39	Cold cropland and pasture, irrigated locally.	100
55	Snowy field/woods complex.	50
56	Forest/field complex with regrowth after disturbances, mixed with crops and/or other non-wooded lands.	50
58	Field/woods with grass and/or cropland.	50
57	Snowy forest/field, commonly openings are pasture and/or mires.	30
46	Mediterranean-type evergreen (mostly) broadleaved scrub and forest relics.	20
40	Cool grass/shrub, snowy in most years.	10
41	Mild/warm/hot grass/shrub.	10
45	Marsh or other swampy wetlands include various transitions to, or mixtures with trees.	10
73	Islands and shore waters in oceans and/or lakes (Elba Island).	10
21	Main Boreal conifer forest, closed or open.	5
27	Non-snowy conifer forest.	5
32	Rain-green (drought-deciduous) or very seasonal dry evergreen forests to open woodlands, very frequently burned.	5
43	Savanna/grass, seasonal woods: trees or shrubs above grass groundcover may be interspersed on many scales in savanna belts of varying drought duration and high fire frequency.	5
54	Temperate evergreen rainforest (e. g., in Chile).	5
59	Succulent and thorn woods or scrub is widespread.	5
64	Heath and moorland, wild or artificially managed, as by burning and/or grazing. Can include wetlands interspersed with drier heath, with dwarfed or taller, commonly dense scrub on peat or sand.	5

3. Aufgrund des genutzten Flächenanteils (NA , % des 0.5° -Gitterelements) wurde die Wahrscheinlichkeit $w = NA/100$ berechnet und mittels Zufallszahlengenerator bestimmt, ob das Gitterelement als genutzt betrachtet werden soll.

Es wurden 9527 0.5° -Gitterelemente als genutzt ausgewählt. Die genutzte Fläche beträgt zusammen mit den bereits im Datensatz von OLSON als vollständig genutzt angegebenen Gitterelementen 23.3 Mio km². Von dem Datensatz wird wieder angenommen, daß er für das Jahr 1980 gültig ist.

Zur Bestimmung der Flächen mit Anbau von C₄-Pflanzen (Abschnitt 3.4.2) verwende ich den Datensatz von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) zum Vorkommen von Mais- und Zuckerrohranbau. Der Datensatz hat eine räumliche Auflösung von 1° geographischer Länge und Breite.

Zeitreihen zu Änderungen in der landwirtschaftlichen Fläche für 149 Länder basieren auf Daten von RICHARDS *et al.* (1983) und den Statistiken der FAO (AGROSTAT-Datenbank Kategorie *arable land*; FAO, 1993). Für ein gegebenes Land wurden daraus die Änderungen in der landwirtschaftlichen Fläche für die Jahre 1860 bis 1990 relativ zur Fläche von 1980 berechnet (ESSER *et al.*, 1994b).

Zeitreihen zu Anbauflächen von Zuckerrohr, Körnermais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen für die Zeit von 1860 bis 1990 wurden ebenfalls aus den Statistiken der FAO (1993) berechnet. Die Methode ist in Abschnitt 3.4.2.1 beschrieben. Zur Modellierung der Flächenentwicklung von Silomais wurden Daten von ZSCHEISCHLER *et al.* (1990) für folgende Länder verwendet: Dänemark, Deutschland (ehem. DDR und BRD), Frankreich, Italien, Niederlande, England, Österreich, Schweiz, Polen, Ungarn, UdSSR und USA. Die Angaben beschränken sich auf wenige Jahre zwischen 1950 und 1988. Lagen für eines der Länder in einem Jahr keine Angaben vor, wurden sie durch lineare Interpolation aus den Werten für die benachbarten Jahre geschätzt oder die gleiche Flächenentwicklung wie beim Körnermais angenommen (vgl. Abschnitt 3.4.2.1).

Atmosphärische CO₂-Konzentration und Isotopensignatur. Als Zeitreihe für die atmosphärische CO₂-Konzentration verwende ich einen Datensatz von ENTING *et al.* (1994). Der Datensatz enthält jährliche Werte für die globale CO₂-Konzentration für den Zeitraum 1765 bis 1990. Die Werte wurden von den Autoren mit Hilfe einer Spline-Approximation aus CO₂-Meßdaten von Bohrkernen des polnahen Eises (Siple und Dye 3) und aus den jährlichen Mittelwerten der CO₂-Daten der Meßstation Mauna Loa und Südpol berechnet.

Als Zeitreihe für die Isotopensignatur der Atmosphäre ($\delta^{13}C_a$) verwende ich einen Datensatz, der auf Meßdaten von FRIEDLI *et al.* (1986) und KEELING *et al.* (1989) zurückgeht. Der Datensatz enthält jährliche Werte für $\delta^{13}C_a$ für den Zeitraum 1765 bis 1987, die von den Autoren mit Hilfe einer Spline-Approximation aus den Meßdaten berechnet wurden. Die Meßdaten stammen ebenfalls von den oben genannten Bohrkernen und Meßstationen.

Für den meridionalen $\delta^{13}C_a$ -Gradienten verwende ich den Datensatz von TROLIER *et al.* (1996). Er enthält jährliche Mittelwerte der Isotopensignatur des CO₂ an Meßstationen für die Jahre 1990 bis 1993. Ich verwende die Angaben aus dem Jahr 1993, für das Daten von 36 Meßstationen vorliegen.

Emissionen und Isotopensignaturen von CO₂ aus fossilen Quellen und aus der Zementproduktion. Zeitserien zu jährlichen CO₂-Emissionen aus fossilen Quellen sowie der Zementproduktion und zu der Isotopensignatur des freigesetzten CO₂ stammen von MARLAND *et al.* (1989, 1995) und liegen für die Periode 1845 bis 1991 vor. Jährliche Emissionen mit einer räumlichen Auflösung von 1° geographischer Länge und Breite wurden dem Datensatz von ANDRES *et al.* (1996) für das Jahr 1990 entnommen.

Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Ozean. Für den regionalen Austausch der Kohlenstoffisotope zwischen Atmosphäre und Ozean im Jahr 1987 verwende ich Modellergebnisse des *Hamburg Model of the Oceanic Carbon Cycle* (HAMOCC3; MAIER-REIMER, 1993). Die monatlichen Flüsse liegen in einer räumlichen Auflösung von etwa 3.5° geographischer Länge und Breite vor.

3.3 Kreislauf der stabilen Kohlenstoffisotope in der Biosphäre: Modellbildung und Erweiterung des HRBM

Die Kreisläufe der stabilen Kohlenstoffisotope ¹²C und ¹³C können jeweils als eigenständig angesehen werden. Da im Mittel nur etwa 1.1% des Kohlenstoffs aus ¹³C besteht, unterscheiden

sie sich wesentlich in den transportierten Mengen. Verknüpft sind die beiden Kreisläufe über nahezu identische Flußkoeffizienten, die bestimmen, welche Anteile der Kohlenstoffpools pro Zeiteinheit transportiert werden. Völlig identisch sind die Koeffizienten des gleichen Flusses im ^{12}C und ^{13}C Kreislauf jedoch nur, wenn dabei keine Isotopentrennung auftritt.

3.3.1 Modellierung des ^{12}C - und ^{13}C -Kreislaufs

Die bisherigen Kenntnisse über die Mengen, die im Kohlenstoffkreislauf transportierte werden, sind um mindestens eine Größenordnung ungenauer als der Gewichtsunterschied zwischen Gesamtkohlenstoff ($^{12}\text{C}+^{13}\text{C}+^{14}\text{C}$) und ^{12}C beträgt. Daher können die Flüsse bzw. Flußkoeffizienten, wie sie in gewöhnlichen Modellen des C-Kreislaufs benutzt werden, für den ^{12}C Kreislauf übernommen werden.

Ein zweites System aus Kohlenstoffpools und Flüssen ist für die Modellierung des ^{13}C -Kreislaufs in der Biosphäre erforderlich. Für die Bilanzierung der ^{13}C -Pools verwende ich das folgende Differentialgleichungssystem, das analog zu demjenigen des ^{12}C -Kreislaufs ist. Die Indizes kennzeichnen das krautige oberirdische (ha) und unterirdische Kompartiment (hb), sowie das holzige oberirdische (wa) und unterirdische Kompartiment (wb).

$$\frac{d}{dt} {}^{13}PH_{ha} = {}^{13}NPP_{ha} - {}^{13}clp_{ha} \cdot {}^{13}PH_{ha} \quad (3.5)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}PH_{hb} = {}^{13}NPP_{hb} - {}^{13}clp_{hb} \cdot {}^{13}PH_{hb} \quad (3.6)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}PH_{wa} = {}^{13}NPP_{wa} - {}^{13}clp_{wa} \cdot {}^{13}PH_{wa} \quad (3.7)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}PH_{wb} = {}^{13}NPP_{wb} - {}^{13}clp_{wb} \cdot {}^{13}PH_{wb} \quad (3.8)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}L_{ha} = {}^{13}clp_{ha} \cdot {}^{13}PH_{ha} - {}^{13}cld_{ha} \cdot {}^{13}L_{ha} - {}^{13}csocp_h \cdot {}^{13}clp_{ha} \cdot {}^{13}PH_{ha} \quad (3.9)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}L_{hb} = {}^{13}clp_{hb} \cdot {}^{13}PH_{hb} - {}^{13}cld_{hb} \cdot {}^{13}L_{hb} - {}^{13}csocp_h \cdot {}^{13}clp_{hb} \cdot {}^{13}PH_{hb} \quad (3.10)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}L_{wa} = {}^{13}clp_{wa} \cdot {}^{13}PH_{wa} - {}^{13}cld_{wa} \cdot {}^{13}L_{wa} - {}^{13}csocp_w \cdot {}^{13}clp_{wa} \cdot {}^{13}PH_{wa} \quad (3.11)$$

$$\frac{d}{dt} {}^{13}L_{wb} = {}^{13}clp_{wb} \cdot {}^{13}PH_{wb} - {}^{13}cld_{wb} \cdot {}^{13}L_{wb} - {}^{13}csocp_w \cdot {}^{13}clp_{wb} \cdot {}^{13}PH_{wb} \quad (3.12)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} {}^{13}SOC &= {}^{13}csocp_h \cdot {}^{13}clp_{ha} \cdot {}^{13}PH_{ha} + {}^{13}csocp_h \cdot {}^{13}clp_{hb} \cdot {}^{13}PH_{hb} \\ &+ {}^{13}csocp_w \cdot {}^{13}clp_{wa} \cdot {}^{13}PH_{wa} + {}^{13}csocp_w \cdot {}^{13}clp_{wb} \cdot {}^{13}PH_{wb} \\ &- {}^{13}csocd \cdot {}^{13}SOC . \end{aligned} \quad (3.13)$$

Für die atmosphärische ^{13}C -Bilanz ergibt sich:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} {}^{13}ATMBL &= - {}^{13}NPP_{ha} - {}^{13}NPP_{hb} - {}^{13}NPP_{wa} - {}^{13}NPP_{wb} \\ &+ {}^{13}cld_{ha} \cdot {}^{13}L_{ha} + {}^{13}cld_{hb} \cdot {}^{13}L_{hb} + {}^{13}cld_{wa} \cdot {}^{13}L_{wa} + {}^{13}cld_{wb} \cdot {}^{13}L_{wb} \\ &+ {}^{13}csocd \cdot {}^{13}SOC . \end{aligned} \quad (3.14)$$

Die ^{13}C -Flüsse müssen daraufhin untersucht werden, ob es bei den ihnen zugrunde liegenden Prozessen zu einer Isotopentrennung kommt. Ist dies der Fall, müssen die entsprechenden Flüsse bzw. die Flußkoeffizienten modifiziert werden. Die dazu erforderlichen Fraktionierungsfaktoren für die Isotopentrennung im Modell bestimme ich durch Auswertung der Literatur. Die für die verschiedenen Flüsse genutzte Methodik folgt in den Abschnitten 3.3.2 bis 3.3.5.

3.3.2 Netto-Primärproduktivität

Bei der Aufnahme von CO₂ in die Phytomasse findet eine Abreicherung von ¹³C gegenüber der Atmosphäre statt (z. B. SMITH & EPSTEIN, 1971). Für die Produktion von Bestandesabfall ist keine Isotopentrennung in der Literatur beschrieben (s. u.). Somit bestimmen ¹³NPP und ¹²NPP im Modell allein über die Isotopenzusammensetzung im Phytomassenzuwachs (*PHin*):

$$\frac{{}^{13}\text{NPP}}{{}^{12}\text{NPP}} = \frac{{}^{13}\text{PHin}}{{}^{12}\text{PHin}} = R_{\text{PHin}} . \quad (3.15)$$

Das HRBM enthält Routinen zur Berechnung der ¹²NPP. Zur Berechnung der ¹³NPP muß die Stärke der Isotopentrennung gegenüber dem atmosphärischen Verhältnis bekannt sein.

Auf die NPP – wie auch auf alle anderen Flüsse des Modells – kann für die Modellbildung die Theorie der kinetischen Isotopentrennung angewendet werden, da Kohlenstoff irreversibel aus einem Pool in einen anderen gelangt (vgl. 2.5). Zusätzlich mache ich für die Bestimmung der Stärke der Isotopentrennung bei der C-Aufnahme in die Phytomasse die Annahme, daß sich die Isotopenzusammensetzung des Edukts, also die des atmosphärischen CO₂ durch die NPP nicht verändert. Dann gilt für den Fraktionierungsfaktor bei der C-Aufnahme aus der Atmosphäre (*a*) in die Phytomasse:

$$\alpha_{a \text{ PHin}} = \frac{R_{\text{PHin}}}{R_a} . \quad (3.16)$$

Unter Verwendung der Gleichung 2.2 erhält man

$$\alpha_{a \text{ PHin}} = \frac{1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{PHin}}}{1000 + \delta^{13}\text{C}_a} \quad (3.17)$$

und mit Gleichung 2.4:

$$\epsilon_{a \text{ PHin}} = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{PHin}} - \delta^{13}\text{C}_a}{1000 + \delta^{13}\text{C}_a} \cdot 1000\text{‰} . \quad (3.18)$$

Der Fraktionierungsfaktor $\alpha_{a \text{ PHin}}$ bzw. die Fraktionierung $\epsilon_{a \text{ PHin}}$ kann also aus gemessenen Daten der Isotopenzusammensetzung von Pflanzenmaterial und des atmosphärischen CO₂ berechnet werden.

Im HRBM wird die NPP auf die vier Phytomassenkompartimente verteilt. Da die chemischen Bestandteile einer Pflanze unterschiedliche Isotopensignaturen haben können (z. B. DEINES, 1980) und in unterschiedlichen Verhältnissen zueinander in den Pflanzenorganen vorkommen, zeigen z. B. Blätter, Wurzeln und Holz in der Regel ebenfalls unterschiedliche Isotopensignaturen (z. B. CRAIG 1953; LEAVITT & LONG, 1982). Unterschiede in den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten der Pflanzenorgane können auch durch unterschiedliche Stoffwechselwege bedingt sein (HEW *et al.*, 1996; GUY *et al.*, 1989).

Um im Zuwachs für die vier Phytomassenkompartimente unterschiedliche Isotopensignaturen einstellen zu können, müßten für das Modell die vier Fraktionierungsfaktoren $\alpha_{a \text{ PHin,ha}}$, $\alpha_{a \text{ PHin,hb}}$, $\alpha_{a \text{ PHin,wa}}$ und $\alpha_{a \text{ PHin,wb}}$ ermittelt werden. Es gibt jedoch nur wenige Studien, in denen gleichzeitig die Isotopenzusammensetzung von Holz- oder Wurzelmaterialien zusammen mit der des atmosphärischen CO₂ bestimmt wurde. Aus diesem Grund treffe ich für die Modellbildung die Annahme, daß es zu einer Fraktionierung gegenüber dem atmosphärischen CO₂ nur bei der Bildung der krautigen oberirdischen Phytomasse kommt und bestimme $\alpha_{a \text{ PHin,ha}}$ nach Gleichung 3.17 aus Blatt- $\delta^{13}\text{C}$ -Werten und $\delta^{13}\text{C}_a$ zur Zeit des Wachstums. Für den Zuwachs der übrigen drei Phytomassenkompartimente nehme ich eine weitere Isotopentrennung gegenüber dem Zuwachs der krautigen oberirdischen Phytomasse an und bestimme $\alpha_{\text{PHin,ha PHin,hb}}$ entsprechend Gleichung 3.16 und 3.17:

$$\alpha_{\text{PHin,ha PHin,hb}} = \frac{R_{\text{PHin,hb}}}{R_{\text{PHin,ha}}} . \quad (3.19)$$

Durch folgende Näherung, die zulässig ist, sofern $\delta^{13}\text{C} \ll 1000$ (vgl. MOOK, 1986), kann $\alpha_{PHin,ha PHin,hb}$ aus der Differenz der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von Blatt und (Fein-)Wurzelmaterial berechnet werden:

$$\alpha_{PHin,ha PHin,hb} = \frac{1000 + \delta^{13}\text{C}_{PHin,hb}}{1000 + \delta^{13}\text{C}_{PHin,ha}} \approx 1 + \frac{\delta^{13}\text{C}_{PHin,hb} - \delta^{13}\text{C}_{PHin,ha}}{1000} . \quad (3.20)$$

Entsprechend werden die Differenzen der $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen zwischen Blatt- und holzigem Wurzelmaterial für die Berechnung von $\alpha_{PHin,ha PHin,wb}$ und zwischen Blatt- und oberirdischem Holzmaterial für $\alpha_{PHin,ha PHin,wa}$ verwendet.

Sind die vier Fraktionierungsfaktoren bestimmt, ergibt sich für die Berechnung der ^{13}NPP :

$$^{13}\text{NPP}_{ha} = ^{12}\text{NPP}_{ha} \cdot \alpha_{a PHin,ha} \cdot R_a , \quad (3.21)$$

$$^{13}\text{NPP}_{hb} = ^{12}\text{NPP}_{hb} \cdot \alpha_{PHin,ha PHin,hb} \cdot R_{PHin,ha} , \quad (3.22)$$

$$^{13}\text{NPP}_{wa} = ^{12}\text{NPP}_{wa} \cdot \alpha_{PHin,ha PHin,wa} \cdot R_{PHin,ha} , \quad (3.23)$$

$$^{13}\text{NPP}_{wb} = ^{12}\text{NPP}_{wb} \cdot \alpha_{PHin,ha PHin,wb} \cdot R_{PHin,ha} . \quad (3.24)$$

Aus Messungen der Isotopenzusammensetzung ist bekannt, daß C_3 -Pflanzen etwa 15‰ stärker negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte aufweisen als C_4 -Pflanzen (z.B. O'LEARY, 1981). Ob weitere Pflanzentypen bezüglich der Stärke der Isotopentrennung unterschieden werden müssen, wird im Rahmen einer Literaturstudie geklärt.

Die Arbeiten zahlreicher Autoren (z.B. FARQUHAR *et al.*, 1982, 1989) haben gezeigt, daß die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte besonders des C_3 -Pflanzenmaterials mit dem Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration zur Zeit des Wachstums korrelieren. Änderungen in der Isotopentrennung bei unterschiedlichen atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen und Klimabedingungen sind belegt (POLLEY *et al.*, 1995; VAN DE WATER *et al.*, 1994; KRISHNAMURTHY & EPSTEIN, 1990; SAURER *et al.*, 1997; SAURER & SIEGENTHALER, 1995). Da ich mit dem von mir entwickelten Modell Prozeßstudien vornehmen werde, denen Modellläufe seit der industriellen Revolution zugrunde liegen, müssen mögliche Auswirkungen des CO_2 -Anstiegs auf die Isotopentrennung beachtet werden.

In der Standardversion des HRBM wird die interzelluläre CO_2 -Konzentration (c_i) nicht berechnet. Um dennoch Auswirkungen von Änderungen der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen untersuchen zu können, nehme ich in einem Modellexperiment (M3, Abschnitt 3.5.2) eine Änderung der Isotopentrennung ($\alpha_{a PHin,ha}$) in Abhängigkeit von der atmosphärischen CO_2 -Konzentration (c_a) vor. Den Zusammenhang zwischen der Änderung der Isotopentrennung und c_a erstelle ich mit Hilfe von Modellen und Angaben aus der Literatur. Zunächst ermittle ich mit Modellen für die Photosynthese in C_3 - und C_4 -Pflanzen (nach SCHLESER, 1991 und PEISKER & HENDERSON, 1992) den Zusammenhang zwischen dem Verhältnis von c_i zu c_a und der Isotopentrennung bei der C-Bindung. Anschließend berechne ich die Differenz zwischen den Isotopentrennungen bei der C-Bindung, die sich für die vorindustrielle und heutige CO_2 -Konzentration der Atmosphäre ergeben würden. Ich treffe dazu die Annahme, daß sich die Differenz von c_a und c_i seit Beginn des CO_2 -Anstiegs nicht verändert hat (vgl. MARSHALL & MONSERUD, 1996; PEÑUELAS & ESTIARTE, 1997). Im nächsten Abschnitt werden die beiden Modelle und die Methodik zur Ermittlung des Zusammenhangs zwischen der Isotopentrennung und c_i/c_a beschrieben.

Modelle für die Isotopentrennung in C_3 - und C_4 -Pflanzen

Die Aufnahme von CO_2 in C_3 -Pflanzen wird durch einen Diffusionsprozeß von außen in die Interzellularen (F_{ai}) und von den Interzellularen nach außen (F_{ia}) und durch einen Carboxy-

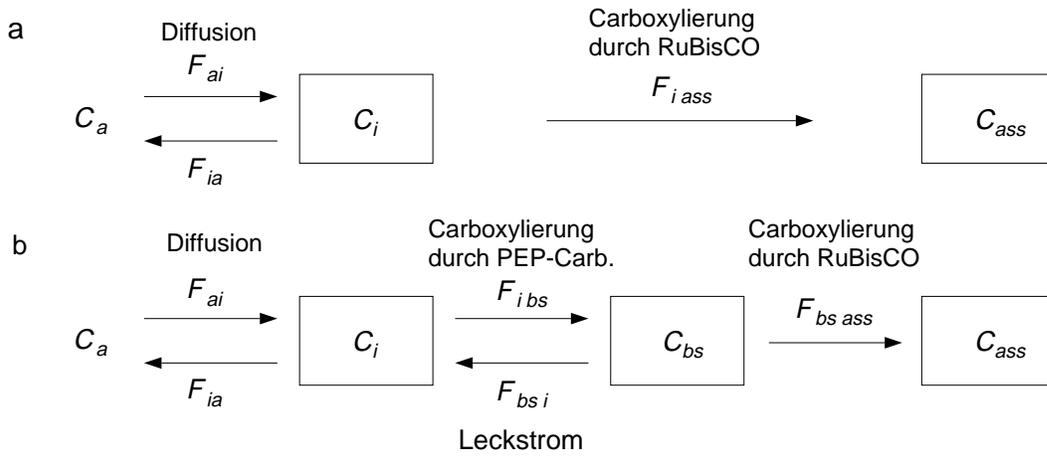


Abbildung 3.2: Systemdiagramme der Modelle für die Isotopenfraktionierung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in (a) C₃- und (b) C₄-Pflanzen (nach SCHLESER 1991 und PEISKER & HENDERSON 1992, vereinfacht). C , Kohlenstoffpool; F , Kohlenstofffluß. F_{xy} bezeichnet einen Fluß aus dem Pool x in den Pool y . Die tiefgestellten Indizes kennzeichnen den atmosphärischen (a), interzellulären (i), Bündelscheidenzellen- (bs) und Assimilat-Kohlenstoffpool (ass). PEP-Carb., Phosphoenolpyruvatcarboxylase; RuBisCO, Ribulosebisphosphatcarboxylase.

lierungsprozeß ($F_{i\,ass}$) beschrieben, die durch Flüsse zwischen den Kohlenstoffpools (C_a , atmosphärischer Kohlenstoffpool; C_i , interzellulärer Kohlenstoffpool; C_{ass} , Assimilat-Kohlenstoffpool) wiedergegeben werden. Die Flüsse sind proportional zum Ausgangspool; C_a sei konstant. Das Systemdiagramm des Modells für C₃-Pflanzen zeigt Abbildung 3.2a. Es gilt folgendes Differentialgleichungssystem:

$$\frac{d}{dt}C_a = 0, \quad (3.25)$$

$$\frac{d}{dt}C_i = F_{ai} - F_{ia} - F_{i\,ass} = k_{ai} \cdot C_a - k_{ia} \cdot C_i - k_{i\,ass} \cdot C_i, \quad (3.26)$$

$$\frac{d}{dt}C_{ass} = F_{i\,ass} = k_{i\,ass} \cdot C_i. \quad (3.27)$$

In Abbildung 3.2b findet sich das Modell für die C-Aufnahme in C₄-Pflanzen. Es enthält einen weiteren Pool (C_{bs}), der das CO₂ in den Bündelscheidenzellen nach der Decarboxylierung aufnimmt, sowie zwei weitere Flüsse ($F_{i\,bs}$ und $F_{bs\,i}$), die beide jeweils mehrere Prozesse vereinigen (vgl. Tabelle 3.3). Das Differentialgleichungssystem lautet:

$$\frac{d}{dt}C_a = 0, \quad (3.28)$$

$$\frac{d}{dt}C_i = F_{ai} - F_{ia} - F_{i\,bs} + F_{bs\,i} = k_{ai} \cdot C_a - k_{ia} \cdot C_i - k_{i\,bs} \cdot C_i + k_{bs\,i} \cdot C_{bs}, \quad (3.29)$$

$$\frac{d}{dt}C_{bs} = F_{i\,bs} - F_{bs\,i} - F_{bs\,ass} = k_{i\,bs} \cdot C_i - k_{bs\,i} \cdot C_{bs} - k_{bs\,ass} \cdot C_{bs}, \quad (3.30)$$

$$\frac{d}{dt}C_{ass} = F_{bs\,ass} = k_{bs\,ass} \cdot C_{bs}. \quad (3.31)$$

Die Differentialgleichungssysteme der beiden Modelle können gleichermaßen auf ¹²C und ¹³C angewendet werden. Nach der Definition für die kinetische Isotopentrennung (2.5) ergibt sich der Koeffizient eines ¹³C-Flusses aus dem Koeffizienten des ¹²C-Flusses durch Multiplika-

Tabelle 3.3: Startwerte für die Modelle zur Isotopentrennung bei der Fixierung von Kohlenstoff in C₃- und C₄-Pflanzen. Die Werte liefern ein c_i/c_a von 0.50 im C₃-Pflanzenmodell und von 0.57 im C₄-Pflanzenmodell.

Variable	Bedeutung	Wert	Einheit
¹² C-Teilmodell			
$^{12}C_a$	atmosphärischer ¹² C-Pool	1	mol
$^{12}k_{ai} = ^{12}k_{ia}$	Diffusionskoeffizienten	1	t ⁻¹
$^{12}k_{i\ bs}$	Carboxylierungskoeffizient der PEP-Carb.	1	t ⁻¹
$^{12}k_{bs\ i}$	Koeffizient des Leckstroms	0.30*	t ⁻¹
$^{12}k_{i\ ass}$	Carboxylierungskoeffizient der RuBisCO	1	t ⁻¹
¹³ C-Teilmodell			
$^{13}C_a$	atmosphärischer ¹³ C-Pool	0.0111473 [†]	mol
$^{13}k_{ai} = ^{13}k_{ia}$	Diffusionskoeffizienten	0.9956 [‡]	t ⁻¹
$^{13}k_{i\ bs}$	Carboxylierungskoeffizient der PEP-Carb.	1.0057 [§]	t ⁻¹
$^{13}k_{bs\ i}$	Koeffizient des Leckstroms	0.30 [¶]	t ⁻¹
$^{13}k_{i\ ass}$	Carboxylierungskoeffizient der RuBisCO	0.973	t ⁻¹

PEP-Carb., Phosphoenolpyruvatcarboxylase; RuBisCO, Ribulosebiphosphatcarboxylase.

*Den Koeffizienten habe ich empirisch für dieses Modell ermittelt, er führt zu einer Leckrate (ϕ , Quotient aus Leckstrom und PEP-Carboxylierung) von 0.23. Eine Leckrate von 0.31 wird mit $^{12}k_{bs\ i} = 0.45$ und von 0.39 mit $^{12}k_{bs\ i} = 0.65$ erreicht.

[†] $\delta^{13}C_a = -8\%$.

[‡]Fraktionierung bei der Diffusion von CO₂ in freier Luft: -4.4% (O'LEARY, 1981; HERSTERBERG & SIENGENTHALER, 1991).

[§]Die Fraktionierung setzt sich zusammen aus der Fraktionierung zwischen CO₂ und HCO₃⁻ im Gleichgewicht (+7.9% bei 25 °C, MOOK *et al.*, 1974) und der Fraktionierung bei der Carboxylierung von PEP (-2.2% , O'LEARY, 1981). Unter der Annahme, daß die Gleichgewichtseinstellung abgeschlossen ist, bevor der Carboxylierungsschritt erfolgt (HATCH, 1987), sind die Fraktionierungen näherungsweise additiv.

[¶]FARQUHAR (1983) berücksichtigt keine Isotopentrennung beim Leckstrom. VOGEL (1993) verwendet für den Fluß eine Fraktionierung von -0.7% , HENDERSON *et al.* (1992) von -1.8% .

^{||}Fraktionierung bei der Carboxylierung durch RuBisCO *in vivo*: -27% (VOGEL, 1980; FARQUHAR *et al.*, 1982).

tion mit dem Fraktionierungsfaktor. Die Fraktionierungsfaktoren für die ¹³C-Flüsse entnehme ich der Literatur.

Für die Untersuchung des Zusammenhangs zwischen dem Verhältnis von interzellulärer zur äußeren CO₂-Konzentration (c_i/c_a) und der Isotopenzusammensetzung der Assimilate ist es unerheblich, welche Kohlenstoffmengen pro Zeiteinheit in den Assimilatpool gelangen. Ich verwende die Poolwerte und Koeffizienten von Tabelle 3.3 zur Steuerung des Modells. Sie liefern einen Wert für c_i/c_a von 0.50 im C₃-Pflanzenmodell und von 0.57 im C₄-Pflanzenmodell. c_i/c_a wird in C₄-Pflanzen auch durch das Verhältnis von Leckstrom und PEP-Carboxylierung beeinflusst (FARQUHAR *et al.*, 1989; HENDERSON *et al.*, 1992). Das Verhältnis der beiden Flüsse wird als Leckrate (ϕ) bezeichnet und kann je nach C₄-Pflanzenart Werte zwischen 0.2 und 0.4 annehmen.

Den Zusammenhang zwischen c_i/c_a und der Isotopentrennung ermittle ich durch die Simulation unterschiedlicher Diffusionswiderstände, die durch gleichsinniges Ändern der Diffusionskoeffizienten k_{ia} und k_{ai} für das ¹³C- und ¹²C-Teilmodell eingestellt werden. (Ebenso könnten durch Änderung der Carboxylierungskoeffizienten $k_{i\ ass}$ im C₃- und $k_{i\ bs}$ im C₄-Pflanzenmodell unterschiedliche c_i Werte eingestellt werden). Hat das Modell für einen Diffusionswiderstand einen stationären Zustand erreicht (konstante Isotopenzusammensetzung

in den Kohlenstoffpools) wird die Isotopentrennung bei der C-Bindung $\alpha_{a\ ass}$ aus dem Quotienten von R_{ass} und R_a errechnet.

Die Ergebnisse der Modellierung des Zusammenhangs zwischen c_i/c_a und $\alpha_{a\ ass}$ finden sich in Abschnitt 4.1.1.

3.3.3 Produktion von Bestandesabfall

Eine Isotopentrennung bei der Produktion von Bestandesabfall ist in der Literatur nicht belegt. Die Koeffizienten der vier Flüsse für die Produktion von ^{12}C -Bestandesabfall werden daher für die entsprechenden ^{13}C -Flüsse unverändert übernommen.

3.3.4 Produktion von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden

Im HRBM wird die Ligninfraktion in den Phytomassenkompartimenten bei der Produktion von Bestandesabfall in den organisch gebundenen Kohlenstoffpool des Bodens (*SOC*) überführt. WILSON & GRINSTEDT (1977), BENNER *et al.* (1987), WEDIN *et al.* (1995) u. a. haben gezeigt, daß die Ligninfraktion im Pflanzenmaterial unabhängig vom Pflanzentyp und -organ gegenüber der ligninfreien Fraktion an ^{13}C abgereichert ist. Im Modell muß bei der Trennung des Lignins von dem ligninfreien Material daher eine zusätzliche Trennung der Isotope vorgenommen werden, die die unterschiedlichen Isotopensignaturen der Materialien in der Phytomasse berücksichtigt. Die Isotopentrennung wird erreicht bei der Produktion von *SOC* durch unterschiedliche Werte für $^{13}csocp$ und $^{12}csocp$, wobei für den Fraktionierungsfaktor gilt:

$$\alpha_{L\ SOC} = \frac{^{13}csocp}{^{12}csocp} . \quad (3.32)$$

Um $\alpha_{L\ SOC}$ aus $\delta^{13}\text{C}$ -Werten der Literatur bestimmen zu können, werden folgende Überlegungen angestellt: Im HRBM ist die Produktion von *SOC* proportional zur Produktion von Bestandesabfall, die wiederum proportional zum Phytomassenpool ist. Unter der Annahme, daß es bei der *SOC*-Produktion zu einer Isotopentrennung gegenüber dem Phytomassenmaterial kommt, das gleichzeitig in den Bestandesabfall transportiert wird ($clp \cdot PH$), gilt für den Fraktionierungsfaktor $\alpha_{L\ SOC}$ auch:

$$\alpha_{L\ SOC} = \frac{R_{Lignin}}{R_{PH}} . \quad (3.33)$$

R_{Lignin} ist die Isotopenzusammensetzung des Lignins in der Phytomasse. Mit Gleichung 2.2 erhält man für die Fraktionierung

$$\epsilon_{L\ SOC} = \frac{\delta^{13}C_{Lignin} - \delta^{13}C_{PH}}{1000 + \delta^{13}C_{PH}} \cdot 1000\text{‰} . \quad (3.34)$$

Gleichung 3.33 und 3.34 dienen hier lediglich zur Berechnung des Fraktionierungsfaktors: $\alpha_{L\ SOC}$ kann anhand von Literaturangaben zu $\delta^{13}\text{C}$ -Werten der Phytomasse und der darin enthaltenen Ligninfraktion berechnet werden. Im Modell erfolgt die Isotopentrennung bei der *SOC*-Produktion gegenüber dem Bestandesabfallpool, dem der Fluß entnommen wird (und nicht gegenüber dem Phytomassenpool).

Die Produktion von *SOC* im HRBM erfolgt aus jedem der vier Bestandesabfallkompartimente. Unterschiedliche Flußkoeffizienten werden für die *SOC*-Produktion aus holzigem und krautigem Bestandesabfall verwendet. Die entsprechenden Koeffizienten für die ^{13}SOC -Produktion werden gemäß der folgenden Gleichungen berechnet:

$$^{13}csocp_h = \alpha_{L,h\ SOC} \cdot ^{12}csocp_h , \quad (3.35)$$

$$^{13}csocp_w = \alpha_{L,w\ SOC} \cdot ^{12}csocp_w . \quad (3.36)$$

3.3.5 Abbau von Bestandesabfall und *SOC*

Beim Abbau von organischem Material tritt eine Isotopentrennung auf, wobei $^{12}\text{CO}_2$ bevorzugt freigesetzt wird (z. B. BALESSENT & MARIOTTI, 1996). Für die Berechnung der Koeffizienten der Abbauflüsse von ^{13}C -Bestandesabfall und *SOC* müssen daher Fraktionierungsfaktoren berücksichtigt werden.

Die Fraktionierungsfaktoren können aus Abbauxperimenten mit Hilfe von RAYLEIGH-Gleichungen ermittelt werden (FRITZ & FONTES, 1980). RAYLEIGH-Gleichungen beschreiben die Entwicklung der Isotopenzusammensetzung in Systemen, in denen bei einer Reaktion eine Isotopentrennung auftritt und das Produkt nach der Bildung entweicht. Die Isotopenzusammensetzung des verbleibenden Edukts, und damit auch des Produkts, ändert sich im Verlauf der Reaktion:

$$R(t) = R(t_0) \left(\frac{N(t)}{N(t_0)} \right)^\epsilon . \quad (3.37)$$

$R(t)$ und $R(t_0)$ sind die Isotopenzusammensetzungen des Edukts zum Zeitpunkt t und $t = 0$. $N(t)/N(t_0)$ ist der verbleibende Mengenanteil des Edukts. In der δ -Notation erhält man

$$\ln \frac{1000 + \delta^{13}\text{C}(t)}{1000 + \delta^{13}\text{C}(t_0)} = \epsilon \ln \frac{N(t)}{N(t_0)} , \quad (3.38)$$

und mit $\delta^{13}\text{C}(t)$ und $\delta^{13}\text{C}(t_0) \ll 1000$

$$\frac{\delta^{13}\text{C}(t) - \delta^{13}\text{C}(t_0)}{1000} = (\alpha - 1) \ln \frac{N(t)}{N(t_0)} . \quad (3.39)$$

Aus den Kohlenstoffmengen und Isotopensignaturen zum Zeitpunkt t und $t = 0$ kann der Fraktionierungsfaktor berechnet werden. Sind die Fraktionierungsfaktoren für den Abbau von Bestandesabfall und *SOC* bekannt, werden die ^{13}C -Abbaukoeffizienten im Modell aus den entsprechenden ^{12}C -Abbaukoeffizienten gemäß den folgenden Gleichungen berechnet:

$$^{13}cld_{ha} = \alpha_{L,ha} \cdot ^{12}cld_{ha} , \quad (3.40)$$

$$^{13}cld_{hb} = \alpha_{L,hb} \cdot ^{12}cld_{hb} , \quad (3.41)$$

$$^{13}cld_{wa} = \alpha_{L,wa} \cdot ^{12}cld_{wa} , \quad (3.42)$$

$$^{13}cld_{wb} = \alpha_{L,wb} \cdot ^{12}cld_{wb} , \quad (3.43)$$

$$^{13}csocd = \alpha_{SOC} \cdot ^{12}csocd . \quad (3.44)$$

3.4 Modelle zur Vorhersage von Vorkommen und Netto-Primärproduktivität der C_4 -Pflanzen

C_4 -Pflanzen zeigen bei der Fixierung von Kohlenstoff eine um etwa 15‰ geringere Isotopentrennung als die C_3 -Pflanzen (SMITH & EPSTEIN, 1971; O'LEARY, 1981). Um die ^{13}C -Aufnahme in die Phytomasse bestimmen zu können, muß daher der Anteil der Netto-Primärproduktivität (*NPP*) bekannt sein, der während des Untersuchungszeitraums durch C_4 -Pflanzen erbracht wird. Pflanzen mit C_3 - und C_4 -Wegen der CO_2 -Assimilation werden in der Standardversion des HRBM nicht unterschieden. Regionalisierte Datensätze zum Vorkommen von C_4 -Pflanzen in der natürlichen Vegetation liegen mir nicht vor. Zum Vorkommen von C_4 -Pflanzen in der Landwirtschaft steht mir der Datensatz von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) zur Verfügung, in dem jedoch nur die wichtigsten Anbauggebiete für Mais und Zuckerrohr zu Beginn der 80er Jahre verzeichnet sind. In dem folgenden Abschnitt werden Modelle vorgestellt, die zusammen mit dem HRBM eine Berechnung der *NPP* von C_4 -Pflanzen in natürlichen und landwirtschaftlichen Systemen ermöglichen.

3.4.1 C₄-Pflanzen in der natürlichen Vegetation

Zur Erfassung der *NPP* von C₄-Pflanzen in natürlicher Vegetation verwende ich ein Modell, das auf Verfahren von BERRY (1991) und LLOYD & FARQUHAR (1994) zurückgreift. Das Modell ermöglicht die Vorhersage des Anteils an der *NPP*, der durch C₄-Pflanzen in den Gitterelementen des HRBM erbracht wird. In diesem Abschnitt findet sich eine Beschreibung des Modells; wichtige Studien zum Vorkommen von C₄-Pflanzen, die ich bei der Erstellung des Modells berücksichtigt habe, sind im Anhang A.5 zusammengestellt.

Die Vorhersage des Anteils an der *NPP*, der durch C₄-Pflanzen erbracht wird, erfolgt in drei Schritten (nach BERRY, 1991; LLOYD & FARQUHAR, 1994):

1. Auswahl von Regionen, in denen potentiell C₄-Pflanzen vorkommen könnten.
2. Abschätzen des maximal möglichen Anteils an der *NPP*, den C₄-Pflanzen erbringen könnten.
3. Reduktion des Anteils der C₄-Pflanzen an der *NPP* aufgrund von limitierenden Einflüssen des Standortes.

Zur Auswahl der Regionen mit C₄-Pflanzen verwende ich Vorhersagen eines Modells von PRENTICE *et al.* (1992) zur geographischen Verbreitung von 17 verschiedenen Biomen. Das Modell hat den Vorteil, daß die Biome allein anhand von Klimadaten ermittelt werden können und sich damit bei der späteren Abschätzung der *NPP* der C₄-Pflanzen ebenfalls anhand der Klimadaten keine Konflikte aufgrund von Unstimmigkeiten zwischen den Datengrundlagen ergeben. Von den Biomen verfügen sechs zumindestens teilweise über C₄-Pflanzen (Tabelle 3.4).

Zur Abschätzung des Anteils an der *NPP*, der durch C₄-Pflanzen in den sechs Biomen maximal erreicht wird, verwende ich Angaben der Literatur zum Anteil der *Gräser* an der Produktivität (p_G). Zur Abschätzung des *NPP*-Anteils, der durch C₄-Dikotyledonen in den Biomen erbracht wird, stehen mir keine quantitativen Angaben zur Verfügung. Insgesamt dürfte deren Anteil im Vergleich zu dem, der durch C₄-Gräser erbracht wird, aber eher gering sein (Anhang A.5: RUTHSATZ & HOFFMANN, 1984; STOWE & TERRI, 1978). Aus den Angaben zum Anteil der Gräser an der *NPP* von LLOYD & FARQUHAR (1994) für die Vegetationstypen des Datensatzes von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) und von MELILLO *et al.* (1995) für die Vegetation der USA habe ich durch Einstufen der sechs Biome die Werte in Tabelle 3.4 bestimmt. Nachfolgend wird der Anteil, den C₄-Gräser an der *NPP* erbringen, kurz als *C₄-Anteil* bezeichnen.

Tabelle 3.4: Anteil (p_G) der Gräser an der *NPP* in den sechs Biomen, in denen C₄-Pflanzen im Modell vorhergesagt werden. (Schätzungen des Autors nach Angaben von LLOYD & FARQUHAR (1994) und MELILLO *et al.* (1995)).

Biom	p_G [%]
Warmgemäßigtes Grasland/Buschland	95
Kühlgemäßigtes Grasland/Buschland	70
Tropischer Trockenwald/Savanne	50
Xerophytische Gehölze/Buschland	30
Halbwüste	25
Trockenwüste	25

Der C_4 -Anteil wird für ein gegebenes Gitterelement unter Verwendung von Klimadaten spezifiziert. Zum einen verwende ich den von CAVAGNARO (1988) gefundenen Zusammenhang zwischen der mittleren Temperatur eines Jahres (T_{yr}) und dem Anteil der C_4 -Grasarten an der Gesamtanzahl der Grasarten, der ebenfalls von LLOYD & FARQUHAR (1994) herangezogen wurde. Die Studie von CAVAGNARO (1988) wurde gewählt trotz der Probleme, die bestehen, wenn von der Artenhäufigkeit auf den Anteil an der NPP geschlossen werden soll (vgl. PARUELO & LAUENROTH, 1996), da CAVAGNARO den Zusammenhang durch Bedeckungsgrade bestätigt hat. Die Studie erscheint mir auch deshalb geeignet, weil sie in einem Sommerregengebiet (zur Bedeutung des Sommerregens für das Vorkommen der C_4 -Pflanzen s. u.) mit geringen regionalen Unterschieden in der jährlichen Niederschlagssumme durchgeführt wurde. Damit kann eine Beeinflussung des Vorkommens der C_4 -Pflanzen durch die Niederschlagsmenge ausgeschlossen werden. Gemäß des von HATTERSLEY (1992), TIESZEN *et al.* (1979) und RUNDEL (1980) gefundenen Zusammenhangs zwischen dem Anteil der C_4 -Grasarten und der oberirdischen Phytomasse sowie der oberirdischen NPP der C_4 -Pflanzen (LAUENROTH, 1986) machen LLOYD & FARQUHAR (1994) die Annahme, daß auch ein direkter Zusammenhang zwischen dem Anteil der C_4 -Grasarten und der durch sie erbrachten NPP besteht. Nach CAVAGNARO (1988) ist der C_4 -Anteil (p_{C_4}) eine Funktion der mittleren Jahrestemperatur (T_{yr}):

$$p_{C_4}(T_{yr}) = \begin{cases} 0 & \text{falls } T_{yr} < 5.94^\circ\text{C} , \\ 0.0848 \cdot T_{yr} - 0.504 & \text{falls } 5.94^\circ\text{C} \leq T_{yr} \leq 17.80^\circ\text{C} , \\ 1 & \text{falls } T_{yr} > 17.80^\circ\text{C} . \end{cases} \quad (3.45)$$

Die Studien von WINTER & TROUGHTON (1978) in Israel, von HATTERSLEY (1983) in Australien, von VOGEL *et al.* (1978) in Südafrika und PARUELO & LAUENROTH (1996) in Nordamerika haben gezeigt, daß der C_4 -Anteil außerhalb der tropischen Grasländer absinkt, wenn der Niederschlag während der Wintermonate fällt. Um diesen Zusammenhang im Modell berücksichtigen zu können, bewerte ich mit Hilfe der Methode der Korrelation (PRESS *et al.*, 1995) zunächst, inwieweit die Funktionen von Niederschlag und Temperatur in Abhängigkeit von der Zeit ($PP(t)$ und $T(t)$) den gleichen Verlauf zeigen:

$$Co(PP(t), T(t)) = \frac{\sum_{Jan-Dez} ([T_m - (T_{max} + T_{min})/2] \cdot [PP_m - (PP_{max} + PP_{min})/2])}{(T_{max} - T_{min})/2 \cdot (PP_{max} - PP_{min})/2} , \quad (3.46)$$

wobei T_m die mittlere Temperatur eines Monats und PP_m die monatliche Niederschlagssumme ist. T_{max} und T_{min} sind die mittleren Temperaturen des wärmsten bzw. kältesten Monats, PP_{max} und PP_{min} sind die Niederschlagssummen des feuchtesten bzw. trockensten Monats. $Co(PP(t), T(t))$ ist ein Maß für die Übereinstimmung der Niederschlags- und der Temperaturfunktionen und erreicht hohe Werte, wenn der Niederschlag in den Monaten fällt, in denen die Temperaturen oberhalb der mittleren Temperatur eines Jahres liegen. Anschließend wird der C_4 -Anteil als Funktion von Co berechnet ($p_{C_4}(Co)$). Die Funktion wurde von mir entwickelt anhand eines Vergleichs der Angaben zur C_4 -Vegetation im Südwesten Australiens von HATTERSLEY (1983) mit den Werten, die Co in dieser Region annimmt. Zur Berechnung von Co habe ich die Klimadaten von CRAMER & LEEMANS (W. Cramer pers. Mitteilung, 1994) verwendet:

$$p_{C_4}(Co) = \begin{cases} -8 & \text{falls } Co < -5.66 , \\ 0.54 + 0.99 Co - 0.25 Co^2 & \text{falls } -5.66 \leq Co < 1.46 , \\ -0.0025 Co^3 + 0.0045 Co^4 & \\ 1.46 & \text{falls } Co \geq 1.46 . \end{cases} \quad (3.47)$$

$p_{C_4}(Co)$ wird anschließend auf Werte zwischen 0 und 1 skaliert. In Regionen, in denen zwischen dem Monat mit der höchsten Temperatur und dem Monat mit der höchsten Niederschlagssumme ein Zeitraum von mehr als 2 Monate liegt, nimmt $p_{C_4}(Co)$ nach der Skalierung Werte unter 1 an. $p_{C_4}(Co)$ geht gegen Null, wenn zwischen den Monaten mit der höchsten Temperatur und der höchsten Niederschlagssumme ein Zeitraum von mehr als fünf Monaten liegt.

Der C_4 -Anteil, der schließlich als Funktion der Klimadaten für ein Gitterelement vorhergesagt wird ($part_{C_4}$), errechnet sich aus der Minimumsfunktion von $p_{C_4}(T_{yr})$ und $p_{C_4}(Co)$ multipliziert mit dem Anteil der Gräser im Biom (p_G), dem das Gitterelement angehört:

$$part_{C_4} = \min(p_{C_4}(T_{yr}), p_{C_4}(Co)) \cdot p_G . \quad (3.48)$$

Da in tropischen Savannen die Gräser in der Regel dem C_4 -Pflanzentyp angehören (VOGEL *et al.*, 1978; MATTHEWS, 1983), wende ich den oben genannten Algorithmus nicht innerhalb des Bioms *Tropischer Trockenwald/Savanne* an und setze für $part_{C_4}$ direkt den Grasanteil (0.5) ein.

Um schließlich aus dem C_4 -Anteil die NPP der C_4 -Pflanzen (in $g\ C\ m^{-2}\ yr^{-1}$) bestimmen zu können, verwende ich das Produktivitätsmodell des HRBM (s. Tabelle 3.1) und treffe die Annahme, daß sich die NPP der C_4 -Pflanzen aus der NPP eines Gitterelements durch Multiplikation mit $part_{C_4}$ berechnen läßt, wenn die atmosphärische CO_2 -Konzentration 337 ppmv beträgt. Diese CO_2 -Konzentration lag etwa zu der Zeit vor, als die für diese Arbeit verwendeten Studien zum Vorkommen der C_4 -Vegetation unternommen wurden (vgl. Anhang A.5). Zudem konnte SNAYDON (1991) aufgrund von Arbeiten der letzten 30 Jahre keinen grundsätzlichen Unterschied in der NPP zwischen C_3 - und C_4 -Pflanzen feststellen.

Die Modellvorhersagen zum Anteil der C_4 -Pflanzen an der NPP in natürlicher Vegetation sind in Abschnitt 4.2.1 beschrieben. Für die Vorhersage wurden die Klimadatensätze von CRAMER & LEEMANS (W. Cramer, pers. Mitteilung, 1994; s. Abschnitt 3.2) eingesetzt und eine atmosphärische CO_2 -Konzentration von 337 ppmv vorgeschrieben.

Die NPP der C_4 -Pflanzen als Funktion der CO_2 -Konzentration. Um die NPP der C_4 -Pflanzen für jede gegebene CO_2 -Konzentration bestimmen zu können, verwende ich die Funktion zur Berechnung des CO_2 -Düngefaktors im HRBM ($co2fak_{HRBM}$) in modifizierter Form zur Bestimmung eines CO_2 -Düngefaktors für C_4 -Pflanzen ($co2fak_{C_4}$) (Abbildung 3.3). Dazu treffe ich folgende Annahmen:

- Der C_4 - CO_2 -Düngeneffekt entspricht 50% des C_3 - CO_2 -Düngeneffekts (vgl. POORTER, 1993).
- Der C_4 - CO_2 -Düngefaktor erreicht den Wert 0 bei einer atmosphärischen CO_2 -Konzentration von 10 ppmv (geringerer CO_2 -Kompensationspunkt der C_4 -Pflanzen im Vergleich zu den C_3 -Pflanzen; CHEN *et al.*, 1970; HATCH, 1987).
- Bei einer CO_2 -Konzentration von 337 ppmv haben C_3 - und C_4 -Pflanzen den gleichen CO_2 -Düngefaktor.

Die NPP der C_4 -Pflanzen (NPP_{C_4}) wird schließlich aus der NPP -Vorhersage des HRBM (NPP_{HRBM}) mit der folgenden Gleichung berechnet:

$$NPP_{C_4} = \frac{NPP_{HRBM}}{co2fak_{HRBM}} part_{C_4} \cdot co2fak_{C_4} . \quad (3.49)$$

Abschnitt 4.2.1 zeigt Modellergebnisse zur Netto-Primärproduktion der C_4 -Pflanzen in der natürlichen Vegetation für eine atmosphärische CO_2 -Konzentration von 285 ppmv (vorindustriell) und von 337 ppmv (1980; CO_2 -Konzentrationen nach ENTING *et al.*, 1994).

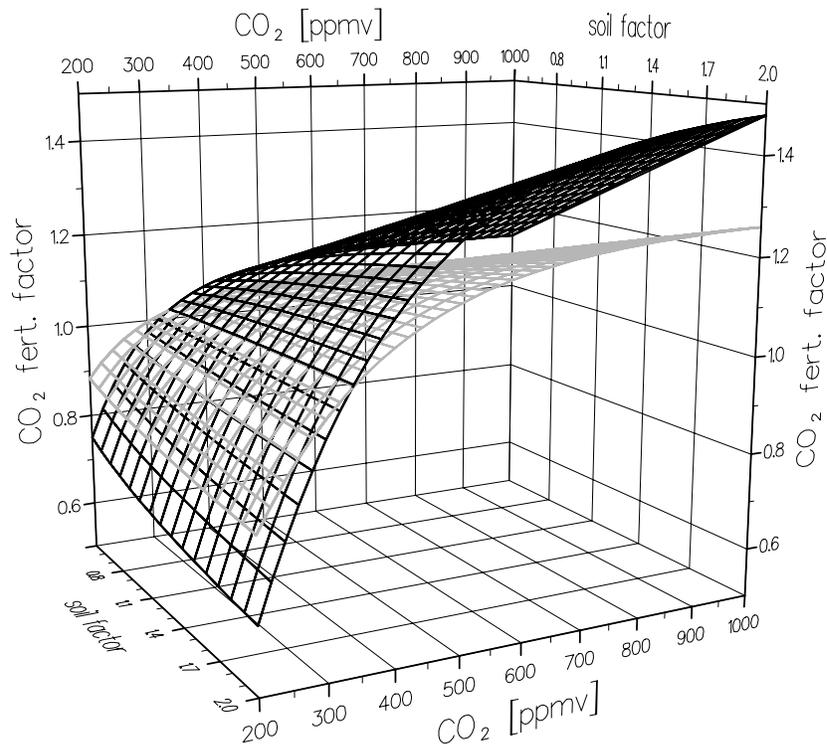


Abbildung 3.3: Funktionen zur Berechnung des CO₂-Düngereffekts (CO₂ fert. factor) für C₃- (schwarz) und C₄-Pflanzen (grau).

3.4.2 C₄-Pflanzen in der Landwirtschaft

Die landwirtschaftlichen Flächen im HRBM schließen die Anbauflächen für die Pflanzen mit C₄-Stoffwechsel (Zuckerrohr, Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen; diese werden nachfolgend kurz als C₄-Nutzpflanzen bezeichnet) ein. In der Standardversion wird jedoch keine Vorhersage darüber gemacht, welche Gitterelemente mit landwirtschaftlicher Nutzung für den Anbau von C₄-Pflanzen genutzt werden. Um die *NPP* der C₄-Pflanzen in Kultursystemen vorhersagen zu können, habe ich daher ein Modell entwickelt, das eine Nachführung der Flächen mit Anbau von C₄-Pflanzen im Modell an vorgegebene Flächenentwicklungen (hier: 1860 bis 1990) und eine Lokalisierung der Gitterelemente mit Anbau von C₄-Pflanzen (C₄-Gitterelemente) ermöglicht, wobei nach C₄-Nutzpflanzenarten¹ unterschieden wird.

Auf der Basis der landwirtschaftlich genutzten Gitterelemente des HRBM für ein gegebenes Jahr wird mit dem von mir entwickelten Modell für jedes der 149 Länder entschieden, ob die genutzten Gitterelemente C₄-Pflanzen enthalten. Die Entscheidung fällt aufgrund des Vergleichs der Anbauflächen der vier C₄-Nutzpflanzenarten im Modell (C₄-Istflächen) mit Anbauflächen aus diesem Jahr, die ich für die C₄-Nutzpflanzenarten aus den FAO-Statistiken (FAO, 1993) und anderen Quellen erstellt habe (s. u.; C₄-Sollflächen). Die im Modell insgesamt vorhandene C₄-Istfläche wird zunächst mit der Summe der C₄-Sollflächen aller C₄-Nutzpflanzen verglichen. Ist der Unterschied zwischen C₄-Soll- und Istfläche größer als 50% der kleinsten Gitterelementfläche des Landes, wird anschließend ein Vergleich der C₄-Soll- und Istflächen für jede der C₄-Nutzpflanzenarten vorgenommen. Für die C₄-Nutzpflanzenart, die die größte Differenz zwischen Soll- und Istfläche aufweist, wird schließlich ein genutztes Git-

¹Zuckerrohr, Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen bezeichne ich in dieser Arbeit vereinfacht als verschiedene C₄-Nutzpflanzenarten. In der Literatur werden unter der Bezeichnung *Sorghum*-Hirse jedoch mehrere Pflanzenarten und unter der Bezeichnung Millet-Hirse Arten mehrerer Pflanzengattungen zusammengefaßt.

terelement lokalisiert, in dem der Anbau der C₄-Nutzpflanzenart (falls Istfläche < Sollfläche) oder von C₃-Nutzpflanzen (falls Istfläche > Sollfläche) vorhergesagt wird. Das Verfahren wird für ein Land solange wiederholt, bis die Differenz zwischen der Summe der C₄-Istflächen und der Summe der C₄-Sollflächen durch die Lokalisierung eines weiteren Gitterelements wieder ansteigt. Mit diesem Verfahren wird eine Annäherung der gesamten C₄-Ist- an die Sollfläche möglich, wobei die Information über die angebaute C₄-Nutzpflanzenart erhalten bleibt.

Welche genutzten Gitterelemente lokalisiert werden, wird mit Hilfe von Anbauwahrscheinlichkeiten entschieden. Für jede C₄-Nutzpflanzenart werden die Gitterelemente eines Landes in eine Rangfolge ihrer Anbauwahrscheinlichkeit gebracht. Hat der Vergleich der C₄-Ist- und Sollflächen ergeben, daß genutzte Gitterelemente für den Anbau einer C₄-Nutzpflanzenart benötigt werden, wird das genutzte Gitterelement mit der höchsten Anbauwahrscheinlichkeit für diese C₄-Nutzpflanzenart ausgewählt. Für eine Reduzierung der C₄-Istfläche einer C₄-Nutzpflanzenart wird der Anbau von C₃-Nutzpflanzen in dem Gitterelement vorhergesagt, dessen Anbauwahrscheinlichkeit für diese C₄-Nutzpflanzenart am geringsten ist.

Die Berechnung der Anbauwahrscheinlichkeit einer Pflanze muß u. a. die Kulturdauer berücksichtigen (Agro-ecological Zones Project; FAO, 1978, 1981). Die Kulturdauer (t_K) der C₄-Nutzpflanzenarten ist in Tabelle 3.5 aufgelistet. Für die Bewertung eines Gitterelements in bezug auf den Anbau einer C₄-Nutzpflanzenart verwende ich nur die Anbauwahrscheinlichkeit für die Folge von Monaten, die für die Pflanze die günstigsten Anbaubedingungen bietet.

Es sei K_M die Folge von Monaten der Kulturperiode mit Länge t_K , die zum Anbau einer C₄-Nutzpflanzenart nach Kulturbeginn im Monat M genutzt wird, und P_M die hypothetische Anbauwahrscheinlichkeit eines Gitterelements für den Anbau der Nutzpflanzenart in K_M . Folglich können für einen Kulturbeginn zwischen Januar und Dezember zwölf verschiedene hypothetische Anbauwahrscheinlichkeiten (P_1, \dots, P_{12}) berechnet werden. Die Anbauwahrscheinlichkeit (P), die die Eignung für die günstigste Kulturperiode wiedergibt, sei

$$P = \max(P_1, \dots, P_{12}) . \quad (3.50)$$

Ob eine Pflanze in einer Region angebaut werden kann, hängt u. a. von den klimatischen und edaphischen Gegebenheiten ab (LEEMANS & VAN DEN BORN, 1994; LEEMANS & SOLOMON, 1993). Möglichkeiten zur Bewässerung und wirtschaftliche Aspekte (z. B. Absatzmärkte für die Erntegüter) können ebenfalls über den Anbau einer Nutzpflanze in einer Region entscheiden (Agro-ecological Zones Project; FAO, 1981; siehe auch Diskussion), werden aber von mir aufgrund fehlender Daten nicht berücksichtigt. Für die Berechnung der Anbauwahrscheinlichkeit P_M berücksichtige ich die jährliche Niederschlagssumme (PP_{yr}), die Niederschlagssumme während der Kulturperiode (PP_K), die monatliche Niederschlagssumme (PP_m) und die mittlere Temperatur eines Monats während der Kulturperiode (T_m). Da die C₄-Nutzpflanzen keine besonderen Ansprüche an den Boden stellen (vgl. REHM, 1984), wird auf eine Bewertung des Bodens verzichtet. Zudem wird bereits zur Berechnung der Anbauwahrscheinlichkeiten des HRBM der Bodenfaktor als Kriterium für die Bodenqualität einbezogen.

Für die Berechnung von P_M wird eine Gaußfunktion (SIEBER, 1979) der Art

$$p(x, opt, \sigma, \beta) = \exp \left(-0.5 \left[\frac{x - opt}{\sigma} \right]^\beta \right) \quad (3.51)$$

verwendet. Die Funktion bewertet die Eignung der Klimavariablen x in Relation zum Optimalwert opt und einer Toleranz σ (s. Abbildung 3.4). PP_{yr} , PP_K , PP_m und T_m werden auf ihre Eignung hin untersucht, indem für jede der vier Klimavariablen ein Wert für p berechnet

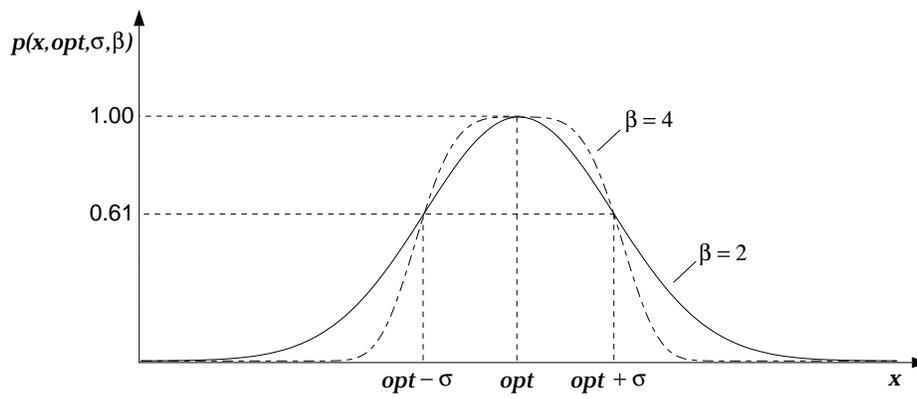


Abbildung 3.4: Funktionen (aus SIEBER, 1979) zur Bewertung der Eignung einer Klimavariablen für den Anbau einer C_4 -Pflanze. $p(x, opt, \sigma, \beta) = \exp(-0.5 \cdot ([x - opt]/\sigma)^\beta)$; x , Klimavariablen; opt , optimaler Wert der Klimavariablen; σ , Toleranz der Klimavariablen. Nimmt die Klimavariablen den Wert $(opt \pm \sigma)$ an, werden 61% der maximalen Eignung erreicht. Für β werden die Werte 0, 2, oder 4 eingesetzt; $\beta = 0 : p(x, opt, \sigma, \beta) = 0.61$.

wird. P_M wird schließlich gemäß der folgenden Gleichung berechnet:

$$\begin{aligned}
 P_M &= p(P_{yr}, opt_{P_{yr}}, \sigma_{P_{yr}}, \beta_{P_{yr}}) \\
 &\quad \cdot p(P_K, opt_{P_K}, \sigma_{P_K}, \beta_{P_K}) \\
 &\quad \cdot \frac{1}{t_K} \sum_{m \in K} p(P_m, opt_{P_m}, \sigma_{P_m}, \beta_{P_m}) \\
 &\quad \cdot \frac{1}{t_K} \sum_{m \in K} p(T_m, opt_{T_m}, \sigma_{T_m}, \beta_{T_m}). \tag{3.52}
 \end{aligned}$$

In Tabelle 3.5 sind die Werte für opt , σ und β aufgelistet, die in Gleichung 3.51 bei Bewertung von P_{yr} , P_K , P_m und T_m eingesetzt werden.

Die nach den Datensätzen von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) für den Anbau von Mais oder Zuckerrohr genutzten Gitterelemente erhalten die höchsten Anbauwahrscheinlichkeiten.

Abschnitt 4.2.2 zeigt exemplarisch für einige Länder, welche Gitterelemente im Modell für den Anbau von C_4 -Nutzpflanzen vorgesehen werden und in welchen Regionen nach Angaben des World Atlas of Agriculture (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969 ff.) und anderer Quellen ein Anbau stattfindet.

3.4.2.1 Anbauflächen der C_4 -Nutzpflanzen für die Jahre 1860 bis 1990 (C_4 -Sollflächen)

Die Anbauflächen für Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirschen, können aufgrund der kurzen Kulturdauer im Verlauf eines Jahres noch für weitere Nutzpflanzen verwendet worden sein (siehe z. B. DOGGETT, 1988). Ist dies der Fall, teilt sich die NPP der Fläche auf die Nutzpflanzen auf. Da das hier vorgestellte Modell die C_4 -Gitterelemente des Modells vorhersagt, für die mit einem Produktivitätsmodell anschließend die NPP der C_4 -Pflanzen in landwirtschaftlicher Kultur berechnet wird (s. u.), muß geklärt werden, wie der Anteil an der NPP , der durch C_4 -Nutzpflanzen in einem Jahr auf der Fläche erbracht wird, berücksichtigt werden kann.

Tabelle 3.5: Die Kulturdauer und Kulturbedingungen zur Berechnung der hypothetischen Anbauwahrscheinlichkeiten P_M für C₄-Nutzpflanzenarten. Die Werte werden in Gleichung 3.51 eingesetzt.

	Einheit	Zuckerrohr*	Mais†	<i>Sorghum</i> ‡	Millet§
t_K	[Monate]	12	4¶	3	3
β_{PP_K}	-	0	2	2	2
opt_{PP_K}	[mm]	-	400	400	350
$\sigma_{PP_K}^{**}$	[mm]	-	100	100	100
$\beta_{PP_{yr}}$	-	2	0	4	4
$opt_{PP_{yr}}$	[mm]	1500	-	800	700
$\sigma_{PP_{yr}}^{**}$	[mm]	400	-	300	300
β_{PP_m}	-	0	2	0	0
opt_{PP_m}	[mm]	-	50 oder 100††	-	-
σ_{PP_m}	[mm]	-	50	-	-
β_{T_m}	-	2	4	4	4
opt_{T_m}	[°C]	25	22	29	31
$\sigma_{T_m}^{**}$	[°C]	5	2	4	4

β , Exponent in der Gleichung 3.51; K , Kulturperiode; PP_K , Niederschlagssumme während der Kulturperiode; PP_{yr} , Niederschlagssumme im Jahr; PP_m , Niederschlagssumme im Monat; T_m , mittlere Temperatur eines Monats; opt , optimaler Wert für eine Klimavariablen; σ , Toleranz der Klimavariablen; t_K , Kulturdauer.

Die Werte für β habe ich durch einen Vergleich der vorhergesagten Anbauwahrscheinlichkeiten des Modells (Klimadaten von CRAMER & LEEMANS, W. Cramer, pers. Mitteilung, 1994) mit den Anbauflächen in Westafrika (aus INSTITUTO GEOGRAPHICO DE AGOSTINI, 1976) ermittelt. β wird 0 gesetzt, falls die Eignung einer Klimavariablen für den Anbau der Nutzpflanzenart nicht berücksichtigt werden soll. $opt_{PP_{yr}}$ und $\sigma_{PP_{yr}}$ für den Hirseanbau wurden ebenfalls durch einen Vergleich der vorhergesagten Anbauwahrscheinlichkeiten mit den Anbauflächen in Westafrika abgeschätzt. Durch die Bewertung der Eignung von PP_{yr} werden hohe Anbauwahrscheinlichkeiten in ariden Gebieten vermieden.

* nach REHM (1984), FRANKE (1982), SCHÜTT (1972) und ESDORN & PIRSON (1973).

† nach FRANKE (1992) und ZSCHEISCHLER (1990).

‡ nach DOGGETT (1970, 1988); REHM (1984) und FRANKE (1984). Der Niederschlagsbedarf wird für Indien mit 250 bis 300 mm (YEGNA NARAYAN AIYER, 1958), für Sudan mit 450 bis 600 mm (ALI & SALIH, 1972) angegeben.

§ nach FRANKE (1984).

¶ nach FRANKE (1992) beträgt die Kulturdauer für ertragreiche Hartmaissorten 140 Tage.

|| Die Kulturdauer von *Setaria italica* beträgt 70 bis 90 Tage, die von *Echinochloa frumentacea* nur 45 Tage (FRANKE, 1984).

** Schätzungen des Autors aufgrund der Literaturangaben zu den Kulturbedingungen. Bei den Millet- und *Sorghum*-Hirschen wurden auch die Literaturangaben zu Kulturbedingungen von verschiedenen Gattungen, Arten bzw. Unterarten berücksichtigt. Die Quellenangaben sind in den Fußnoten zu den C₄-Pflanzen (* bis §) vermerkt.

†† Für den Maisanbau werden geringe Niederschläge nach der Aussaat und vor der Ernte benötigt (ZSCHEISCHLER, 1990; REHM, 1984). Ich nehme daher eine Bewertung der Verteilung des Niederschlags während der Kulturperiode vor und setze opt_{PP_m} im ersten und letzten Monat der viermonatigen Kulturperiode auf 50 mm und im zweiten und dritten Monat auf 100 mm.

Eine Modellierung des Fruchtwechsels von C₃- und C₄-Nutzpflanzen führe ich nicht durch, da ich in meiner Arbeit die saisonalen Austauschflüsse zwischen Biosphäre und Atmosphäre nicht untersuchen werde. In meinem Modell nehme ich eine Korrektur der von den FAO Statistiken genannten Anbauflächen für Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen vor, die die Anbaufläche bei einer Nutzung mit mehreren Nutzpflanzen entsprechend reduziert und verwende die korrigierten Anbauflächen anschließend als Sollflächen.

Für die Korrektur treffe ich folgende Annahmen: (1) In einem Land ist es während eines Jahres zum Anbau verschiedener Nutzpflanzen auf derselben Fläche gekommen, wenn die gesamte landwirtschaftliche Fläche (*arable land*; FAO, 1993) kleiner ist als die Summe der Flächen der 17 wichtigsten Nutzpflanzen (FAO, 1993: Körnermais, *Sorghum*, Millet, Weizen, Gerste, Hafer, Roggen, Reis, Zuckerrüben, Zuckerrohr, Baumwolle, Maniok (Cassave), Kartoffeln, Süßkartoffeln, Soja, Bohnen (*Phaseolus*), Raps). (2) Die Produktivität der gesamten landwirtschaftlichen Fläche eines Landes verteilt sich auf die einzelnen Nutzpflanzen entsprechend ihren Flächenanteilen an der gesamten landwirtschaftlichen Fläche, d. h. alle Nutzpflanzen in einem Land werden gleich intensiv bewirtschaftet und haben die gleiche Kulturdauer. Die korrigierte Anbaufläche einer C₄-Nutzpflanzenart in einem Land läßt sich dann berechnen als:

$$A'_{C_4} = \frac{A_{C_4}}{\sum_{crop=1}^{17} A_{crop}} \cdot A_{arable\ land} , \quad (3.53)$$

wobei A_{C_4} die Anbaufläche einer C₄-Nutzpflanzenart (FAO, 1993), A'_{C_4} die korrigierte Anbaufläche der C₄-Nutzpflanzenart, $A_{arable\ land}$ die gesamte landwirtschaftliche Fläche des Landes und A_{crop} die landwirtschaftliche Fläche jeder der oben genannten 17 Nutzpflanzen ist (FAO, 1993). Die FAO-Anbauflächen für Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen für die Jahre 1961 bis 1990 habe ich so korrigiert und als Sollflächen verwendet. Die Angaben zu den Anbauflächen von Silomais übernehme ich unverändert, da die kurze Vegetationsperiode in den Ländern, für die Daten zur Verfügung stehen, den Anbau weiterer Nutzpflanzen in der Regel ausschließt (ZSCHEISCHLER *et al.*, 1990). Für die Vorhersage von Gitterelementen mit Anbau von Silomais nutze ich den gleichen Algorithmus wie für Körnermais und verwende daher als Sollfläche für den Maisanbau in einem Land die Summe aus Silomais- und korrigierter Körnermais-Anbaufläche.

Für den Zeitraum 1860 bis 1960 treffe ich die Annahme, daß sich das mittlere Verhältnis zwischen der Anbaufläche einer C₄-Nutzpflanzenart und der gesamten landwirtschaftlichen Fläche bezogen auf die Jahre 1961 bis 1965 nicht geändert hat. Da die gesamte landwirtschaftliche Fläche aus dem HRBM bekannt ist, können mit ihr auch die Sollflächen der C₄-Nutzpflanzenarten zwischen 1860 und 1960 berechnet werden.

3.4.2.2 Die *NPP* der C₄-Gitterelemente

Die *NPP* der C₄-Gitterelemente berechne ich mit den dafür vorgesehenen Routinen des HRBM, also mit dem MIAMI-Modell (LIETH, 1975) unter Berücksichtigung der Bodenfaktoren und der landesspezifischen Faktoren für die relative landwirtschaftliche *NPP* (RAP, Quotient aus landwirtschaftlicher und natürlicher *NPP*; ESSER *et al.*, 1994b). Bei der Berechnung der Werte für die RAP der einzelnen Länder sind C₄-Nutzpflanzen anteilig berücksichtigt worden. Außerdem sind die Werte für RAP vom sozio-ökonomischen Status des jeweiligen Landes und nicht primär von der jeweiligen Nutzpflanzenart geprägt. Somit gehe ich davon aus, daß die im HRBM benutzten RAP-Werte ebenso für C₄-Nutzpflanzenarten gelten.

Zur Überprüfung der Vorhersagen zur Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen in Kultursystemen, vergleiche ich die Modellergebnisse mit einer Netto-Primärproduktion, die ich aus Angaben der FAO (1993) zu den Erntemengen mit Hilfe der Umrechnungsfaktoren von ASELMANN & LIETH (1983) berechnet habe. Angaben der FAO zu den Erntemengen der C₄-Nutzpflanzenarten liegen mir für den Zeitraum 1961 bis 1990 vor. Für die Modellvorhersage

der Netto-Primärproduktion verwende ich die Klimadatensätze von CRAMER & LEEMANS (W. Cramer, pers. Mitteilung, 1994). Vor 1980 übernehme ich die RAP-Werte für die 149 Länder von 1980. Zwischen 1980 und 1990 wird der RAP-Wert eines Landes durch lineare Interpolation aus den RAP-Werten der beiden Jahre berechnet. Die Ergebnisse des Vergleichs finden sich in Abschnitt 4.2.2.

3.4.3 Änderungen der Netto-Primärproduktion von C₄-Pflanzen seit vorindustrieller Zeit

Der Anteil der C₄-Pflanzen an der Netto-Primärproduktion könnte sich seit vorindustrieller Zeit geändert haben. C₄-Pflanzen zeigen eine geringere Isotopentrennung als die C₃-Pflanzen, und somit besteht die Möglichkeit, daß sich allein durch Verschiebungen der Anteile der beiden Pflanzentypen an der Netto-Primärproduktion Änderungen der ¹³C-Aufnahme in die Phytomasse ergeben. Da ich in meiner Arbeit den ¹³C-Austausch zwischen Biosphäre und Atmosphäre seit vorindustrieller Zeit untersuche, müßte eine Verschiebung der Anteile der Pflanzentypen an der Netto-Primärproduktion als eine Ursache für die ¹³C-Verteilung im System bei der Interpretation der Modellergebnisse beachtet werden. Ich bestimme daher mit dem HRBM und den von mir entwickelten Modellen den Anteil der C₄-Pflanzen an der Netto-Primärproduktion 1860 und 1980 und führe dazu einen Modellauf durch, bei dem ich die CO₂-Konzentration in der Modellatmosphäre vorschreibe (ENTING *et al.*, 1994). Der Modellauf startet mit einem stationären System Biosphäre-Atmosphäre für eine atmosphärische CO₂-Konzentration von 288 ppmv. Es werden die Klimadatensätze von CRAMER & LEEMANS (W. Cramer, pers. Mitteilung, 1994) verwendet. Modellergebnisse zum Anteil der C₄-Pflanzen an der globalen Netto-Primärproduktion 1860 und 1980 findet sich in Abschnitt 4.2.3.

3.5 Modellexperimente

In diesem Abschnitt werden die Modellexperimente des HRBM mit dem Isotopenmodul beschrieben, die zur Beantwortung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragestellungen durchgeführt wurden.

3.5.1 Modellläufe mit vorgeschriebener atmosphärischer CO₂-Konzentration und Isotopensignatur: Das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Modellläufe des HRBM werden zur Vorhersage des isotopischen Ungleichgewichts der Biosphäre durchgeführt. Durch einen Vergleich mit Literaturdaten kann anschließend untersucht werden, ob die Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools des HRBM, die im wesentlichen das isotopische Ungleichgewicht bestimmt, in der bisher angenommenen Größenordnung liegt. Ob die vorhergesagte Verweildauer des Kohlenstoffs letztlich ausreicht, um zusammen mit den Pooländerungen der Biosphäre die beobachteten Änderungen der atmosphärischen CO₂-Konzentration und Isotopensignatur ($\delta^{13}C_a$) erklären zu können, wird mit den Experimenten aus Abschnitt 3.5.2 untersucht. Mit den hier beschriebenen Modellläufen wird außerdem die Abhängigkeit der Vorhersage zum isotopischen Ungleichgewicht von Randbedingungen des Modells untersucht, wie sie in den Abschnitten 5.1 und 5.2 diskutiert wurden.

Mit dem HRBM und dem Isotopenmodul werden Modellläufe durchgeführt, in denen die mittlere globale CO₂-Konzentration und die Isotopenzusammensetzung in der Atmosphäre für die Periode 1800 bis 1987 vorgeschrieben werden. Die atmosphärische CO₂-Konzentration für den Zeitraum beruht auf Daten von ENTING *et al.* (1994), die $\delta^{13}C_a$ -Werte sind den

Datensätzen von FRIEDLI *et al.* (1986) und KEELING *et al.* (1989) entnommen. Die Modellläufe starten 1800 mit einer stationären Biosphäre (Änderungen in den Kohlenstoffpools und deren Isotopenzusammensetzungen sind nach einem Modelljahr gleich Null) für eine atmosphärische CO₂-Konzentration von 280 ppmv mit einem $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert von -6.45% .

Es werden sieben Modellläufe durchgeführt, für die die folgenden Bedingungen gelten:

B1 Basislauf 1: Es wird das Isotopenmodul mit dem von mir entwickelten Bodenmodell eingesetzt, wie es im Abschnitt 4.1 beschrieben wurde. Es wird jeweils ein Fraktionierungsfaktor für die Isotopentrennung des Flusses *NPP* für C₃- und C₄-Pflanzen eingesetzt. Die Modelle zur Vorhersage der *NPP* von C₄-Pflanzen aus Abschnitt 3.4 werden verwendet, die zu den in Abschnitt 4.2 beschriebenen Ergebnissen führen.

In sechs Sensitivitätsexperimenten (Modellläufe S1 bis S6) werden Randbedingungen von B1 verändert, von denen ich annehme, daß sie das isotopische Ungleichgewicht beeinflussen.

S1 Der *NPP*-Anteil, der im Modell durch C₄-Pflanzen in der natürlichen Vegetation erbracht wird (vgl. Abschnitt 4.2.1; $part_{C_4}$), wird um 40% erhöht.

S2 Für die Isotopentrennung des Flusses *NPP* werden anstatt der beiden Fraktionierungsfaktoren für C₃- und C₄-Pflanzen die Werte von LLOYD & FARQUHAR (1994; Tabelle 4.1) eingesetzt.

S3 Der Koeffizient für den Abbau von *SOC* ($\alpha_{SOC\ a}$) wird um 20% erhöht.

S4 Es werden keine Änderungen in der Anbaufläche für Nutzpflanzen mit C₄-Stoffwechsel vorgenommen.

S5 Es werden keine Landnutzungsänderungen vorgenommen.

S6 Das von mir entwickelte Modell für die Kohlenstoffflüsse und Isotopentrennung im Boden wird durch das in der Standardversion des HRBM verwendete Bodenmodell ersetzt und ein Fraktionierungsfaktor beim Abbau von *SOC* ($\alpha_{SOC\ a}$) von 0.9966 berücksichtigt (vgl. Abschnitt 4.1.4).

Der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts zwischen der Atmosphäre und der Biosphäre wird nach Gleichung 2.8 (Zeile 5) berechnet. Im Hinblick auf die nächste Studie wird für den Basislauf 1 und die Sensitivitätsexperimente zur Abschätzung des biosphärischen Einflusses auf den globalen ¹³C-Kreislauf auch der Netto-¹³C-Fluß in die Biosphäre (in Pg C %₀ a⁻¹) nach Gleichung 2.8 (Zeile 3) berechnet.

3.5.2 Kopplung des HRBM mit einem Ozeanmodell: Vorhersage des CO₂-Anstiegs und der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit

Mit den in diesem Abschnitt beschriebenen Modellexperimenten wird untersucht, ob die Annahmen über den Austausch von Kohlenstoff zwischen Atmosphäre, Biosphäre und Ozean den atmosphärischen CO₂-Anstieg und die $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit erklären können. Im besonderen werden die Beiträge der Biosphäre zum globalen $\delta^{13}\text{C}$ -Budget aus den Modellergebnissen des HRBM bestimmt, die sich aus der Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools der Biosphäre und aus den Änderungen dieser Pools ergeben. Außerdem wird untersucht, ob ein stärkerer Düngeeffekt und eine größere landwirtschaftliche Flächenzunahme, als bisher im HRBM angenommen wurden, mit den Bedingungen in der Atmosphäre vereinbar sind. Weiterhin wird mit einem Modellexperiment untersucht, wie sich eine Änderung der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen (vgl. Abschnitt 4.1.1) auf die Vorhersage zur $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme auswirkt.

Das HRBM mit dem Isotopenmodul wird mit den *Pulse-Response*-Funktionen für die Kohlenstoffkreisläufe der Isotope des HILDA-Ozeanmodells (JOOS *et al.*, 1996) und einer 1-Box-Atmosphäre gekoppelt. Mit dem Modellsystem werden Vorhersagen zur Änderung der atmosphärischen CO₂-Konzentration und Isotopensignatur seit Beginn der Industrialisierung durchgeführt. Da die Vorhersagen von den Annahmen über die vorindustriellen Bedingungen in der Atmosphäre abhängen könnten, für die ein stationäres System Biosphäre-Atmosphäre-Ozean angenommen wird, wähle ich für die Initialisierung des System die am weitesten zurückreichenden Meßwerte für die vorindustrielle Periode. Für das Jahr 1765 geben ENTING *et al.* (1994) eine globale CO₂-Konzentration von 278 ppmv und FRIEDLI *et al.* (1986) ein $\delta^{13}\text{C}_a$ von -6.44‰ an. Nach der Initialisierung des Modellsystem für diese atmosphärischen Bedingungen, wird der Modellauf bis zum Jahr 1987 durchgeführt. Die Austauschflüsse mit dem Biosphären- und Ozeanmodell sowie die Kohlenstoffemissionen aus fossilen Quellen und deren Isotopensignaturen (MARLAND *et al.*, 1989, 1995) werden zur Berechnung der CO₂-Konzentration und des $\delta^{13}\text{C}_a$ in der 1-Box-Atmosphäre verwendet. Die im Jahresmittel vorhergesagten Bedingungen in der Modellatmosphäre werden für den Zeitraum 1765 bis 1987 mit jährlichen Mittelwerten für die globale atmosphärische CO₂-Konzentration (ENTING *et al.*, 1994) und Isotopensignatur (FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989) verglichen. Für die Zeit nach 1987 liegen mir keine $\delta^{13}\text{C}_a$ -Meßdaten vor.

Folgende Erweiterungen (Abschnitt 3.5.2.1 und 3.5.2.2) nehme ich am HRBM und an den von mir entwickelten Modellen (Abschnitt 3.4.2) vor, um die Vorhersagen zur landwirtschaftlich genutzten Fläche und zur *NPP* landwirtschaftlicher Kulturen zu verbessern:

3.5.2.1 Änderungen der landwirtschaftlichen Fläche vor 1860

In der Standardversion des HRBM und den von mir entwickelten Modellen zur Vorhersage des Anbaus von C₄-Nutzpflanzen werden Änderungen in der landwirtschaftlichen Fläche vor 1860 bisher nicht berücksichtigt, da mir Daten hierüber nicht vorliegen. 1860 beträgt die landwirtschaftliche Fläche bereits etwa 7 Mio km² (RICHARDS *et al.*, 1983). Um die Flächenumwandlungen zwischen 1765 und 1860 abschätzen zu können, extrapoliere ich die Änderungen in der landwirtschaftlichen Fläche eines Landes zwischen 1860 und 1890 (für diese beiden Jahre liegen Daten von RICHARDS *et al.* (1983) vor) linear zurück bis zum Jahr 1765. In Ländern mit einer Zunahme der Fläche zwischen 1860 und 1890 nehme ich vor 1860 in jedem Jahr eine Reduktion vor. Die landwirtschaftliche Fläche eines Landes beträgt jedoch mindestens 50% der Fläche von 1860. In Ländern mit unveränderter oder abnehmender landwirtschaftlicher Fläche zwischen 1860 und 1890, setze ich die Fläche in den Jahren davor auf den Wert von 1860.

Zur Berechnung der Flächen, die in einem Land für den Anbau von C₄-Nutzpflanzen verwendet werden, treffe ich die Annahme, daß sich das mittlere Verhältnis zwischen der Anbaufläche der C₄-Nutzpflanzenarten und der gesamten landwirtschaftlichen Fläche bezogen auf die Jahre 1961 bis 1965 nicht geändert hat (vgl. Abschnitt 3.4.2).

3.5.2.2 Die relative landwirtschaftliche Produktivität vor 1980

Der Vergleich der globalen Netto-Primärproduktion von C₄-Nutzpflanzen (errechnet aus Daten der FAO (1993)) und der vom Modell vorhergesagten Netto-Primärproduktion (vgl. Abbildung 4.9) hat ergeben, daß die landwirtschaftliche Produktion im Modell für die Zeit vor 1980 überschätzt wird. Dies könnte dadurch bedingt sein, daß es bis 1980 weltweit im Mittel zu einer Intensivierung der Landwirtschaft gekommen ist (z. B. durch Einsatz von Mineraldüngern), die im Modell aber bisher nicht berücksichtigt wurde: Die Standardversion des HRBM benutzt für die Zeit vor 1980 konstante Werte für RAP für jedes Land.

Um die Auswirkungen einer zunehmenden *NPP* landwirtschaftlicher Kulturen auf den Kohlenstoffkreislauf berücksichtigen zu können, treffe ich die Annahme, daß in einem Land

mit Anstieg der RAP zwischen 1980 und 1990 vor 1980 die RAP mit der gleichen Steigung zugenommen hat. Weiterhin nehme ich an, daß vor 1980 auf landwirtschaftlich genutzten Flächen mindestens 20% der natürlichen NPP erreicht wurden ($RAP = 0.2$), sofern diese auch 1980 erreicht wurden. Ist die RAP zwischen 1980 und 1990 in einem Land konstant oder rückläufig, übernehme ich den RAP-Wert von 1980 für den Zeitraum davor.

3.5.2.3 Die Modellatmosphäre 1765 bis 1860

Die atmosphärische CO_2 -Konzentration ist zwischen 1765 und 1860 um 3 ppmv angestiegen (ENTING *et al.*, 1994). Gleichzeitig hat der $\delta^{13}C_a$ -Wert um 0.01‰ abgenommen (FRIEDLI *et al.*, 1986). Falls die Modellvorhersagen zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur für den Zeitraum 1765 bis 1860 nicht mit den gemessenen Bedingungen übereinstimmen, gehe ich zunächst einmal davon aus, daß die Unterschiede im wesentlichen dadurch bedingt sind, daß verlässliche Daten über Änderungen der landwirtschaftlich genutzten Fläche vor 1860 und zu den Emissionen aus fossilen Quellen vor 1844 fehlen. Liegen 1860 in der Modellatmosphäre nicht die beobachteten Bedingungen vor, besteht aufgrund der Wechselwirkungen der Atmosphäre mit der Biosphäre und dem Ozean die Möglichkeit, daß sich die Abweichungen von den beobachteten Bedingungen in die Zeit nach 1860 fortsetzten. Für die Zeit nach 1860 stehen mir jedoch Datensätze zu Änderungen der landwirtschaftlichen Fläche zur Verfügung (RICHARDS *et al.*, 1983). Um also sicherzustellen, daß sich Ozean- und Biosphärenmodell zwischen 1765 und 1860 mit beobachteten Bedingungen der Atmosphäre im Austausch befinden, schreibe ich für diesen Zeitraum CO_2 -Konzentration und $\delta^{13}C_a$ in der Modellatmosphäre vor. Die beobachteten Bedingungen werden erzeugt, indem ^{12}C und ^{13}C der 1-Box-Atmosphäre entnommen oder zugeführt werden. Aus der Isotopensignatur des zusätzlichen Kohlenstoffflusses kann anschließend auf Herkunft oder Verbleib des Kohlenstoffs geschlossen werden, der zur Bilanzierung des $\delta^{13}C$ -Budgets fehlt.

3.5.2.4 Modellexperimente

Es werden sieben Modellläufe durchgeführt, für die die folgenden Bedingungen gelten:

B2 Basislauf 2: Es werden das HRBM und die von mir entwickelten Modelle zur Vorhersage von Gitterelementen mit Anbau von C_4 -Nutzpflanzen mit den oben genannten Erweiterungen eingesetzt. Zur Vorhersage der NPP von C_4 -Pflanzen in natürlicher Vegetation verwende ich das Modell aus Abschnitt 3.4.1. (Ergebnisse dieses Modells sind in Abschnitt 4.2.1 aufgeführt). Im Isotopenmodul wird jeweils ein Fraktionierungsfaktor für die Isotopentrennung des Flusses NPP für C_3 - und C_4 -Pflanzen eingesetzt. Als Bodenmodell verwende ich das des HRBM, wobei ich einen Fraktionierungsfaktor für den Abbau von SOC (α_{SOCa}) von 0.9966 berücksichtige.

In weiteren Modellexperimenten werden Randbedingungen von B2 modifiziert, die nicht genau bekannt sind, von denen ich aber annehme, daß sie die Bilanzen der Kohlenstoffisotope verändern könnten. Änderungen im HRBM, wie sie in den Sensitivitätsexperimenten S1 bis S4 und S6 vollzogen wurden, werden hier nicht berücksichtigt, da die Auswertung von B2 (s. Abschnitt 4.4) gezeigt hat, daß Unterschiede zwischen den beobachteten und vorhergesagten atmosphärischen Bedingungen nicht durch die in diesen Sensitivitätsexperimenten vorgenommenen Änderungen in den Randbedingungen erklärt werden könnten.

M1 Der Fehler in der Isotopenzusammensetzung des Kohlenstoffs aus fossilen Quellen wird von ANDRES *et al.* (1996, zitiert nach HEIMANN & MAIER-REIMER, 1996) mit $\pm 0.5\%$ abgeschätzt. In M1 nehme ich einen um 0.5‰ weniger negativen $\delta^{13}C$ -Wert des Kohlenstoffs an.

- M2** Der Bruttoaustausch zwischen der Atmosphäre und den oberen durchmischten Schichten des Ozeans beträgt im HILDA-Modell 1980 etwa 90 Pg C a^{-1} (JOOS & BRUNO, 1998). Aufgrund von Messungen des ^{14}C -Inventars im Ozean wäre jedoch auch ein um 12% erhöhter Austauschfluß möglich (JOOS, pers. Mitteilung September 1997). In diesem Modellexperiment werden die Koeffizienten, die den Austausch von Kohlenstoff zwischen der Atmosphäre und dem Ozean bestimmen, für den gesamten Modellauf gegenüber B2 um 12% erhöht.
- M3** Die Bestimmung der Änderung der Isotopentrennung bei der *NPP* hat für die Annahme $c_a - c_i = \text{konst.}$ ergeben, daß in C_3 -Pflanzen eine Zunahme um 1.3‰ seit vorindustrieller Zeit aufgetreten sein könnte (Abschnitt 4.1.1). In diesem Modellexperiment nehme ich eine lineare Änderung des Fraktionierungsfaktors $\alpha_{a \text{ Phin, ha}}$ von 0.97905 nach 0.97805 zwischen 1860 und 1987 vor.
- M4** Für die Funktion zur Berechnung des CO_2 -Düngefaktors nehme ich an, daß die Sättigung bei höheren CO_2 -Konzentrationen erfolgt, als sie bisher in der Funktion angenommen wurde. Nach 1860 steigt der CO_2 -Düngefaktor gegenüber B2 zusätzlich linear an und ist 1990 um 10% erhöht.
- M5** Der von ESSER *et al.* (1998) erstellte Datensatz zur Vorhersage landwirtschaftlich genutzter Gitterelemente (s. Abschnitt 3.2) wird im Modell verwendet. Damit ist 1980 die landwirtschaftlich genutzte Fläche um 6446 Mio km^2 (38%) größer als in B2.
- M6** M4 und M5 werden in einem Modellauf gleichzeitig berücksichtigt.

3.5.3 Kopplung des HRBM mit einem Transportmodell für die Atmosphäre: Regionale Bilanz der stabilen Kohlenstoffisotope

Mit dem in diesem Abschnitt beschriebenen Modellexperiment wird untersucht, ob Vorhersagen des HRBM zur regionalen Verteilung von Kohlenstoffquellen und -senken in der Biosphäre mit Meßdaten zum meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten in der Atmosphäre vereinbar sind.

Mit dem HRBM und dem Isotopenmodul wird ein Modellauf für die Periode 1765 bis 1987 durchgeführt, in dem die globale atmosphärische CO_2 -Konzentration (ENTING *et al.*, 1994) und Isotopensignatur (FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989) vorgeschrieben werden. Der Modellauf startet mit einem stationärem System Biosphäre-Atmosphäre für die im Jahr 1765 vorliegende atmosphärische CO_2 -Konzentration von 278 ppmv und dem $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert von -6.44‰ . Zur Vorhersage der landwirtschaftlich genutzten Flächen und der *NPP* in den Kultursystemen verwende ich neben den Modellen des HRBM und dem Modell aus Abschnitt 3.4.2 die Erweiterungen, die in Abschnitt 3.5.2 beschrieben wurden. Zur Vorhersage von C_4 -Pflanzen in natürlicher Vegetation verwende ich das Modell aus Abschnitt 3.4.1.

Die monatlichen gitterelementbezogenen Flüsse der Kohlenstoffisotope zwischen der Biosphäre und der Atmosphäre (*NPP* und Abbau durch heterotrophe Destruenten) aus dem Jahr 1987 werden in das Transportmodell für die Atmosphäre TM2 (HEIMANN, 1995) als untere Randbedingungen vorgegeben. Es werden jeweils vier Simulationsjahre mit den gleichen Randbedingungen für den Transport der Kohlenstoffisotope gerechnet, um stationäre Isotopenkonzentrationen in der Atmosphäre zu erreichen. Aus den monatlichen Konzentrationen in den Gitterboxen des TM2 ($8^\circ \times 10^\circ$) des vierten Jahres werden die jährlichen Mittelwerte im $\delta^{13}\text{C}$ berechnet, die sich aufgrund des Beitrags der Biosphäre ergeben. In gleicher Weise werden aus den Isotopenflüssen des Ozeans (Modellergebnisse des HAMOCC3; MAIER-REIMER, 1993) und aus den Isotopenflüssen aufgrund der Verbrennung von fossilen Energieträgern (ANDRES *et al.*, 1996) die atmosphärischen $\delta^{13}\text{C}$ -Werte berechnet, die sich durch den Beitrag der jeweiligen Komponente ergeben.

Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert, der sich aufgrund der Beiträge der Biosphäre, des Ozeans und der fossilen Quellen in einer Gitterbox einstellt, wird nach Addition der Isotopenkonzentrationen der drei Komponenten berechnet. Es werden die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Gitterboxen, in denen Stationen zur Messung der atmosphärischen Isotopensignatur liegen (TROLIER *et al.*, 1996), für den Vergleich mit dem beobachteten meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten ausgewählt.

Kapitel 4

Ergebnisse

4.1 Fraktionierungsfaktoren im ^{13}C -Modellkreislauf

Die Fraktionierungsfaktoren im ^{13}C -Kreislauf des HRBM wurden durch Auswertung von gemessenen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten aus der Literatur gewonnen. Die dabei verwendete Methodik wurde in den Abschnitten 3.3.2 bis 3.3.5 beschrieben. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte sind in Anhang A.1 und A.2 zusammengestellt.

4.1.1 Isotopentrennung bei der C-Aufnahme in die Phytomasse

Mit einer Literaturstudie sollte geklärt werden, ob Unterschiede in der Stärke der Isotopentrennung zwischen verschiedenen Pflanzentypen unabhängig vom Photosynthesetyp (C_3 vs. C_4) existieren und ggf. sollten die Fraktionierungsfaktoren bestimmt werden. Eine im Vergleich zu den Laubbäumen etwa 2‰ weniger starke Isotopentrennung wird den Nadelhölzern aufgrund des weniger leistungsfähigen Wasserleitungssystems zugeschrieben (MARSHALL & ZHANG, 1994). BUCHMANN *et al.* (1997a) diskutieren eine stärkere Fraktionierung bei laubwerfenden im Vergleich zu immergrünen Laubbäumen. LLOYD & FARQUHAR (1994) haben mit Hilfe eines Modells die $^{13}\text{CO}_2$ -Diskriminierung bei der Photosynthese für die Vegetationstypen des Datensatzes von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) bestimmt. Die Unterschiede in der Isotopentrennung innerhalb der C_3 -Pflanzen sind mit etwa 5‰ geringer als zwischen C_3 - und C_4 -Pflanzen.

Neben dem Datensatz von LLOYD & FARQUHAR (1994) ist mir kein weiterer Datensatz bekannt, in dem bezüglich der Stärke der Isotopentrennung zwischen verschiedenen Vegetationstypen unterschieden wird. Zur Untersuchung des Einflusses einer vegetationsstypenspezifischen Isotopentrennung auf die Modellergebnisse verwende ich daher diesen Datensatz und übernehme die Werte mit umgekehrtem Vorzeichen als Fraktionierung (vgl. Kapitel 2) zur Berechnung von $^{13}\text{NPP}_{ha}$. Der Satz von Fraktionierungen für die Biome, die im Modell von PRENTICE *et al.* (1992) unterschieden werden, ist in Tabelle 4.1 aufgeführt. Er wird im Sensitivitätsexperiment S2 eingesetzt.

Alternativ verwende ich jeweils einen mittleren Fraktionierungsfaktor für C_3 - und C_4 -Pflanzen, der aus gemessenen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten abgeleitet wurde (Gleichung 3.17). O'LEARY (1988) zeigt in ihrer Arbeit eine Häufigkeitsverteilung von $\delta^{13}\text{C}$ -Werten von Pflanzenmaterialien. Die bimodale Verteilung aufgrund der unterschiedlichen $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C_3 - und C_4 -Pflanzen ist deutlich zu erkennen. Im Bereich der typischen Werte für C_3 -Material treten $\delta^{13}\text{C}$ -Werte um -27.5‰ am häufigsten auf. Unter der Annahme, daß die Häufigkeitsverteilung gleichermaßen auf Analysen von Holz- und Blattmaterial beruht, das sich um etwa 1‰ unterscheidet (vgl. Tabelle A.1), liegt der mittlere $\delta^{13}\text{C}$ -Wert für das Blattmaterial bei etwa -28.0‰ . Geht man weiterhin davon aus, daß das Blattmaterial für die $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen zwischen 1950 und 1980 bei einer mittleren Isotopenzusammensetzung der

Tabelle 4.1: Die Fraktionierung bei der Aufnahme von CO₂ in die Phytomasse für die Biome des Modells von PRENTICE *et al.* (1992). Die Stärke der Isotopentrennung in den Biomen wurde der Arbeit von LLOYD & FARQUHAR (1994) entnommen. Sofern Angaben für einen Biomtyp fehlten, wurde der Wert eines vergleichbaren Vegetationstyps eingesetzt (s. Fußnoten).

Biom	$\epsilon_a^{PHin,ha}$ [‰]	Biom	$\epsilon_a^{PHin,ha}$ [‰]
Tropischer Trockenwald /Savanne	-18.6(C ₃) -3.6(C ₄)	Xerophytische Gehölze /Buschwald	-12.9(C ₃) -3.6(C ₄)
Trockenwüste	-14.2(C ₃)* -3.7(C ₄)*	Warmgemäßigtes Grasland /Buschland	-15.5(C ₃) -3.5(C ₄)
Kühlgemäßigtes Grasland /Buschland	-17.4(C ₃) [†] -3.5(C ₄) [†]	Halbwüste	-14.2(C ₃) -3.7(C ₄)
Saisonal tropischer Regenwald	-18.9	Kühlgemäßiger Nadelwald	-15.4
Immergrüner tropischer Regenwald	-18.4	Kühlgemäßiger Mischwald	-18.3
Subtropischer immergrüner Laubwald /warmgemäßigter Mischwald	-19.0	Saisonal laubwerfender Wald der gemäßigten Zone	-19.6 [‡]
Borealer Mischwald	-18.3 [§]	Borealer Nadelwald	-15.6 [¶]
Borealer, saisonaler laubwerfender Wald	-19.6	Tundra	-16.1
Eis/Polarwüste	-16.1		

*Wert für *Halbwüste*.

[†]Wert für *Grasländer*.

[‡]Wert für *Kühlgemäßiger laubwerfender Wald*.

[§]Wert für *Kühlgemäßiger Mischwald*.

[¶]Wert für *Taiga*.

^{||}Wert für *Tundra*.

Atmosphäre ($\delta^{13}C_a$) von -7.2‰ gebildet wurde, kann nach Gleichung 3.17 für den Fraktionierungsfaktor $\alpha_a^{PHin,ha}$ des C₃-Blattmaterials ein mittlerer Wert von 0.97905 bestimmt werden ($\epsilon_a^{PHin,ha} = -20.95\text{‰}$).

Zur Ermittlung der mittleren Isotopentrennung bei der C-Aufnahme durch C₄-Pflanzen wurde eine Datenbank mit $\delta^{13}C$ -Werten angelegt (s. Anhang A.2). Die Auswertung von 1488 Meßwerten ergab einen mittleren $\delta^{13}C$ -Wert für das C₄-Pflanzenmaterial von -12.72‰ . Unter Berücksichtigung eines mittleren $\delta^{13}C_a$ von -7.2‰ errechnet sich der C₄-Fraktionierungsfaktor $\alpha_a^{PHin,ha}$ nach Gleichung 3.17 zu 0.99444. SCHULZE *et al.* (1996) haben die mittleren $\delta^{13}C$ -Werte für C₄-Pflanzen des NADP-ME, NAD-ME und des PCK-Photosynthesetyps mit -11.8 , -13.3 und -12.5‰ bestimmt. Da mir zum regionalen Vorkommen der C₄-Pflanzentypen nur Daten von HATTERSLEY (1992) für Australien vorliegen, die zudem nur Angaben zum Anteil der C₄-Pflanzenarten eines Typs an der Anzahl aller C₄-Arten in einer Region enthalten, verwende ich im Modell keine unterschiedlichen Fraktionierungsfaktoren für die verschiedenen C₄-Pflanzentypen.

Pflanzen mit Crassulaceen Säurestoffwechsel (CAM) zeigen $\delta^{13}C$ -Werte zwischen -13 und -27‰ (O'LEARY, 1981). CAM-Pflanzen können lokal hohe Phytomassen erbringen (EVENARI, 1985). Global ist ihr Anteil an der *NPP* aber wohl zu gering, um für die in dieser Arbeit untersuchten Fragestellungen eine explizite Modellierung erforderlich zu machen (Abschätzung nach MACMAHON & WAGNER, 1985 und WERGER, 1986).

Die Auswertung von $\delta^{13}C$ -Werten von verschiedenen Pflanzenmaterialien jeweils eines Individuums ergab, daß sich Blatt- und Holzmaterial um 1.06‰ und Blatt- und Wurzel-

material um 1.21‰ unterscheiden, wobei Holz- und Wurzelmaterial jeweils gegenüber dem Blattmaterial mit ^{13}C angereichert sind (Tabellen A.1 und A.2). Die $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen von unterirdischem Material berücksichtigen nur Feinwurzelmaterial, für die $\delta^{13}\text{C}$ -Differenz zwischen Blatt- und unterirdischem Holzmaterial treffe ich die Annahme, daß sie der Differenz zwischen dem Blatt- und dem oberirdischem Holzmaterial entspricht: $\alpha_{PHin,ha} PHin,hb = 1.00121$; $\alpha_{PHin,ha} PHin,wa = \alpha_{PHin,ha} PHin,wb = 1.00106$. Aufgrund der geringen Anzahl der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte für Blatt- und Holzmaterial ($n = 61$) sowie für Blatt- und Wurzelmaterial ($n = 34$, darunter 5 Wertepaare für C_4 -Pflanzen) und der hohen Streuung in den Differenzen (z. B. *Picea sitchensis*: $\alpha_{PHin,ha} PHin,wa = 0.59 \pm 0.4$, $n = 16$) ist eine Unterscheidung von Pflanzenarten bei der Vorhersage der Isotopenzusammensetzung von Holz- und Wurzelmaterial nicht sinnvoll.

Die Abhängigkeit der Isotopentrennung von c_i/c_a

Die Modelle für die Isotopentrennung in C_3 - und C_4 -Pflanzen (Abschnitt 3.3.2) zeigen einen linearen Zusammenhang zwischen der Fraktionierung und c_i/c_a (Abbildung 4.1). Eine Zunahme von c_i/c_a um 0.1 führt in der C_3 -Modellpflanze zu einem Anstieg der Isotopentrennung (stärker negatives $\epsilon_{a,ass}$) um 2.3‰. In der C_4 -Modellpflanze beeinflusst die Leckrate (ϕ) die Abhängigkeit der Fraktionierung von c_i/c_a : Eine Zunahme von c_i/c_a um 0.1 verringert bei $\phi = 0.23$ die Isotopentrennung um 0.37‰ und bei $\phi = 0.31$ um 0.15‰. Bei $\phi = 0.39$ wird hingegen die Isotopentrennung um 0.08‰ gesteigert, wenn c_i/c_a um 0.1 zunimmt. Eine Änderung des Diffusionswiderstandes oder der Carboxylierungsrate hat – unabhängig von dem Modellpflanzentyp und von der Leckrate – dann den größten Einfluß auf eine Änderung der Stärke der Isotopentrennung, wenn c_i/c_a 0.5 beträgt.

Unter der Annahme, daß bei einer Änderung von c_i/c_a die Änderungen der Isotopensignaturen der Assimilate und des Phytomassenzuwachs gleich sind (FARQUHAR *et al.*, 1982; VOGEL, 1993) und daß die Differenz von c_a und c_i konstant ist (MARSHALL & MONSERUD, 1996), kann die Differenz zwischen den Isotopentrennungen des Flusses NPP berechnet werden, die sich für die vorindustrielle und heutige atmosphärische CO_2 -Konzentration ergeben. Aus Abbildung 4.1a kann ein Wert für c_i/c_a in C_3 -Pflanzen von 0.73 bestimmt werden, wenn eine mittlere Fraktionierung bei der C-Aufnahme von $\epsilon_{a,PHin,ha} = -20.95$ ‰ (s. o.) angenommen wird. c_i beträgt 234 ppmv, wenn die mittlere atmosphärische CO_2 -Konzentration der Jahre 1950 bis 1980 von 321 ppmv eingesetzt wird, für die die Fraktionierung bestimmt wurde (0.73×321 ppmv). Die Differenz von c_a und c_i beträgt 87 ppmv. Bei einem Anstieg der atmosphärischen CO_2 -Konzentration von vorindustriell 285 ppmv auf 350 ppmv 1990 wäre c_i/c_a um 0.057 angestiegen ($[350 \text{ ppmv} - 87 \text{ ppmv}] / 350 \text{ ppmv} - [285 \text{ ppmv} - 87 \text{ ppmv}] / 285 \text{ ppmv}$) und die Fraktionierung hätte um 1.3‰ zugenommen. Für die C_4 -Modellpflanzen ergäbe sich seit vorindustrieller Zeit eine Änderung der Fraktionierung von höchstens 0.2‰.

4.1.2 Fraktionierungsfaktoren für die Produktion von SOC

Die Auswertung der Isotopensignaturen von Pflanzenmaterial und der darin enthaltenen Ligninfraktion (Tabelle A.3) nach Gleichung 3.33 ergab für die Produktion von SOC eine mittlere Fraktionierung von -3.66 ‰. Es wurden $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C_3 - und C_4 -Pflanzen sowie von Blatt-, Wurzel- und Holzmaterial berücksichtigt; signifikante Unterschiede in der Fraktionierung zwischen den Pflanzentypen oder den Materialien können aufgrund der geringen Anzahl von Literaturdaten (insgesamt 20 Wertepaare) nicht berechnet werden. Ich verwende daher den Fraktionierungsfaktor von 0.99634 ($1 - 3.66$ ‰) zur Berechnung der ^{13}C - SOC -Produktionskoeffizienten des krautigen und holzigen Materials ($\alpha_{L,h SOC} = \alpha_{L,w SOC}$, vgl. Gleichung 3.35 und 3.36).

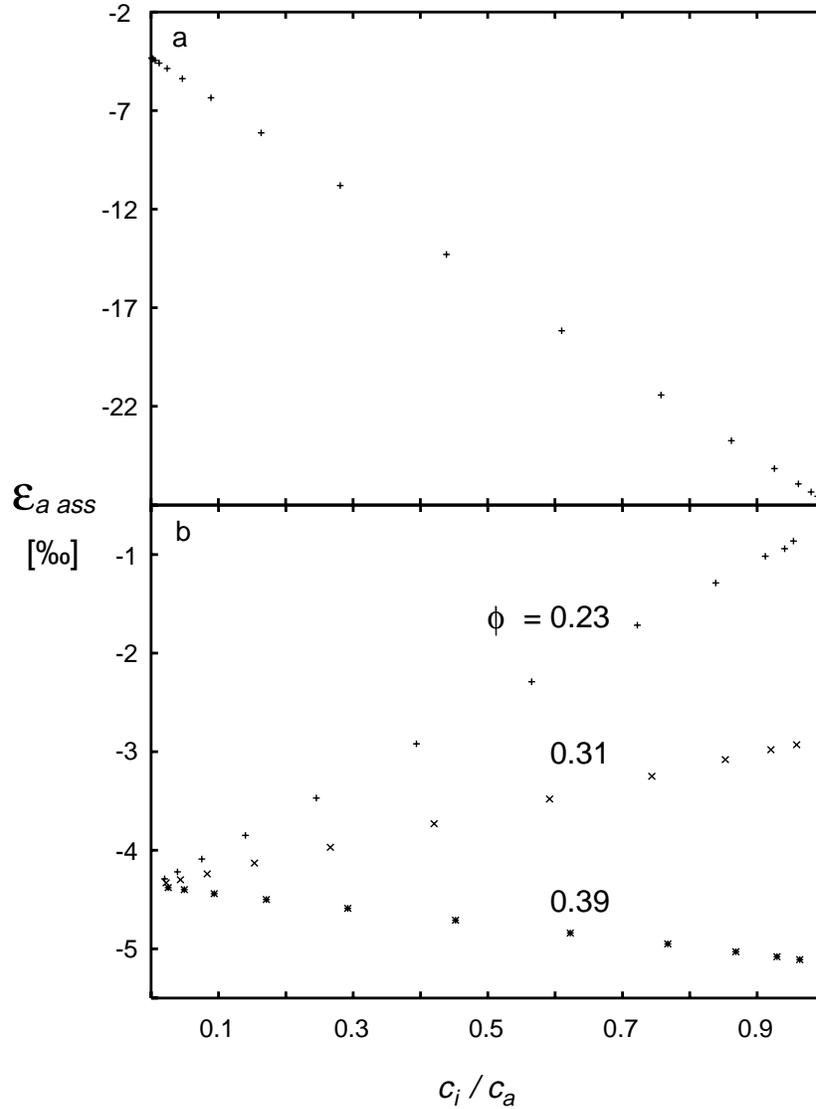


Abbildung 4.1: Die Abhängigkeit der Fraktionierung $\epsilon_{a, ass}$ von dem Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration (c_i/c_a) ermittelt mit Modellen für die Isotopentrennung in C_3 - (a) und C_4 -Pflanzen (b). Die Fraktionierung wurde vereinfacht als Differenz der vorhergesagten Isotopensignatur der Assimilate und der Atmosphäre ($\delta^{13}\text{C}_{ass} - \delta^{13}\text{C}_a$) angegeben. Die Änderung von c_i/c_a in den Modellen wurden erreicht durch eine Änderung des Diffusionswiderstandes oder des Carboxylierungskoeffizienten der Ribulosebiphosphat-carboxylase bzw. der Phosphoenolpyruvatcarboxylase um den Faktor 2. ϕ , Leckrate.

4.1.3 Fraktionierungsfaktoren für den Abbau von Bestandesabfall und *SOC*

Abbauexperimente mit Mikroorganismen und Invertebraten auf ligninfreiem Substrat sind von DENIRO & EPSTEIN (1978), MACKO & ESTEP (1984), BLAIR *et al.* (1985) und MARY *et al.* (1992) durchgeführt worden. Mit einer Ausnahme (*Caenorhabditis elegans*; DENIRO & EPSTEIN, 1978) konnte entweder in den Organismen eine Anreicherung *oder* im freigesetzten CO₂ eine Abreicherung mit ¹³C gegenüber dem Substrat gemessen werden. Aus keinem Experiment kann jedoch die Fraktionierung nach Gleichung 3.39 berechnet werden, da die Isotopenzusammensetzung des nicht umgesetzten Substrats während oder am Ende des Abbauxperimentes ($\delta^{13}\text{C}(t)$ in Gleichung 3.39) nicht bestimmt wurde. Aus einer Anreicherung von ¹³C in den Organismen gegenüber dem Substrat kann nicht auf eine Isotopentrennung beim Abbau geschlossen werden, da die Kohlenstoffplätze innerhalb einer Verbindung unterschiedlich häufig mit ¹³C besetzt sein können (ROSSMANN *et al.*, 1991; ABELSON & HOERING, 1961; COLLISTER *et al.*, 1994) und bevorzugt ¹³C-angereicherte funktionelle Gruppen zum Aufbau der Biomasse der Destruenten verwendet worden sein könnten.

Die bevorzugte Freisetzung von ¹²CO₂ kennzeichnet die Richtung der Isotopentrennung beim Abbau. Zur Berechnung der Isotopentrennung zwischen dem freigesetzten CO₂ und dem Substrat müssen von beiden Komponenten die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte bekannt sein (s. Definition 2.2 und 2.3). In den oben zitierten Arbeiten wurden jedoch nur die Isotopenzusammensetzungen des Substrats vor dem Abbauxperiment bestimmt. MARY *et al.* (1992) bestimmten eine mittlere Differenz zwischen der Isotopenzusammensetzung des Substrats (Wurzelexudate und Wurzelfragmente mit einem Ligningehalt von weniger als 1.5%) und dem freigesetzten CO₂ von etwa 1.4‰, nachdem 10% des Substrats abgebaut worden waren. Vernachlässigt man die Änderung der Isotopenzusammensetzung des Substrats während des Abbaus, beträgt der Fraktionierungsfaktor für den Abbau $\alpha_{L,bb a}$ 0.9986 (vgl. Gleichung 3.20). Da in dem genannten Abbauxperiment der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des noch verfügbaren Substrats durch die Freisetzung des mit ¹²C angereicherten CO₂ bereits weniger negativ sein sollte (nach Gleichung 3.39 höchstens 0.15‰), ist anzunehmen, daß die Isotopentrennung unterschätzt wird.

Ich übernehme den Wert von $\alpha_{L,bb a}$ auch für die Isotopentrennung beim Abbau von krautigem oberirdischen und holzigem Material (Gleichung 3.40 bis 3.43), da mir hierzu keine Daten aus Abbauxperimenten vorliegen.

Aus der Literatur sind mir zwei Studien bekannt, in denen bei Abbauxperimenten gleichzeitig die Menge und die Isotopenzusammensetzung des *SOC* bestimmt wurden. Nach Gleichung 3.39 ergibt sich aus den Daten von BALEDENT & MARIOTTI (1996) ein Wert für den Fraktionierungsfaktor beim Abbau von 0.9983. NADELHOFFER & FRY (1988) geben einen mittleren Fraktionierungsfaktor von 0.9992 an, wobei der kleinste von ihnen bestimmte Fraktionierungsfaktor 0.9972 betrug. In beiden Arbeiten enthielt der *SOC* ligninfreie und ligninhaltige Bestandteile und entspricht damit nicht der Zusammensetzung des *SOC*-Pools im HRBM, in das nur Ligninmaterial gelangt. Da mir zum Abbau von Lignin im Boden und der dabei auftretenden Änderung der Isotopensignatur keine Daten vorliegen, verwende ich den Mittelwert aus den genannten Studien von BALEDENT & MARIOTTI (1996) und NADELHOFFER & FRY (1988) für den Abbau von *SOC* im Modell ($\alpha_{SOC a} = 0.9987$).

Folgende Überlegungen zeigen, daß das einfache Modell zur Berücksichtigung des *SOC* im HRBM nach Einbau der Isotopentrennung in der bisherigen Form nicht mit beobachteten Daten zur Isotopenzusammensetzung des Pools vereinbar ist: Zunächst mache ich eine Abschätzung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes¹, den das Modell nach Erreichen eines stationären Zu-

¹Der Unterschied im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert zwischen zwei Pools kann näherungsweise dadurch bestimmt werden, daß die Fraktionierungen ϵ der Prozesse addiert werden, die die Isotopensignatur des einen Pools gegenüber der des anderen verändern (vgl. MOOK, 1986).

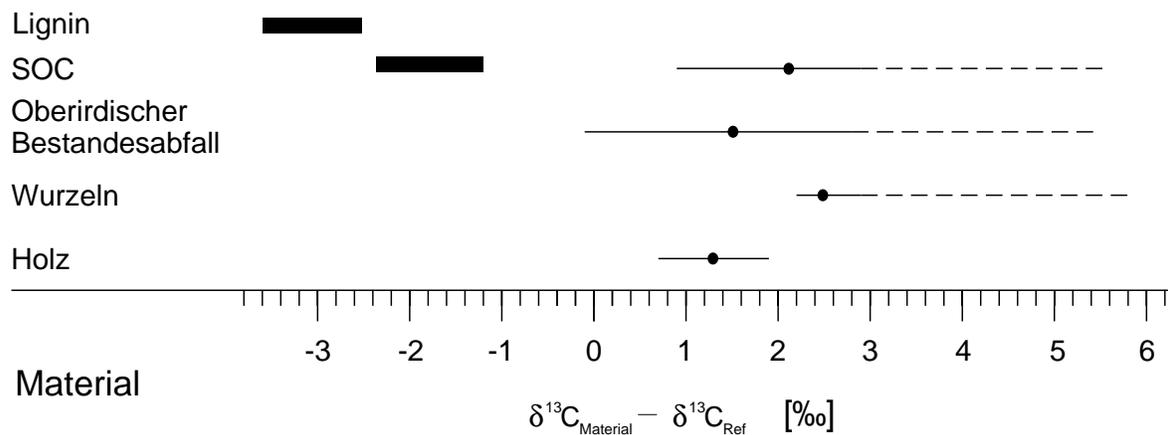


Abbildung 4.2: Modellergebnisse des HRBM (Balken) und Meßdaten (Linien) zu den Unterschieden in den Isotopensignaturen von Pflanzenmaterial und *SOC*. Die Angaben sind auf den $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des krautigen oberirdischen Phytomassenkompartiments eines Gitterelements bzw. auf den des Blattmaterials am Standort bezogen ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Ref}}$). Die Länge der Balken und Linien gibt die Spanne der Unterschiede in den Isotopensignaturen wieder, die für diese Abbildung ausgewertet wurden. Die Modellergebnisse beziehen sich auf Signaturen von Pools in einem stationären System Biosphäre-Atmosphäre bei Verwendung der Fraktionierungsfaktoren $\alpha_{L\text{SOC}} = 0.99634$ und $\alpha_{\text{SOC}a} = 0.9987$. Die verwendeten Meßdaten sind in Tabelle A.4 zusammengefaßt. Die gestrichelten Linien beziehen sich auf die Messungen aus dem tropischen Regenwald, in dem das Blattmaterial an einem Standort je nach Vorkommen im Bestand bereits bis zu 6‰ unterschiedliche $\delta^{13}\text{C}$ -Werte aufweisen kann. Da aus den Messungen im tropischen Regenwald nicht ersichtlich war, welche mittlere Isotopenzusammensetzung im Blattmaterial vorlag, habe ich die Werte für die Berechnung der mittleren Differenzen (Punkte) nicht berücksichtigt.

stands (Pooländerungen und Änderungen im $\delta^{13}\text{C}$ sind gleich Null) für *SOC* im Vergleich zur Phytomasse in einem Gitterelement vorhersagen würde, und stelle diese anschließend $\delta^{13}\text{C}$ -Meßwerten gegenüber.

Wird der auf S. 42 unten hergeleitete mittlere Wert für den Fraktionierungsfaktor beim Abbau von 0.9987 verwendet, ist der *SOC* im stationären Zustand um 1.3‰ ($0.9987 - 1$) gegenüber dem Lignin aus der Phytomasse mit ^{13}C angereichert. Das Lignin selbst ist wiederum gegenüber der Phytomasse an ^{13}C um 3.66‰ ($0.99634 - 1$) abgereichert. Insgesamt ergibt sich für den *SOC* gegenüber dem Material, das in den Boden gelangt, eine Anreicherung um 2.36‰ ($\epsilon_{L\text{SOC}} - \epsilon_{\text{SOC}a} = -3.66\text{‰} - [-1.3\text{‰}]$). Trägt die krautige Phytomasse allein zum *SOC* bei, ist der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des *SOC* also 2.36‰ stärker negativ als der der krautigen Phytomasse. Trägt die holzige Phytomasse allein zum *SOC* bei, ist der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des *SOC* 1.3‰ stärker negativ als der der krautigen Phytomasse ($\epsilon_{L\text{SOC}} - \epsilon_{\text{SOC}a} - \epsilon_{\text{PHin,ha Phin,w}} = -3.66\text{‰} - [-1.3\text{‰}] + 1.06\text{‰}$). Trägt das Feinwurzelmaterial allein zum *SOC* bei, ist der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des *SOC* 1.15‰ stärker negativ als der der krautigen Phytomasse ($\epsilon_{L\text{SOC}} - \epsilon_{\text{SOC}a} - \epsilon_{\text{PHin,ha Phin,hb}} = -3.66\text{‰} - [-1.3\text{‰}] + 1.21\text{‰}$). Die ligninfreien Bestandteile der toten Phytomasse sind im Modell zwar vom *SOC* getrennt, müssen aber aufgrund ihres Vorkommens im Boden beim Vergleich mit beobachteten Daten teilweise dem *SOC* zugerechnet werden. Der Bestandesabfallpool eines Gitterelements ist jedoch im Mittel etwa 32 mal (mindestens 10 mal) kleiner als der *SOC*-Pool und kann daher bei der Abschätzung des *SOC*- $\delta^{13}\text{C}$ -Werts vernachlässigt werden. Werden im HRBM die Fraktionierungsfaktoren $\alpha_{L\text{SOC}} = 0.99634$ und $\alpha_{\text{SOC}a} = 0.9987$ verwendet, ist der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des *SOC* also etwa 1.1 bis 2.4‰ stärker negativ als der der Phytomasse (Abbildung 4.2).

In Abbildung 4.2 sind einige beobachtete Unterschiede in der Isotopenzusammensetzung zwischen den Phytomassenpools, dem Bestandesabfall und dem *SOC* dargestellt. Die Angaben beruhen auf $\delta^{13}\text{C}$ -Messungen der Materialien an jeweils einem Standort in verschiedenen Vegetationstypen (Tabelle A.4). Der mittlere $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des *SOC* ist *weniger negativ* als der des Blatt- und des Holzmaterials und liegt im Bereich des $\delta^{13}\text{C}$ -Werts für das Wurzelmaterial. An einigen Standorten zeigte der *SOC* von allen untersuchten Pools sogar den am wenigsten negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert (BUCHMANN *et al.*, 1997a). Diese Beobachtungen können von dem Modell nur erklärt werden, wenn beim Abbau ein kleinerer Fraktionierungsfaktor als 0.9987 angenommen werden würde. Mit dem kleinsten von NADELHOFFER & FRY (1988) bestimmten Fraktionierungsfaktor von 0.9972 würde im Modell immer noch eine Abreicherung an ^{13}C im *SOC* gegenüber dem Material stattfinden, das in den Boden gelangt. Die seit vorindustrieller Zeit beobachtete Abnahme des $\delta^{13}\text{C}$ im atmosphärischen CO_2 um etwa 1.2‰ (FRIEDLI *et al.*, 1986), die über die Photosynthese zu einer Abnahme des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes im Pflanzenmaterial führt (Suess Effekt), reicht ebenfalls nicht aus, um die im Vergleich zur Phytomasse weniger negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des *SOC* mit dem Modell erklären zu können.

Für die Unterschiede zwischen den beobachteten und vom Modell vorhergesagten $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des *SOC* im Vergleich zur Phytomasse kommen folgende Ursachen in Frage:

- Im HRBM enthält der *SOC* nur das an ^{13}C abgereicherte Ligninmaterial. Tatsächlich tragen zum *SOC* neben den Bestandteilen des Lignins weitere Pflanzensubstanzen wie z. B. Aminosäuren (KUZYAKOV, 1997) und Kohlenhydrate bei (GUGGENBERGER *et al.*, 1995; PIGNALOSA, 1997; WILSON, 1987). Durch Polykondensation entstehen Verbindungen, die mit Tonmineralen Komplexe bilden können und dadurch vor einem weiteren mikrobiellen Abbau geschützt sind (LADD *et al.*, 1995; BALABANE, 1996). Die abbauresistente Fraktion des *SOC* enthält folglich Pflanzenverbindungen, die im Vergleich zum Lignin bis zu 5‰ weniger negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte aufweisen können (DEINES, 1980; WILSON & GRINSTEDT, 1977; TIESZEN & FAGRE, 1993).
- Im HRBM wird beim Abbau zwischen der Ligninfraktion im frischen Bestandesabfall und den Ligninabbauprodukten im *SOC* nicht unterschieden. Tatsächlich kann jedoch das Ligninmaterial der Phytomasse z. B. durch Basidiomyceten rasch abgebaut werden (60 bis 75% innerhalb von 6 Monaten, COOL *et al.*, 1957, zitiert nach CHRISTMAN & OGLESBY, 1971; KIRK & FARRELL, 1987). Erst die Polykondensation der Ligninfragmente mit anderen Verbindungen und die Komplexbildung mit Tonmineralen erhöht die Abbauresistenz des verbleibenden Kohlenstoffs.

Um im Modell den Beitrag von ligninfreiem Material zum *SOC* zu ermöglichen und um zwischen der Abbaurrate von Lignin im Pflanzenmaterial und Ligninfragmenten im *SOC* unterscheiden zu können, nehme ich folgende Änderungen im HRBM vor (Abbildung 4.3): 1. Ein Pool zur Aufnahme der Ligninfraktion des Bestandesabfalls wird eingeführt (Ligninbestandesabfall, *Ligl*), 2. die Flüsse im Bodenmodell der Standardversion des HRBM zur Produktion des *SOC* werden in den Pool *Ligl* geleitet, 3. von allen fünf Bestandesabfallkompartimenten erfolgt die Produktion von *SOC*.

Unter Berücksichtigung der Flüsse für die Produktion und den Abbau von Bestandesabfall und den Abbau von *SOC* (vgl. Abschnitt 3.1.1.1) ergibt sich das nachfolgende Differentialgleichungssystem. Die Symbole sind in Tabelle 4.2 aufgelistet.

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}L_{ha} &= LP_{ha} - LD_{ha} - F_{L,ha}L_{igl} - F_{L,ha}SOC \\ &= clp_{ha} \cdot PH_{ha} - cld_{ha} \cdot L_{ha} - cll_{igl,ha} \cdot clp_{ha} \cdot PH_{ha} - clsoc_{ha} \cdot L_{ha} \end{aligned} \quad (4.1)$$

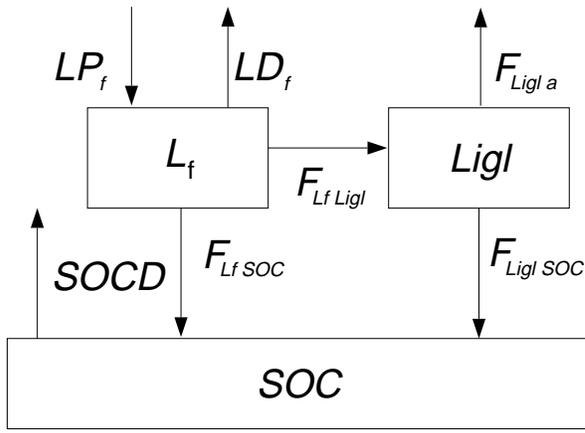


Abbildung 4.3: Systemdiagramm eines alternativen Bodenmodells für das HRBM. Kohlenstoffpools sind durch Kästen, Kohlenstoffflüsse durch Pfeile gekennzeichnet. Eine Liste der Symbole findet sich in Tabelle 4.2. Stellvertretend für die vier Bestandesabfallkompartimente ist ein Kompartiment (L_f) wiedergegeben.

Die Differentialgleichungen für die Bestandesabfallkompartimente L_{hb} , L_{wa} und L_{wb} ergeben sich aus der obenstehenden Gleichung durch Austausch der Indizes.

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}Ligl &= F_{L,ha\ Ligl} + F_{L,hb\ Ligl} + F_{L,wa\ Ligl} + F_{L,wb\ Ligl} - F_{Ligl\ SOC} - F_{Ligl\ a} , \\ &= clligl_{ha} \cdot LP_{ha} + clligl_{hb} \cdot LP_{hb} + clligl_{wa} \cdot LP_{wa} + clligl_{wb} \cdot LP_{wb} \\ &\quad - cliglsoc \cdot Ligl - cligla \cdot Ligl , \end{aligned} \quad (4.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}SOC &= F_{L,ha\ SOC} + F_{L,hb\ SOC} + F_{L,wa\ SOC} + F_{L,wb\ SOC} + F_{Ligl\ SOC} - SOCD , \\ &= clsoc_{ha} \cdot L_{ha} + clsoc_{hb} \cdot L_{hb} + clsoc_{wa} \cdot L_{wa} + clsoc_{wb} \cdot L_{wb} \\ &\quad + cliglsoc \cdot Ligl - csocd \cdot SOC . \end{aligned} \quad (4.3)$$

Die Koeffizienten des Systems. Für die Koeffizienten der Produktion von Ligninbestandesabfall, $clligl_{ha}$ und $clligl_{hb}$, behalte ich den HRBM-Wert für die Produktion von SOC aus krautiger toter Phytomasse $csocp_h$ bei. Für $clligl_{wa}$ und $clligl_{wb}$ verwende ich den Wert von $csocp_w$.

Der Abbau von Lignin erfolgt langsamer als der des restlichen toten Pflanzenmaterials (BERG & STAFF, 1980; MCCLAUGHERTY *et al.*, 1985). MAYAUDON & SIMONART (1959a, b) bestimmten den Abbau von Verbindungen im Boden, die aus ^{14}C -markiertem Pflanzenmaterial extrahiert worden waren. Nach 30 Tagen konnten noch 11% der ausgebrachten Glucose, 20% der Hemicellulose und Cellulose, 20% der wasserlöslichen Fraktion, 25% des Proteins sowie 75% des Lignins wiedergefunden werden. Nimmt man eine exponentielle Abnahme der Verbindungen beim Abbau an, beträgt der Abbaukoeffizient für Lignin etwa 20% des Koeffizienten für die ligninfreien Verbindungen. Ich nehme daher an, daß auch der Abbaukoeffizienten des Ligninbestandesabfalls ($cligla$) 20% des Abbaukoeffizienten für die ligninfreien Bestandesabfall ($cligla$) beträgt:

$$cligla = 0.2 \cdot cld_{ha} . \quad (4.4)$$

Die Vorgänge bei der Bildung des Humus aus Lignin und weiteren Verbindungen sind noch unklar. Die bisherigen Ergebnisse von Strukturuntersuchungen an SOC (BALDOCK *et al.*, 1992) und Abbauxperimenten (KONONOVA & ALEKSANDROVA, 1959; BREZNAK & BRUNE, 1994; REID, 1995) deuten darauf hin, daß Mikroorganismen mit extrazellulären und intrazellulären Prozessen beteiligt sind. Da Mikroorganismen bei der Humifizierung einen Teil des Pflanzenmaterials zu CO_2 abbauen, nehme ich an, daß die Produktion von SOC aus Bestandesabfall proportional zum Abbau von Bestandesabfall ist. Abbauxperimente mit

Tabelle 4.2: Die Kohlenstoffpools, -flüsse und Flußkoeffizienten des alternativen Bodenmodells für das HRBM aus Abbildung 4.3.

Symbol	Variable	Abhängigkeit
L_f	Ligninfreier Bestandesabfall	Produktion von Bestandesabfall, Menge des ligninfreien Materials der Phytomasse, Abbau von ligninfreiem Bestandesabfall
L_{igl}	Ligninbestandesabfall	Ligningehalt der Phytomasse, Abbau des ligninfreien Bestandesabfalls
SOC	Organisch gebundener Kohlenstoff im Boden	Produktion von SOC aus ligninfreiem Bestandesabfall und Ligninbestandesabfall, Abbau von SOC
LP_f	Produktion von Bestandesabfall	Phytomasse, Produktionskoeffizient für Bestandesabfall
LD_f	Abbau von ligninfreiem Bestandesabfall	ligninfreier Bestandesabfall, Abbaukoeffizient
$SOCD$	Abbau von SOC	SOC , Abbaukoeffizient
$F_{L_f SOC}$	Produktion von SOC aus ligninfreiem Bestandesabfall	ligninfreier Bestandesabfall, Produktionskoeffizient
$F_{L_f L_{igl}^*}$	Produktion von Ligninbestandesabfall	Produktion von ligninfreiem Bestandesabfall, Ligningehalt der Phytomasse
$F_{L_{igl} SOC}$	Produktion von SOC aus Ligninbestandesabfall	Ligninbestandesabfall, Produktionskoeffizient
$F_{L_{igl} a}$	Abbau von Ligninbestandesabfall	Ligninbestandesabfall, Abbaukoeffizient
clp_f	Produktionskoeffizient für Bestandesabfall	mittleres Bestandesalter der krautigen oder holzigen Vegetation im Biom
cld_f	Abbaukoeffizient für ligninfreien Bestandesabfall	Temperatur, Niederschlag, abzubauenendes Material (krautig/holzig)
$csocd$	Abbaukoeffizient für SOC	Temperatur, Niederschlag, Bodentyp
$clsoc_f$	Produktionskoeffizient für SOC aus ligninfreiem Bestandesabfall	Abbaukoeffizient für ligninfreien Bestandesabfall
$cll_{igl}_f^\dagger$	Produktionskoeffizient für Ligninbestandesabfall	Ligningehalt der Phytomasse
$cligsoc$	Produktionkoeffizient für SOC aus Ligninbestandesabfall	Abbaukoeffizient für Ligninbestandesabfall
$cligla$	Abbaukoeffizient für Ligninbestandesabfall	Abbaukoeffizient für ligninfreiem Bestandesabfall

f bezeichnet das Bestandesabfallkompartiment: ha , hb , wa oder wb .

*Der Fluß entspricht dem Fluß $SOCP$ im Bodenmodell der Standardversion HRBM.

$^\dagger cll_{igl}_{ha}$ und cll_{igl}_{hb} entsprechen $csocp_h$, cll_{igl}_{wa} und cll_{igl}_{wb} entsprechen $csocp_w$ im Bodenmodell der Standardversion des HRBM.

Pflanzenmaterial belegen, daß bei Verbindungen mit geringem C/N-Verhältnis die Mineralisierung, bei Verbindungen mit hohem C/N-Verhältnis die Humifizierung überwiegt (z. B. MELILLO *et al.*, 1989, BALDOCK *et al.*, 1992). Daher nehme ich an, daß Kohlenstoff den ligninfreien Bestandesabfall überwiegend als CO₂ und den stickstofffreien Ligninbestandesabfall überwiegend durch die Bildung von *SOC* verläßt. Weiterhin skaliere ich die Bildung von *SOC* so, daß global ein allgemein als gültig angesehener Wert von etwa 1400 Pg C (POST *et al.* 1982) erreicht wird, wenn der Abbaukoeffizient für *SOC* aus dem HRBM ($csoc_d = cld_{ha}/125$) beibehalten wird:

$$clsoc_{ha} = 0.2 \cdot cld_{ha} , \quad (4.5)$$

$$clsoc_{hb} = 0.2 \cdot cld_{hb} , \quad (4.6)$$

$$clsoc_{wa} = 0.2 \cdot cld_{wa} , \quad (4.7)$$

$$clsoc_{wb} = 0.2 \cdot cld_{wb} , \quad (4.8)$$

$$cligsoc = 0.6 \cdot cliga . \quad (4.9)$$

Aus dem ligninfreien Bestandesabfall gelangen somit 80% des Kohlenstoffs in die Atmosphäre und 20% in den *SOC*. Aus dem Ligninbestandesabfall gelangen 40% in die Atmosphäre und 60% in den *SOC*.

Die Isotopentrennung. Für die Isotopentrennung bei der Produktion von Ligninbestandesabfall setze ich die in Abschnitt 4.1.2 ermittelten Fraktionierungsfaktoren ein.

Für den Abbaukoeffizienten von ¹³C-Ligninbestandesabfall gilt

$$^{13}cliga = \alpha_{Ligla} \cdot ^{12}cliga . \quad (4.10)$$

Studien zur Isotopentrennung beim Abbau von Lignin, die die Berechnung von α_{Ligla} ermöglichen, sind mir nicht bekannt. Von MARTIN (1967, nach CHRISTMAN & OGLESBY, 1971) konnte jedoch gezeigt werden, daß Methoxyphenole, die zum Aufbau des Huminpolymers verwendet wurden, ihre Methoxygruppen nach Oxidation zu CO₂ verlieren. Der Kohlenstoff in den Methoxygruppen ist im Vergleich zum Ringsystem an ¹³C abgereichert (IVLEV *et al.*, 1996; GALIMOV, 1985). Die Oxidation führt somit zu weniger negativen $\delta^{13}C$ -Werten im zurückbleibenden Material. Für die Isotopentrennung beim Abbau von Ligninbestandesabfall übernehme ich den Fraktionierungsfaktor für den Abbau von *SOC* (Mittelwert der Fraktionierungsfaktoren für den Abbau aus den Arbeiten von BALESSENT & MARIOTTI (1996) und NADELHOFFER & FRY (1988); $\alpha_{Ligla} = \alpha_{SOCa} = 0.9987$).

Über eine Isotopentrennung bei der Produktion von *SOC* liegen mir keine Daten vor. Da die Produktion von *SOC* im Modell mit dem Abbau des Bestandesabfalls zu CO₂ verknüpft ist, treffe ich die Annahme, daß es nur beim Abbau zu einer Isotopentrennung kommt.

Mit dem Modellauf B1 (Beschreibung s. Abschnitt 3.5.1) wird untersucht, ob das HRBM mit dem hier entwickelten Bodenmodell die Isotopenzusammensetzung der wichtigsten Pools erklären kann.

Modellannahmen zur Fraktionierung beim Abbau im Bodenmodell der Standardversion des HRBM

Das im letzten Abschnitt vorgestellte Bodenmodell habe ich entwickelt, da kürzlich veröffentlichte Arbeiten zur Isotopentrennung (z. B. BALESSENT & MARIOTTI, 1996) einen Fraktionierungsfaktor von weniger als 0.997 beim Abbau von *SOC* nicht bestätigten. Dieser wäre aber erforderlich, um die gemessenen $\delta^{13}C$ -Werte des *SOC* mit dem Bodenmodell des HRBM erklären zu können. Aufgrund der Ergebnisse der *in vitro* Abbaupexperimente von MACKO

& ESTEP (1984) und BLAIR *et al.* (1985) wäre eine Fraktionierungsfaktor beim Abbau von 0.9965 bis 0.997 nicht auszuschließen gewesen. Zusammen mit dem Bodenmodell der Standardversion des HRBM habe ich daher in einigen Modellexperimenten, die ich für die vorliegende Arbeit durchgeführt habe, noch einen Fraktionierungsfaktor von 0.9966 zur Berechnung der ^{13}C -Abbaukoeffizienten angenommen (Gleichung 3.44). Diese Isotopentrennung wurde beim mikrobiellen Abbau von Aminosäuren (MACKO & ESTEP, 1984) und Glucose (BLAIR *et al.*, 1985) im Mittel bestimmt. Einige dieser Modellexperimente habe ich mit dem neu entwickelten Bodenmodell wiederholt, um klären zu können, ob sich durch die Wahl des Bodenmodells die Modellergebnisse zu den von mir untersuchen Fragestellungen ändern (vgl. S6 Abschnitt 3.5.1).

4.1.4 Übersicht über die Fraktionierungsfaktoren im Isotopenmodul

In Tabelle 4.3 sind die Fraktionierungsfaktoren für den ^{13}C -Kreislauf im HRBM mit dem neu entwickelten Bodenmodell zusammengefaßt.

Tabelle 4.3: Die Isotopentrennung im ^{13}C -Isotopenmodul.

Modifizierter ^{13}C -Fluß	Material	Symbol	ϵ [‰]	α
C-Aufnahme in die Phytomasse von C_3 -Pflanzen*	krautig, oberirdisch	$\alpha_{\text{a PHin,ha}}$	-20.95	0.97905
	krautig, unterirdisch	$\alpha_{\text{PHin,ha PHin,hb}}$	1.21	1.00121
	holzlig, oberirdisch	$\alpha_{\text{PHin,ha PHin,wa}}$	1.06	1.00106
	holzlig, unterirdisch	$\alpha_{\text{PHin,ha PHin,wb}}$	1.06	1.00106
C-Aufnahme in die Phytomasse von C_4 -Pflanzen*	krautig, oberirdisch	$\alpha_{\text{a PHin,ha}}$	-5.56	0.99444
Produktion von Ligninbestandesabfall	krautig	$\alpha_{L,h SOC}$	-3.66	0.99634
	holzlig	$\alpha_{L,w SOC}$	-3.66	0.99634
Abbau von Ligninbestandesabfall	Lignin	$\alpha_{Ligl a}$	-1.30	0.9987
Abbau von ligninfreiem Bestandesabfall	krautig, oberirdisch	$\alpha_{L,ha a}$	-1.40	0.9986
	krautig, unterirdisch	$\alpha_{L,hb a}$	-1.40	0.9986
	holzlig, oberirdisch	$\alpha_{L,wa a}$	-1.40	0.9986
	holzlig, unterirdisch	$\alpha_{L,wb a}$	-1.40	0.9986
Abbau von SOC^\dagger	SOC	$\alpha_{\text{SOC } a}$	-1.30	0.9987

* Alternativ werden für die Isotopentrennung die Werte für die Biomtypen aus Tabelle 4.1 verwendet.

† Im Bodenmodell der Standardversion des HRBM wird eine Fraktionierung von -3.4‰ bzw. ein Fraktionierungsfaktor $\alpha_{\text{SOC } a}$ von 0.9966 verwendet.

4.2 Netto-Primärproduktivität von C_4 -Pflanzen

4.2.1 Eine Karte für die NPP von C_4 -Pflanzen in natürlicher Vegetation

Die in Abschnitt 3.4.1 beschriebenen Arbeiten führen zur in Abbildung 4.4 dargestellten Karte des Anteils an der NPP , der von C_4 -Pflanzen erbracht wird (C_4 -Anteil). Die Karte ist für eine atmosphärische CO_2 -Konzentration von 337 ppmv erstellt worden.

Die Biome (nach dem Modell von PRENTICE *et al.*, 1992) sind in tropischen und subtropischen Gebieten aufgrund des unterschiedlichen C_4 -Anteils deutlich voneinander zu unterscheiden, da in diesen Gebieten die Modellannahmen zum Grasanteil im Biom den C_4 -Anteil bestimmen. In tropischen und subtropischen Gebieten kommt es im Modell außerhalb

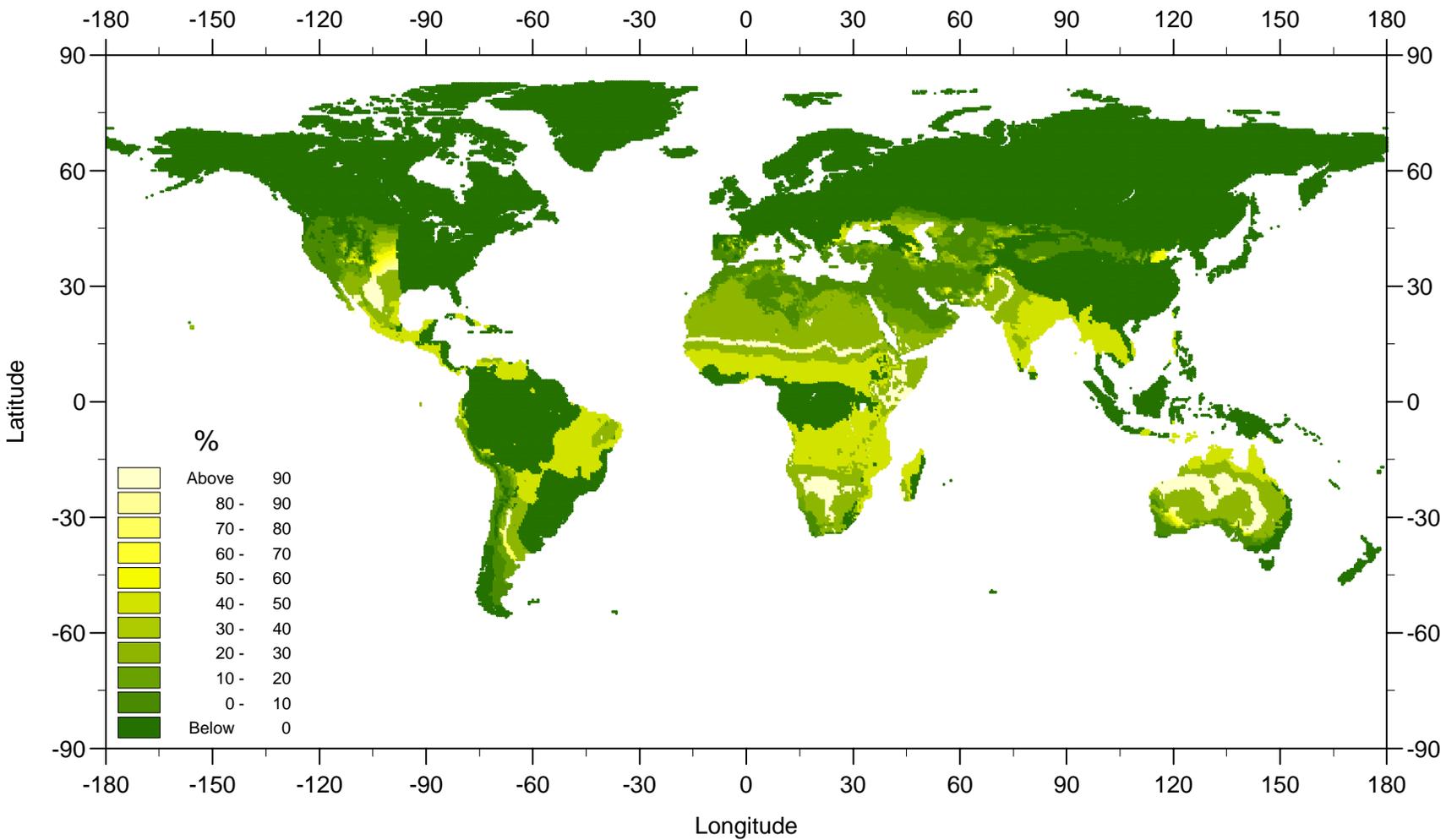


Abbildung 4.4: Der Anteil der C₄-Pflanzen an der NPP. Die Karte wurde mit dem Modell des Autors für eine atmosphärische CO₂-Konzentration von 337 ppmv berechnet.

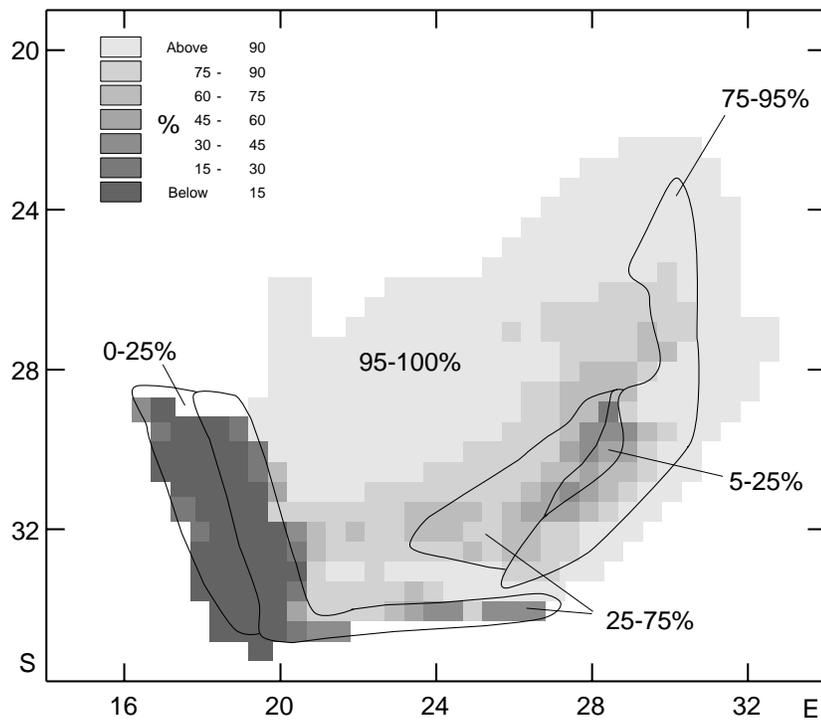


Abbildung 4.5: *NPP* der C_4 -Gräser in Südafrika. Die Graustufen geben den vom Modell vorhergesagten Anteil wieder, den C_4 -Gräser an der *NPP* aller Grasarten in einem Gitterelement haben. Die Linien markieren Gebiete, die jeweils über einen ähnlichen Anteil an C_4 -Grasarten relativ zur Anzahl aller Grasarten in dem Gebiet verfügen (nach VOGEL *et al.*, 1978).

des Bioms *Tropischer Trockenwald/Savanne*, für das ein konstanter C_4 -Anteil vorgeschrieben wurde, somit zu keiner wesentlichen Reduktion des C_4 -Anteils aufgrund limitierender Einflüsse des Klimas. Dagegen wird für den Biomtyp *Kühlgemäßigtes Grasland/Buschland* vom Modell eine starke klimabedingte Reduktion des C_4 -Anteils vorhergesagt (z. B. im Süden von Saskatchewan, Kanada).

Tabelle 4.4: Die Netto-Primärproduktion der C_3 - und C_4 -Pflanzen in der natürlichen Vegetation errechnet mit dem Produktivitätsmodell des HRBM für eine atmosphärische CO_2 -Konzentration von 337 ppmv.

Biom	Netto-Primärproduktion		
	$C_3 + C_4$ [Tg C a ⁻¹]	C_4 allein [Tg C a ⁻¹]	C_4 allein [% von ($C_3 + C_4$)]
Tropischer Trockenwald/Savanne	10 052	5 026	50.0
Xerophytische Gehölze/Buschland	4 350	1 011	23.2
Warmgemäßigtes Grasland/Buschland	2 580	1 203	46.6
Kühlgemäßigtes Grasland/Buschland	1 628	38	2.4
Halbwüste	438	22	5.0
Trockenwüste	1 335	226	17.0

In Abbildung 4.5 sind Modellergebnisse für Südafrika zum Anteil der C₄-Gräser an der *NPP* aller *Gräser* wiedergegeben. Zum Vergleich sind aus der Karte von VOGEL *et al.* (1978) die Gebiete in der Abbildung eingezeichnet, die bezogen auf die Anzahl aller Grasarten einen ähnlichen Anteil an C₄-Grasarten haben. Im Südosten (Sommerregengebiet) wird im Modell der C₄-Anteil durch die niedrigen Temperaturen im Gebiet des Drakengebirges verringert, während im Westen die kühlen Temperaturen in der Regenzeit (Winterregen) den C₄-Anteil reduzieren.

Tabelle 4.4 zeigt Modellergebnisse zur Netto-Primärproduktion der C₃- und C₄-Pflanzen in einigen Biomen. Die Angaben gelten für eine atmosphärische CO₂-Konzentration von 337 ppmv. Etwa zwei Drittel der Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen werden durch Savannen erbracht, 16% durch warmgemäßigte Grasländer und 13% durch Gräser in xerophytischen Buschländern. Kühlgemäßigte Grasländer, Halb- und Trockenwüsten erbringen zusammen weniger als 5% der Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen.

Die Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen seit vorindustrieller Zeit. Die Änderung der globalen Netto-Primärproduktion und die der C₄-Pflanzen seit vorindustrieller Zeit ist in Tabelle 4.5 wiedergegeben. Die globale Netto-Primärproduktion steigt bis 1980 um etwa 8,6% (3,9 Pg C a⁻¹), die Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen um etwa 4,2% (0,3 Pg C a⁻¹) an. Das Modell sagt also einen Rückgang im Anteil der C₄-Pflanzen an der globalen Netto-Primärproduktion von etwa 0,5% zwischen vorindustrieller Zeit und 1980 vorher.

Tabelle 4.5: Die globale Netto-Primärproduktion und der Anteil der C₄-Pflanzen zu vorindustrieller Zeit und 1980, errechnet mit dem Produktivitätsmodell des HRBM unter Berücksichtigung der unterschiedlichen CO₂-Düngefaktoren für C₃- und C₄-Pflanzen (s. Abbildung 3.3).

CO ₂ -Konzentration [ppmv]		Netto-Primärproduktion		
		C ₃ + C ₄ [Pg C a ⁻¹]	C ₄ allein [Pg C a ⁻¹]	C ₄ allein [% von (C ₃ + C ₄)]
285	(vorindustriell)	45.6	7.2	15.7
337	(1980)	49.5	7.5	15.2

4.2.2 Lage und Netto-Primärproduktion von landwirtschaftlich genutzten Gitterelementen mit Anbau von C₄-Pflanzen

Zur Überprüfung des in Abschnitt 3.4.2 beschriebenen Modells zur Vorhersage von C₄-Gitterelementen (Gitterelemente mit Anbau der C₄-Nutzpflanzen Zuckerrohr, Mais, *Sorghum*- oder Millet-Hirsens) habe ich die Lage der C₄-Gitterelemente in den Ländern USA, Indien, China und Brasilien mit Bodennutzungskarten des World Atlas of Agriculture (WAA, INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969 ff.) verglichen. Die vier Länder erbrachten in den letzten 30 Jahren nahezu zwei Drittel der weltweiten Erntemenge der C₄-Nutzpflanzen (FAO, 1993).

USA. Die Gitterelemente, für die im Modell 1980 der Anbau von Mais und *Sorghum*-Hirsens vorhergesagt wird, sind in Abbildung 4.6 wiedergegeben. Die Anbauflächen für Mais liegen im oberen Mississipiegebiet im sog. *Corn belt*. Der Gürtel reicht weiter nach Nordosten, als dies nach dem WAA (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969b) der Fall ist.

Die wichtigsten *Sorghum* produzierenden Bundesstaaten der USA sind Texas, Kansas sowie Nebraska (BENNETT *et al.*, 1990). Die Bundesstaaten liegen südlich von 43° N, zwischen 95 und 104° W. Von meinem Modellansatz wird ein Anbau von *Sorghum* teilweise in

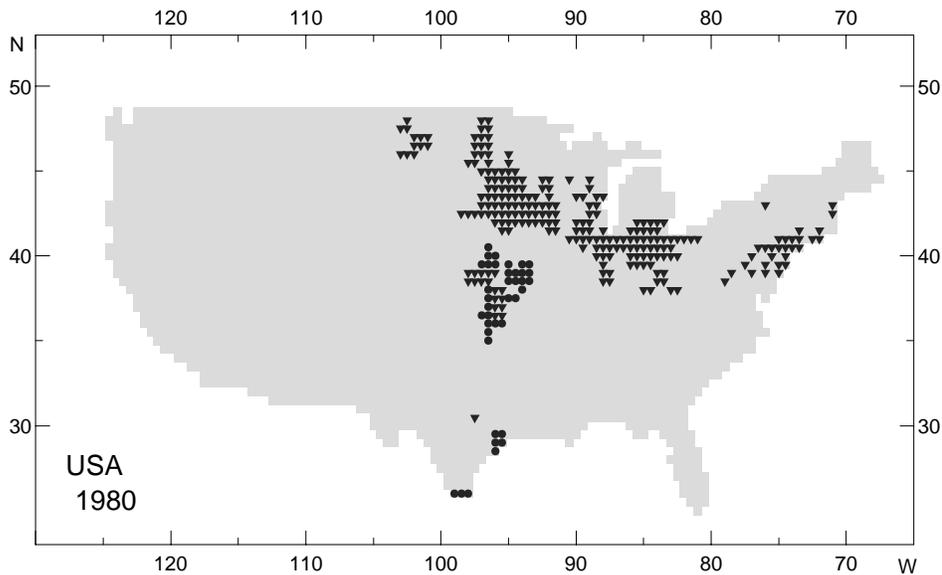


Abbildung 4.6: Die von dem Modell für 1980 vorhergesagten Anbauflächen für Mais (▼) und *Sorghum* (●) in den USA.

diesen Bundesstaaten vorhergesagt. Insgesamt liegt das *Sorghum*-Anbaugesamt im Modell im Vergleich zu den Angaben von BENNETT *et al.* (1990) etwa 2 bis 3° weiter im Osten.

Indien. Nach dem WAA (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1973) werden *Sorghum*-Hirsens in den semiariden Tropen in der Westhälfte des Landes angebaut (Abbildung 4.7a). Das Anbaugesamt erstreckt sich im Norden bis Neu Delhi und wird im Gangesbereich von Mais und Weizenfeldern abgelöst (RAO, 1982). In meinem Modellansatz werden in Südindien *Sorghum*-Anbaugesamte in den etwas regenreicheren Regionen östlich des von dem WAA genannten Anbaugesamts vorhergesagt.

Zuckerrohr wird im oberen Einzugsbereich des Ganges angepflanzt (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1973). Weitere Zuckerrohrfelder liegen im Süden des Landes in der Nähe von Zuckerrohrfabriken. Das nördliche Zuckerrohranbaugesamt ist in dem Datensatz von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) verzeichnet und wird daher auch in meinem Modellansatz für Zuckerrohr vorgesehen (Abbildung 4.7b). Anhand der Klimadatensätze werden die höchsten Anbauwahrscheinlichkeiten jedoch für Gebiete in Südindien mit jährlichen Niederschlagssummen um 1500 mm berechnet. Ohne Berücksichtigung des Datensatzes von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985) im Modell würden daher alle Gitterelemente mit Anbau von Zuckerrohr in Südindien liegen.



Abbildung 4.7: Anbauflächen für *Sorghum vulgare* (a) und Zuckerrohr (b) in Indien zwischen 1961 und 1964. · Anbau der Nutzpflanzen gemäß WAA (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1973); Modellvorhersage: ● Gitterelemente mit *Sorghum*-Anbau; ↑ Gitterelemente mit Zuckerrohranbau.

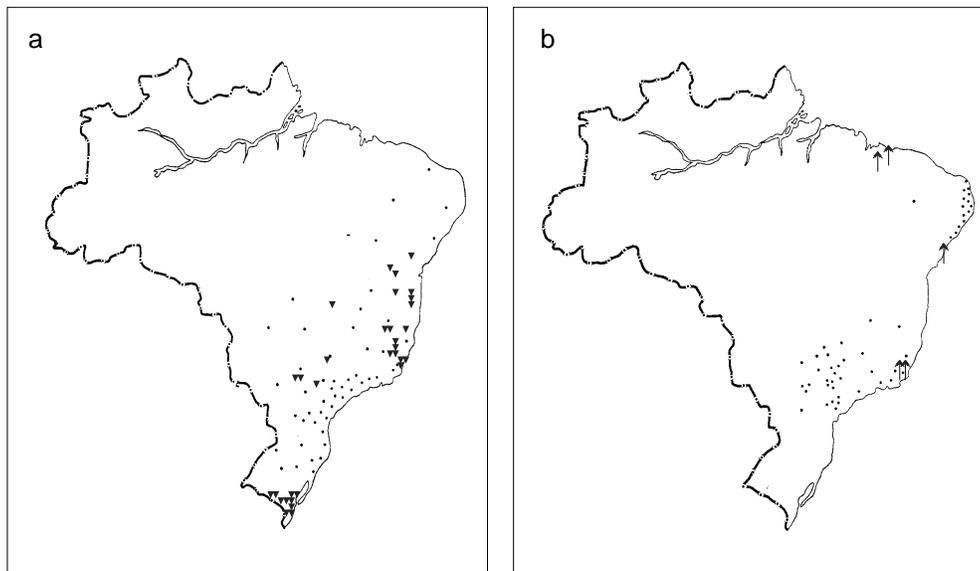


Abbildung 4.8: Anbauflächen für Mais (a) und Zuckerrohr (b) in Brasilien zwischen 1960 und 1962. · Anbau der Nutzpflanzen gemäß WAA (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969b); Modellvorhersage: ▼ Gitterelemente mit Maisanbau; ↑ Gitterelemente mit Zuckerrohranbau.

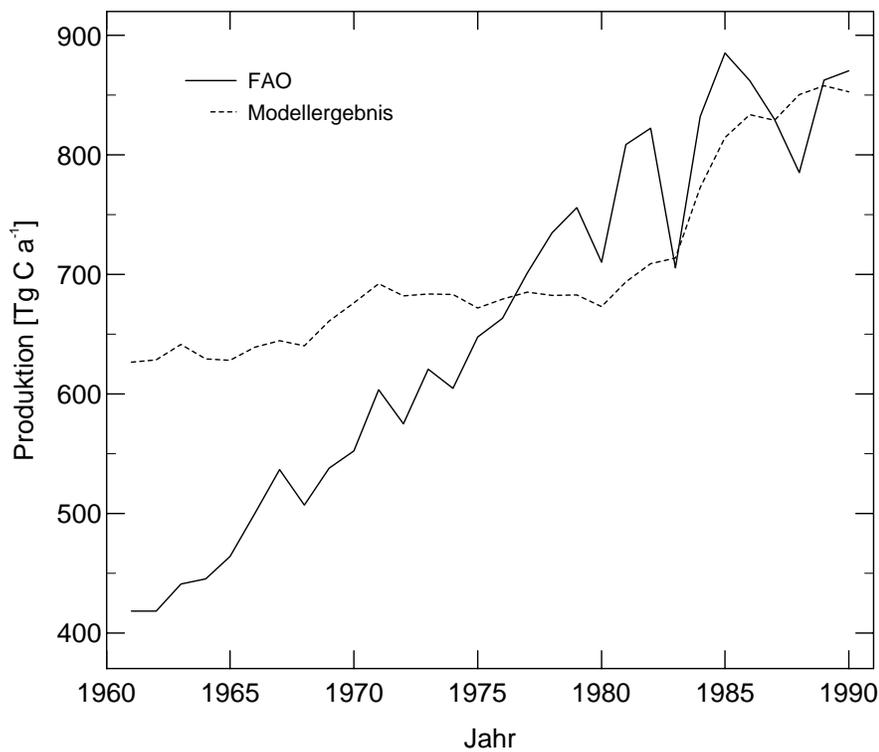


Abbildung 4.9: Die Netto-Primärproduktion der C_4 -Pflanzen in Kultursystemen zwischen 1961 und 1990. Die Erntemengen aus den Angaben der FAO (1993) wurden mit Hilfe der Umrechnungsfaktoren von ASELMANN & LIETH (1983) in Netto-Primärproduktionen konvertiert. Die Modellvorhersage beruht auf der Berechnung der Netto-Primärproduktivität der Gitterelemente, für die nach dem Modell des Autors der Anbau von C_4 -Nutzpflanzen vorhergesagt wird. Die Netto-Primärproduktion von Silomais wurde nicht berücksichtigt.

Brasilien. Nach dem WAA (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969b) wird Mais vorrangig im Süden des Landes zwischen der Ostküste und dem Fluß Paraná angebaut (Abbildung 4.8a). Von meinem Modellansatz werden Anbauggebiete im oberen Einzugsgebiet des Paraná, aber auch im äußersten Süden des Landes an der Grenze zu Uruguay und nördlich von Rio de Janeiro vorhergesagt.

Wirtschaftlich wichtig ist das Zuckerrohranbaugbiet entlang des Küstenstreifens nördlich von Salvador (Abbildung 4.8b). Weitere Zuckerrohrfelder liegen im Süden des Landes (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1969b). In den 80er Jahren wurden Zuckerrohrfelder an der Ostküste nördlich von 10° S (im Bundesstaat Maranhão) angelegt, für die auch von meinem Modellansatz der Anbau von Zuckerrohr vorhergesagt wird.

China. Die Anbauggebiete für Mais und *Sorghum* liegen nahezu alle am unteren Hunag-He und erstrecken sich im Süden bis zum Jangtsekiang und im Norden bis in die Mandchurei (INSTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI, 1973). Diese Regionen werden ebenfalls in meinem Modellansatz für den Anbau der beiden C_4 -Nutzpflanzenarten vorgesehen.

Die Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen in Kultursystemen

In Abbildung 4.9 sind Zeitreihen zur Netto-Primärproduktion von C₄-Pflanzen in Kultursystemen zwischen 1961 und 1990 wiedergegeben, die aus Daten der FAO (1993) berechnet bzw. vom Modell vorhergesagt wurden. Während des gesamten Untersuchungszeitraums ist es gemäß den Daten der FAO zu einem Anstieg der Netto-Primärproduktion der C₄-Nutzpflanzen gekommen. Das Modell zeigt diesen Anstieg nach 1980. Zwischen 1961 und 1980 wird vom Modell ein 7%iger Zuwachs der Netto-Primärproduktion vorhergesagt, während die FAO-Daten einen 40%igen Zuwachs zeigen. Die globale Netto-Primärproduktion der C₄-Nutzpflanzen betrug 1980 710 Tg C a⁻¹ und 1990 871 Tg C a⁻¹. Das Modell sagt eine Netto-Primärproduktion der C₄-Nutzpflanzen von 673 Tg C a⁻¹ für 1980 und 853 Tg C a⁻¹ für 1990 vorher.

4.2.3 Globale Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen 1860 und 1980

In Tabelle 4.6 sind Modellergebnisse zur Netto-Primärproduktion von Pflanzen in natürlicher Vegetation und in Kultursystemen für die Jahre 1860 und 1980 aufgelistet. Der Anteil an der Netto-Primärproduktion, der jeweils durch C₄-Pflanzen erbracht wird, ist ebenfalls genannt. Die Netto-Primärproduktion der Pflanzen in natürlicher Vegetation sinkt zwischen 1860 und 1980 um 2.3% ab, wobei der Anteil der C₄-Pflanzen um 9.3% abnimmt. Die Netto-Primärproduktion der Pflanzen in Kultursystemen steigt im gleichen Zeitraum um mehr als das Vierfache an. Die Netto-Primärproduktion der C₄-Pflanzen in natürlicher Vegetation und in Kultursystemen nimmt insgesamt bis 1980 um 0.02 Pg C ab; ihr Anteil an der globalen Netto-Primärproduktion sinkt von 15.6% im Jahr 1860 auf 14.9% im Jahr 1980.

Tabelle 4.6: Die Netto-Primärproduktion der Pflanzen in natürlicher Vegetation und in Kultursystemen und der jeweilige Anteil der C₄-Pflanzen: Modellergebnisse für die Jahre 1860 und 1980.

	Netto-Primärproduktion [Pg C a ⁻¹]			
	1860		1980	
	C ₃ + C ₄	C ₄ allein	C ₃ + C ₄	C ₄ allein
Natürliche Vegetation	41.53	6.47	40.57	5.87
Kultursysteme	0.90	0.16	3.75	0.74
Gesamt	42.43	6.63	44.32	6.61

4.3 Das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre

In diesem Abschnitt sind die Ergebnisse der Modellexperimente des HRBM mit dem Isotopenmodul aus Abschnitt 3.5.1 beschrieben.

Tabelle 4.7 zeigt die globalen Werte für einige Pools und Flüsse des HRBM sowie deren Isotopensignaturen. Bei einer atmosphärischen CO₂-Konzentration von 280 ppmv mit einer Isotopensignatur ($\delta^{13}C_a$) von -6.45‰ (Bedingungen in der Atmosphäre in 1800) liegen in der Phytomasse 770 Pg C mit einem $\delta^{13}C$ von -26.2‰, im ligninfreien Bestandesabfall 48 Pg C mit -21.7‰, im Ligninbestandesabfall 43 Pg C mit -27.7‰ und im SOC 1423 Pg C mit -24.8‰ vor. Bis 1987 nimmt die Phytomasse um 28.5 Pg C ab; der Bestandesabfall steigt insgesamt um 2.7 Pg C und der SOC um 9.6 Pg C an. Die $\delta^{13}C$ -Werte der vier Kohlenstoffpools sind 1987 stärker negativ als 1800: Der $\delta^{13}C$ -Wert der Phytomasse sinkt bis 1987 um 0.6‰, der vom ligninfreien Bestandesabfall um 1.0‰, der vom Ligninbestandesabfall um 1.1‰ und der des SOC um 0.1‰.

Tabelle 4.7: Globale Werte einiger Kohlenstoffpools [$^{12}\text{C} + ^{13}\text{C}$: Pg C ; ^{13}C : Tg C] und Flüsse [$^{12}\text{C} + ^{13}\text{C}$: Pg C a^{-1} ; ^{13}C : Tg C a^{-1}] und der Isotopensignaturen [‰] für die Jahre 1800 und 1987. Die Werte sind einem Modellauf entnommen, in dem für den Untersuchungszeitraum die CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur der Atmosphäre vorgeschrieben wurden (B1, s. Abschnitt 3.5.1).

Kohlenstoffpool oder -fluß	1800			1987		
	$^{12}\text{C} + ^{13}\text{C}$	^{13}C	$\delta^{13}\text{C}$	$^{12}\text{C} + ^{13}\text{C}$	^{13}C	$\delta^{13}\text{C}$
Phytomasse	769.5	8329.3	-26.2	741.0	8015.9	-26.8
Ligninfreier Bestandesabfall	47.7	518.6	-21.7	49.4	536.6	-22.7
Ligninbestandesabfall	42.9	463.7	-27.7	43.9	473.9	-28.8
<i>SOC</i>	1422.7	15421.7	-24.8	1432.3	15524.2	-24.9
<i>NPP</i>	43.3	469.7	-24.17	45.3	516.1	-25.57
Gesamter Abbau	43.3	469.7	-24.17	44.6	483.3	-25.13

Um überprüfen zu können, ob die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von der krautigen oberirdischen Phytomasse über die holzige oberirdische Phytomasse und den Bestandesabfall bis zum *SOC* zunehmend weniger negativ werden, wie dies einige Messungen gezeigt haben (vgl. Abschnitt 4.1.3), berechne ich die Isotopensignaturen für die Gitterelemente, die nur C_3 -Pflanzen enthalten. 1800 zeigen die Kohlenstoffpools folgende $\delta^{13}\text{C}$ -Werte: krautige oberirdische Phytomasse, -27.3‰ ; holzige oberirdische Phytomasse, -26.3‰ ; gesamter Bestandesabfalls, -25.5‰ ; *SOC*, -26.3‰ . 1987 liegen folgende $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in den Pools vor (gleiche Reihenfolge): -28.7 , -26.9 , -26.5 und -26.4‰ .

Die Isotopensignatur des Kohlenstoffs, der in die Biosphäre aufgenommen wird, beträgt 1800 -24.17‰ und 1987 -25.57‰ (Tabelle 4.7). Berücksichtigt man die $\delta^{13}\text{C}_a$ -Änderung von -6.45‰ nach -7.72‰ , ergibt sich für die Isotopentrennung der *NPP* im Jahr 1800 ein Wert von -17.72‰ und im Jahr 1987 ein Wert von -17.85‰ . Die stärkere Isotopentrennung im Jahr 1987 wird durch den Rückgang des Anteils verursacht, den C_4 -Pflanzen an der globalen Netto-Primärproduktion haben (Tabelle 4.6). C_4 -Pflanzen zeigen im Vergleich zu C_3 -Pflanzen eine geringere Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff, und somit führt eine Verschiebung der Netto-Primärproduktion von den C_4 - zu den C_3 -Pflanzen auch zu einer stärkeren globalen Isotopentrennung des Flusses *NPP*.

Abbildung 4.10a zeigt die Änderungen in den Isotopensignaturen des Kohlenstoffs, der von der Biosphäre aufgenommen bzw. abgegeben wird, für die Periode 1800 bis 1987. Das isotopische Ungleichgewicht beträgt 1987 0.38‰ . Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts wird aus dem Ungleichgewicht durch Multiplikation mit dem Abbaufuß berechnet: Er beträgt 1987 $17.0 \text{ Pg C } \text{‰ a}^{-1}$. Abbildung 4.10b zeigt die Änderungen dieses Flusses nach 1800. Die für die Periode 1800 bis 1920 vorhergesagten Schwankungen sind im wesentlichen durch Änderungen im $\delta^{13}\text{C}_a$ bedingt. Zwischen 1950 und 1980 beträgt die (nahezu lineare) jährliche Zunahme des Flusses etwa $0.38 \text{ Pg C } \text{‰ a}^{-1}$. Nach 1980 ist die jährliche Zunahme geringer, da der Abbaufuß eine geringere Zunahme als in den Jahren davor zeigt. Um den vom Modell vorhergesagten ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts mit Studien aus der Literatur vergleichen zu können, berechne ich den mittleren Fluß für die Periode 1970 bis 1987. Er beträgt $14.6 \text{ Pg C } \text{‰ a}^{-1}$.

Der zeitliche Verlauf des Netto- ^{13}C -Flusses (in $\text{Pg C } \text{‰ a}^{-1}$; Abbildung 4.10b) wird im wesentlichen durch die Kohlenstoffbilanz der Biosphäre bestimmt. Bis 1860 wird Kohlenstoff in die Biosphäre aufgenommen ($1860: 0.23 \text{ Pg C a}^{-1}$). Für den Zeitraum 1860 bis 1964 wird aufgrund von Landnutzungsänderungen eine Abgabe von Kohlenstoff aus der Biosphäre

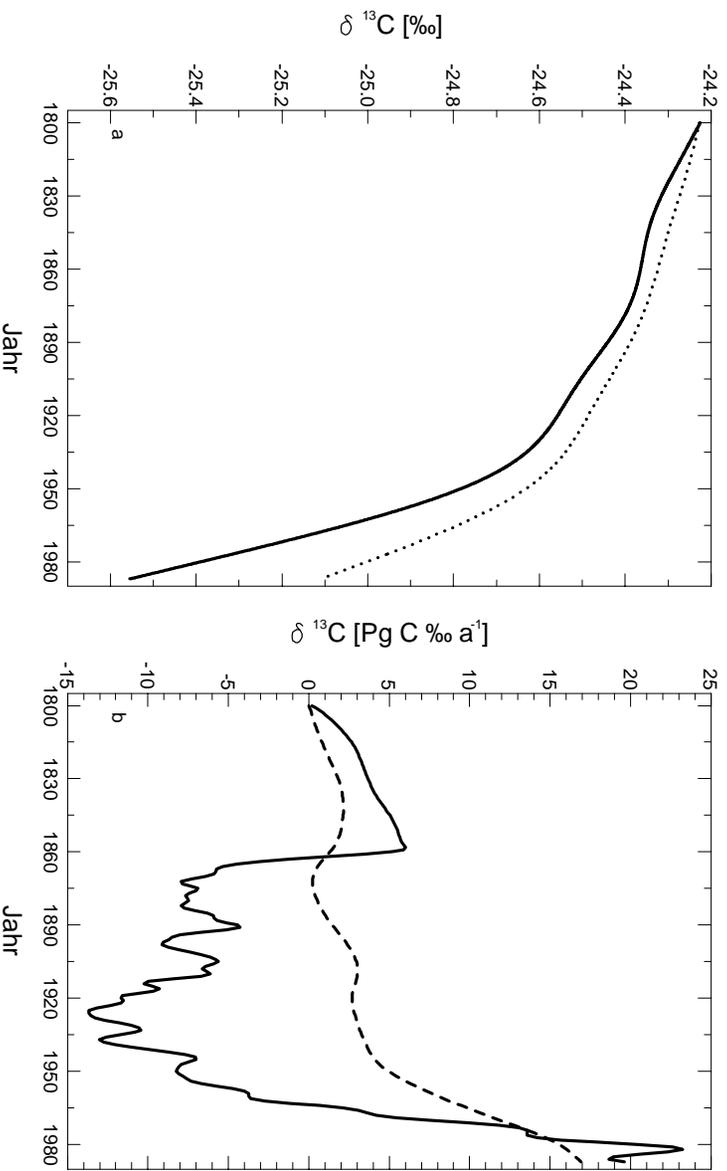


Abbildung 4.10: Ergebnisse des Modellaufs unter vorgeschriebener atmosphärischer CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur (B1, s. Abschnitt 3.5.1). a: Die Isotopensignatur des Kohlenstoffs, der von der Biosphäre aufgenommenen (—) und abgegebenen (···) wird. b: Der Netto- ^{13}C -Fluß $-F_{ba1}(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab})$ (—) und der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts $-F_{ba1}[(\delta^{13}\text{C}_b + {}^{13}\epsilon_{ba})]$ (-----).

vorhergesagt. 1987 beträgt der Netto- ^{13}C -Fluß $20.7 \text{ Pg C} \cdot \text{‰} \cdot \text{a}^{-1}$.

In Tabelle 4.8 sind Ergebnisse des Basislaufs 1 (B1) und der Sensitivitätsexperimente (S1 bis S6) für das Jahr 1987 zusammengestellt. Wird im Modell die Annahme getroffen, daß der Beitrag der C_4 -Pflanzen zur globalen NPP 21% und nicht wie in B1 15% beträgt (S1), führt dies zu einem 0.66% weniger negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert im Kohlenstoff, der von der Biosphäre aufgenommen wird, und zu einem 0.67% weniger negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert im Kohlenstoff, der von der Biosphäre abgegeben wird. Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts erhöht sich gegenüber B1 um $0.77 \text{ Pg C} \cdot \text{‰} \cdot \text{a}^{-1}$. Die Isotopentrennung der NPP steigt bis 1987 um 0.20% und somit um 0.07% stärker an als in B1.

Wird die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanze vom Biomtyp abhängig gemacht (S2; Fraktionierungsfaktoren nach LLOYD & FARQUHAR (1994); vgl. Tabelle 4.1), so führt dies im Mittel zu 2.3% weniger negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten im Kohlenstoff, der von der Biosphäre aufgenommen bzw. abgegeben wird. Im Vergleich zu B1 ist der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts daher nahezu unverändert.

Ein gegenüber B1 um 20% erhöhter SOC -Abbau (S3) verringert den ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts um weniger als $0.4 \text{ Pg C} \cdot \text{‰} \cdot \text{a}^{-1}$.

Werden im Modell keine Änderungen in der Anbaufläche für C_4 -Nutzpflanzen vorgenommen (S4), ist die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Biosphäre 1987 um 0.18% stärker als in B1, und der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts steigt um $3.2 \text{ Pg C} \cdot \text{‰} \cdot \text{a}^{-1}$ gegenüber B1 an.

Ein Kohlenstoffsenke von $1.66 \text{ Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ wird vom HRBM für die Biosphäre vorherge-

Tabelle 4.8: Übersicht zu den Ergebnissen des Basislaufs 1 (B1) und der Sensitivitätsexperimente (S1 bis S6). Die Werte gelten für das Jahr 1987.

		B1	S1	S2	S3	S4	S5	S6
<i>NPP</i>	[Pg C a ⁻¹]	45.28	45.26	45.28	45.28	45.28	45.13	45.28
	$\delta^{13}\text{C}$ [‰]	-25.57	-24.91	-23.30	-25.57	-25.75	-25.57	-25.57
Gesamter Abbau	[Pg C a ⁻¹]	44.58	44.58	44.58	44.57	44.58	46.47	44.61
	$\delta^{13}\text{C}$ [‰]	-25.13	-24.46	-22.86	-25.14	-25.30	-25.10	-25.09
F_{ab}^{net}	[Pg C a ⁻¹]	0.70	0.69	0.70	0.70	0.70	1.66	0.66
$-(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab})$ $-(\delta^{13}\text{C}_b + {}^{13}\epsilon_{ba})^*$	[‰]	0.38	0.39	0.38	0.37	0.47	0.44	0.39
$-F_{ba}[(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab})$ $-(\delta^{13}\text{C}_b + {}^{13}\epsilon_{ba})]^\dagger$	[Pg C ‰ a ⁻¹]	17.00	17.77	17.07	16.64	21.17	19.86	18.61
$-F_{ab}^{net}(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab})^\ddagger$	[Pg C ‰ a ⁻¹]	20.67	19.91	19.13	20.67	17.49	44.08	19.71

S1, Anteil der C₄-Pflanzen an der *NPP* um 40% erhöht.

S2, Isotopentrennung bei der C-Aufnahme nach LLOYD & FARQUHAR (1994).

S3, *SOC*-Abbau um 20% erhöht.

S4, Keine Änderung in der landwirtschaftlichen Fläche für den Anbau von C₄-Nutzpflanzen.

S5, Keine Änderung in der landwirtschaftlichen Fläche.

S6, HRBM-Bodenmodell.

* Isotopisches Ungleichgewicht.

† ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts.

‡ Netto-¹³C-Fluß.

sagt, falls Änderungen in der landwirtschaftlichen Fläche nicht aufgetreten wären (S5). Die Isotopensignatur des von der Biosphäre abgegebenen Kohlenstoffs ist 1987 im Vergleich zu B1 0.03‰ weniger negativ. Der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts ist um 2.9 Pg C ‰ a⁻¹ höher als in B1.

Mit dem bisherigen Bodenmodell des HRBM (S6) fällt die biosphärische Senke 1987 im Vergleich zu B1 um 0.04 Pg C a⁻¹ (6%) geringer aus, während gleichzeitig die Isotopensignatur des Kohlenstoff, der von der Biosphäre abgegeben wird, 0.04‰ weniger negativ ist. Der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts ist 1987 im Vergleich zu B1 um 1.6 Pg C ‰ a⁻¹ höher.

Der Beitrag der Biosphäre zum $\delta^{13}\text{C}_a$ ergibt sich aus der Summe von Netto-¹³C-Fluß und dem ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts (Zeile 7 und 8 von Tabelle 4.8). Für B1 und die Experimente S1 bis S4 und S6 liegt der Beitrag zwischen 36.20 Pg C ‰ a⁻¹ (S2) und 38.66 Pg C ‰ a⁻¹ (S4). Für das Experiment S5 ergibt sich aufgrund der im Vergleich zu B1 mehr als doppelt so großen biosphärischen Senke 1987 ein Beitrag der Biosphäre zum $\delta^{13}\text{C}_a$ von 63.94 Pg C ‰ a⁻¹.

4.4 Vorhersage des CO₂-Anstiegs und der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit

In diesem Abschnitt sind die Ergebnisse der Modellexperimente aus Abschnitt 3.5.2 zusammengestellt.

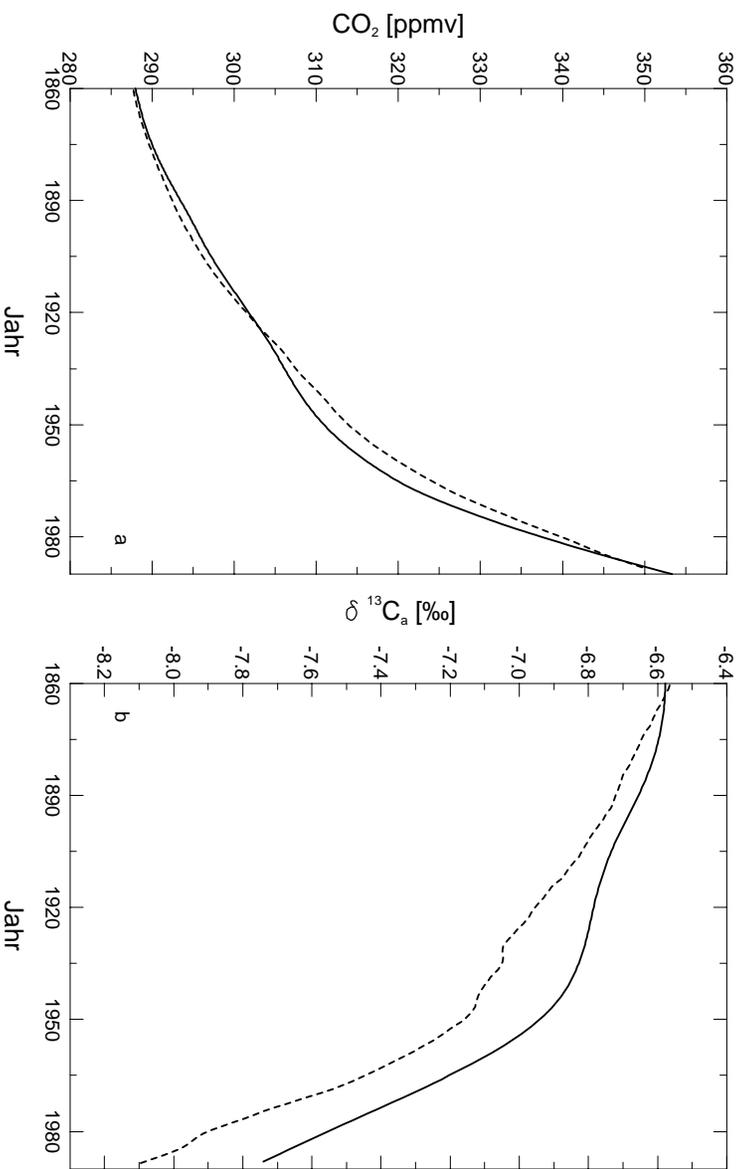


Abbildung 4.11: Beobachtungen (—) und Modellvorhersagen (---) zum Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration (a) und zur Abnahme von δ¹³C_a (b) seit 1860. Die beobachteten Werte entstammen dem CO₂-Datensatz von ENTING *et al.* (1994) und dem δ¹³C_a-Datensätzen von FRIEDLI *et al.* (1986) und KEELING *et al.* (1989). Die Vorhersagen sind dem Basislauf 2 (B2) entnommen.

4.4.1 Der Zeitraum 1765 bis 1860

Zwischen 1765 und 1860 wurden mit Hilfe eines zusätzlich eingeführten Kohlenstoffflusses in die 1-Box-Atmosphäre des Modellsystems die beobachteten atmosphärischen Bedingungen (CO₂-Konzentration und δ¹³C_a) eingestellt. Während des Zeitraums wurden durch den Fluß insgesamt 37,2 Pg C mit einem δ¹³C von $-13,5\text{‰}$ in die Modellatmosphäre freigesetzt. Aufgrund der Kohlenstofffreisetzung durch die zunehmende landwirtschaftliche Nutzung und der nach 1844 hinzukommenden Emissionen aus fossilen Quellen, nimmt der zusätzlich eingeführte Fluß bis 1859 auf 22 Tg C a⁻¹ ab. Die Kohlenstoffbilanz im Modell ist also ohne den zusätzlichen Fluß 1860 nahezu ausgeglichen.

4.4.2 Der Zeitraum 1860 bis 1987

Abbildung 4.11 zeigt den vom Basislauf 2 (B2) vorhergesagten Anstieg der CO₂-Konzentration und die Abnahme des δ¹³C_a in der 1-Box-Atmosphäre im Vergleich zu jährlichen Mittelwerten der globalen CO₂-Konzentration und Isotopensignatur, die aus beobachteten Daten ermittelt wurden (s. Abschnitt 3.2). In Abbildung 4.12 sind die jährlichen Änderungen der CO₂-Konzentration ($\Delta\text{CO}_2/\Delta t$) und des δ¹³C_a ($\Delta\delta^{13}\text{C}_a/\Delta t$) aufgetragen, die aus Daten von B2 und aus den beobachteten Daten berechnet wurden. Vom Modell wird zwischen 1875 und 1895 und nach 1970 ein geringerer CO₂-Anstieg vorhergesagt, während zwischen 1895 und 1965 der Anstieg im Vergleich zu den beobachteten Daten überschätzt wird. Dies führt dazu, daß im Modell 1923 und 1985 die zu der Zeit beobachteten CO₂-Konzentrationen vor-

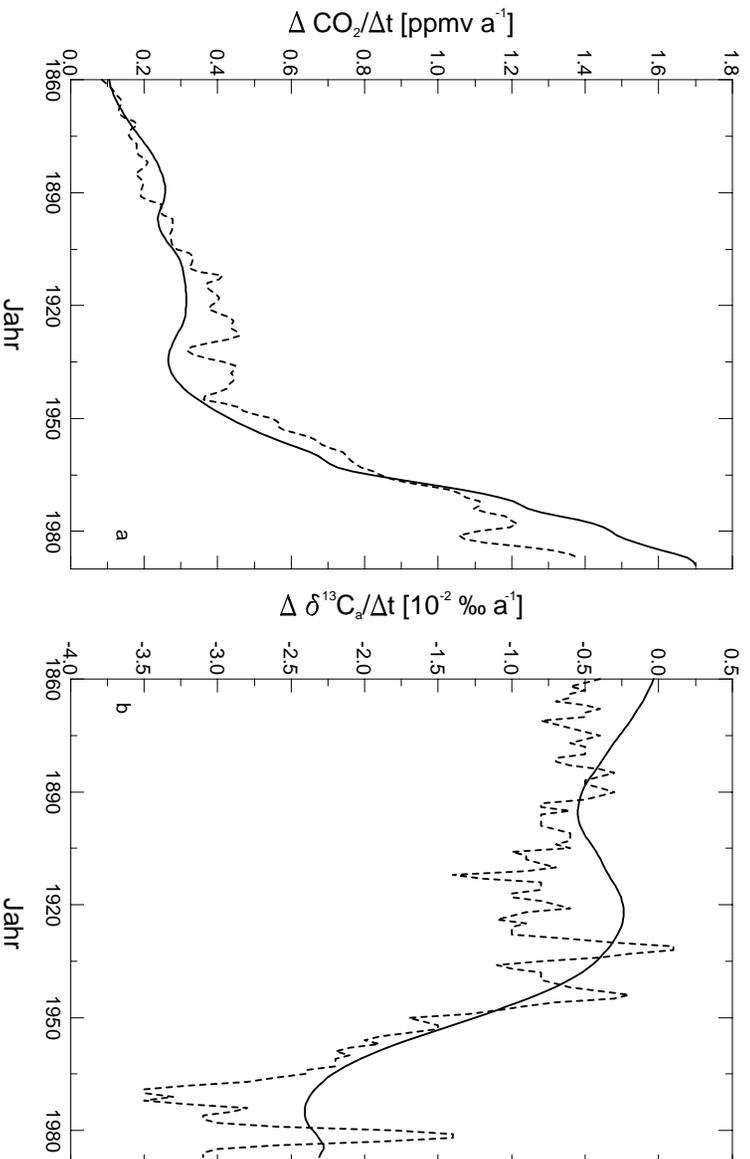


Abbildung 4.12: Jährliche Änderungen der beobachteten (—) und vorhergesagten (----) atmosphärischen CO₂-Konzentration (a) und Isotopensignatur (b). Die Werte wurden aus den beobachteten Datensätzen (vgl. Abbildung 4.11) berechnet bzw. dem Basislauf 2 (B2) entnommen.

liegen (303 ppmv bzw. 345 ppmv) und 1960 eine etwa 4 ppmv höhere CO₂-Konzentration vorhergesagt wird.

Eine höhere jährliche Änderung des $\delta^{13}\text{C}_a$ wird vom Modell im Vergleich zu den beobachteten Daten für den gesamten Untersuchungszeitraum mit Ausnahme der Jahre vorhergesagt, in denen der Ausstoß von CO₂ aus fossilen Quellen kurzzeitig zurückgegangen ist (Abbildung 4.12). Der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert in der Modellatmosphäre nimmt nach 1860 im Vergleich zu den Beobachtungen also schneller ab. Nach B2 beträgt $\delta^{13}\text{C}_a$ 1987 $-8,07\text{‰}$, beobachtet wurden $-7,72\text{‰}$ (KEELING *et al.*, 1987).

Der vorhergesagte ¹³C-Stuess-Effekt in der Atmosphäre ist also stärker als in einigen Beobachtungen gefunden (FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989). Mit Hilfe des in Abschnitt 2 aufgeführten Modells für das globale $\delta^{13}\text{C}$ -Budget wurde der Beitrag bestimmt, der von der Biosphäre geleistet werden mußte, damit sich in der Atmosphäre die beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Werte einstellen. In Tabelle 4.9 ist das mittlere globale $\delta^{13}\text{C}$ -Budget mit den Beiträgen der fossilen Quellen, der Atmosphäre und des Ozeans für den Zeitraum 1970 bis 1987 aufgeführt. Die Beiträge der fossilen Quellen ($-139 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$) und der Atmosphäre ($+39 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$) wurden aus beobachteten Daten (MARLAND *et al.*, 1989, 1995; ENTING *et al.*, 1994; FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989) berechnet. Der Beitrag des Ozeans ($+48 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$) ist einem HILDA-Ozeanmodelllauf unter beobachteten atmosphärischen Bedingungen entnommen (JOOS & BRUNO, 1998) und ist gültig für den Zeitraum 1970 bis 1990.

Zum Ausgleich des Budgets verbleibt ein Beitrag von mindestens $+52 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$. Das HRBM sagt einen Beitrag der Biosphäre von $+40 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$ vorher. Folglich können etwa $-12 \text{ Pg C}\text{‰ a}^{-1}$ aus den fossilen Quellen nicht ausgeglichen werden und führen im Modell zu einer stärkeren Abnahme von $\delta^{13}\text{C}_a$, als beobachtet wurde (Abbildung 4.11).

Tabelle 4.9: Das mittlere globale $\delta^{13}\text{C}$ -Budget für den Zeitraum 1970 bis 1987.

Beitrag		1970 bis 1987 [Pg C % a^{-1}]
Fossile Quellen	$+F_{foss}\delta^{13}\text{C}_{foss}$	-139
Änderung der Atmosphäre	$-\frac{d}{dt}(N_a\delta^{13}\text{C}_a)$	+39
Ozean	$-F_{oa}[(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ao}) - (\delta^{13}\text{C}_o + {}^{13}\epsilon_{oa})]$	+39
	$-F_{ao}^{net}(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ao})$	+9
		-52
Biosphäre (HRBM, B2)	$-F_{ba}[(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - (\delta^{13}\text{C}_b + {}^{13}\epsilon_{ba})]$	+20
	$-F_{ab}^{net}(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab})$	+20

Die Werte aus Zeile 1 und 2 wurden berechnet aus den Datensätzen zur Menge und Isotopensignatur des Kohlenstoffs aus fossilen Quellen (MARLAND *et al.*, 1989, 1995) und aus den beobachteten Änderungen des atmosphärischen CO_2 (ENTING *et al.*, 1994) und $\delta^{13}\text{C}_a$ (FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989). Die Angaben zum Beitrag des Ozeans (Zeile 3 und 4) wurden mit dem Ozeanmodell für beobachtete Bedingungen in der Atmosphäre berechnet (JOOS & BRUNO, 1998). Sie beziehen sich auf den Zeitraum 1970 bis 1990. Die Angaben zur Biosphäre (Zeile 5 und 6) wurden dem Basislauf 2 (B2) entnommen.

Der Beitrag der Biosphäre zum $\delta^{13}\text{C}$ -Budget könnte folglich größer sein, als vom HRBM vorhergesagt wird. Ebenso besteht aber auch die Möglichkeit, daß der Beitrag des Ozeans größer oder daß der Beitrag der fossilen Quellen kleiner ist, als bisher angenommen wurde. Die Ergebnisse der Modellexperimente (M1 bis M6) zeigen, welchen Beitrag Biosphäre, Ozean und fossile Quellen liefern können.

Aus den Ergebnissen der Sensitivitätsexperimente (vgl. Tabelle 4.8) muß geschlossen werden, daß der Beitrag zum $\delta^{13}\text{C}$ -Budget nicht allein durch Prozesse der Biosphäre erbracht werden kann, wie sie in S1 bis S4 oder S6 untersucht wurden: Die Änderungen im Beitrag der Biosphäre betragen höchstens 4 Pg C % a^{-1} (Abschnitt 4.3). Eine größere biosphärische Senke (S5) könnte jedoch einen Beitrag zum globalen $\delta^{13}\text{C}$ -Budget in der erforderlichen Größenordnung liefern. Für die Ausarbeitung der Modellexperimente M1 bis M6 wurde dies berücksichtigt (Abschnitt 3.5.2).

In Abbildung 4.13 sind die Vorhersagen aus den Modellläufen M2 bis M4 zum CO_2 -Anstieg und zur $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme aufgeführt. Die vorhergesagte $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme für den Fall, daß die Isotopensignatur von Kohlenstoff aus fossilen Quellen um 0.5% ‰ weniger negativer wäre (M1), ist von der des B2 nahezu nicht zu unterscheiden und daher nicht in der Abbildung wiedergegeben. 1987 beträgt $\delta^{13}\text{C}_a$ im Experiment M1 -8.03% ‰ (B2: -8.07% ‰).

Ein höherer Bruttoaustausch zwischen Atmosphäre und Ozean (M2) führt 1987 zu einem $\delta^{13}\text{C}_a$ von -8.00% ‰ ; die atmosphärische CO_2 -Konzentration ist 1987 im Vergleich zu B2 1 ppmv geringer, da durch den erhöhten Bruttoaustausch die Nettoaufnahme in den Ozean geringfügig ansteigt. (Der Anstieg der CO_2 -Konzentration ist in Abbildung 4.13a nicht wiedergegeben, da er von dem des B2 in dieser Darstellung ebenfalls nicht zu unterscheiden wäre).

Der Anstieg der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen (M3) verringert die $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme im Vergleich zu B2 (Abbildung 4.13). 1987 ist der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert mit -7.88% ‰ 0.19% ‰ weniger negativ als in B2 und 0.06% ‰ stärker negativ als beobachtet.

Wird die Funktion für den CO_2 -Düngfaktor so verändert, daß nach 1860 der Düngfaktor gegenüber dem in B2 stärker zunimmt (+10% in 1990; M4), wird vom Modell eine geringere $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme als in B2 vorhergesagt (Abbildung 4.13). 1987 beträgt der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert im Modell -7.73% ‰ , beobachtet wurden -7.72% ‰ . Durch den höheren Düngeffekt steigt die

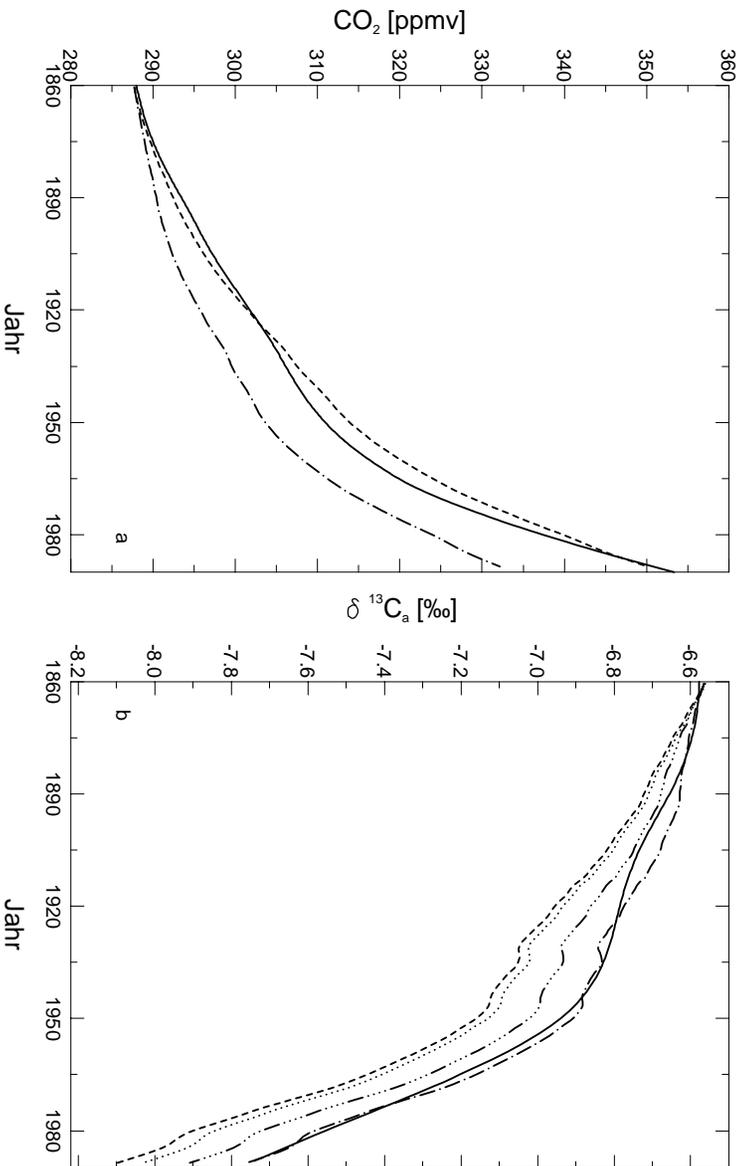


Abbildung 4.13: Beobachtungen und Modellvorhersagen zum Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration (a) und zur Abnahme von $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ (b) seit 1860. Beobachtete Daten (—) und Vorhersage des B2 (---) wie in Abbildung 4.11. ·····, M2, Bruttoaustausch zwischen Atmosphäre und Ozean erhöht; ·—·—, M3, CO₂-Düngelast erhöht; ·····, M4, Isotopen-trennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen erhöht.

biosphärische Senke bis 1987 auf 1.7 Pg C a^{-1} (B2: 0.76 Pg C a^{-1}), und die atmosphärische CO₂-Konzentration beträgt 331 ppmv.

Die zeitliche Entwicklung des CO₂-Anstiegs und der $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ -Abnahme in den Experimenten M5 und M6 ist in Abbildung 4.14 wiedergegeben. Die gegenüber B2 erhöhte landwirtschaftliche Fläche führt zu einer zusätzlichen Kohlenstofffreisetzung von etwa 60 Pg C. Die CO₂-Konzentration beträgt 1987 362 ppmv und $\delta^{13}\text{C}_\alpha = -8.29\%$. Wird gleichzeitig der CO₂-Düngelast angehoben (M6), beträgt die CO₂-Konzentration 1987 344 ppmv und $\delta^{13}\text{C}_\alpha = -7.97\%$. Der mittlere ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts beträgt für den Zeitraum 1970 bis 1987 $20.4 \text{ Pg C} \%$ a⁻¹. Der mittlere Netto-¹³C-Fluß beträgt für den gleichen Zeitraum $27.0 \text{ Pg C} \%$ a⁻¹.

4.5 Regionale Bilanz der stabilen Kohlenstoffisotope

In diesem Abschnitt sind die Ergebnisse der Modellexperimente aus Abschnitt 3.5.3 beschrieben, die zur Vorhersage des meridionalen $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ -Gradienten durchgeführt wurden.

Abbildung 4.15a zeigt einen Vergleich des vom Modell für das Jahr 1987 vorhergesagten meridionalen $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ -Gradienten im atmosphärischen CO₂ mit dem beobachteten Gradienten im Jahr 1993. Der $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ -Gradient aus dem Jahr 1993 wurde herangezogen, weil im Vergleich zu den Jahren davor mehr Meßdaten aus mittleren und höheren nördlichen Breiten vorliegen. Die Modellergebnisse wurden zur besseren Vergleichbarkeit mit der globalen mittleren Abnahme des $\delta^{13}\text{C}_\alpha$ -Signals zwischen 1987 und 1993 korrigiert. Der beobachtete meridionale

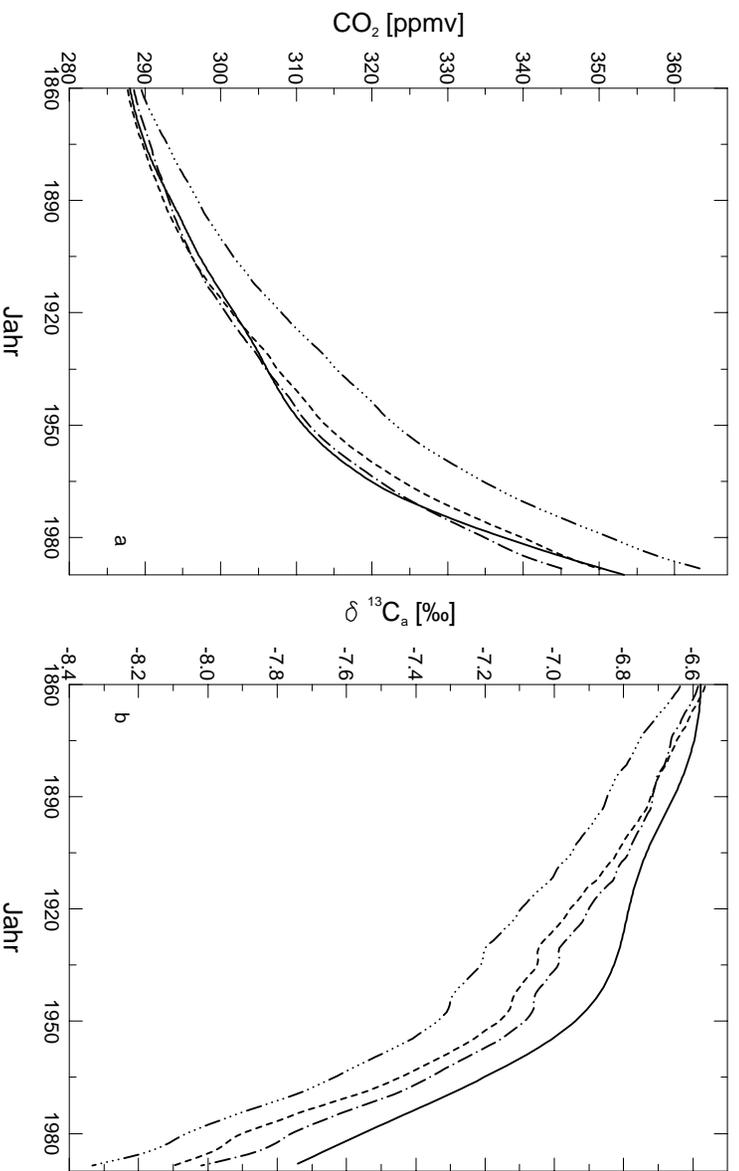


Abbildung 4.14: Beobachtungen und Modellvorhersagen zum Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration (a) und zur Abnahme von δ¹³C_a (b) seit 1860. Beobachtete Daten (—) und Vorhersage des Basislaufs 2 (B2) (- - -) wie in Abbildung 4.11. ·····, M5, landwirtschaftlich genutzte Fläche erhöht; - · - ·, M6, landwirtschaftlich genutzte Fläche und CO₂-Düngelast erhöht.

Gradient im δ¹³C_a beträgt etwa 0,2‰ (CRAIS *et al.*, 1995; TROLIER *et al.*, 1996). Vom Modell wird ein geringerer Gradient (0,15‰) und nördlich von 50° N keine weitere Abnahme im δ¹³C_a vorhergesagt.

Den größten Einfluß auf den meridionalen Gradienten im Modell haben die Emissionen aus den fossilen Quellen, die ohne einen Beitrag aus dem Ozean und der Biosphäre einen Gradienten von etwa 0,25‰ induzieren würden (Abbildung 4.15b). Aufgrund der Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Ozean liegen in der Atmosphäre der höheren nördlichen und südlichen Breiten etwa 0,03‰ stärker negative δ¹³C-Werten vor als nahe des Äquators. Der durch die Biosphäre verursachte δ¹³C_a-Gradient von etwa 0,08‰ ist dem Gradienten, der durch die Emissionen aus fossilen Quellen in der Atmosphäre erzeugt wird, entgegengesetzt.

Abbildung 4.16 zeigt den biosphärischen Netto-¹³C-Fluß und den ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts als Funktion des Breitengrades. Die globalen Karten zu beiden Flüssen finden sich in Abbildung 4.17. Der globale Netto-¹³C-Fluß beträgt 24,0 Pg C‰ a⁻¹, wobei 26,3 Pg C‰ a⁻¹ auf die Nordhemisphäre und -2,2 Pg C‰ a⁻¹ auf die Südhemisphäre entfallen. Die Kohlenstoffsenke in der Nordhemisphäre beträgt 0,94 Pg C a⁻¹, 0,13 Pg C a⁻¹ werden von der Südhemisphäre freigesetzt. (Der Netto-¹³C-Fluß in Pg C‰ a⁻¹ und der Gesamtkohlenstofffluß in Pg C a⁻¹ zeigen nahezu die gleiche regionale Verteilung).

Die nordhemisphärische Senke ist am größten in dem Breitengradgürtel zwischen etwa 30 und 50° N. Die Karte in Abbildung 4.17 zeigt, daß die östliche Hälfte der USA, Mitteleuropa sowie nordöstliche Teile von China 1987 wichtige Senken sind. In den genannten Gebieten sind landwirtschaftlich genutzte Flächen verbreitet. Die Berechnung der RAP-Werte aus FAO Statistiken (FAO, 1993) für die Jahre 1980 und 1990 (ESSER *et al.*, 1994b) hat ergeben, daß es

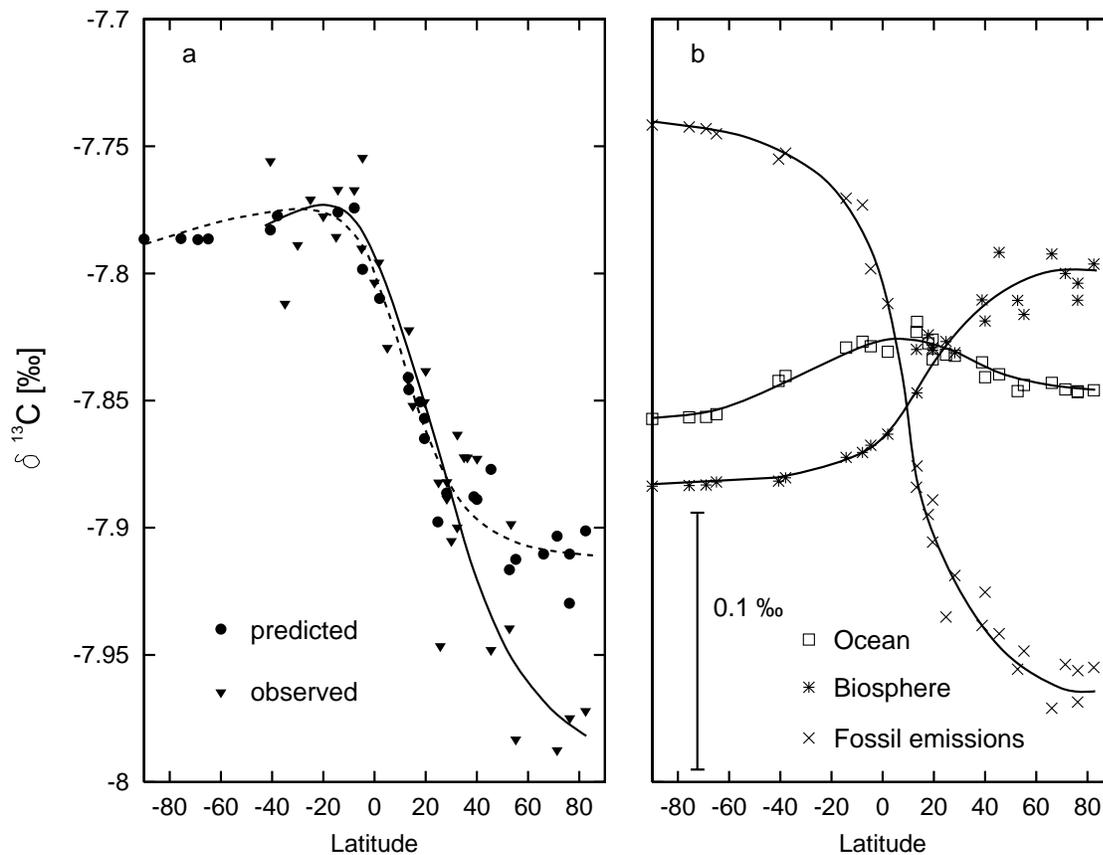


Abbildung 4.15: Der beobachtete (—) und vorhergesagte (---) meridionale $\delta^{13}C_a$ -Gradient (a) und der vorhergesagte meridionale $\delta^{13}C_a$ -Gradient, falls nur der Beitrag des Ozeans, der Biosphäre oder der Emissionen aus fossilen Quellen existieren würde (b). Die Kurven sind Spline-Approximationen.

während dieses Zeitraums in den Gebieten offenbar zu einer Intensivierung der Landwirtschaft gekommen ist. In der USA und in China ist die RAP von 0.6 auf 0.8, in Spanien von 0.4 auf 0.5, in Frankreich von 0.7 auf 0.8, in Deutschland von 1.0 auf 1.2 und in Polen von 0.7 auf 1.0 angestiegen. Dies führt im Modell zwischen 1980 und 1990 zu einem kontinuierlichen Anstieg der *NPP* landwirtschaftlicher Kulturen und zu einer Senke für Kohlenstoff im Boden.

In der Nordhemisphäre wird eine weitere Kohlenstoffsенke in dem Breitengradgürtel um $60^\circ N$ vorhergesagt. Sie ist bedingt durch die in diesen Regionen vorkommenden produktiven Böden (hoher Bodenfaktor; ESSER, 1991), für die bei einem Anstieg der CO_2 -Konzentration im Vergleich zu weniger produktiven Böden eine stärkere Zunahme der *NPP* vorhergesagt wird (vgl. Abbildung 3.3). Nahe des Äquators bilden die Regenwaldgebiete des Zentralamazonas, des Kongobeckens sowie der südostasiatischen Inseln eine Kohlenstoffsенke. Südlich der Regenwaldgebiete dominiert die Freisetzung von Kohlenstoff durch Rodung und landwirtschaftliche Nutzung.

Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts (Abbildung 4.16 und 4.17 unten) ist dort am größten, wo entweder der Abbaufuß (wie in den innertropischen Regenwaldgebieten) oder das isotopische Ungleichgewicht groß sind. Letzteres ist in temperierten nördlichen und südlichen Breiten der Fall, da aufgrund des hohen Bestandesalters (z. B. der borealen und gemäßigten Nadelwälder) und der langen Verweildauern des *SOC* im Vergleich zu tropischen Gebieten relativ alter Kohlenstoff durch den Abbau freigesetzt wird. Das iso-

topische Ungleichgewicht beträgt hier 0.6 bis 0.7‰. Werden Flächen für den Anbau von C₃-Pflanzen genutzt, auf denen vormals C₄-Pflanzen vorkamen, wie dies für einige Gebiete in Indien und Südafrika (vgl. Breitengradgürtel 22 bis 28° S) vorhergesagt wird, ist das isotopische Ungleichgewicht ebenfalls groß. Das isotopische Ungleichgewicht wird negativ, wenn in Gebieten, in denen natürlicherweise keine C₄-Pflanzen vorkommen, aufgrund landwirtschaftlicher Nutzung C₄-Pflanzen eingeführt werden.

Als Ursachen für den durch die Biosphäre in der Atmosphäre induzierten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten sind also der Netto-¹³C-Fluß und (im geringen Maße) der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts nördlich von etwa 20° N mit einem Maximum um 50° N zu nennen. In einem 10° breiten Gürtel entlang des Äquators zeigen der Netto-¹³C-Fluß und der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts gleichermaßen ein weiteres Maximum, während südlich davon durch Kohlenstoffabgabe aus der Biosphäre der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient in der Atmosphäre sogar noch verstärkt werden kann.

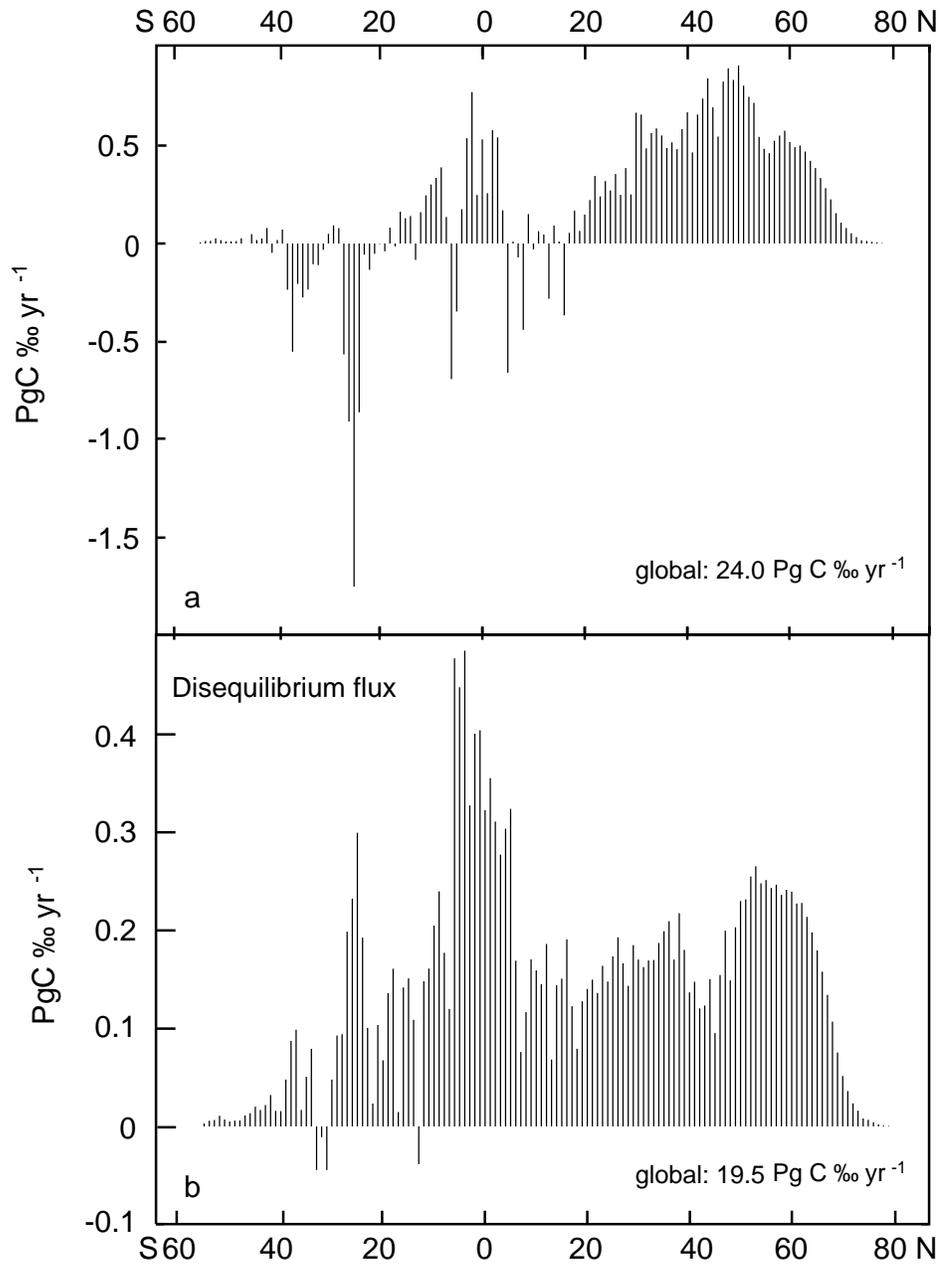


Abbildung 4.16: Der biosphärische Netto- ^{13}C -Fluß ($-F_{ab}^{net}[\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab}]$) (a) und der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts ($-F_{ba}[(\delta^{13}\text{C}_a + {}^{13}\epsilon_{ab}) - (\delta^{13}\text{C}_b + {}^{13}\epsilon_{ba})]$) (b) als Funktion der Breitengradgürtel (Höhe 1°). Die Daten stammen aus einem Modellauf mit vorgeschriebener CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur in der Atmosphäre und gelten für das Jahr 1987.

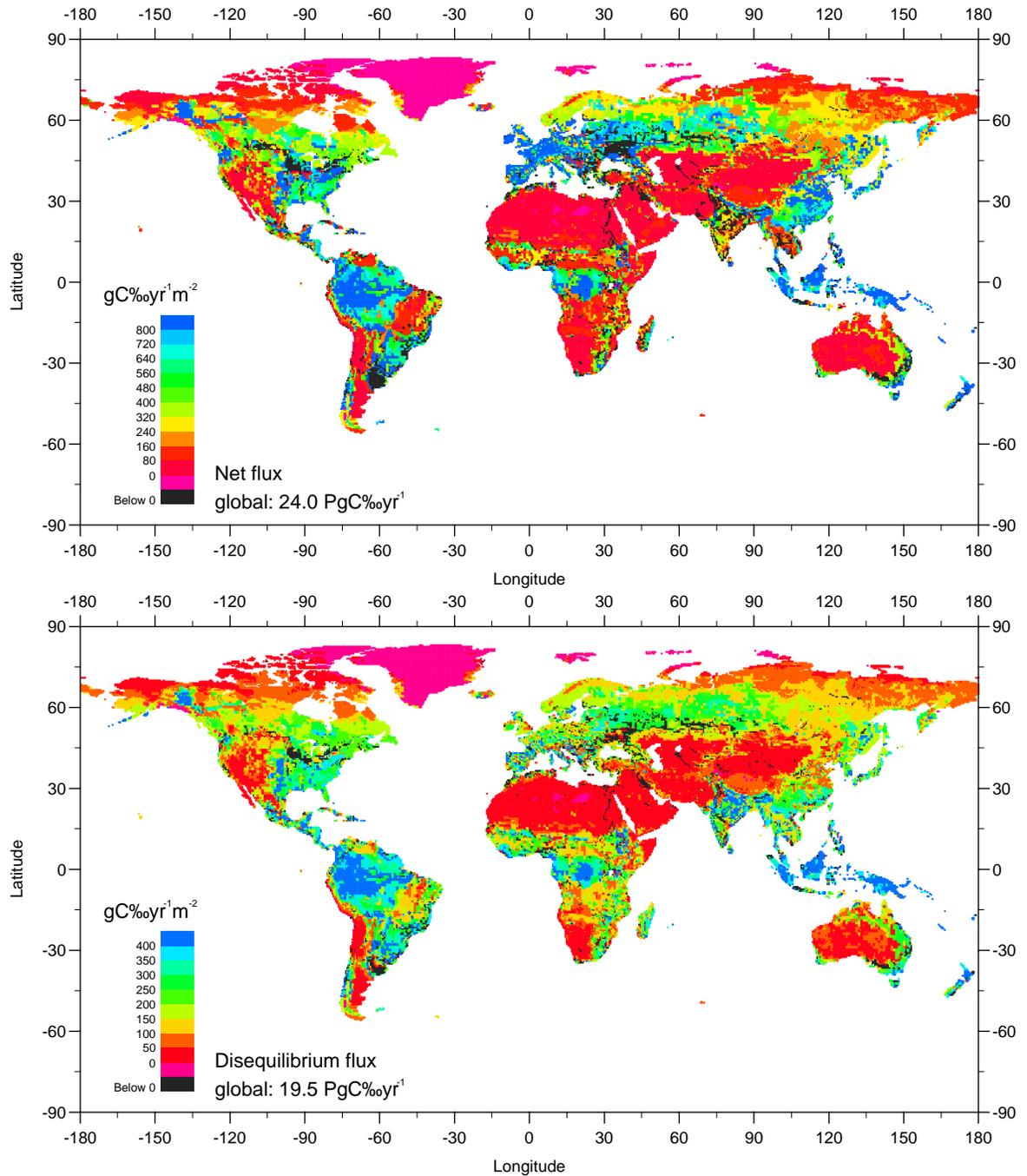


Abbildung 4.17: Globale Karten des Netto- ^{13}C -Flusses ($-F_{ab}^{net}[\delta^{13}\text{C}_a + \epsilon_{ab}]$, oben) und des ^{13}C -Flusses aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts ($-F_{ba}[(\delta^{13}\text{C}_a + \epsilon_{ab}) - (\delta^{13}\text{C}_b + \epsilon_{ba})]$, unten). Die Daten stammen aus einem Modellauf mit vorgeschriebener CO_2 -Konzentration und Isotopensignatur in der Atmosphäre und gelten für das Jahr 1987.

Kapitel 5

Diskussion

5.1 Das Modell für den ^{13}C -Kreislauf

Ein separater Kohlenstoffkreislauf für das stabile Kohlenstoffisotop ^{13}C wurde in das HRBM integriert. Die Flüsse und Flußkoeffizienten der Standardversion des HRBM wurden für den ^{12}C -Kreislauf übernommen. Mit Hilfe von Fraktionierungsfaktoren wurden die Flußkoeffizienten für das ^{13}C -System aus den ^{12}C -Flußkoeffizienten berechnet.

Im Isotopenmodul wurden für die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Phytomasse zwei verschiedene Sätze von Fraktionierungsfaktoren eingesetzt. In dem einen Satz werden Fraktionierungsfaktoren für 17 verschiedene Vegetationstypen unterschieden (nach LLOYD & FARQUHAR, 1994). Der zweite Satz besteht aus jeweils einem Fraktionierungsfaktor für C_3 - und C_4 -Pflanzen. Der Vergleich der beiden Sätze zeigt einen Unterschied im Fraktionierungsfaktor für C_3 -Pflanzen von 2 bis 8‰ und im Fraktionierungsfaktor für C_4 -Pflanzen von etwa 2‰, wobei die Faktoren von LLOYD & FARQUHAR (1994) jeweils näher bei 1 liegen.

Gegenwärtig kann nicht entschieden werden, welche Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen auftritt, und folglich muß geklärt werden, welche Auswirkungen die Verwendung unterschiedlicher Fraktionierungssätze auf die Modellvorhersagen hat. Im Experiment S2 (Abschnitt 3.5.1) wurde dies untersucht. Da die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen die Isotopensignatur in der Phytomasse, dem Bestandesabfall und dem *SOC* bestimmt, liegen bei Verwendung der Fraktionierungsfaktoren nach LLOYD & FARQUHAR (1994) im System größere Mengen ^{13}C vor, als dies bei Verwendung des anderen Satzes der Fall ist. Im stationären System Biosphäre-Atmosphäre wirken sich unterschiedliche Annahmen zur Isotopentrennung auf das saisonale $\delta^{13}\text{C}_a$ -Signal aus (MOOK *et al.*, 1983), das ich in meiner Arbeit nicht untersucht habe. Kommt es hingegen zu Änderungen in den Kohlenstoffpools, z. B. durch einen Anstieg der *NPP* oder durch Rodungen, führen unterschiedliche Annahmen zur Isotopentrennung zu unterschiedlich starken Störungen im ^{13}C -Kreislauf. Große Unterschiede zwischen den beiden Sätzen von Fraktionierungsfaktoren treten in den Biomen *kühlgemäßigter* und *borealer Nadelwald*, *Trocken- und Halbwüste*, *kühlgemäßigtes* und *warmgemäßigtes Grasland* sowie *xerophytische Gehölze* auf. Da nur in den ersten beiden Biomen bedeutende Kohlenstoffmengen in der Phytomasse und im Boden gespeichert sind, waren bei Austausch der Fraktionierungsfaktoren keine grundsätzlichen Unterschiede in den Vorhersagen zu den von mir durchgeführten Modellexperimenten zu erwarten gewesen (vgl. Abschnitt 5.3, S. 73).

In experimentellen Studien (z. B. GUEHL *et al.*, 1994; BEERLING & WOODWARD, 1995) und Strukturuntersuchungen von Blattmaterial (WOODWARD, 1993; BEERLING *et al.*, 1993) konnte gezeigt werden, daß der Anstieg der atmosphärischen CO_2 -Konzentration zu Änderungen in der Physiologie und Morphologie der Pflanzen geführt hat, die wiederum die in-

terzelluläre CO_2 -Konzentration beeinflusst haben könnten. Nach den von mir eingesetzten Modellen für die Isotopentrennung in C_3 - und C_4 -Pflanzen (Abschnitt 4.1.1) besteht ein linearer Zusammenhang zwischen der Fraktionierung bei der Photosynthese und c_i/c_a . Falls es seit vorindustrieller Zeit in den Pflanzen zu einer Änderung von c_i/c_a gekommen ist, sollte dies also zu einer Änderung der Isotopentrennung bei der *NPP* geführt haben, die wiederum ein Signal im $\delta^{13}\text{C}_a$ hinterlassen haben könnte. Im Modellexperiment M3 (Abschnitt 3.5.2) wurde der Einfluß einer Änderung in der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in C_3 -Pflanzen um 1‰ auf die $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit untersucht.

In C_4 -Pflanzen ist bei einer Änderung von c_i/c_a nur eine geringe Änderung in der Stärke der Fraktionierung zu erwarten. Die Auswirkungen des CO_2 -Anstiegs auf die Menge ^{13}C , die von C_4 -Pflanzen in der Phytomasse (unabhängig vom CO_2 -Düngeeffekt) festgelegt wird, sind daher ebenfalls gering und wurden mit Modellexperimenten nicht weiter untersucht.

Um einen Zusammenhang zwischen der Änderung von c_i/c_a und der Stärke der Änderung in der Isotopentrennung bei der Bildung des Phytomassenzuwachses herstellen zu können, wurde die Annahme getroffen, daß sich die Isotopensignatur der Assimilate und die des neu gebildeten Pflanzenmaterials mit der gleichen Stärke ändern. Bisher sind in der Literatur drei Reaktionen bekannt, die die Isotopensignatur des Pflanzenmaterials im Vergleich zu der Signatur der Assimilate (aus der CO_2 -Fixierung durch RuBisCO) wesentlich verändern können: Die CO_2 -Fixierung durch PEP-Carboxylase (HEW *et al.*, 1996), die aerobe Dissimilation (LIN & EHLERINGER, 1997) und die Photorespiration (SMITH *et al.*, 1976; ROONEY, 1988, zitiert nach O'LEARY, 1993). Für die ersten beiden Reaktionen ist nicht bekannt, ob die Intensität der Reaktion oder die Isotopentrennung durch eine Änderung von c_i beeinflusst werden. Die Photorespiration nimmt bei einem Anstieg von c_i ab (HATCH, 1987), womit auch die bevorzugte Freisetzung von $^{12}\text{CO}_2$ bei der Photorespiration sinkt, so daß die Isotopensignatur des Pflanzenmaterials zu stärker negativen Werten verschoben wird. Nach Modellen von VOGEL (1993) und FARQUHAR & LLOYD (1993) beträgt bei einem Anstieg der CO_2 -Konzentration von 280 ppmv auf 350 ppmv die Zunahme in der Isotopentrennung weniger als 0.4‰. Unter der Annahme, daß sich die Differenz von c_a und c_i bei einem Anstieg der atmosphärischen CO_2 -Konzentration nicht ändert, könnte der Anstieg in der Isotopentrennung mit dem von mir verwendeten Modell folglich unterschätzt worden sein.

Die mittleren $\delta^{13}\text{C}$ -Differenzen zwischen den Pflanzenorganen (Blätter, Wurzeln, Holz), die zur Bestimmung von Fraktionierungsfaktoren herangezogen wurden, zeigen hohe Standardabweichungen (vgl. Anhang A.1), die im wesentlichen auf unterschiedliche Zusammensetzungen der Organe bei verschiedenen Pflanzen zurückgeführt werden können. Der Unterschied in der $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur zwischen verschiedenen Stoffklassen (Lignine, Cellulose u. a.) in einem Pflanzenorgan kann mehr als 10‰ betragen (DEINES, 1980). Die von LEAVITT & LONG (1982) durchgeführten Messungen der Isotopensignatur von Cellulose aus Blättern und Holz einer Pflanze ergaben eine nahezu konstante Differenz (mit stärker negativen Werten im Blattmaterial). Kommt es in einer Pflanze zu einer zunehmenden Verlagerung der *NPP* z. B. in holziges Material, so sollte dies also zu einer Abnahme der Isotopentrennung bei der C-Aufnahme in die Pflanze führen. Eine Verlagerung der *NPP* könnte folglich auch ein Signal im $\delta^{13}\text{C}_a$ hinterlassen (vgl. Abschnitt 5.4).

Eine Isotopentrennung beim Abbau von Bestandesabfall und *SOC* ist in den bisher durchgeführten Ansätzen zur Bilanzierung des $\delta^{13}\text{C}_a$ nicht berücksichtigt worden (z. B. TANS *et al.*, 1993; CIAIS *et al.*, 1995; FUNG *et al.*, 1997). Da im stationären System Biosphäre-Atmosphäre die Isotopensignaturen des von der Biosphäre aufgenommenen und wieder abgegebenen Kohlenstoffs gleich sind, liegt in einem Modellansatz, der eine Isotopentrennung beim Abbau berücksichtigt, im Bestandesabfall und *SOC* relativ mehr ^{13}C vor als in einem Modellansatz ohne Isotopentrennung. Wird aufgrund von Störungen im Kohlenstoffkreislauf der Kohlenstoff aus dem Bestandesabfall oder *SOC* freigesetzt, könnte es abhängig vom Modellansatz zu unterschiedlichen Einflüssen auf $\delta^{13}\text{C}_a$ kommen. Die Auswirkungen unterschiedlich star-

ker Isotopentrennungen beim Abbau auf den ^{13}C -Kreislauf wurden durch den Austausch des Bodenmodells (B1 vs. S6, vgl. Abschnitt 3.5.1 u. 5.3) untersucht.

5.2 Netto-Primärproduktivität der C_4 -Pflanzen

Die von mir entwickelten Modelle zur Vorhersage der Netto-Primärproduktivität von C_4 -Pflanzen bestimmen einen Anteil der C_4 -Pflanzen an der *NPP* (C_4 -Anteil) von global etwa 15%. LLOYD & FARQUHAR (1994) schätzten anhand ihres Modells einen Beitrag der C_4 -Pflanzen an der globalen *GPP* (gross primary productivity) von 21%, wobei auch holzige C_4 -Pflanzen berücksichtigt wurden. BERRY (1991) schätzte den C_4 -Anteil der Gräser an der *GPP* auf etwa 30%. Unter der Annahme, daß durch Respiration in C_3 - und C_4 -Pflanzen der gleiche Anteil Kohlenstoff der *GPP* freigesetzt wird, ergibt sich zwischen meiner Vorhersage zum C_4 -Anteil an der *NPP* und der von LLOYD & FARQUHAR (1994) ein Unterschied von 6%. Diese Differenz kann nicht allein dadurch erklärt werden, daß die geographische Verbreitung der holzigen C_4 -Pflanzen nur in dem Modellansatz von LLOYD & FARQUHAR berücksichtigt wurde: Am weitesten verbreitet sind holzige C_4 -Pflanzen als Sträucher am Rande von Wüstengebieten, (z. B. Halophyten der Familie der Chenopodiaceen; BORCHERS *et al.*, 1982; SHOMER-ILAN *et al.*, 1981; WINTER, 1981). Halb- und Trockenwüsten erbringen jedoch insgesamt nur knapp 4% der globalen *NPP* (Modellergebnis des HRBM bei Verwendung des Biommodells von PRENTICE *et al.*, 1992; vgl. Tabelle 4.4 und 4.5).

Die Unterschiede in der Abschätzung des C_4 -Anteils sind auch dadurch bedingt, daß unterschiedliche Annahmen darüber gemacht werden, welcher Anteil der *NPP* durch C_4 -Pflanzen in einer Vegetationseinheit erbracht werden kann und welche geographische Verbreitung die Vegetationseinheit zeigt. So treten tropische Regenwälder in Klimaten auf, die günstig für C_4 -Pflanzen sind, während C_4 -Gräser dort nur auf gerodeten Flächen vorkommen. Abbildung 4.4 zeigt, daß in meinem Modell (auch außerhalb des Bioms *Tropischer Trockenwald/Savanne*) die Annahme eines höheren Grasanteils an der *NPP* den C_4 -Anteil erhöhen würde. LLOYD & FARQUHAR (1994) verwenden die Vegetationskarte von WILSON & HENDERSON-SELLERS (1985), die auch Angaben über anthropogen bedingte Weiden in gemäßigten und tropischen Regionen beinhaltet. Diese Grasländer erbringen nach LLOYD & FARQUHAR (1994) global fast ein Drittel der *GPP* von C_4 -Pflanzen. In meinem Modellansatz werden die anthropogen bedingten Grasländer durch die Verwendung des Biommodells von PRENTICE *et al.* (1992) jedoch nicht berücksichtigt.

BERRY (1991) macht keine Angaben darüber, welche Vegetationskarte er verwendet hat, um die Verbreitung der Grasländer festzulegen. Nach der von ihm gezeigten C_4 -Karte sind Grasländer in Afrika weiter verbreitet als in der Karte von PRENTICE *et al.* (1992), und ihre gesamte *NPP* wird durch C_4 -Pflanzen erbracht.

Unter der Annahme, daß der C_4 -Anteil zunimmt, wenn der Anteil der C_4 -Grasarten an der Anzahl aller Grasarten ansteigt (vgl. LAUENROTH *et al.*, 1986), vermag das von mir entwickelte Modell sowohl die Abnahme des C_4 -Anteils bei Abnahme der mittleren Jahrestemperatur und auch bei Winterregen vorherzusagen (Abbildung 4.5). Eine Diskussion der Ergebnisse, die sich bei einer globalen Anwendung der Temperaturfunktion von CAVAGNARO (1988) ergeben, findet sich bereits bei LLOYD & FARQUHAR (1994), die in ihrem Ansatz ebenfalls die Funktion verwendet haben. Aufgrund des Vergleichs der saisonalen Niederschlagsverteilung mit der Temperaturverteilung wird in meinem Modell eine Reduktion der *NPP* von C_4 -Pflanzen in der Negev- und Karakumwüste verursacht, die ohne diesen Ansatz nicht auftreten würde. Der geringe C_4 -Anteil in der Region wird durch Beobachtungen von VOGEL *et al.* (1986) bestätigt. Ich gehe daher davon aus, daß die Modellvorhersage zur regionalen Verteilung der *NPP* von C_4 -Pflanzen genau genug ist, um damit die in der Einleitung aufgeworfenen Fragestellungen bearbeiten zu können. Da jedoch der Anteil, den C_4 -Pflanzen an der globalen Netto-Primärproduktion haben, möglicherweise größer ist, als es mein Modell zeigt, habe ich

die Auswirkungen eines um 40% erhöhten C_4 -Anteils auf den biosphärischen ^{13}C -Kreislauf in einem Sensitivitätsexperiment untersucht (S1, vgl. Abschnitt 3.5.1).

Vom Modell wird eine Abnahme des C_4 -Anteil von 0.5% seit vorindustrieller Zeit vorhergesagt. Die Abnahme wird durch die von mir verwendete Funktion zur Berechnung des CO_2 -Düngefaktors verursacht. Ein Rückgang der C_4 -Grasländer im Südosten von Arizona (USA) und im Westen Ghâts (Indien) zugunsten von C_3 -Sträuchern wurde beobachtet (MCPHERSON *et al.*, 1993; MARIOTTI & PETERSCHMITT, 1994). Als Ursache für die Verschiebung der *NPP* zwischen den Pflanzentypen wird der Anstieg der CO_2 -Konzentration diskutiert (MAYEUX *et al.*, 1991; POLLEY *et al.*, 1995). Jedoch kommen als weitere Ursachen auch Beweidung, Klimaänderungen und Feuerausbruch in Frage (GROVER & MUSICK, 1990; GRIBBENS *et al.*, 1996; TANAKA & OIKAWA, 1997).

Es besteht also die Möglichkeit, daß es seit vorindustrieller Zeit zu einer stärkeren Änderung des C_4 -Anteils gekommen ist, als es vom Modell vorhergesagt wird. Da im Modell die Änderung des C_4 -Anteils seit vorindustrieller Zeit eine Funktion des C_4 -Anteils ist, der beim Modellstart vorhergesagt wird, können Auswirkungen einer stärkeren Änderung des C_4 -Anteils auf den biosphärischen ^{13}C -Kreislauf ebenfalls mit dem Sensitivitätsexperiment S1 (vgl. Abschnitt 3.5.1) untersucht werden.

Der Vergleich der Lage der Anbauflächen für Zuckerrohr, Mais, *Sorghum*- und Millet-Hirsen (C_4 -Nutzpflanzen) mit Modellvorhersagen hat gezeigt, daß wichtige Anbauggebiete auch im Modell für den Anbau vorgesehen werden, sofern die Lage der Anbauggebiete vorrangig aufgrund der Klimabedingungen ausgewählt wurde. Der Anbau von Zuckerrohr wird jedoch auch von der Lage der verarbeitenden Industrie und von den Möglichkeiten zur Bewässerung bestimmt (Agro-ecological Zones Project, FAO, 1978, 1981). Aus diesem Grund reichen Klimadaten zur Vorhersage des Zuckerrohranbaus z. B. in Indien nicht aus (vgl. Abschnitt 4.2.2, S. 52).

Die in dieser Arbeit verwendeten Modelle sagen eine höhere globale Netto-Primärproduktion der C_4 -Nutzpflanzen vor 1980 vorher, als aufgrund von Angaben der FAO zu den Erntemengen berechnet wurde (Abbildung 4.9). Der Unterschied hat im wesentlichen zwei Ursachen: (1) Die jährlichen Erntemengen (FAO, 1993) zwischen 1961 und 1990 wurden in Netto-Primärproduktionen umgerechnet, wobei die Faktoren von ASELMANN & LIETH (1983) eingesetzt wurden. Diese Methode ist zur Abschätzung der Netto-Primärproduktion nur dann geeignet, wenn im Untersuchungszeitraum ein konstanter Zusammenhang zwischen Ertrag und *NPP* angenommen werden kann. Sind durch Züchtungsmaßnahmen Verlagerungen der *NPP* in den Ertrag vorgenommen worden, z. B. durch Reduzierung der vegetativen Sproßteile, wird die *NPP* überschätzt. Tatsächlich konnte in den 60er und 70er Jahren durch Züchtungen der Ertrag gesteigert werden (DOGGETT, 1988; MILLER, 1982). Da die Umrechnungsfaktoren den Zusammenhang zwischen Ertrag und *NPP* zu Beginn der 80er Jahre wiedergeben, könnte die Netto-Primärproduktion der Nutzpflanzen vor 1980 größer gewesen sein, als aus den Erntemengen abgeschätzt wurde. (2) Der RAP-Wert von 1980 wurde zur Berechnung der *NPP* der C_4 -Nutzpflanzen vor 1980 verwendet. Tatsächlich ist es in vielen Ländern Asiens und Amerikas jedoch seit Beginn der 60er Jahre zu einer Intensivierung des Mais- und *Sorghum*-Anbaus gekommen (FAO, 1993; DOGGETT, 1988; LENG, 1982). Die Netto-Primärproduktion der C_4 -Pflanzen könnte daher vor 1980 geringer gewesen sein, als vom Modell unter Verwendung der RAP-Werte von 1980 vorhergesagt wird. In einigen Modellexperimenten (s. Abschnitt 3.5.2 und 3.5.3) wurden daher die RAP-Werte für die Zeit vor 1980 modifiziert.

Der Vergleich der Modellvorhersagen für die Netto-Primärproduktionen 1860 und 1980 (Tabelle 4.6) hat gezeigt, daß die Produktion der C_4 -Pflanzen nahezu gleich geblieben ist, während die gesamte Produktion um etwa 2 Pg Ca^{-1} zugenommen hat. Der Anstieg der landwirtschaftlich genutzten Flächen hat zu einer Reduktion der Netto-Primärproduktion

der C₄-Pflanzen in der natürlichen Vegetation geführt, die durch die Netto-Primärproduktion der C₄-Nutzpflanzen nahezu kompensiert wird. Der im Vergleich zu den C₄-Pflanzen stärkere Anstieg des CO₂-Düngefaktors der C₃-Pflanzen im Modell führt hingegen dazu, daß für die Gitterelemente mit natürlicher Vegetation 1980 bereits etwa die gleiche Netto-Primärproduktion wie 1860 vorhergesagt wird. Zusammen mit der Netto-Primärproduktion aus der Landwirtschaft ergibt sich ein Anstieg in der Produktion der C₃-Pflanzen. Der Anteil der C₄-Pflanzen an der Netto-Primärproduktion nimmt im Modell also bei Berücksichtigung der landwirtschaftlichen Flächenumwandlungen nach 1860 stärker ab, als dies allein aufgrund der unterschiedlichen CO₂-Düngefaktoren zu erwarten gewesen wäre (vgl. Tabelle 4.5). Der Einfluß der landwirtschaftlichen Nutzung von C₄-Pflanzen auf den biosphärischen ¹³C-Kreislauf seit vorindustrieller Zeit wurde daher in einem Sensitivitätsexperiment untersucht (S4, Abschnitt 3.5.1).

5.3 Das isotopische Ungleichgewicht und die Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre

Die Vorhersage des HRBM mit dem Isotopenmodul über die globale mittlere Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Biosphäre beträgt für 1987 -17.85% . Die Stärke der Isotopentrennung liegt damit im Bereich der Werte, die KEELING *et al.* (1989; $\epsilon_{ab} = -17.6\%$), TANS *et al.* (1993; $\epsilon_{ab} = -18.0\%$) und QUAY *et al.* (1992; $\epsilon_{ab} = -20.0\%$) in ihren Studien verwendet haben. LLOYD & FARQUHAR (1994) und FUNG *et al.* (1997) schätzten mit Hilfe von Modellen, die die Isotopentrennung bei der CO₂-Diffusion in den Blättern und bei der Carboxylierung berücksichtigen, den globalen Wert auf -14.8 bzw. -15.7% . Die Unterschiede zwischen den Werten der beiden letztgenannten Studien sind u. a. durch unterschiedliche Annahmen zur Verbreitung von C₄-Pflanzen bedingt (vgl. Abschnitt 5.2). LLOYD & FARQUHAR (1994) berechnen einen Beitrag der C₄-Pflanzen zur Produktivität (*GPP*) von 21%. Unter der Annahme, daß die C-Verluste durch Respiration in C₃- und C₄-Pflanzen gleich sind, kann aus dem Experiment S1 für einen *NPP*-Beitrag der C₄-Pflanzen von 21% eine globale Isotopentrennung von $\epsilon_{ab} = -17.0\%$ bestimmt werden. Die weniger starke Isotopentrennung bei LLOYD & FARQUHAR (1994) und FUNG *et al.* (1997) ist folglich auch durch den von ihnen gewählten Modellansatz (nach FARQUHAR *et al.*, 1980, 1982; COLLATZ *et al.*, 1991) bedingt.

Für die Zeit von 1970 bis 1990 schätzten QUAY *et al.* (1992) und TANS *et al.* (1993) den ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts auf $12.0 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹. HEIMANN & MAIER-REIMER (1996) bestimmten den Fluß mit $23.4 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹ und JOOS & BRUNO (1998) mit $22.5 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹. Für 1987 geben FRANCEY *et al.* (1995) einen Fluß von $25.8 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹ und JOOS & BRUNO (1998) einen Fluß von $26.4 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹ an. Der mit dem HRBM bestimmte ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts liegt im Vergleich dazu mit $14.9 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹ als Mittelwert für die Periode 1970 bis 1987 bzw. $17.8 \text{ Pg C } \%$ a⁻¹ für 1987 eher im unteren Bereich der Spanne der Angaben. Dies könnte darauf hindeuten, daß die Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools der Biosphäre länger ist, als sie vom HRBM vorhergesagt wird.

FUNG *et al.* (1997) weisen darauf hin, daß der ¹³C-Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts überschätzt wird, wenn er mit einfachen Box-Modellen der Biosphäre (z. B. EMANUEL *et al.*, 1981) aus dem globalen Abbau von Bestandesabfall und *SOC* und einem mittleren Wert für das Ungleichgewicht bestimmt wird. Das Ungleichgewicht ist in borealen Gebieten größer als in tropischen Gebieten, in denen jedoch größere Mengen CO₂ durch heterotrophe Destruenten freigesetzt werden (vgl. auch Abschnitt 4.5). FUNG *et al.* (1997) schätzen mit einem Biosphärenmodell mit einer räumlichen Auflösung von 5° geographischer Länge und Breite das globale isotopische Ungleichgewicht 1988 auf 0.33% , das somit noch um etwa 15% geringer ist als das des HRBM mit 0.38% .

Die Verlagerung der *NPP* von C_4 - zu C_3 -Pflanzen induziert ein isotopisches Ungleichgewicht zwischen der Biosphäre und der Atmosphäre, dessen Stärke eine Funktion des Anteils ist, den C_4 -Pflanzen an der *NPP* erbringen. Ein im Vergleich zum Basislauf 1 (B1) höherer Anteil der C_4 -Pflanzen an der *NPP* (S1) steigert die Isotopentrennung bei der C-Aufnahme in die Biosphäre zusätzlich um 0.1‰ und erhöht den ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts um 5%. Im Modell wird zur Berücksichtigung des energieaufwendigen C_4 -Carboxylierungswegs, der den C_4 -Pflanzen gegenüber den C_3 -Pflanzen bei einem Anstieg der CO_2 -Konzentration weniger Vorteile verschafft (EHLERINGER *et al.*, 1991; COLLATZ *et al.*, 1998), ein 50% geringerer Düngeneffekt verwendet, was sicherlich nur als eine grobe Näherung angesehen werden kann. Dies Modellexperiment zeigt jedoch, daß ein isotopisches Ungleichgewicht zwischen der Biosphäre und der Atmosphäre entsteht, wenn es zu Verlagerungen in den Produktivitätsanteilen der beiden Pflanzentypen kommt. Die Verschiebungen der Grenzen zwischen Savannen und Wäldern (SCHWARTZ *et al.*, 1996; BUSCH & VAN AUKEN, 1995) sollten also bereits einen Beitrag zum isotopischen Ungleichgewicht liefern.

Das Experiment S2 zeigt, daß die Verwendung von unterschiedlichen Fraktionierungsfaktoren für die Biome im HRBM nur einen geringen Einfluß auf den ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts und den Netto- ^{13}C -Fluß hat. Die erheblichen Unterschiede in den Annahmen über die Stärke der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Biosphäre wirken sich also nur wenig auf Vorhersagen zur biosphärischen ^{13}C -Bilanz aus. FUNG *et al.* (1997) stellten anhand von Modellexperimenten fest, daß eine biomabhängige Isotopenfraktionierung den meridionalen $\delta^{13}C_a$ -Gradienten ebenfalls kaum beeinflusst.

Die Verringerung der Verweildauer von Kohlenstoff im *SOC* verändert die Modellvorhersage zum Ungleichgewicht nur unerheblich (S3). Offenbar ist im Modell die Menge *SOC*, die durch Störungen im Kohlenstoffkreislauf, z. B. durch Landnutzungsänderungen, betroffen ist, im Vergleich zum gesamten Abbaufuß zu gering, um die biosphärische ^{13}C -Bilanz beeinflussen zu können.

Werden im Modell keine Änderungen in der Anbaufläche für C_4 -Nutzpflanzen zugelassen (S4), führen die landwirtschaftlichen Flächen in Gebieten, in denen natürlicherweise C_4 -Pflanzen vorkommen, im Vergleich zu B1 zu einem stärkeren isotopischen Ungleichgewicht. Wie in dem Experiment S1 kommt es in S4 gegenüber B1 zu einer Verschiebung der Netto-Primärproduktion von den C_4 -Pflanzen zu den C_3 -Pflanzen. Da in S4 auch der Anbau von C_4 -Pflanzen in Gebieten unterbleibt, in denen natürlicherweise vorwiegend C_3 -Pflanzen vorkommen (z. B. im *Corn belt* der USA), entfällt das dadurch entstehende isotopische Ungleichgewicht, das dem globalen isotopischen Ungleichgewicht entgegengesetzt ist. Die C_4 -Nutzpflanzen vermindern somit auf zweifache Weise den Anstieg des globalen isotopischen Ungleichgewichts.

Die landwirtschaftliche Nutzung verringert die Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre, da die *NPP* zum Aufbau krautiger Phytomasse verwendet wird. Somit verringert die landwirtschaftliche Nutzung auch das isotopische Ungleichgewicht. Werden im Modell Änderungen in der landwirtschaftlichen Nutzung nicht berücksichtigt (S5), ist der $\delta^{13}C$ -Wert des Kohlenstoffs, der 1987 von der Biosphäre abgegeben wird, weniger negativ als in B1.

Der Vergleich von B1 und S6 hat ergeben, daß das verwendete Bodenmodell nur einen geringen Einfluß auf die Vorhersagen zum isotopischen Ungleichgewicht und zur biosphärischen Kohlenstoffbilanz hat. Ich nehme daher an, daß zur Bearbeitung weiterer Fragestellungen anstelle des von mir entwickelten Bodenmodells auch das Bodenmodell des HRBM eingesetzt werden kann, sofern eine stärkere Isotopentrennung beim Abbau von *SOC* verwendet wird, als in einigen Abbauxperimenten beobachtet wurde (z. B. Balesdent & Mariotti, 1996).

Insgesamt kann den Sensitivitätsexperimenten entnommen werden, daß die Vorhersage des HRBM zum isotopischen Ungleichgewicht der Biosphäre für das Jahr 1987 durch die in den Experimenten S1 bis S6 veränderten Modellannahmen nur wenig beeinflusst wird. Das

isotopische Ungleichgewicht wird wesentlich durch die Verweildauer des Kohlenstoffs in der Phytomasse und im Bestandesabfall bestimmt. Darüber hinaus kann eine Änderung des Ungleichgewichts erwartet werden, wenn eine Änderung der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Phytomasse eintritt. Der Einfluß einer Änderung der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in C₃-Pflanzen auf das isotopische Ungleichgewicht und auf $\delta^{13}\text{C}_a$ wurde mit dem Experiment M3 untersucht (s. Abschnitt 3.5.2 und s. u.).

5.4 CO₂-Anstieg und $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme seit vorindustrieller Zeit

Mit einem Modellsystem bestehend aus einem Biosphären- und einem Ozeanmodell sowie einer 1-Box-Atmosphäre wurden Modellläufe für den Zeitraum 1765 bis 1987 durchgeführt, in denen die Isotopenzusammensetzung und die CO₂-Konzentration der Modellatmosphäre durch die Austauschflüsse mit der Biosphäre und dem Ozean und durch den Kohlenstoff aus fossilen Quellen bestimmt wurden. Bis 1860 wurden durch Einführung eines zusätzlichen Kohlenstoffflusses die beobachteten Bedingungen in der Atmosphäre eingestellt, um mit dem Modellsystem im transienten Zustand in den Zeitraum nach 1860 übergehen zu können. Aus der Isotopenzusammensetzung des zusätzlich eingeführten Flusses kann geschlossen werden, daß der Kohlenstoff, sofern er allein biosphärischen Ursprungs wäre, fast ausschließlich aus C₄-Pflanzenmaterial stammen müßte, oder daß er zu etwa 90% aus dem Ozean freigesetzt werden müßte.

Der Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration und die Abnahme des $\delta^{13}\text{C}_a$ nach 1860 können von dem Modell nicht in Übereinstimmung mit den beobachteten Daten vorhergesagt werden. Im Basislaufs 2 (B2) wird ein höherer Suess Effekt in der Atmosphäre vorhergesagt, als ihn Meßdaten zeigen. Ein weniger negativer $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des CO₂ aus fossilen Quellen (M1) oder eine stärkere Durchmischung mit dem Ozean (M2), als in B2 angenommen wurden, reichen zur Erklärung des Unterschieds zwischen den beobachteten und vorhergesagten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Werten nicht aus.

Die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die C₃-Pflanzen nimmt im Experiment M3 nach 1860 zu, wodurch ein zusätzliches isotopisches Ungleichgewicht entsteht, das wiederum im Vergleich zu B2 zu einer langsameren $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme führt. Dem Experiment liegt die Annahme zugrunde, daß seit vorindustrieller Zeit c_a und c_i um den gleichen Wert zugenommen haben. Verwendet man einfache Modelle der Photosynthese und Blattleitfähigkeit (FARQUHAR *et al.*, 1982, 1989), hätte die Annahme $c_a - c_i = konst.$ zur Folge, daß sich die photosynthetische CO₂-Aufnahme ($A = [c_a - c_i]g_c$; g_c , Blattleitfähigkeit für CO₂) nur dann gesteigert haben könnte (was im Modell zur Bilanzierung des Gesamtkohlenstoffkreislaufs erforderlich wäre), wenn gleichzeitig die Blattleitfähigkeit und damit auch die Transpiration ($E = \nu g_w$ mit $g_w = 1.6g_c$; ν , Wasserdampfgradient zwischen dem Blattinneren und der Umgebung) zugenommen hätten.

Mit $A/E = c_a(1 - c_i/c_a)/1.6\nu$ kann das Verhältnis der Menge an fixiertem Kohlenstoff zur Menge transpirierten Wassers (WUE , *water use efficiency*) in Abhängigkeit von der CO₂-Konzentration bestimmt werden (POLLEY *et al.*, 1993; BEERLING & WOODWARD, 1995). Eine konstante Differenz zwischen c_a und c_i würde also bei ansteigender CO₂-Konzentration eine Abnahme der WUE bedingen (DONOVAN & EHLERINGER, 1994). Geht man von konstanten Klimabedingungen aus, ist eine Steigerung der photosynthetischen CO₂-Aufnahme nur in Regionen zu vermuten, in denen die NPP nicht durch die Niederschlagsmenge limitiert wird. Dies ist aber auf etwa 70% der Landfläche der Fall (Ergebnis des MIAMI-Modells; LIETH, 1975). Angesichts der nicht realistischen Forderung einer WUE -Abnahme mit Beginn des CO₂-Anstiegs und der Studien, die für den historischen Zeitraum in Pflanzen ein konstantes c_i/c_a -Verhältnis (LEAVITT & LARA, 1994; HANBA *et al.*, 1996) oder sogar eine c_i/c_a -Abnahme bestimmt haben (EHLERINGER & CERLING, 1995; BERT *et al.*, 1997; BEERLING & WOODWARD, 1995), muß bezweifelt werden, daß global die Isotopentrennung bei der

C-Aufnahme in die Biosphäre um 1‰ zugenommen hat. Auch bei Berücksichtigung eines Anstiegs der Isotopentrennung aufgrund eines Rückgangs in der Photorespiration (vgl. Abschnitt 5.1) müßte noch eine Abnahme der WUE angenommen werden, um die Unterschiede zwischen der beobachteten und der vom HRBM vorhergesagten $\delta^{13}C_a$ -Abnahme erklären zu können.

M4 zeigt die Sensitivität des CO_2 -Anstiegs und der $\delta^{13}C_a$ -Abnahme für einen Düngeeffekt. Ein 10% höherer CO_2 -Düngefaktor vermag im Modell eine $\delta^{13}C_a$ -Abnahme zu erzeugen, die weitgehend in Übereinstimmung mit den beobachteten Daten ist, verändert allerdings auch das Gesamtkohlenstoffbudget. Nimmt man gleichzeitig an, daß die landwirtschaftliche Fläche größer ist als in B2 (M6), führen die zusätzlichen Flächenumwandlungen wieder zu einem stärkeren CO_2 -Anstieg. Durch die Rodungen wird Kohlenstoff freigesetzt, der im Vergleich zum fixierten Kohlenstoff schwerer ist, was zu einer Verminderung des Suess Effekts in der Atmosphäre beitragen sollte. Das Experiment S3 hat jedoch gezeigt, daß der Beitrag des SOC -Abbaufusses zu gering ist, um das $\delta^{13}C$ -Budget (und auch das Gesamtkohlenstoffbudget) wesentlich zu ändern. Für die Verminderung des Suess Effekts der Atmosphäre verbleibt also nur der Beitrag der holzigen Phytomasse, der aber nur auf 45% der landwirtschaftlich genutzten Flächen zum Tragen kommt: 55% der genutzten Flächen liegen in Regionen, in denen das mittlere Bestandesalter der natürlichen Vegetation (Biommodell von PRENTICE *et al.*, 1992) weniger als 15 Jahre beträgt. Durch Rodungen und landwirtschaftliche Nutzung verringert sich auch das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre (vgl. S6), wodurch der Einfluß der Biosphäre auf den Suess Effekt in der Atmosphäre abnimmt. Insgesamt kompensieren sich die Effekte in ihrer Wirkung auf das $\delta^{13}C$ -Budget: Vom Modell wird wie in B2 eine stärkere $\delta^{13}C_a$ -Abnahme als an Meßstationen beobachtet vorhergesagt. Eine größere Kohlenstofffreisetzung aus der Biosphäre aufgrund größerer landwirtschaftlicher Flächenumwandlungen und ein stärkerer Düngeeffekt, als bisher im HRBM angenommen wurden, können also die gegenwärtigen Bedingungen in der Atmosphäre nicht erklären.

Es bleibt die Frage, welche Prozesse seit vorindustrieller Zeit zu einer Verminderung der $\delta^{13}C_a$ -Abnahme beigetragen haben könnten. Bei der Vorhersage der historischen $\delta^{13}C_a$ -Abnahme wurde in jedem Modelljahr das gleiche Klima verwendet. Stationsdaten zeigen zwischen 1900 und 1940 und nach etwa 1970 einen Anstieg in der bodennahen Lufttemperatur (JONES *et al.*, 1986), wobei die höheren nördlichen Breiten besonders betroffen sind. Der globale Trend in den Niederschlagsmengen (HULME, 1995) zeigt einen Anstieg zwischen 1900 und 1950 (etwa 40 mm) und danach eine allmähliche Abnahme. Regional können die Änderungen im Niederschlag sehr unterschiedlich sein. WILSON & GRINSTEDT (1977), FREYER & BELACY (1983) und TANS & MOOK (1980) analysierten den Zusammenhang zwischen Klimaänderungen und der Isotopensignatur von Cellulose in Baumringen und fanden für einen Anstieg der Temperatur um 1 °C eine Abnahme der Isotopentrennung um 0.2 bis 0.4‰. Für eine Zunahme des Jahresniederschlags um 100 mm bestimmten TANS & MOOK (1980) eine Abnahme des $\delta^{13}C$ -Wertes von 0.1 bis 0.2‰ bei *Quercus* Arten und etwa 0.3‰ für *Fagus sylvatica*. Eine abschließende Beurteilung der Änderung der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen aufgrund der Klimaänderungen ist mit dem von mir verwendeten Modell nicht möglich. Ein mittlerer Anstieg der Isotopentrennung um global mehr als 1‰ seit vorindustrieller Zeit, der erforderlich wäre, um im Modell die beobachtete $\delta^{13}C_a$ -Abnahme zu erhalten, ist aber nicht zu erwarten, weil er eine stärkere Sensitivität der Isotopentrennung für Niederschlagsänderungen erfordern würde, als derzeit in der Literatur beschrieben ist (SAURER *et al.*, 1997; DUPOUEY *et al.*, 1993).

Die Experimente B1 und S1 haben gezeigt, daß die mittlere Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Biosphäre zunimmt, wenn der Anteil, den C_3 -Pflanzen an der NPP erbringen, steigt. Eine um 1‰ geringere Isotopentrennung würde bis 1987 einen Rückgang der C_4 -Pflanzen an der NPP von 15% auf weniger als 10% (Vorhersage

des HRBM¹) erfordern. Da in tropischen Regionen teilweise Wälder durch Viehweiden ersetzt werden (FEARNSIDE & GUIMARÃES, 1996), erscheint ein globaler Rückgang der *NPP* in dem Umfang nicht realistisch.

Um seit vorindustrieller Zeit eine geringere $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme zu erhalten, wäre neben dem Anstieg der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Biosphäre auch ein Rückgang der Isotopentrennung beim Abbau durch heterotrophe Destruenten möglich. Änderungen in der Isotopensignatur des CO_2 aus dem Bestandesabfall oder *SOC* können auftreten, wenn sich die Isotopentrennung beim Abbau oder die Zusammensetzung des abgebauten Materials ändern. Für eine Änderung der Isotopentrennung beim Abbau gibt es keine Hinweise. Um die beobachtete $\delta^{13}\text{C}_a$ -Abnahme mit dem Modellsystem zu erhalten, müßte unter Einsatz des von mir entwickelten Bodenmodells vorindustriell eine etwa doppelt so hohe Isotopentrennung beim Abbau gefordert werden. Sie würde zu einer $\delta^{13}\text{C}$ -Differenz zwischen Phytomasse und *SOC* von etwa 3‰ führen, die aber selbst unter heutigen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Werten in der Regel nicht beobachtet wird (Tabelle A.4). Ein weniger negativer $\delta^{13}\text{C}$ -Wert im Bestandesabfall würde eine geringere Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Phytomasse erfordern, die sich somit bereits auf den $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert ausgewirkt hätte.

5.5 Der regionale Austausch von Kohlenstoff mit der Atmosphäre

Durch den Vergleich mit beobachteten Daten zum $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient sollte geklärt werden, ob die Vorhersagen des HRBM zur regionalen Verteilung von Kohlenstoffquellen und -senken einen entsprechenden Gradienten erzeugen können. Mit Hilfe eines Transportmodells für die Atmosphäre und der anthropogenen, biosphärischen und ozeanischen Austauschfelder wurde der meridionale $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient für das Jahr 1987 vorhergesagt. In der Abbildung 4.15a wird der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient des Modells mit dem gemessenen Gradienten aus dem Jahr 1993 verglichen, da für 1987 nur wenige Meßdaten vorliegen. Die vorhandenen Daten (ENTING *et al.*, 1995) deuten darauf hin, daß in den Jahren 1986 bis 1987 der Gradient etwa 0.02‰ größer gewesen ist als 1992 und 1993. Für den geringeren $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten zu Beginn der 90er Jahre wird eine im Vergleich zu den Jahren davor größere biosphärische Senke in mittleren und höheren nördlichen Breiten verantwortlich gemacht (CIAIS *et al.*, 1995), die von KEELING *et al.* (1995) auf Klimaanomalien zurückgeführt wird.

Der vom Modell vorhergesagte $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient ist mit 0.15‰ geringer als die beobachteten Gradienten in den Jahren 1986 bis 1993 (KEELING *et al.*, 1989; TROLIER *et al.*, 1996). Zu einer Verminderung des $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten von etwa 0.23‰, der in der Atmosphäre allein durch die Emissionen aus fossilen Quellen induziert wird, tragen im wesentlichen die Austauschflüsse mit der Biosphäre bei. Vernachlässigt man zunächst einmal den ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts, der aufgrund seiner Größe und Verteilung weniger stark den $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten beeinflusst als der Netto- ^{13}C -Fluß, kann die Biosphäre durch eine Kohlenstoffsenke in der Nordhemisphäre und/oder durch eine Quelle in der Südhemisphäre den $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten reduzieren. Im Modell wird im Vergleich zu den Meßdaten bereits ein geringerer $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient vorhergesagt. Um den beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten durch Austauschflüsse mit der Biosphäre zu erhalten, müßte also eine geringere Senke in der Nordhemisphäre oder eine geringere Quelle in der Südhemisphäre vorhergesagt werden. Da sich Kohlenstoffflüsse, die nahe des Äquators auftreten, nur wenig auf den $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten auswirken (HEIMANN, 1997), wäre auch eine Verlagerung der Quellen und Senken in tropische Regionen denkbar.

¹Die *NPP* der C_4 -Pflanzen 1987 wird vom HRBM mit 6.61 Pg C a^{-1} , die globale *NPP* mit $44.32 \text{ Pg C a}^{-1}$ geschätzt. Die mittlere Isotopentrennung bei der Aufnahme beträgt unter Berücksichtigung der Isotopentrennung der beiden Pflanzentypen für krautiges Material $([6.61 \text{ Pg C a}^{-1} \times -5.56\text{‰}] + [37.71 \text{ Pg C a}^{-1} \times -20.95\text{‰}])/44.32 \text{ Pg C a}^{-1} = -18.65\text{‰}$. Eine Fraktionierung von -19.65‰ wird erreicht mit einer *NPP* von C_4 -Pflanzen von $(44.32 \text{ Pg C a}^{-1} [-19.65\text{‰} + 20.95\text{‰}])/(-5.56\text{‰} + 20.95\text{‰}) = 3.74 \text{ Pg C a}^{-1}$.

Eine biosphärische Senke in mittleren nördlichen Breiten von 2 bis 2.7 Pg C a^{-1} wurde von TANS *et al.* (1990) vermutet. KEELING *et al.* (1989) ermittelten ebenfalls eine Senke in den nördlichen Breiten, wiesen diese jedoch dem Nordatlantik zu. Das HRBM berechnet für die Biosphäre nördlich von 20° N eine Kohlenstoffsенke von etwa 0.9 Pg C a^{-1} . Da in diesem Modellexperiment ein N-Düngeeffekt (HUDSON *et al.*, 1994) aufgrund der NO_x -Emissionen (LEE *et al.*, 1997) in mittleren und höheren nördlichen Breiten nicht berücksichtigt wurde, muß davon ausgegangen werden, daß die biosphärische Senke in der Nordhemisphäre im HRBM möglicherweise noch unterschätzt wird.

Für die Südhemisphäre schätzen CIAIS *et al.* (1995) und ENTING *et al.* (1995) eine biosphärische Senke von insgesamt etwa 0.5 bis 1.0 Pg C a^{-1} , wobei um 30° S (CIAIS *et al.*) bzw. 45° S (ENTING *et al.*) eine geringe Freisetzung von CO_2 vorhergesagt wird. Das HRBM berechnet für den Bereich südlich von 20° S eine Kohlenstoffquelle von etwa 0.3 Pg C a^{-1} . Die gesamte Südhemisphäre setzt etwa 0.1 Pg C a^{-1} in die Atmosphäre frei. Die Emissionen aufgrund der landwirtschaftlichen Nutzung liegen im HRBM mit 0.9 Pg C a^{-1} (vgl. S5 und B1) im unteren Bereich der Schätzungen von anderen Autoren (HOUGHTON & HACKLER, 1995). Da es Hinweise gibt (BELWARD, 1996), daß die landwirtschaftliche Fläche größer ist, als in diesem Modellexperiment angenommen wurde (Datensatz der landwirtschaftlich genutzten Gitterelemente nach OLSON *et al.*, 1983), könnten auch die Kohlenstofffreisetzungen aufgrund von Rodungen größer sein, als sie vom HRBM vorhergesagt werden.

Damit es im HRBM zu einer Verlagerung der Quellen oder Senken in tropische Regionen kommen könnte, müßte im wesentlichen eine andere Anordnung der landwirtschaftlichen Flächen angenommen werden, als sie im Modell durch die Verwendung des Datensatzes von OLSON *et al.* (1983) vorgegeben wurde. Ein Modellauf des HRBM ohne Berücksichtigung landwirtschaftlicher Flächenumwandlungen hat gezeigt, daß in diesem Fall die Kohlenstoffsенke in den Tropen größer ist, als in den mittleren und höheren nördlichen Breiten (KICKLIGHTER *et al.*, 1998).

Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts verringert den meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten, da in mittleren und höheren nördlichen Breiten deutlich mehr ^{13}C gegen ^{12}C ausgetauscht wird als in mittleren südlichen Breiten (Abbildung 4.16). Zudem führt das isotopische Ungleichgewicht in einigen Regionen der Südhemisphäre zu einer ^{13}C -Aufnahme in die Biosphäre und einer ^{12}C -Abgabe in die Atmosphäre. Eine Reduktion des meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten durch das isotopische Ungleichgewicht der Biosphäre wurde ebenfalls von FUNG *et al.* (1997) mit Hilfe von Modellen vorhergesagt. Die Autoren schätzten einen Beitrag von etwa 0.02‰. Der hohe ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts aus den tropischen Regenwäldern im Modell trägt aufgrund seiner Lage nahe zum Äquator wenig zum $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten bei.

Ein geringerer ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts in höheren nördlichen Breiten, als vom HRBM vorhergesagt wird, könnte zur Erklärung des Unterschieds zwischen dem vorhergesagten und beobachteten meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten beitragen. Das hohe isotopische Ungleichgewicht in diesen Breiten wird u. a. durch die lange Verweildauer des Kohlenstoffs im *SOC* verursacht. Eine geringere Verweildauer des Kohlenstoffs im *SOC* höherer nördlicher Breiten, als vom HRBM vorhergesagt wird, könnte darauf hindeuten, daß die *SOC*-Mengen geringer sind als angenommen. Ein Vergleich der Vorhersage des HRBM mit Literaturdaten hat jedoch ergeben, daß das HRBM geringere *SOC*-Mengen in höheren nördlichen Breiten vorhersagt, als Meßdaten von ZINKE *et al.* (1984) zeigen (ESSER, unveröffentl. Ergebnisse, 1994).

Eine geringere Verweildauer des Kohlenstoffs im *SOC*, als im HRBM angenommen wird, könnte auch dadurch bedingt sein, daß nicht der gesamte Kohlenstoffs im Pool zum Abbaufuß beiträgt, wie es im Modell der Fall ist. Ein Teil des Kohlenstoffs könnte aufgrund anaerober Bedingungen (Moorbildung) weitgehend vom Abbau ausgeschlossen sein. Die Verweildauer des *SOC*-Anteils, der im wesentlichen zum Abbaufuß beiträgt, wäre in diesem Fall geringer

als die mittlere Verweildauer eines einzigen *SOC*-Kompartiments. Ein geringeres isotopisches Ungleichgewicht in höheren nördlichen Breiten könnte auch die stärker negativen $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in der Atmosphäre nördlich von 50°N erklären, die vom Modell nicht vorhergesagt werden.

Die Modellergebnisse aus Abschnitt 4.3 und 4.4 haben jedoch gezeigt, daß das isotopische Ungleichgewicht vermutlich größer ist, als vom HRBM vorhergesagt wird. Daher käme anstelle eines geringeren isotopischen Ungleichgewichts in der Nordhemisphäre eher ein höheres isotopisches Ungleichgewicht in der Südhemisphäre, als vom HRBM vorhergesagt wird, zur Erklärung des beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten in Betracht. Die Möglichkeiten hierfür sind aber aufgrund der nach Süden hin abnehmenden Landfläche begrenzt.

Der geringere meridionale $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient im Modell im Vergleich zu den beobachteten Daten könnte auch durch die Modellierung der planetaren Grenzschicht im Transportmodell der Atmosphäre (TM2) bedingt sein. DENNING *et al.* (1995) zeigten, daß aufgrund der Saisonalität der Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Biosphäre im Jahresmittel ein meridionaler CO_2 -Gradient in der Atmosphäre mit einer etwa 2 ppmv höheren CO_2 -Konzentration in der Nordhemisphäre entsteht (*Rectifier Effekt*). Die photosynthetische Aufnahme von CO_2 im Sommer erfolgt aus einer Atmosphäre mit tiefer planetarer Grenzschicht und starker vertikaler Durchmischung, während im Winter das CO_2 aus dem Abbau von Bestandesabfall und *SOC* in eine flache Grenzschicht mit geringer Durchmischung gelangt. Der *Rectifier Effekt* führt ebenfalls zu einem $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten mit einem etwa 0.03‰ stärker negativen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert in der Nord- als in der Südhemisphäre (FUNG *et al.*, 1997). Das TM2 enthält keine explizite Formulierung der planetaren Grenzschicht wie z. B. das Modell der *Colorado State University* (CSU GCM), das DENNING *et al.* (1995) verwendet haben. RAYNER & LAW (1995) zeigten, daß bezüglich der Vorhersage zum meridionalen CO_2 -Gradienten die Transportmodelle in zwei Gruppen mit und ohne Formulierung der planetaren Grenzschicht eingeteilt werden können. Ein stärkerer Einfluß der planetaren Grenzschicht auf den meridionalen CO_2 -Gradienten als er im TM2 angenommen wird, könnte den Unterschied zwischen dem vorhergesagten und beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten teilweise erklären.

Kapitel 6

Schlußfolgerungen

Die Änderungen der CO_2 -Konzentration und des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes der Atmosphäre seit vorindustrieller Zeit, die durch Messungen in Luftblasen von Bohrkernen aus polnahem Eis und direkt in der Atmosphäre festgestellt wurden, können mit den in dieser Arbeit verwendeten Modellen nicht erklärt werden. Falls die Widersprüche zwischen den Modellvorhersagen und den beobachteten Daten auf Schwächen im Verständnis des biosphärischen Kohlenstoffkreislauf-Systems beruhen, können folgende Punkte einen Beitrag zur Erklärung liefern:

- Die Verweildauer des Kohlenstoffs in den Pools der Biosphäre ist länger, als sie vom HRBM vorhergesagt wird.
- Die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Phytomasse ist seit vorindustrieller Zeit aufgrund einer Zunahme der *NPP* von C_3 -Pflanzen gegenüber der von C_4 -Pflanzen angestiegen.
- Die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in C_3 -Pflanzen ist aufgrund eines Anstiegs im Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration angestiegen.

Ein Anstieg im Verhältnis der interzellulären zur atmosphärischen CO_2 -Konzentration seit vorindustrieller Zeit ist nach heutigem Wissensstand jedoch eher unwahrscheinlich. Ein stärkerer Düngeneffekt und eine größere Freisetzung von biosphärischem Kohlenstoff aufgrund größerer landwirtschaftlicher Flächenzunahmen, als in der Standardversion des HRBM angenommen werden, sind zur Erklärung der Änderungen in der CO_2 -Konzentration und Isotopenzusammensetzung der Atmosphäre seit vorindustrieller Zeit nicht geeignet. Ein stärkerer Düngeneffekt in Verbindung mit einer landwirtschaftlich bedingten größeren Kohlenstofffreisetzung hinterläßt kein eindeutiges $\delta^{13}\text{C}$ -Signal in der Atmosphäre.

Der vorhergesagte meridionale Gradient im $\delta^{13}\text{C}$ des atmosphärischen CO_2 ist geringer, als Daten von Meßstationen zeigen. Um den beobachteten Gradienten durch Austauschflüsse mit der Biosphäre erklären zu können, wären folgende Annahmen geeignet:

- Der Gradient zwischen der Kohlenstoffsénke in der Nordhemisphäre und der Quelle in der Südhemisphäre ist geringer, als er vom HRBM vorhergesagt wird.
- Kohlenstoffquellen oder -senken treten räumlich näher zum Äquator auf, als sie das HRBM zeigt.

Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Unterschätzung des $\delta^{13}\text{C}$ -Gradienten im CO_2 der Atmosphäre auf einen stärkeren Einfluß der planetaren Grenzschicht zurückzuführen ist, als im verwendeten Transportmodell der Atmosphäre angenommen wird.

Isotopenzusammensetzungen von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden, die vom Bodenmodell des HRBM unter Berücksichtigung der Isotopentrennung vorhergesagt werden, sind mit Meßdaten von Bodenproben nicht vereinbar. Die Gegenüberstellung von Modell- und Meßergebnissen deuten darauf hin, daß die Verweildauer der ligninfreien Fraktion des Bestandesabfalls länger und die Verweildauer der Ligninfraktion im Bestandesabfall kürzer sind, als sie vom HRBM vorhergesagt werden. Die oben genannten Schlußfolgerungen sind hiervon nicht betroffen.

Kapitel 7

Zusammenfassung

Die in den letzten Jahren durchgeführten Studien zum Vergleich der Vorhersagen von gitterelementbasierten Kohlenstoffkreislaufmodellen für die terrestrische Biosphäre haben ergeben, daß die derzeitigen Kenntnisse über den Kohlenstoffkreislauf nicht ausreichen, um die teilweise gegensätzlichen Ergebnisse der Modelle bewerten zu können. In der vorliegenden Arbeit wurden die Vorhersagen eines dieser Biosphärenmodelle, nämlich die des *High-Resolution Biosphere Model* (HRBM) durch die Unterscheidung der stabilen Kohlenstoffisotope daraufhin untersucht, ob sie im Widerspruch zu Beobachtungen, im besonderen zur CO₂-Konzentration und Isotopensignatur der Atmosphäre ($\delta^{13}\text{C}_a$) stehen. Die Unterscheidung der stabilen Kohlenstoffisotope ermöglicht es, Schwächen im Verständnis des Kohlenstoffkreislaufs aufzudecken, die auftreten, wenn Kohlenstoffflüsse und Isotopenzusammensetzungen der Kohlenstoffpools nicht gleichzeitig mit beobachteten Daten vereinbar sind. Die Vorhersagen des HRBM zu folgenden Aspekten des Kohlenstoffkreislaufs wurden untersucht: Verweildauer des Kohlenstoffs in der Biosphäre, Stärke des Düngereffekts aufgrund von Emissionen aus fossilen Energiequellen, Kohlenstofffreisetzung durch landwirtschaftliche Flächenzunahmen und regionale Verteilung der Kohlenstoffquellen und -senken.

Ein separater Kohlenstoffkreislauf für das stabile Kohlenstoffisotop ¹³C wurde in das HRBM integriert. Durch Auswerten der Literatur wurden Fraktionierungsfaktoren für die Aufnahme von Kohlenstoff in die Phytomasse, für die Produktion von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden (*SOC*) und für den Abbau von Bestandesabfall und *SOC* entwickelt, die eine Bestimmung der Flußkoeffizienten im ¹³C-Kreislauf ermöglichten. Mit dem HRBM, das um den ¹³C-Kreislauf erweitert wurde, können die Flüsse zwischen den Systempools Phytomasse, Bestandesabfall, *SOC* und Atmosphäre für ¹²C und ¹³C vorhergesagt und so die Isotopenzusammensetzungen in den Pools berechnet werden.

Das Bodenmodell des HRBM wurde erweitert, da die Gegenüberstellung von $\delta^{13}\text{C}$ -Meßdaten einiger *SOC*-Proben mit Modellergebnissen der Standardversion unter Berücksichtigung der Isotopentrennung ergeben hatte, daß der Beitrag des Bestandesabfalls zum *SOC* größer ist, als bisher im HRBM angenommen wurde.

Die weniger starke Isotopentrennung bei der C-Assimilation nach dem C₄-Weg (Dicarbonsäureweg) im Vergleich zu der nach dem C₃-Weg macht eine Unterscheidung von C₃- und C₄-Pflanzen im Modell erforderlich. Es wurden Modelle zur Vorhersage der Netto-Primärproduktivität (*NPP*) der C₄-Pflanzen in natürlicher Vegetation und in landwirtschaftlichen Kultursystemen entwickelt und ebenfalls in das HRBM integriert.

Mit dem so erweiterten HRBM wurde geprüft, ob die vorhergesagte Verweildauer von Kohlenstoff in den biosphärischen Pools ein isotopisches Ungleichgewicht der Biosphäre in der Größenordnung erzeugt, in der es von anderen Autoren zur Erklärung der Isotopenzusammensetzung und CO₂-Konzentration der Atmosphäre herangezogen wird. Es wurden mit dem HRBM Modellläufe für die Periode 1800 bis 1987 durchgeführt, bei denen die CO₂-Konzentration und Isotopensignatur in der Modellatmosphäre vorgeschrieben wurden. Dabei

ergab sich für das Jahr 1987 ein isotopisches Ungleichgewicht der Biosphäre von 0.39‰. Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts beträgt $18.6 \text{ Pg C } \% \text{ a}^{-1}$. Nach Schätzungen von FRANCEY *et al.* (1995) und JOOS & BRUNO (1998) macht der ^{13}C -Fluß durch das Ungleichgewicht etwa 25 bis 26 $\text{Pg C } \% \text{ a}^{-1}$ aus. Der geringere ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts im Modell deutet darauf hin, daß die Verweildauer des Kohlenstoffs in den biosphärischen Pools länger ist, als vom HRBM vorhergesagt wird.

In weiteren Modellexperimenten wurde die Abhängigkeit des isotopischen Ungleichgewichts von Randbedingungen des Modells untersucht. Es zeigte sich, daß das isotopische Ungleichgewicht im wesentlichen durch die Verweildauer des Kohlenstoffs im Phytomassen- und Bestandesabfallpool bestimmt wird. Geringe Änderungen im isotopischen Ungleichgewicht treten auf, wenn sich die Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in die Pflanzen ändert. Diese werden vom Modell aufgrund von Verschiebungen im Anteil der C_4 -Pflanzen an der globalen Netto-Primärproduktion vorhergesagt.

Mit Modellläufen für die Periode 1765 bis 1987 wurde untersucht, ob der vom HRBM vorhergesagte Anstieg der CO_2 -Konzentration und die Abnahme des $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wertes der Atmosphäre mit Meßdaten in Einklang stehen. Im besonderen sollte getestet werden, ob ein stärkerer Düngeneffekt und eine größere landwirtschaftliche Flächenzunahme, als bisher im HRBM angenommen wurden, mit den Bedingungen in der Atmosphäre vereinbar sind. Das HRBM wurde zusammen mit einem Ozeanmodell (*Pulse-Response*-Funktionen des HILDA-Ozeanmodells; JOOS *et al.*, 1996; SIEGENTHALER & JOOS, 1992) an eine Modellatmosphäre gekoppelt, in die die Emissionen aus den fossilen Quellen vorgegeben wurden.

Für die Zeit nach 1895 wird vom Modell ein stärkerer CO_2 -Anstieg, nach 1965 ein geringerer CO_2 -Anstieg in der Atmosphäre vorhergesagt, als dies Meßdaten zeigen (ENTING *et al.*, 1994). Die CO_2 -Konzentration in der Modellatmosphäre ist 1987 etwa 0.5 ppmv geringer als beobachtet. Die Abnahme des $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wertes wird nahezu während des gesamten Untersuchungszeitraums im Vergleich zu beobachteten Daten (FRIEDLI *et al.*, 1986; KEELING *et al.*, 1989) überschätzt. Der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert in der Modellatmosphäre beträgt für 1987 -8.1% , beobachtet wurden -7.7% . Die Berechnung eines mittleren $\delta^{13}\text{C}$ -Budgets für den Zeitraum 1970 bis 1987 ergab, daß zur Vorhersage der beobachteten Bedingungen der Beitrag des Ozeans oder der der Biosphäre um etwa $+12 \text{ Pg C } \% \text{ a}^{-1}$ höher sein müßte, als von den Modellen bestimmt wird. Um diesen zusätzlichen Beitrag durch Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Biosphäre erbringen zu können, müßte der vorhergesagte Anteil der Biosphäre um 30% größer sein, als er vom HRBM geschätzt wird. Durch eine längere Verweildauer des Kohlenstoffs in den Biosphärenpools, als sie vom HRBM angenommen wird, könnte der zusätzliche Beitrag teilweise erbracht werden.

Angesichts des nahezu ausgeglichenen Kohlenstoffbudgets würde die Annahme einer größeren landwirtschaftlichen Flächenzunahme, als sie bisher im HRBM eingesetzt wurde, gleichzeitig einen stärkeren Düngeneffekt erfordern. Der Modellauf wurde wiederholt, wobei gegenüber dem letzten Lauf die landwirtschaftliche Flächenzunahme um 38% (von 16.9 Mio km^2 auf 23.3 Mio km^2 im Jahr 1980) und der CO_2 -Düngeneffekt um 10% erhöht wurden. Die Kohlenstoffabgabe aus der Biosphäre aufgrund der zusätzlichen Flächenumwandlungen beträgt etwa 60 Pg C zwischen 1860 und 1987. Durch den gleichzeitig verstärkten Düngeneffekt wird diese Kohlenstoffabgabe durch eine Aufnahme in die Phytomasse mehr als kompensiert: Für 1987 liegt die CO_2 -Konzentration in der Modellatmosphäre mit 344 ppmv 4 ppmv unterhalb der gemessenen CO_2 -Konzentration. Der $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert ist mit -8.0% 0.3‰ stärker negativ als beobachtet.

Durch Rodungen im Zuge landwirtschaftlicher Flächenzunahmen wird Kohlenstoff freigesetzt, der relativ zur Atmosphäre mit ^{13}C angereichert ist. Durch einen stärkeren Düngeneffekt wird zusätzlicher Kohlenstoff gebunden, dessen Isotopenzusammensetzung sich mit der der Atmosphäre im stationären Zustand befindet. Das isotopische Ungleichgewicht, das durch diese beiden Prozesse zusätzlich entsteht, reicht offenbar nicht aus, um die Bedingungen in

der Atmosphäre erklären zu können. Aus den Modellläufen muß geschlossen werden, daß eine größere Kohlenstofffreisetzung aus der Biosphäre aufgrund einer größeren landwirtschaftlichen Flächenzunahme in Verbindung mit einem höheren Düngeeffekt kein eindeutiges $\delta^{13}\text{C}_a$ -Signal in der Atmosphäre hinterlassen würde.

Ein weiterer Modellauf hat gezeigt, daß eine Zunahme der Isotopentrennung bei der Aufnahme von Kohlenstoff in C_3 -Pflanzen um 1‰ seit vorindustrieller Zeit den $\delta^{13}\text{C}_a$ -Wert der Modellatmosphäre 1987 von -8.1‰ nach -7.9‰ verändert. Nach den Theorien von FARQUHAR *et al.* (1982, 1989) zum Zusammenhang zwischen der Isotopentrennung bei der C-Assimilation und dem Verhältnis von interzellulärer zu atmosphärischer CO_2 -Konzentration würde ein Rückgang der Isotopentrennung einen Rückgang der Menge Kohlenstoff bedeuten, die pro abgegebener Wassermenge fixiert wird (Rückgang der *water use efficiency*). Dies ist für die Periode des historischen CO_2 -Anstiegs nach heutigem Wissensstand eher unwahrscheinlich.

In einem weiteren Modellexperiment wurde untersucht, ob die Vorhersagen des HRBM zum Vorkommen von Kohlenstoffquellen und -senken mit dem beobachteten meridionalen $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten (0.2‰ stärker negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte im CO_2 der Nordhemisphäre im Vergleich zu denen des CO_2 in der Südhemisphäre) vereinbar sind. Dazu wurden die Austauschflüsse zwischen Biosphäre und Atmosphäre als Vorhersage des HRBM für die Gitterelemente im Jahr 1987 zusammen mit entsprechenden Austauschflüssen eines Ozeanmodells (MAIERREIMER, 1993) und den Emissionen aus fossilen Quellen als untere Randbedingungen in einem Transportmodell für die Atmosphäre (TM2, HEIMANN, 1995) benutzt.

Nach den Modellergebnissen erzeugen die Emissionen aus den fossilen Quellen einen meridionalen Gradienten von 0.23‰ mit stärker negativen Werten in der Nord- als in der Südhemisphäre. Die Biosphäre bildet einen entgegengesetzt gerichteten Gradienten von 0.08‰ . Der Ozean verursacht in den höheren Breiten etwa 0.03‰ stärker negative Werte als nahe am Äquator. Insgesamt wird ein meridionaler Gradient von 0.15‰ mit stärker negativen Werten in der Nord- als in der Südhemisphäre vorhergesagt. Der im Vergleich zum beobachteten Gradienten (0.2‰) geringere Gradient im Modell ergibt sich aufgrund einer Senke von 0.94 Pg C a^{-1} (Netto- ^{13}C -Fluß: $26.3 \text{ Pg C } \text{‰ a}^{-1}$) in der Nordhemisphäre und einer Quelle von 0.13 Pg C a^{-1} (Netto- ^{13}C -Fluß: $-2.2 \text{ Pg C } \text{‰ a}^{-1}$) in der Südhemisphäre. Der ^{13}C -Fluß aufgrund des isotopischen Ungleichgewichts führt wie der Netto- ^{13}C -Fluß zu einer Verringerung des $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten in der Atmosphäre.

Sofern der Unterschied zwischen dem vorhergesagten und beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten durch Austauschflüsse zwischen Atmosphäre und Biosphäre bedingt ist, muß aufgrund der Ergebnisse des Modellexperiments geschlossen werden, daß der Gradient zwischen der Kohlenstoffsenke in der Nord- und der Quelle in der Südhemisphäre geringer ist, als er vom HRBM vorhergesagt wird, oder daß Senken und Quellen räumlich näher am Äquator liegen, als sie das HRBM zeigt. Da der meridionale $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradient durch saisonale Änderungen der planetaren Grenzschicht beeinflusst wird, könnte der Unterschied zwischen dem vorhergesagten und beobachteten $\delta^{13}\text{C}_a$ -Gradienten darauf zurückzuführen sein, daß der Einfluß der planetaren Grenzschicht auf die Isotopenzusammensetzungen des CO_2 in den Hemisphären größer ist, als in dem verwendeten Transportmodell (TM2) angenommen wird.

Kapitel 8

Literaturverzeichnis

- Abelson, P.H., Hoering, T.C., 1961, Carbon isotope fractionation in formation of amino acids by photosynthetic organisms. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 47, 623–632.
- Ali, F.M., Salih, F.A., 1972, Effects of N, P and K on yield of grain *Sorghum* in the central rainlands of the Sudan. *Expr. Agric.* 8, 151–154.
- Andres, R.J., Marland G., Fung, I., Matthews, E., 1996, A $1^\circ \times 1^\circ$ distribution of carbon dioxide emissions from fossil fuel consumption and cement manufacture, 1950–1990. *Global Biogeochem. Cycles* 10, 419–429.
- Aselmann, I., Lieth, H., 1983, The implementation of agricultural productivity into existing global models of primary productivity. In: E.T. Degens, S. Kempe, H. Solisman (eds.) *Transport of carbon and minerals in major world rivers, Part 2*, Mitt. geolog.-Paäontolog. Inst. Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderband, Heft 55, pp. 107–118.
- Balabane, M., 1996, Turnover of clay-associated organic nitrogen in the different aggregate-size classes of a cultivated silty loam. *European Journal of Soil Science* 47, 285–291.
- Baldock, J.A., Oades, J.M., Waters, A.G., Peg, X., Vasallo, A.M., Wilson, M.A., 1992, Aspects of the chemical structure of soil organic materials as revealed by solid-state ^{13}C NMR spectroscopy. *Biogeochemistry* 16, 1–42.
- Balesdent, J., Mariotti, A., 1996, Measurement of soil organic matter turnover using ^{13}C natural abundance. *Mass Spectrometry of Soils, Series: Books in Soils, Plants, and the Environment*, pp. 83–111.
- Balesdent, J., Mariotti, A., Guillet, B., 1987, Natural ^{13}C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics. *Soil Biol. Biochem.* 19, 25–30.
- Beerling, D.J., Matthey, D.P., Chaloner, W.G., 1993, Shifts in the $\delta^{13}\text{C}$ composition of *Salix herbacea* L. leaves in response to spatial and temporal gradients of atmospheric CO_2 . *Proc. R. Soc. Lond. B* 253, 53–60.
- Belward, A.S. (ed.), 1996, The IGBP-DIS global 1 km land cover data set (DISCover) – proposal and implementation plans: IGBP-DIS Working Paper No. 13, Toulouse, France, 61 pp.
- Beerling, D.J., Woodward, F.I., 1995, Leaf stable carbon isotope composition records increased water-use efficiency of C_3 plants in response to atmospheric CO_2 enrichment. *Funct. Ecol.* 9, 394–401.
- Bender, M., 1971, Variation in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relations to the pathways of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry* 10, 1239–1244.
- Bender, M., Ellis, T., Tans, P., Francey, R., Lowe, D., 1996, Variability in the O_2/N_2 ratio of southern hemisphere air, 1991–1994: Implications for the carbon cycle. *Global Biogeochem. Cycles* 10, 9–21.
- Bender, M.M., Smith, D., 1973, Classification of starch- and fructosan-accumulating grasses as C_3 or C_4 species by carbon isotope analysis. *J. Brit. Grassl. Soc.* 28, 97–100.
- Benner, R., Fogel, M.L., Sprague, E.K., Hodson, R.E., 1987, Depletion of ^{13}C in lignins and its implication for stable carbon isotope studies. *Nature* 329, 708–710.
- Bennett, W.F., Tucker, B.B., Maunder, A.B., 1990, Modern grain sorghum production. W.F. Bennett (ed.), 169 pp.
- Berg, B., Staaf, H., 1980, Decomposition rate and chemical changes of Scot pine needle litter. II. The influence of chemical composition. In: T. Persson (ed.) *Structure and function of northern coniferous forests—An ecosystem study*. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 32, pp. 373–390.
- Berry, J.A., 1991, Global distribution of C_4 plants. *Carnegie Institution Yearbook*. Washington, DC, 66–71.

- Bert, D., Leavitt, S.W., Dupouey, J.-L., 1997, Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology* 78, 1588–1596.
- Bigeleisen, J., 1949, The validity of the use of tracers to follow chemical reactions. *Science* 110, 14–16.
- Black, C.C., Chen, T.M., Brown, R.H., 1969, Biochemical basis for plant competition. *Weed Science* 17, 338–344.
- Blair, N., Leu, A., Muños, J., Olson, J., Kwong, E., des Marais, D., 1985, Carbon isotopic fractionation in heterotrophic microbial metabolism. *Appl. Env. Microbiol.* 50, 996–1001.
- Borchers, E., Frey, W., Hilger, H.H., 1982, C_4 species in the highlands of Iran & Afghanistan. *Notes RBG Edinb.* 40, 99–113.
- Boutton, T.W., Harrison, A.T., Smith, B.N., 1980, Distribution and biomass of species differing in photosynthetic pathway along an altitudinal transect in southeastern Wyoming Grassland. *Oecologia* 45, 287–298.
- Breznak, J.A., Brune, A., 1994, Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annu. Rev. Entomol.* 39, 453–487.
- Brown, W.V., 1977, The Kranz syndrome and its subtypes in Grass systematics. In: R.W. Kiger (ed.) *Memoirs of The Torrey Botanical Club* 23 (3), 97 pp.
- Buchmann, N., Kao, W.-Y., Ehleringer, J., 1997a, Influence of stand structure on carbon-13 of vegetation, soils, and canopy air within deciduous and evergreen forests in Utah, United States. *Oecologia* 110, 109–119.
- Buchmann, N., Guehl, J.-M., Barigah, T.S., Ehleringer, J.R., 1997b, Interseasonal comparison of CO_2 concentrations, isotope composition, and carbon dynamics in an Amazonian rainforest (French Guiana). *Oecologia* 110, 120–131.
- Bush, J.K., Van Auken, O.W., 1995, Woody plant growth related to planting time and clipping of a C_4 grass. *Ecology* 76, 1603–1609.
- Carrabo, L., Patrignani, G., Iacumin, P., Orsenigo, M., 1993, Leaf morphology and carbon isotope discrimination in members of the genus *Salsola*. II. studies on *Salsola soda* L. *Caryologia* 46, 335–342.
- Cavagnaro, J.B., 1988, Distribution of C_3 and C_4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76, 273–277.
- Chen, T.M., Brown, R.H., Black, C.C., 1970, CO_2 compensation concentration, rate of photosynthesis, and carbonic anhydrase activity of plants. *Weed Science* 18, 399–403.
- Christman, R.F., Oglesby, R.T., 1971, Microbiological degradation and the formation of humus. In: K.V. Sarkanen, C.H. Ludwig (eds.) *Lignins, occurrence, formation, structure and reactions*. Wiley-Interscience, New York, pp. 769–793.
- Ciais, P., Tans, P.P., Trolier, M., White, J.M.C., Francey, R.J., 1995, A large northern hemisphere terrestrial CO_2 sink indicated by the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 . *Nature* 269, 1098–1102.
- Coates, D.B., van der Weide, A.P.A., Kerr, J.D., 1991, Changes in faecal $\delta^{13}\text{C}$ in response to changing proportions of legume (C_3) and grass (C_4) in the diet of sheep and cattle. *J. Agric. Sci.* 116, 287–295.
- Collatz, G.J., Ball, J.T., Grivet, C., Berry, J.A., 1991, Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis, and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.* 54, 107–136.
- Collatz, G.J., Berry, J.A., Clark, J.S., 1998, Effects of climate and atmospheric CO_2 partial pressure on the global distribution of C_4 grasses: present, past, and future. *Oecologia* 114, 441–454.
- Collins, R.P., Jones, M.B., 1985, The influence of climatic factors on the distribution of C_4 species in Europe. *Vegetatio* 64, 121–129.
- Collister, J.W., Rieley, G., Stern, B., Eglinton, G., Fry, B., 1994, Compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ analyses of leaf lipids from plants with different carbon dioxide metabolisms. *Org. Geochem.* 21, 619–627.
- Conway, T.J., Tans, P., Waterman, L.S., Thoning, K.W., Buanerkitzis, D.R., Masarie, K.A., Zhang, N., 1994, Evidence for interannual variability of the carbon cycle from the NOAA/CMDL global air sampling network. *J. Geophys. Res.* 99, 22831–22855.
- Coplen, T.B., 1994, Reporting of stable hydrogen, carbon, and oxygen isotopic abundances. *Pure Appl. Chem.* 66, 273–276.
- Cowling, R.M., 1983, The occurrence of C_3 and C_4 grasses in fynbos and allied shrubland in the south Eastern Cape, South Africa. *Oecologia* 58, 121–127.
- Craig, H., 1953, The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochim. Cosmochim. Acta* 3, 53–92.
- Craig, H., 1954, Carbon 13 in plants and the relationship between carbon 13 and carbon 14 variations in nature. *Journal of Geology* 62, 115–149.

- Craig, H., 1957, Isotopic standards of carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta* 12, 133–149.
- Cramer, W., et al., 1998, Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Overview and key results. *Global Change Biology*, submitted.
- Crookston, R.K., Moos, D.N., 1972, C₃ and C₄ carboxylation characteristics in the genus *Zygophyllum* (Zygophyllaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59, 465–470.
- Dai, A., Fung, I.Y., 1993, Can climate variability contribute to the “Missing” CO₂ sink? *Global Biogeochem. Cycles* 7, 599–609.
- Das, V.S.R., Raghavendra, A.S., 1973, A screening of the dicotyledonous weed flora for the occurrence of C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Proceedings Indian Academic Science B* 77, 93–100.
- Deines, P., 1980, The isotopic composition of reduced organic carbon. In: P. Fritz, J.C. Fontes (eds.) *Handbook of environmental Isotope Geochemistry 1*. Elsevier Scientific Publ., Amsterdam, Netherlands, pp. 329–393.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978, Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506.
- Denning, A.S., Fung, I.Y., Randall, D., 1995, Latitudinal gradient of atmospheric CO₂ due to seasonal exchange with land biota. *Nature* 376, 240–243.
- Desjardins, T., Andreux, F., Volkoff, B., Cerri, C.C., 1994, Organic carbon and ¹³C contents in soils and soil size-fractions, and their changes due to deforestation and pasture installation in eastern Amazonia. *Geoderma* 61, 103–108.
- Dixon, R.K., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., Wisniewski, J., 1994, Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263, 185–190.
- Doggett, H., 1970, *Sorghum*. London, Harlow, 373 pp.
- Doggett, H., 1988, *Sorghum*, 2. Auflage. Tropical agricultural series. Longman Singapore Publishers (Pte) Ltd., Singapur, 512 pp.
- Doliner, L.H., Jolliffe, P.A., 1979, Ecological evidence concerning the adaptive significance of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Oecologia* 38, 23–34.
- Donovan, L.A., Ehleringer, J.R., 1994, Carbon isotope discrimination, water-use efficiency, growth, and mortality in a natural shrub population. *Oecologia* 100, 347–354.
- Downton, W.J.S., 1975, The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica* 9, 96–105.
- Dugas, W.A., Hicks, R.A., Gibbens, R.P., 1996, Structure and function of C₃ and C₄ Chihuahuan Desert plant communities. Energy balance components. *J. Arid Environ.* 34, 63–79.
- Dupouey, J.-L., Leavitt, S., Choisnel, E., Jourdain, S., 1993, Modelling carbon isotope fractionation in tree rings based on effective evaporation and soil water status. *Plant Cell Environ.* 16, 939–947.
- Ehleringer, J.R., Cerling, T.E., 1995, Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiol.* 15, 105–111.
- Ehleringer, J.R., Sage, R.F., Flanagan, L.B., Pearcy, R.W., 1991, Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis. *Trends Ecol. Evol.* 6, 95–99.
- Eickmeier, W.G., 1978, Photosynthetic pathway distributions along an aridity gradient in Big Bend National Park, and implications for enhanced resource partitioning. *Photosynthetica* 12, 290–297.
- Ellery, K., Ellery, W.N., Verhagen, B.Th., 1992, The distribution of C₃ and C₄ plants in a successional sequence in the Okavango Delta. *S. Afr. J. Bot.* 58, 400–402.
- Ellis, R.P., Vogel, J.C., Fuls, A., 1980, Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in south West Africa/Namibia. *South African Journal of Science* 76, 307–314.
- Elmoore, C.D., Paul, R.N., 1983, Composite list of C₄ weeds. *Weed Science* 31, 686–692.
- den Elzen, M.G.J., Beusen, A.H.W., Rotmans, J., 1997, An integrated modeling approach to global carbon and nitrogen cycles: Balancing their budgets. *Global Biogeochem. Cycles* 11, 191–215.
- Emanuel, W.R., Killough, G.E.G., Olson, J.S., 1981, Modelling the circulation of carbon in the world’s terrestrial ecosystems. In: B. Bolin (ed.) *Carbon Cycle Modelling*, SCOPE Rep. 42, John Wiley, New York, pp. 335–364.
- Enting, I.G., Trudinger, C.M., Francy, R.J., 1995, A synthesis inversion of the concentration and $\delta^{13}\text{C}$ of the atmospheric CO₂. *Tellus* 47B, 35–52.
- Enting, I.G., Wigley, T.M., Heimann, M., 1994, Future emissions and concentrations of carbon dioxide: Key ocean/atmosphere/land analyses. Division of atmospheric research. CSIRO Aust. Div. Atmos. Res. Tech. Paper 31, 120 pp.

- Esdorn, I., Pirson, H., 1973, Die Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen in der Weltwirtschaft. Fischer Stuttgart, 170 pp.
- Esser, G., 1991, Osnabrück Biosphere Model: construction, structure, results. In: G. Esser, D. Overdieck (eds.) *Modern Ecology, Basic and Applied Aspects*, Elsevier Sci. Publ., Amsterdam New York, pp. 679–710.
- Esser, G., Hoffstadt, J., Mack, F., Wittenberg, U., 1994a, High-Resolution Biosphere Model (HRBM)-Documentation Model Version 3.00.00. In: G. Esser (ed.) *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen* 2. Gießen, Germany, 70 pp.
- Esser, G., Hoffstadt, J., Mack, F., Wittenberg, U., 1994b, Szenarienrechnungen: Landnutzungs- und Rodungsszenarien. In: G. Esser (ed.) *Mitteilungen aus dem Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen*, 1, Gießen, Germany, 164 pp.
- Esser, G., Kühn, S., Wittenberg, U., 1998, Compilation of a land use dataset for the period 1860 to 1995 with a $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ spatial resolution. The dataset is available from the authors (Wittenberg@bot2.bio.uni-giessen.de).
- Evenari, M., 1985, Adaptations of plants and animals to the desert environment. In: M. Evenari, I. Noy-Meir, D.W. Goodall (eds.) *Ecosystems of the world 12A: Hot deserts and arid shrublands*, A. Elsevier Amsterdam, pp. 79–92.
- FAO, 1978, Report on the Agro-ecological Zones Project, Vol. 1, Methodology and Results for Africa. FAO, Rome, 158 pp.
- FAO, 1981, Report on the Agro-ecological Zones Project, Vol. 3, Methodology and Results for South and Central America. FAO, Rome, 162 pp.
- FAO, 1993, AGROSTAT-PC Datenbank: Land Use. Version 2.0, FAO, Rome.
- FAO-UNESCO, 1974 ff., Soil Map of the World. Vol. I–X, Paris.
- Farquhar, G.D., 1983, On the nature of carbon isotope discrimination in C_4 species. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 205–236.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A., 1980, A biochemical model of photosynthetic CO_2 in leaves of C_3 species. *Planta* 149, 78–90.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989, Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40, 503–537.
- Farquhar, G.D., Lloyd, J., 1993, Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: J.R. Ehleringer, A.E. Hall, G.D. Farquhar (eds.) *Stable isotopes and plant carbon/water relations*. Academic Press, San Diego, pp. 47–70.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H., Berry, J.A., 1982, On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 121–137.
- Fearnside, P.M., Guimarães, W.M., 1996, Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80, 35–46.
- von Fischer, J.C., Tieszen, L.L., 1995, Carbon isotope characterization of vegetation and soil organic matter in subtropical forests in Luquillo, Puerto Rico. *Biotropica* 27, 138–148.
- Francey, R.J., Tans, P.P., Allison, C.E., Enting, I.G., White, J.W.C., Trolier, M., 1995, Changes in oceanic and terrestrial carbon uptake since 1982. *Nature* 373, 326–330.
- Franke, G., 1982, Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen. Band 1, S. Hirzel, Leipzig, 441 pp.
- Franke, G., 1984, Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen. Band 2, S. Hirzel, Leipzig, 398 pp.
- Franke, G., 1992, Nutzpflanzenkunde. Thieme, Stuttgart, New York, 490 pp.
- Freyer, H.D., Belacy, N., 1983, $^{13}C/^{12}C$ records in northern Hemispheric trees during the past 500 years—Anthropogenic impact and climatic superpositions. *J. Geophys. Res.* 88, 6844–6852.
- Friedli, H., Loetscher, H., Oeschger, H., Siegenthaler, U., Stauffer, B., 1986, Ice core record of the $^{13}C/^{12}C$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature* 324, 237–238.
- Fritz, R., Fontes, J.Ch., 1980, Introduction. In: R. Fritz, J.Ch. Fontes (eds.) *Handbook of environmental isotope geochemistry 1*. Elsevier Scientific Publ., Amsterdam, Netherlands, pp. 1–19.
- Fung, I., Field, C.B., Berry, J.A., Thompson, M.V., Randerson, J.T., Malmström, C.M., Vitousek, P.M., Collatz, G.J., Sellers, P.J., Randall, D.A., Denning, A.S., Badeck, F., John, J., 1997, Carbon 13 exchanges between the atmosphere and biosphere. *Global Biogeochem. Cycles* 11, 507–533.
- Galimov, E.M., 1985, The biological fractionation of isotopes. Academic Press, London, 261 pp.
- Gribbens, R.P., Hicks, R.A., Dugas, W.A., 1996, Structure and function of C_4 and C_3 Chihuahuan Desert plant communities. Standing crop and leaf area index. *J. Arid Environ.* 34, 47–62.
- Grover, H.D., Musick, H.B., 1990, Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: An analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climate Change* 15, 305–330.

- Guggenberger, G., Zech, W., Thomas, R.J., 1995, Lignin and carbohydrate alteration in particle-size separates of an oxisol under tropical pastures following native savanna. *Soil Biol. Biochem.* 27, 1629–1638.
- Guehl, J.M., Picon, C., Aussenac, G., Gross, P., 1994, Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiol.* 14, 707–724.
- Guy, R.D., Vanlerberghe, G.C., Turpin, D.H., 1989, Significance of Phosphoenolpyruvate Carboxylase during Ammonium Assimilation. *Plant Physiol.* 89, 1150–1157.
- Hanba, Y.T., Wada, E., Osaki, M., Nakamura, T., 1996, Growth and $\delta^{13}\text{C}$ responses to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations for several crop species. *Isotopes Environ. Health Stud.* 32, 41–54.
- Hatch, M.D., 1987, C₄ Photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim. Biophys. Acta* 895, 81–106.
- Hatch, M.D., Slack, C.R., Johnson, H.S., 1967, Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102, 417–422.
- Hattersley, P.W., 1983, The distribution of C₄ and C₃ Grasses in Australia in relation to climate. *Oecologia* 57, 113–128.
- Hattersley, P.W., 1992, C₄ photosynthetic pathway in grasses (Poaceae): its significance for arid and semi-arid lands. In: G.P. Chapman (ed.) *Desertified grasslands: their biology and management*. Linnaean Society Symposium Series 13, Academic Press, London, 181–212.
- Heaton, T.H.E., Crossley, A., 1995, Carbon isotope variations in a plantation of Sitka spruce, and the effect of acid mist. *Oecologia* 103, 109–117.
- 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.
- Heimann, M., 1995, The TM2 tracer model, model description and user manual, DKRZ Report 10.
- Heimann, M., Keeling, C.D., 1989, A three dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds: 2. Model description and simulated tracer experiments. In: D.H. Peterson (ed.) *Aspects of climate Variability in the Pacific and the Western Americas*. Geophysical Monograph 55, AGU, Washington (USA), pp. 237–275.
- Heimann, M., Maier-Reimer, E., 1996, On the relations between the oceanic uptake of CO₂ and its carbon isotopes. *Global Biogeochem. Cycles* 10, 89–110.
- Henderson, S.A., von Caemmerer, S., Farquhar, G.D., 1992, Short-term measurements of carbon isotope discrimination in several C₄ species. *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 263–385.
- Hersterberg, R., Siegenthaler, U., 1991, Production and stable isotope composition of a soil near Bern, Switzerland. *Tellus* 43B, 197–205.
- Hesla, B.I., Tieszen, L.L., Imbamba, S.K., 1982, A systematic survey of C₃ and C₄ photosynthesis of the Cyperaceae of Kenya, East Africa. *Photosynthetica* 16, 196–205.
- Hew, C.S., Ng, C.K.Y., Gouk, S.S., Yong, J.W.H., Wong, S.C., 1996, Variation in $\delta^{13}\text{C}$ values for different plant parts of an *Oncidium* orchid. *Photosynthetica* 32, 135–139.
- Houghton, R.A., Davidson, E.A., Woodwell, G.M., 1998, Missing sinks, feedbacks, and understanding the role of terrestrial ecosystems in the global carbon cycle. *Global Biogeochem. Cycles* 12, 25–34.
- Houghton, R.A., Hackler, J.L., 1995, Continental scale estimates of the biotic carbon flux from land cover change: 1850–1980. Rep. ORNL/CDIAC-79, NDP-050, Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Tenn., 144 pp.
- Houghton, R.A., Hobbie, J.E., Melillo, J.M., Moore, B., Peterson, J.B., Shaver, G.R., Woodwell, G.M., 1983, Changes in the carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 and 1980: A net release of CO₂ to the atmosphere. *Ecological Monographs* 53, 235–262.
- Hudson, R.J.M., Gherini, S.A., Goldstein, R.A., 1994, Modeling the global carbon cycle: nitrogen fertilization of the terrestrial biosphere and the “missing CO₂ sink. *Global Biogeochem. Cycles* 8, 307–333.
- Hulme, M., 1995, A historical monthly precipitation dataset for global land areas from 1900 to 1994, gridded at 2.5 3.75 resolution. Constructed at the Climate Research Unit, University of East Anglia, Norwich, UK. Supported by the UK Department of the Environment (Contract PECD7/12/78).
- Instituto Geografico De Agostini, 1969a, *World Atlas of Agriculture—Europe, U.S.S.R., Asia Minor*, 1, Committee for the World Atlas of Agriculture (eds.), Monographs, Novara, 527 pp.

- Instituto Geografico De Agostini, 1969b, World Atlas of Agriculture—Americas, 3, Committee for the World Atlas of Agriculture (eds.), Monographs, Novara, 499 pp.
- Instituto Geografico De Agostini, 1973, World Atlas of Agriculture—Asia and Oceania, 2., Committee for the World Atlas of Agriculture (eds.), Monographs, Novara, 671 pp.
- Instituto Geografico De Agostini, 1976, World Atlas of Agriculture—Africa, 4 , Committee for the World Atlas of Agriculture (eds.), Monographs, Novara, 761 pp.
- IUPAC, 1994, Atomic weights of the elements 1993. Pure Appl. Chem. 66, 2423–2444.
- Ivlev, A.A., Bykova, N.V., Igamberdiev, A.U., 1996, Fractionation of carbon isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) in enzymic decarboxylation of glycine by plant leaf mitochondria *in vitro*. Russian J. Plant Physiol. 43, 37–41.
- Jain, A.K., Kheshgi, H.S., Wuebbles, D.J., 1996, A globally aggregated reconstruction of cycles of carbon and its isotopes. Tellus 48B, 583–600.
- Johnson, M.C. Sr., 1994, An electron microscope study of the photosynthetic apparatus in plants with special reference to Gramineae. PhD Thesis, Univ. of Texas, Austin, 264 pp.
- Jones, P.D., Raper, S.C., Cherry, B.S.G., Goodness, C.M., Wigley, T.M.L., Santer, B., Kelly, P.M., Bradley, R.S., Diaz, H.F., 1986, A global grid point surface air temperature data set: 1851-1984. NDP-020. Carbon dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee.
- Joos, F., Bruno, M., 1998, Decadale variability of the terrestrial and oceanic carbon sinks and the budgets of the carbon isotopes ^{13}C and ^{14}C . Global Biogeochem. Cycles, submitted.
- Joos, F., Bruno, M., Fink, R., Siegenthaler, U., 1996, An efficient and accurate representation of complex oceanic and biospheric models of anthropogenic carbon uptake. Tellus 48B, 397–417.
- Joos, F., Sarmiento, J.L., Siegenthaler, U., 1991, Estimates of the effect of Southern Ocean iron fertilization on atmospheric CO_2 concentrations. Nature 349, 772–774.
- Kalapos, T., Baloghne-Nyakas, A., Csontos, P., 1997, Occurrence and ecological characteristics of C_4 dicot and *Cyperaceae* species in the Hungarian flora. Photosynthetica 33, 227–240.
- Keeler, K.H., Harrison, A.T., Vescio, L.S., 1980, The flora and sandhills prairie communities of Arapaho Prairie, Arthur County, Nebraska. Prairie Naturalist 12, 65–78.
- Keeling, C.D., 1979, The Suess effect: ^{13}C – ^{14}C interrelations. Environ. Int. 2, 229–300.
- Keeling, C.D., Bacastow, R.B., Carter, A.F., Piper, S.C., Whorf, T.P., Heimann, M., Mook, W.G., Roeloffzen, H., 1989, A three-dimensional model of atmospheric CO_2 transport based on observed winds.(1), Analysis of observational data. In: D.H. Peterson (ed.) Aspects of climate Variability in the Pacific and western Americas. American Geophysical Union, Washington, DC, pp. 165–236.
- Keeling, C.D., Whorf, T.P., Wahlen, M., van der Plicht, J., 1995, Interannual extremes in the growth of atmospheric CO_2 . Nature 375, 666–670.
- Keeling, R.F., Shertz, R., 1992, Seasonal and interannual variations in atmospheric oxygen and implications for the global carbon cycle. Nature 358, 723–727.
- Kickligher, D.W., Bruno, M., Dönges, S., Esser, G., Heimann, M., Helfrich, J., Joos, F., Kaduck, J., Kohlmaier, G.H., McGuire, A.D., Mellilo, J.M., Meyer, R., Moore, B. III, Nadler, A., Prentice, I.C., Sauf, W., Schloss, A.L., Sitch, S., Wittenberg, U., Würth, G., 1998, A first order analysis of the potential of CO_2 fertilization to affect the global carbon budget: A comparison of four terrestrial biosphere models. Tellus, submitted.
- Kirk, T.K., Farrell, R.L., 1987, Enzymatic “combustion”: the microbial degradation of lignins. Annu. Rev. Microbiol. 41, 465–505.
- Kononova, M.M., Aleksandrova, I.V., 1959, Soils and Fertilizers 22, 77. Translated from Russian from Iz. Akad. Nauk SSSR Seriya Biol. 1, 79–88 (1958).
- Krenzer, E.G. Jr., Moos, D.N., Crookston, R.K., 1975, Carbon dioxide compensation points of flowering plants. Plant Physiol. 56, 194–206.
- Krishnamurthy, R.V., Epstein, S., 1990, Glacial-interglacial excursion in the concentration of atmospheric CO_2 : effect in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio in wood cellulose. Tellus 42B, 423–434.
- Kuz'yakov, Y.V., 1997, The role of amino acids and nucleic bases in turnover of nitrogen and carbon in soil humic fractions. European Journal of Soil Science 48, 121–130.
- Ladd, J.N., Amato, M., Grace, P.R., Van Veen, J.A., 1995, Simulation of ^{14}C Turnover through the microbial biomass in soils incubated with ^{14}C -labeled plant residues. Soil Biol. Biochem. 27, 777–783.
- Lauenroth, W.K., Hunt, H.W., Swift, D.M., Singh, J.S., 1986, Estimating aboveground net primary productivity in grasslands: a simulation approach. Ecological Modelling 33, 297–314.

- Leavitt, S.W., Lara, A., 1994, South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus* 46B, 152–157.
- Leavitt, S.W., Long, A., 1982, Evidence for $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fractionation between tree leaves and wood. *Nature* 298, 742–744.
- Leavitt, S.W., Paul, E.A., Kimball, B.A., Hendrey, G.R., Mauney, J.R., Rauschkolb, R., Rogers, H., Lewin, K.F., Nagy, J., Pinter, P.J. Jr., Johnson, H.B., 1994, Carbon dynamics of free-air CO_2 -enriched cotton and soils. *Agricul. Forest Meteorol.* 70, 87–101.
- Lee, D.S., Köhler, I., Grobler, E., Rohrer, F., Sausen, R., Gallardo-Klenner, L., Olivier, J.G.J., Dentener, F.J., Bouwman, A.F., 1997, Estimations of global NO_x emissions and their uncertainties. *Atmospheric Environ.* 31, 1735–1749.
- Leemans, R., Cramer, W.P., 1991, The IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid. IIASA RR–91–18, Laxenburg, Austria.
- Leemans, R., Solomon, A.M., 1993, Modeling the potential change in yield and distribution of the earth's crops under a warmed climate. *Climate Research* 3, 79–96.
- Leemans, R., van den Born, G.J., 1994, Determining the potential distribution of vegetation, crops and agricultural productivity. *Water, Air, and Soil Pollution* 76, 133–161.
- Leng, E.R., 1982, Status of *Sorghum* production as compared to other cereals. Vol. 1, 25–32. In: ICRISAT (International Crop Research Institute for the Semi-Arid Tropics). *Sorghum in the Eighties: Proceedings of the international Symposium on Sorghum, 2–7 Nov 1981, Patancheru, A.P., India.* Patancheru, A.P., India: ICRISAT, 783 pp.
- Leuenberger, M., Siegenthaler, U., Langway, C.C., 1992, Carbon isotope composition of atmospheric CO_2 during the last ice age from an Antarctic ice core. *Nature* 357, 488–490.
- Lieth, H., 1975, Modeling the primary productivity of the world. In: H. Lieth, Whittaker (eds.) *Primary productivity of the biosphere*, Ecological Studies 14. Springer New York, pp. 237–283.
- Lin, G., Ehleringer, J.R., 1997, Carbon isotope fractionation does not occur during dark respiration in C_3 and C_4 plants. *Plant Physiol.* 114, 391–394.
- Lloyd, J., Farquhar, G.D., 1994, ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99, 201–215.
- Macko, S.A., Estep, M.L.F., 1984, Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. *Org. Geochem.* 6, 787–790.
- Maier-Reimer, E., 1993, Geochemical cycles in an OGCM Part I: Preindustrial tracer distributions. *Global Biogeochem. Cycles* 7, 645–677.
- Mariotti, A., Peterschmitt, E., 1994, Forest savanna ecotone dynamics in India as revealed by carbon isotope ratios of soil organic matter. *Oecologia* 97, 475–480.
- Marland, G., Boden, T.A., Andres, R.J., 1995, Global, regional and national annual CO_2 emissions estimates from fossil-fuel burning, hydraulic-cement production and gas flaring: 1950 to 1992, CDIAC Commun., Fall 1995.
- Marland, G., Boden, T.A., Griffin, R.C., Huang, S.F., Kanciruk, P., Nelson, T.R., 1989, Estimates of CO_2 emissions from fossil fuel burning and cement manufacturing, based on the U. S. Bureau of Mines cement manufacturing data. Rep. ORNL/CDIAC-25, NDP-030, Carbon dioxide Inf. Anal. Cent., Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Tenn.
- Marshall, J.D., Monserud, R.A., 1996, Homeostatic gas-exchange parameters inferred from $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in tree rings of conifers. *Oecologia* 105, 13–21.
- Marshall, J.D., Zhang, J., 1994, Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the north-central rockies. *Ecology* 75, 1887–1895.
- Mateu Andrés, I., 1993, A revised list of the European C_4 plants. *Photosynthetica* 26, 323–331.
- Mary, B., Mariotti, A., Morel, J.L., 1992, Use of ^{13}C variations at natural abundance for studying the biodegradation of root mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biol. Biochem.* 24, 1065–1072.
- Mason, E.A., Marrero, T.R., 1970, The diffusion of atoms and molecules. *Adv. At. Mol. Phys.* 6, 155–232.
- Matthews, E., 1983, Global vegetation and land use: new high-resolution data bases for climate studies. *J. Clim. Appl. Meteor.* 22, 474–487.
- Mayoudon, J., Simonart, P., 1959a, Etude de la décomposition de la matière organique dans le sol au moyen de carbone radioactif. III. Décomposition des substances solubles diaysables des proteines et des humicelluloses. *Plant Soil* 11, 170–175.
- Mayoudon, J., Simonart, P., 1959b, Etude de la décomposition de la matière organique dans le sol au moyen de carbone radioactif. IV. Décomposition de cellulose et de lignine. *Plant Soil* 11, 181–192.

- Mayeux, H.S., Johnson, H.B., Polley, H.W., 1991, Global change and vegetation dynamics. In: L.F. James (ed.) Noxious Range Weeds Boulder, CO, Westview Press, pp. 62–74.
- McClagherty, C.A., Pastor, J., Aber, J.D., Melillo, J., 1985, Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66, 266–275.
- McMahon, J.A., Wagner, F.H., 1985, The Mojave, Sonoran and Chihuahuan Deserts of North America. In: M. Evenari, I. Noy-Meir, D.W. Goodall (eds.) *Ecosystems of the world 12A: Hot deserts and arid shrublands*, A. Elsevier Amsterdam, pp. 105–202.
- McPherson, G.R., Boutton, T.W., Midwood, A.J., 1993, Stable carbon isotope analysis of soil organic matter illustrates vegetation change at the grassland/woodland boundary in southeastern Arizona, USA. *Oecologia* 93, 95–101.
- McWilliams, J.R., Mison, K., 1974, Significance of the C₄ pathway in *Triodia irritans* (Spinifex), a grass adapted to arid environments. *Aust. J. Plant Physiol.* 1, 171–175.
- Medina, E., Montes, G., Cuevas, E., Rokzandic, Z., 1986, Profiles of CO₂ concentration and $\delta^{13}\text{C}$ values in tropical rain forests of the upper Rio Negro Basin, Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 2, 207–217.
- Medina, E., Sternberg, L., Cuevas, E., 1991, Vertical stratification of $\delta^{13}\text{C}$ values in closed natural and plantation forests in the Luquillo mountains, Puerto Rico. *Oecologia* 87, 369–372.
- Melander, L., Saunders, W.H. Jr., 1980, Reaction rates of isotopic molecules. Wiley-Interscience, New York, 329 pp.
- Melillo, J.M., Aber, J.D., Linkins, A.E., Ricca, A., Fry, B., Nadelhoffer, K.J., 1989, Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic carbon. *Plant and Soil* 115, 189–198.
- Melillo, J.M., Borchers, J., Chaney, J., Fischer, H., Fox, S., Haxeltine, A., Janetos, A., Kicklighter, D.W., Kittel, T.G.F., McGuire, A.D., McKeown, R., Neilson, R., Nemani, R., Ojima, D.S., Painter, T., Pan, Y., Parton, W.J., Pierce, L., Pitelka, L., Prentice, C., Rizzo, B., Rosenbloom, N.A., Running, S., Schimel, D.S., Sitch, S., Smith, T., Woodward, I., 1995, Vegetation/ecosystem modeling and analysis project: comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO₂ doubling. *Global Biogeochem. Cycles* 9, 407–437.
- Meyer, R., Joos, F., Esser, G., Heimann, M., Kohlmaier, G., Sauf, W., Wittenberg, U., 1998, A non-linear substitution of High-Resolution Terrestrial Biosphere Models for Carbon Uptake Simulations. *Global Biogeochem. Cycles*, submitted.
- Miller, F.R., 1982, Genetic and environmental response characteristics of *Sorghum*. Vol. 1, 393–402. In: ICRISAT (International Crop Research Institute for the Semi-Arid Tropics). *Sorghum in the Eighties: Proceedings of the international Symposium on Sorghum*, 2–7 Nov 1981, Patancheru, A.P., India. Patancheru, A.P., India: ICRISAT, 783 pp.
- Mook, W.G., 1986, ¹³C in the atmospheric CO₂. *Netherlands Journal of Sea Research* 20, 211–223.
- Mook, W.G., Bommerson, J.C., Stavermann, H.W., 1974, Carbon isotope fractionation between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth Planet Sci. Lett.* 22, 169–175.
- Mook, W.G., Koopmans, M., Carter, A.F., Keeling, C.D., 1983, Seasonal, latitudinal, and secular variations in the abundance and isotopic ratios of atmospheric carbon dioxide: 1. Results from land stations. *J. Geophys. Res.* 88, 10915–10933.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B., 1988, Controls on natural Nitrogen-15 and Carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 1633–1640.
- O'Leary, M.H., 1981, Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20, 553–567.
- O'Leary, M.H., 1988, Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience* 38, 328–336.
- O'Leary, M.H., 1993, Biochemical basis of carbon isotope fractionation. In: J.R. Ehleringer, A.E. Hall, G.D. Farquhar (eds.) *Stable isotopes and plant carbon/water relations*. Academic Press, San Diego, pp. 19–28.
- Olson, J.S., Watts, J.A., Allison, L.J., 1983, Carbon in live vegetation of major world ecosystems. ORNL-5862, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge.
- Olson, J.S., 1992, World Ecosystems (WE1.4). Digital Raster Data on a 10-minute Geographic 1080 × 2160 grid. In: *Global Ecosystems Database, Version 1.0: Disc A*. Bolder, CO: National Geophysical Data Center. 3 independent single-attribute spatial layers on CD-ROM, 5MB.
- Panarello, H.O., Sanchez, E., 1985, The Kranz syndrome in the Eragrostideae (Chloridoideae, Poaceae) as indicated by carbon isotopic ratios. *Bothalia* 15, 587–590.
- Park, R., Epstein, S., 1961, Metabolic fractionation of ¹³C & ¹²C in plants. *Plant Physiol.* 36, 133–138.

- Patrignani, G., Carraro, L., Iacumin, P., Orsenigo, M., 1993, Leaf morphology and carbon isotope discrimination in members of the genus *Salsola*. I. Studies on *Salsola kali* L. *Caryologia* 46, 283–291.
- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., 1996, Relative Abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Application* 6, 1212–1224.
- Pearcy, R.W., Throughton, J., 1975, C₄ photosynthesis in tree form *Euphorbia* species from Hawaiian rainforest sites. *Plant Physiol.* 55, 1054–1056.
- Peñuelas, J., Estiarte, M., 1997, Trends in plant carbon concentration and plant demand for N throughout this century. *Oecologia* 109, 69–73.
- Peisker, M., Henderson, S.A., 1992, Carbon: terrestrial C₄-plants. *Plant Cell Environ.* 15, 987–1004.
- Peterson, B.J., Melillo, J.M., 1985, The potential storage of carbon caused by eutrophication of the biosphere. *Tellus* 37B, 117–127.
- Pignalosa, V., Amalfitano, C., Ramunni, A., 1997, Effects of glucose with and without nitrate on the yields and decomposition of humic acids in a wheat straw amended Andisol. *Agrochimica* 41, 10–19.
- Polley, H.W., Johnson, H.B., Marino, B.D., Mayeux, H.S., 1993, Increase in C₃ plant water-use efficiency and biomass over Glacial to present CO₂ concentrations. *Nature* 361, 61–64.
- Polley, H.W., Johnson, H.B., Mayeux, H.S., 1995, Nitrogen and water requirements of C₃-plants grown at glacial to present carbon dioxide concentrations. *Functional Ecology* 9, 86–96.
- Poorter, H., 1993, Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio* 104/105, 77–97.
- Post, W.M., Emanuel, W.R., Zinke, P.J., Stangenberger, A.G., 1982, Soil carbon pools and world life zones. *Nature* 298, 156–159.
- Prentice, C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., 1992, A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19, 117–134.
- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T., Flannery, B.P., 1995, *Numerical Recipes in C*. Cambridge University Press, 994 pp.
- Quay, P.D., Tilbrook, B., Wong, C.S., 1992, Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: Carbon-13 evidence. *Science* 256, 74–79.
- Raghavendra, A.S., Das, V.S.R., 1976, Distribution of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in local Monocotyledonous plants and its taxonomic significance. *New Phytol.* 76, 301–305.
- Rajendrudu, G., Das, V.S.R., 1990, C₃-like carbon isotope discrimination in C₃–C₄ intermediate *Alternanthera* and *Parthenium* species. *Current Science* 59, 377–379.
- Rao, N.G.P., 1982, Transforming traditional *Sorghum* in India, 39–59. In: ICRISAT (International Crop Research Institute for the Semi-Arid Tropics). *Sorghum in the Eighties 1: Proceedings of the international Symposium on Sorghum, 2–7 Nov 1981, Patancheru, A.P., India*. Patancheru, A.P., India: ICRISAT, 783 pp.
- Rayner, P.J., Law, R.M., 1995, A comparison of modelled responses to prescribed CO₂ sources. CISRO Aust. Div. Atmos. Res. Tech. Pap. 36, 1–82.
- Redmann, R.E., Yin, L., Wang, P., 1995, Photosynthetic pathway types in grassland plant species from northeast China. *Photosynthetica* 31, 251–255.
- Rehm, S., 1984, Die Kulturpflanzen der Tropen und Subtropen, Anbau, wirtschaftliche Bedeutung, Verwertung. In: S. Rehm, G. Espig (eds.) *Ulmer, Stuttgart*, 504 pp.
- Reid, I.D., 1995, Biodegradation of lignin. *Can. J. Bot.* 73 (Suppl 1), S1011–S1018.
- Richards, J.F., Olson, J.S., Rotty, R.M., 1983, Development of a data base for carbon dioxide releases resulting from conversion of land to agricultural uses. Institute for energy analysis, Oak Ridge Ass. Universities, ORAU/IEA-82-10(M); ORNL/TM-8801.
- Rossmann, A., Butzenlechner, M., Schmidt, H.-L., 1991, Evidence for a nonstatistical carbon isotope distribution in natural glucose. *Plant Physiol.* 96, 609–614.
- Rundel, P.W., 1980, The ecological distribution of C₄ and C₃ grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia* 45, 354–359.
- Russell, G., Lerner, J., 1981, A new finite-differencing scheme for the tracer transport equation. *J. Appl. Meteorol.* 20, 1483–1498.
- Ruthsatz, B., Hofmann, U., 1984, Die Verbreitung von C₄ Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewählter Beispiele. *Phytocoenologia* 12, 219–249.
- Sabkhla, N., Ziegler, H., 1975, Eco-physiological studies on Indian Arid Zone plants. V. A screening of some species for the C₄ pathway of photosynthetic CO₂ Fixation. *Oecologia* 21, 123–129.

- Saurer, M., Borella, S., Schweingruber, F., Siegwolf, R., 1997, Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees* 11, 291–297.
- Saurer, M., Siegenthaler, U., 1995, The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus* 47B, 320–330.
- Scharpenseel, H.W., Becker-Heidmann, P., Neue, H.U., Tsutsuki, K., 1989, Bomb-carbon, ^{14}C -dating and ^{13}C -measurements as tracers of organic matter dynamics as well as of morphogenetic and turbation processes. *The Science of the Total Environment* 81/82, 99–110.
- Schimel, D., Enting, I., Heimann, M., Wigley, T., Raynaud, D., Alves, D., Siegenthaler, U., 1995, The global carbon cycle. In: J.T. Houghton et al. (eds.) *Climate Change 1994: Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios*. Cambridge University Press, pp. 35–71.
- Schimel, D., Alves, D., Enting, I., Heimann, M., Joos, F., Raynaud, D., Wigley, T., Prather, M., Derwent, R., Ehhalt, D., Fraser, P., Sanhueza, E., Zhou, X., Jonas, P., Charlson, R., Rodhe, H., Sadasivan, S., Shine, K.P., Fouquart, Y., Ramaswamy, V., Solomon, S., Srinivasan, J., Albritton, D., Derwent, R., Isaksen, I., Lal, M., Wuebbles, D., 1996, Radiative forcing of climate change. In: J.T. Houghton et al. (eds.) *Climate Change 1995*. Cambridge University Press, pp. 65–131.
- Schleser, G.H., 1991, Carbon isotope fractionation during CO_2 fixation by plants. In: G. Esser, D. Overdieck (eds.) *Modern Ecology, Basic and Applied Aspects*. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam, pp. 603–618.
- Schulze, E.-D., Ellis, R., Schulze, W., Trimborn, P., Ziegler, H., 1996, Diversity, metabolic types and $\delta^{13}\text{C}$ carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. *Oecologia* 106, 352–369.
- Schütt, P., 1972, *Weltwirtschaftspflanzen*. Parey, Berlin und Hamburg, 228 pp.
- Schwartz, D., de Foresta, H., Mariotti, A., Balesdent, J., Massimba, J.P., Girardin, C., 1996, Present dynamics of the savanna-forest boundary in the congolese Mayombe: a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia* 106, 516–524.
- Schwarz, A.G., Redmann, R.E., 1988, C_4 grasses from the boreal forest region of northwestern Canada. *Can. J. Bot.* 66, 2424–2430.
- Shomer-Ilan A., Nissenbaum, A., Waisel, Y., 1981, Photosynthetic pathways and the ecological distribution of the Chenopodiaceae in Israel. *Oecologia* 48, 244–248.
- Sieber, H., 1979, *Mathematische Tafeln mit Formelsammlung*, Klett, Stuttgart, 131 pp.
- Siegenthaler, U., 1993, The uptake of anthropogenic CO_2 . Abstract of the 4th International CO_2 conference, Carqueiranne. WMO report No. 89, WMO, GAW, Geneva, Switzerland.
- Siegenthaler, U., Joos, F., 1992, Use of a simple model for studying oceanic tracer distribution and the global carbon cycle. *Tellus* 44B, 186–207.
- Siegenthaler, U., Samiento, J.L., 1993, Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365, 119–125.
- Sims, P.L., Singh, J.S., Lauenroth, W.K., 1978, The structure and function of ten western north American grasslands. *Journal of Ecology* 66, 251–285.
- Smith, B.N., Brown, W.V., 1973, The Kranz syndrome in the gramineae as indicated by carbon isotope ratio. *Am. J. Bot.* 60, 505–513.
- Smith, B.N., Epstein, S., 1971, Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiol.* 47, 380–384.
- Smith, B.N., Oliver, J., McMillan, C., 1976, Influence of carbon source, oxygen concentration, light intensity, and temperature on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in plant tissues. *Botanical Gazette* 137, 99–104.
- Smith, B.N., Turner B.L., 1975, Distribution of Kranz Syndrome among Asteraceae. *Am. J. Bot.* 62, 541–545.
- Snaydon, R.W., 1991, The productivity of C_3 and C_4 plants: a reassessment. *Functional Ecology* 5, 321–330.
- Stowe, L.G., Teeri, J.A., 1978, The geographic distribution of C_4 species of the dicotyledonae in relation to climate. *Amer. Natur.* 112, 609–623.
- Stuiver, M., Quay, P.D., 1981, Atmospheric ^{14}C changes resulting from fossil fuel CO_2 release and cosmic ray flux variability. *Earth and Planetarty Science Letters* 53, 349–362.
- Suess, H.E., 1955, Radiocarbon concentration in modern wood. *Science* 122, 451.
- Takeda, T., Ueno, O., Samejima, M., Ohtani, T., 1985a, An investigation for the occurrence of C_4 photosynthesis in the Cyperaceae from Australia. *Bot. Mag. Tokyo* 98, 393–411.

- Takeda, T., Tanikawa, T., Hakoyama, S., 1985b, Studies on the ecology and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses, 1: Taxonomic and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses in Japan with special reference to climate conditions. *Japanese J. Crop Sci.* 54, 54–64.
- Takeda, T., Hakoyama, S., 1985, Studies on the ecology and geographical distribution of C₃ and C₄ grasses, 2: Geographical distribution of C₃ and C₄ grasses in far east Asia. *Japanese J. Crop Sci.* 54, 65–71.
- Tanaka, K., Oikawa, T., 1997, Growth responses of a C₃ and C₄ mixed grassland to high temperature analyzed by a simplified open top chamber (OTC) technique. *International Workshop on global change and terrestrial environment in Monsoon Asia*, Tsukuba, Japan. pp. 76–78.
- Tans, P.P., Berry, J.A., Keeling, R.F., 1993, Oceanic ¹³C/¹²C observations: A new window on ocean CO₂ uptake. *Global Biogeochem. Cycles* 7, 353–368.
- Tans, P.P., Fung, I.Y., Takahashi, T., 1990, Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget. *Science* 247, 1431–1438.
- Tans, P.P., Mook, G., 1980, Past atmospheric CO₂ levels and the ¹³C/¹²C ratios in tree rings. *Tellus* 32, 268–283.
- Teeri, J.A., Stowe, L.G., 1976, Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in North America. *Oecologia* 23, 1–12.
- Teeri, J.A., Stowe, L.G., Livingstone, D.A., 1980, The distribution of C₄ species of the Cyperaceae in North America in relation to climate. *Oecologia* 47, 307–310.
- Tieszen, L.L., Senyimba, M.M., Imbamba, S.K., Troughton, J.H., 1979, The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an latitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia* 37, 337–350.
- Tieszen, L.L., Fagre, T., 1993, Carbon isotopic variability in modern and archaeological maize. *Journal of Archaeological Science* 20, 25–40.
- Trolier, M., J.W.C. White, P.P. Tans, K.A. Masarie, Gemery, P.A., 1996, Monitoring the isotopic composition of atmospheric CO₂: measurements from the NOAA Global Air Sampling Network. *Journal Geophys. Res.* 101, 25897–25916.
- Troughton, J.H., Card, K.A., Hendy, C.H., 1974, Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants, 768–780. In: S.A. McGough (ed.) *Carnegie Institution of Washington, Yearbook* 73.J.D. Lucas Printing, CO, Baltimore, Md.
- Trouve, C., Mariotti, A., Schwartz, D., Guillet, B., 1994, Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannas in the Congo. *Soil Biol. Biochem.* 26, 287–295.
- Trumbore, S.E., 1993, Comparison of carbon dynamics in tropical and temperate soils using radiocarbon measurements. *Global Biogeochem. Cycles* 7, 275–290.
- Van de Water, P.K., Leavitt, S.W., Betancourt, J.K., 1994, Trends in stomatal density and ¹³C/¹²C ratios of *Pinus flexilis* needles during last glacial-interglacial cycle. *Science* 264, 239–243.
- Vitarello, V.A., Cerri, C.C., Andreux, F., Feller, C., Victória, R.L., 1989, Organic matter and natural carbon-13 distribution in forested and cultivated oxisols. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53, 773–778.
- Vogel, J.C., 1980, Fraktionation of carbon isotopes during photosynthesis. *Sitzungsber. Heidelb. Akad. Wiss.* 3, 111–135.
- Vogel, J.C., 1993, Variation of carbon isotope fractionation during photosynthesis. In: J.R. Ehleringer, A.E. Hall, G.D. Farquhar (eds.) *Stable isotopes and plant carbon/water relations*. Academic Press, San Diego, pp. 29–46.
- Vogel, J.C., Fuls, A., Danin, A., 1986, Geographical and environmental distribution of C₃ and C₄ grasses in the Sinai, Negev, and Judean desert. *Oecologia* 70, 258–265.
- Vogel, J.C., Fuls, A., Ellis, R.P., 1978, The geographical distribution of Kranz grasses in South Africa. *South African Journal of Science* 74, 209–215.
- Vogel, J.C., Seely, M.K., 1977, Occurrence of C₄ plants in the Central Namib Dessert. *Madoqua* 10, 75–78.
- Waller, S.S., Lewis, J.K., 1979, Occurrence of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in North American Grasses. *J. Range Manag.* 32, 12–28.
- Wang, X.-C., Lüttge, U., Ziegler, H., 1990, C₃ and C₄ plants of th exerophilic vegetation in the Loess hills of the Yellow River, Gansu–Province, NW China. *Botanica Acta* 103, 93–96.
- Wedin, D.A., Tieszen, L.L., Dewey, B., Pastor, J., 1995, Carbon isotope dynamics during grass decomposition and soil organic matter formation. *Ecology* 76, 1383–1392.
- Wentworth, T.R., 1983, distribution of C₄ plants along environmental and compositional gradients in southeastern Arizona. *Vegetatio* 52, 21–34.

- Werger, M.J.A., 1986, The Karoo and Southern Kalahari. In: M. Evenari, I. Noy-Meir, D.W. Goodall (eds.) Ecosystems of the world 12B: Hot deserts and arid shrublands. Elsevier Amsterdam, pp. 283–359.
- Wilson, A.T., Grinstedt, M.J., 1977, $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ in cellulose and lignin as palaeothermometers. *Nature* 265, 133–135.
- Wilson, M.A., 1987, N.M.R. Techniques and Applications in Geochemistry and soil Chemistry. Pergamon Press, Oxford, 310 pp.
- Wilson, M.F., Henderson-Sellers, A., 1985, A global archive of land cover and soils data for use in general circulation climate models. *Journal of Climatology* 5, 119–143.
- Winter, K., 1981, C_4 plants of high biomass in arid regions of Asia – occurrence of C_4 photosynthesis in Chenopodiaceae and Polygonaceae from the Middle East and USSR. *Oecologia* 48, 100–106.
- Winter, K., Kramer, D., Troughton, J.H., Card, K.A., Fischer, K., 1977, C_4 -pathway of photosynthesis in a member of the Polygonaceae: *Calligonum persicum* (Boiss. et Buhse) Boiss. *Z. Pflanzenphysiol.* 81, 341–346.
- Winter, K., Troughton, J.H., 1978, Photosynthetic pathways in plants of coastal and inland habitats of Israel and the Sinai. *Flora* 167, 1–34.
- Wittenberg, U., Esser, G., 1997, Evaluation of the isotopic disequilibrium in the terrestrial biosphere by a global carbon isotope model. *Tellus* 49B, 263–269.
- Woodward, F.I., 1993, Plant responses to past concentrations of CO_2 . *Vegetatio* 104/105, 145–155.
- Yegna Narayan Aiyer, A.K., 1958, Field crops of India. Bangalore Press, Bangalore City, 619 pp.
- Ziegler, H., Batanouny, K.H., Sankla, N., Vyas O.P., Stichler, W., 1981, The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq. *Oecologia* 48, 93–99.
- Zinke, P.J., Stangenberger, A.G., Post, W.M., Emanuel, W.R., Olson, J.S., 1984, Worldwide organic soil carbon and nitrogen data. Oak Ridge National Laboratory, Environmental Sciences Division, Publication No. 2212.
- Zscheischler, J., Estler, M.C., Staudacher, W., Groß, F., Burgstaller, G., Streyl, H., Rechmann, T. (eds.), 1990, Handbuch Mais. DLG-Verlag, Frankfurt, 248 pp.

Anhang A

Tabellen und Datenbanken

A.1 $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von Pflanzenteilen und von *SOC*

In diesem Abschnitt sind $\delta^{13}\text{C}$ -Werte aus der Literatur zusammengestellt, die für die Parameterisierung des Isotopenmoduls verwendet wurden. Aus Tabelle A.1 wurde die mittlere Differenz der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen Blatt- und Holzmaterial, aus Tabelle A.2 die mittlere Differenz zwischen Blatt- und Wurzelmaterial berechnet (vgl. Abschnitt 4.1.1, S. 39). Aus den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten der Tabelle A.3 wurde die Isotopentrennung bei der Produktion von *SOC* zur Abtrennung der Ligninfraktion bestimmt (vgl. Abschnitt 4.1.2). In Tabelle A.4 findet sich eine Zusammenstellung von Studien, die an einem Standort $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von lebender und toter Phytomasse sowie von organisch gebundenem Kohlenstoff im Boden (*SOC*) bestimmt haben. Diese Daten wurden zur Bestimmung der Isotopentrennung beim Abbau von Pflanzenmaterial im Boden verwendet (vgl. Abschnitt 4.1.3). Mittelwerte (m) und Standardabweichungen (1σ) sind angegeben.

Tabelle A.1: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte [‰] von Blatt- und Holzmaterial.

Species/Sites	Leaf	Wood	Reference
<i>Abies lasiocarpa</i>	-29.1	-27.9	CRAIG 1953
<i>Abies lasiocarpa</i>	-25.2	-23.8	
<i>Pinus cordata</i>	-27.0	-27.1	
<i>Acer saccharium</i>	-27.7	-27.0	
<i>Salix bebbiana</i>	-26.4	-25.0	
<i>Robinia pseudo-acacia</i>	-25.4	-25.0	
<i>Maclura pomifera</i>	-26.6	-24.7	
<i>Juniperus monosperma</i>	-21.6	-19.3	LEAVITT & LONG
	-22.8	-21.6	1982
	-21.7	-20.4	
	-22.8	-20.0	
	-22.9	-20.9	
<i>Juniperus deppeana</i>	-22.4	-18.9	
	-22.2	-20.8	
	-22.3	-20.8	
<i>Juniperus osteosperma</i>	-23.0	-21.0	
	-22.8	-20.3	
Subtropical rain forest	-30.5	-28.9	VON FISCHER
Lower mountain rain forest	-29.8	-27.4	& TIESZEN, 1995
Lower mountain wet forest	-29.3	-28.5	
Subtropical wet forest	-30.7	-29.6	

Tabelle: A.1 $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von Blatt- und Holzmaterial (Fortsetzung).

Species/Sites	Leaf	Wood	Reference
<i>Picea sitchensis</i>	-28.8	-27.6	HEATON & CROSSLEY 1995
	-28.3	-27.0	
	-28.6	-27.9	
	-28.7	-27.8	
	-28.8	-28.6	
	-28.7	-27.9	
	-28.8	-28.7	
	-28.9	-28.4	
	-28.6	-27.9	
	-28.0	-26.9	
	-29.4	-28.8	
	-29.2	-28.7	
	-30.8	-30.5	
	-29.6	-29.1	
	-30.9	-30.9	
-30.7	-30.6		
<i>Calostemma</i> sp. (Sapling, 1-2 yrs)	-35.18	-34.12	MEDINA <i>et al.</i> , 1986
<i>Micrandra sprucei</i> (Sapling, >4 yrs)	-35.35	-35.13	
<i>Micrandra sprucei</i> (Small tree)	-35.53	-33.45	
<i>Hevea cf. pauciflora</i> (Sapling, 1 yr)	-35.96	-35.70	
<i>Eperua leucantha</i> (Sapling, >4 yrs)	-32.94	-31.75	
<i>Buchenavia capitata</i> (Vahl.) Eichl (Seedling)	-33.25	-32.21	MEDINA <i>et al.</i> , 1991
	-34.58	-33.02	
<i>Buchenavia capitata</i> (Vahl) Eichl (Sapling)	-34.41	-34.17	
<i>Dacryodes excelsa</i> Vahl. (Seedling)	-31.66	-29.60	
	-31.63	-32.54	
<i>Drypetes glauca</i> Vahl. (Seedling)	-33.63	-29.64	
	-34.72	-34.14	
<i>Guarea quidonia</i> (L.) Sleumer (Seedling)	-36.28	-34.42	
<i>Inga fagifolia</i> (L.) Willd. (Seedling)	-34.55	-34.13	
<i>Inga fagifolia</i> (L.) Willd. (Sapling)	-35.35	-35.03	
<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) Cher. (Seedling)	-31.29	-30.91	
<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) Cher. (Sapling)	-33.67	-34.10	
<i>Ormosia krugii</i> Urban (Seedling)	-31.97	-30.39	
<i>Ormosia krugii</i> Urban (Sapling)	-33.28	-32.31	
<i>Prestoea montana</i> (R. Grah.) Nichols (Seedling)	-30.24	-28.33	
<i>Rourea glabra</i> H.B.K. (Seedling)	-34.58	-34.14	
<i>Sloanea berteriana</i> Choisy (Seedling)	-32.57	-31.24	
<i>Swietenia macrophylla</i> (Seedling)	-32.29	-30.47	
<i>Swietenia macrophylla</i> (Sapling)	-32.51	-33.60	

Die mittlere Differenz der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen Blatt- und Holzmaterial beträgt:

$$m = 1.06 \pm 0.93\text{‰} \quad (n = 61)$$

Tabelle A.2: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte [‰] von Blatt- und Wurzelmaterial.

Species/Sites	Leaf	Root	Reference
<i>Lycopersicon esculentum</i>	-23.4	-23.1	PARK & EPSTEIN 1961
<i>Catostemma</i> sp. (Sapling, 1-2 yrs)	-35.18	-34.29	MEDINA
<i>Micrandra sprucei</i> (Sapling, >4 yrs)	-35.35	-35.11	<i>et al.</i> , 1986
<i>Hevea cf. pauciflora</i> (Sapling, 1 yr)	-35.96	-35.12	
<i>Eperua leucantha</i> (Sapling, > 4 yrs)	-32.94	-32.56	
<i>Buchenavia capitata</i> (Vahl.) Eichl (Seedling)	-33.25	-32.48	MEDINA
	-34.58	-33.42	<i>et al.</i> , 1991
<i>Buchenavia capitata</i> (Vahl) Eichl (Sapling)	-34.41	-33.59	
<i>Dacryodes excelsa</i> Vahl. (Seedling)	-31.66	-30.66	
	-31.63	-30.97	
<i>Drypetes glauca</i> Vahl. (Seedling)	-33.63	-32.31	
	-34.72	-34.06	
<i>Guarea quidonia</i> (L.) Sleumer (Seedling)	-36.28	-32.53	
<i>Inga fagifolia</i> (L.) Willd. (Seedling)	-34.55	-33.03	
<i>Inga fagifolia</i> (L.) Willd. (Sapling)	-35.35	-33.59	
<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) Cher. (Seedling)	-31.29	-31.53	
<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) Cher. (Sapling)	-33.67	-33.37	
<i>Ormosia krugii</i> Urban (Seedling)	-31.97	-29.49	
<i>Ormosia krugii</i> Urban (Sapling)	-33.28	-31.41	
<i>Rourea glabra</i> H.B.K. (Seedling)	-34.58	-33.43	
<i>Sloanea berteriana</i> Choisy (Seedling)	-32.57	-31.72	
<i>Swietenia macrophylla</i> (Seedling)	-32.29	-30.54	
<i>Swietenia macrophylla</i> (Sapling)	-32.51	-32.08	
Subtropical rain forest	-30.5	-28.2	VON FISCHER
Lower mountain rain forest	-29.8	-26.9	& Tieszen, 1995
Lower mountain wet forest	-29.3	-26.9	
Subtropical wet forest	-30.7	-27.8	
<i>Zea mays</i> L.	-13.5	-11.8	BALESDENT <i>et al.</i> , 1987
<i>Andropogon brazzae</i>	-12.0	-12.0	TROUVE
<i>Ctenium newtonii</i>	-13.3	-13.5	<i>et al.</i> , 1994
<i>Loudetia spec.</i>	-12.2	-12.0	
<i>Cyperus spec.</i>	-11.3	-11.4	
<i>Gossypium hirsutum</i> L. cv. Deltapine 77	-28.0	-25.6	LEAVITT
	-27.7	-25.7	<i>et al.</i> , 1994

Die mittlere Differenz der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen
Blatt- und Wurzelmaterial beträgt:

$$m = 1.21 \pm 1.01 \text{‰} \quad (n = 34)$$

Tabelle A.3: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte [‰] von Pflanzenmaterial sowie der darin enthaltenen Lignin- und ligninfreien Fraktion.

Species/Sites	Material	Total Tissue	Lignin	Non-Lignin	Reference
<i>Zea mays</i> L.	C ₄ , root	-11.8	-18.4	-11.7	MARY <i>et al.</i> , 1992
<i>Quercus rubra</i> L., <i>Q. velutina</i> Lam., <i>Q. alba</i> L.	C ₃ , root	-28.5	-29.9	-27.9	NADELHOFFER & FRY, 1988
<i>Spartina alterniflora</i> (tall form)	C ₄ leaf	-13.1	-17.4	-12.8	BENNER
<i>Spartina alterniflora</i> (short form)	C ₄ , leaf	-12.6	-17.0	-12.4	<i>et al.</i> , 1987
<i>Spartina alterniflora</i> (short form)	C ₄ , rhizome	-13.2	-17.9	-12.7	
<i>Juncus roemerianus</i>	C ₃ , leaf	-23.6	-26.8	-23.4	
<i>Juncus roemerianus</i>	C ₃ , rhizome	-23.7	-27.3	-23.5	
<i>Carex walteriana</i>	C ₃ , leaf	-25.1	-29.3	-24.9	
<i>Pinus elliotii</i>	C ₃ , wood	-25.3	-27.9	-24.1	
<i>Juniperus virginiana</i>	C ₃ , wood	-24.0	-26.5	-22.9	
<i>Quercus niger</i>	C ₃ , wood	-27.5	-30.8	-26.6	
<i>Acer rubrum</i>	C ₃ , wood	-27.2	-29.2	-26.8	
<i>Schizachyrium scoparium</i>	C ₄ , abovegr.	-12.22	-15.76	-11.02	WEDIN <i>et al.</i> ,
<i>Schizachyrium scoparium</i>	C ₄ , belowgr.	-11.80	-14.37	-10.44	1995
<i>Agropyron repens</i>	C ₃ , abovegr.	-27.69	-31.38	-26.58	
<i>Agropyron repens</i>	C ₃ , belowgr.	-26.49	-30.16	-25.17	
<i>Poa pratensis</i>	C ₃ , abovegr.	-26.47	-30.35	-25.44	
<i>Poa pratensis</i>	C ₃ , belowgr.	-24.77	-29.41	-24.13	
<i>Agrostis scabra</i>	C ₃ , abovegr.	-25.99	-30.35	-24.47	
<i>Agrostis scabra</i>	C ₃ , belowgr.	-26.07	-29.59	-24.89	

Aus den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des Gesamtmaterials und der Ligninfraktion errechnet sich nach Gleichung 3.34 die Fraktionierung ϵ_{LSOC} für die Abtrennung der Ligninfraktion bei der Produktion von *SOC*:

$$\epsilon_{LSOC} = -3.66 \pm 1.12\text{‰} \quad (n = 20)$$

Werden die Angaben von MARY *et al.* (1992) und NADELHOFFER & FRY (1988) mit der höchsten bzw. niedrigsten Differenz zwischen der Lignin- und ligninfreien Fraktion nicht berücksichtigt, ergibt sich eine Fraktionierung von $\epsilon_{LSOC} = -3.61 \pm 0.75\text{‰} \quad (n = 18)$.

Tabelle A.4: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte [‰] von lebender und toter Phytomasse und von *SOC*.

Site	Leaf	Wood	Root	Litter		<i>SOC</i>	Ref.
				new	old		
Luquillo, Puerto Rico							
Subtropical rain forest	-30.5	-28.9	-28.2	-28.4	-29.6	-27.9	[1]
Lower mountain rain forest	-29.3	-27.4	-26.9	-28.9	-28.3	-27.7	
Lower mountain wet forest	-29.2	-28.5	-26.9	-29.3	-27.6	-26.3	
Subtropical wet forest	-30.7	-29.6	-27.8	-29.3	-30.0	-26.8	
Utah, mature mountain forest							
<i>Pinus contorta</i>	-27.2			-26.7	-26.2	-25.9 (0-5 cm*) -24.7 (10-15 cm*)	[2]
<i>Populus tremuloides</i> [†]	-25.7			-25.5		-24.8 (0-5 cm*) -24.0 (10-15 cm*)	
<i>Acer spec.</i>	-26.7			-26.2		-24.4 (0-5 cm*) -23.8 (10-15 cm*)	
French Guiana							
Tropical rain forest, dry season				-30.5		-28.3	[3]
Wet season				-28.9		-28.0	
Rio Negro Basin, Caatinga Forest				-30.94	-28.56	-28.52	[4]
India, Western Ghâts							[5]
Kattinkar savanna (Trees)	-27.1				-26.8		
Kattinkar forest (Trees)	leaves: -31.1 to -31.7				-29.6	-29.3 (> 2 mm [‡]) -29.0 (< 2 mm [‡])	
Eastern Amazonia	leaves and twigs			leaf material		-28.9	[6]
Evergreen lowland rainforest	-37.1 to -31.2	-27.7		-30.5	-29.6		
Wisconsin, Madison			-28.2	-27.3		-25.2 (0-10 cm*) -23.6 (10-20 cm*)	[7]
Oak forest							
Brazil, Piracicaba	leaves and twigs			leaves		-25.7 (coarse [‡])	[8]
Natural forest	-31.3 [§]	-25.5		-26.5		-26.6 (fine [‡])	
				twigs			
				-26.0	-25.8		

[1] VON FISCHER & TIESZEN, 1995

[2] BUCHMANN *et al.*, 1997a

[3] BUCHMANN *et al.*, 1997b

[4] MEDINA *et al.*, 1986

[5] MARIOTTI & PETERSCHMITT, 1994

[6] DESJARDINS *et al.*, 1994

[7] NADELHOFFER & FRY, 1988

[8] VITORELLO *et al.*, 1989

*Soil depth.

[†]Including understory herbaceous plant species.

[‡]Particle size-fraction.

[§]Dry, entire leaves: -27.8‰.

A.2 $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C_4 -Pflanzen

Eine Datenbank mit $\delta^{13}\text{C}$ -Meßwerten von C_4 -Pflanzenarten wurde aus Literaturdaten zusammengestellt. Sie enthält Angaben (Artname, Herkunft, Blattanatomie, Photosynthesetyp, Kompensationspunkt, Anstieg der Photosyntheseleistung bei geringer atmosphärischer O_2 -Konzentration, Entweichen von CO_2 aus dem Blatt nach Verdunklung [postillumination CO_2 -burst, PIB], $\delta^{13}\text{C}$ -Wert) zu insgesamt 1730¹ C_4 -Arten. Der mittlere $\delta^{13}\text{C}$ -Wert wurde zur Berechnung der Isotopentrennung bei der CO_2 -Assimilation der C_4 -Pflanzen verwendet (vgl. Abschnitt 4.1.1). Die Arbeiten von folgenden Autoren wurden berücksichtigt:

BENDER, 1971	BENDER & SMITH, 1973	BLACK <i>et al.</i> , 1969
BROWN, 1977	CARRABO <i>et al.</i> , 1993	CHEN <i>et al.</i> , 1970
COATES <i>et al.</i> , 1991	CROOKSTON & MOOS, 1972	DAS & RAGHAVENDRA, 1973
DOLINER & JOLLIFFE, 1979	DOWNTON, 1975	DUGAS <i>et al.</i> , 1996
ELLERY <i>et al.</i> , 1992	ELLIS <i>et al.</i> , 1980	ELMOORE & PAUL, 1983
HATCH <i>et al.</i> , 1967	HESLA <i>et al.</i> , 1982	JOHNSON, 1994
KALAIPOS <i>et al.</i> , 1997	KRENZER <i>et al.</i> , 1975	MATEU ANDRÉS, 1993
MCWILLIAMS & MISON, 1974	PANARELLO & SANCHEZ, 1985	PATRIGNANI <i>et al.</i> , 1993
PEARCY & THROUGHTON, 1975	P'YANKOV <i>et al.</i> , 1997	RAGHAVENDRA & DAS, 1976
RAJENDRUDU & DAS, 1990	REDMANN <i>et al.</i> , 1995	SABKHLA & ZIEGLER, 1975
SCHWARZ & REDMANN, 1988	SCHULZE <i>et al.</i> , 1996	SHOMER-ILAN <i>et al.</i> , 1981
SMITH & BROWN, 1973	SMITH & EPSTEIN, 1971	SMITH & TURNER, 1975
TAKEDA <i>et al.</i> , 1985a	TROUGHTON <i>et al.</i> , 1974	VOGEL & SEELY, 1977
VOGEL <i>et al.</i> , 1978	VOGEL <i>et al.</i> , 1986	WALLER & LEWIS, 1979
WANG <i>et al.</i> , 1990	WINTER, 1981	WINTER <i>et al.</i> , 1977
ZIEGLER <i>et al.</i> , 1981		

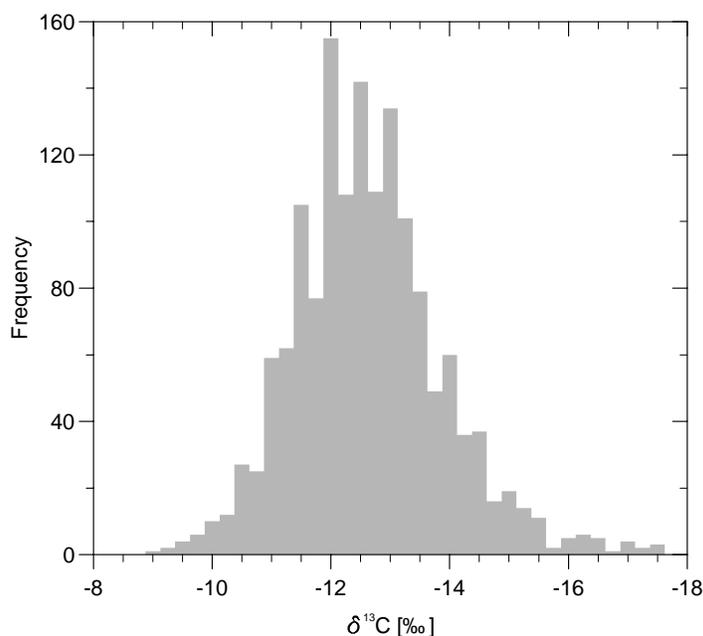


Abbildung A.1: Häufigkeitsverteilung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von C_4 -Pflanzen in der Datenbank des Autors. Der Mittelwert beträgt $m = -12.72 \pm 1.25\text{‰}$ ($n = 1488$).

¹Stand: Mai 1998

A.3 Daten zum Vorkommen von C₄-Pflanzen

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen: Südamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
NW-Argentina, subtropical-semiarid high Andes, Jujuy and Salta	4500–3900 4100–3500 3900–3500 3900–3300 3900–3400 3900–3400 3300–2300 2300–2000	PP_{gr} : 327, T_{gr} : 3.5 PP_{gr} : 333–340, T_{gr} : 6.9 PP_{gr} : 279–321, T_{gr} : 6.7–9.4 PP_{gr} : 110–191, T_{gr} : 12.4 PP_{gr} : 116–179, T_{gr} : 13.6	C ₄ & C ₃ herb. cover [%] 21 (5–45) 17 (5–35) 8 (5–25) 10 (5–20) 19 (5–45) 6 (2–20) 5 (1–25) 8 (1–25) C, herb. 1 39 23 52 60 66 63 76	warm season rain; no C ₄ plants in altitudes where $T_{gr} < 7^\circ\text{C}$; area used for extensive grazing	[9]
Argentina, Mendoza; 32° 20' - 34° 0' S, 69° 07' - 68° 0' W plain, shrubland piedmont, shrubland piedmont, shrubland piedmont, shrubland piedmont, shrubland piedmont, shrubland highland plain, grassland	560–580 750–1100 940–1400 1200–1600 1300–1800 2200–2600	PP_{gr} : 344, T_{gr} : 15.7 PP_{gr} : 255, T_{gr} : 16.3 PP_{gr} : 164, T_{gr} : 13.6 PP_{gr} : 200, T_{gr} : 14.2 PP_{gr} : 194, T_{gr} : 10.5 PP_{gr} : 421, T_{gr} : 7.8	C ₄ & C ₃ grass species 22 13 30 21 34 22 S, grasses 95.5 92.3 53.3 61.9 41.2 18.2	temperate arid, summer rainfall; X: 1100–1600 m.	[2]

* PP_{gr} , annual precipitation [mm]; T_{gr} , mean annual temperature [$^\circ\text{C}$]; T_m , mean monthly temperature [$^\circ\text{C}$]; SM , available soil moisture index (for description see [15]).

† C₄ occurrences are given as % C₄ species (S), % C₄ cover (C), or % C₄ biomass (B) relative to total C₄ and C₃ species, cover, or biomass, respectively.

‡ X, floristic crossover point of C₃ and C₄ plants.

§ [1] BOUTTON *et al.*, 1980 [2] CAVAGNARO, 1988 [3] COLLINS & JONES, 1985 [4] COWLING, 1983
[5] EICKMEIER, 1978 [6] ELLIS *et al.*, 1980 [7] KEELER *et al.*, 1980 [8] RUNDEL, 1980
[9] RUTHSATZ & HOFFMANN, 1984 [10] SCHWARZ & REDMANN, 1988 [11] SIMS *et al.*, 1978 [12] STOWE & TEERI, 1978
[13] TEERI & STOWE, 1976 [14] TEERI *et al.*, 1980 [15] TIESZEN *et al.*, 1979 [16] TAKEDA & HAKOYAMA, 1985
[17] TAKEDA *et al.*, 1985b [18] TAKEDA, 1985 [19] VOGEL *et al.*, 1986 [20] WENTWORTH, 1983
[21] PARUELO & LAUENROTH, 1996 [22] KALAIPOS *et al.*, 1997

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Nordamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence [†]	Comments [‡]	Ref. [§]
NW-Canada; grassy openings in boreal forest Saskatchewan Alberta			S, grasses 18 13	No C ₄ grasses where min. $T_{\text{July}} < 7.5\text{ }^{\circ}\text{C}$.	[10]
North America, SE Arizona Granite, Mule Mts. (mean) pygmy conifer-oak scrub open oak woodland desert grassland Limestone, Mule Mts. (mean) <i>Cerocarpus</i> scrub Chihuahuan desert scrub, mesic phase Chihuahuan desert scrub, xeric phase Bajada, Mule Mts. Limestone, Huachuca Mts. Pine-oak woodland <i>Cerocarpus</i> scrub, mesic phase <i>Cerocarpus</i> scrub, xeric phase	1400,1500-2885	$PP_{\text{yr}}: 347; T_{\text{yr}}: 16.3$	C, herb. 30.3 9.7 41.9 60.3 20.9 14.6 23.5 20.4 8.1 16.7 10.2 9.5 28.7	X: 2100 m, where mean min. T of warmest month is 13 °C and mean max. T of warmest month is 26 °C.	[20]
North America, SE Wyoming, 31 °30' N 41 °N, 105 °W	2652 2421 2335 2165 2052 1936 1405	$PP_{\text{yr}}: 406, T_{\text{yr}}: 3.2$ $PP_{\text{yr}}: 460, T_{\text{yr}}: 5.3$ $PP_{\text{yr}}: 432$ $PP_{\text{yr}}: 358, T_{\text{yr}}: 7.2$ $PP_{\text{yr}}: 335, T_{\text{yr}}: 10.1$	B, total abovegr. biomass in June 0 16.5 20.9 38.3 57.7 63.7 67.2 B, abovegr. grass biomass in June 0 43.3 25.2 64.8 67.9 73.9 91.8	summer rainfall	[1]
41 °N, 105 °W	2652 2421 2335 2165 2052 1936 1405	$PP_{\text{yr}}: 406, T_{\text{yr}}: 3.2$ $PP_{\text{yr}}: 460, T_{\text{yr}}: 5.3$ $PP_{\text{yr}}: 432$ $PP_{\text{yr}}: 358, T_{\text{yr}}: 7.2$ $PP_{\text{yr}}: 335, T_{\text{yr}}: 10.1$			

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Nordamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence [†]	Comments [†]	Ref. [‡]
North America, Canada					
Ale, WA, 119.55 °W 46.40 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 199, <i>T</i> _{yr.} : 12.4	C, B, grasses of total biomass	belowgr. material not considered	[21]
Bison, MT, 114.27 °W 47.32 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 469, <i>T</i> _{yr.} : 7.5	0		
Bridger, MT, 110.78 °W 45.78 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 536, <i>T</i> _{yr.} : 7.2	1		
Cottonwood, SD, 101.87 °W 43.95 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 476, <i>T</i> _{yr.} : 8.2	18		
Dickinson, ND, 102.82 °W 46.9 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 484, <i>T</i> _{yr.} : 4.8	28		
Hays, KS, 99.38 °W 38.87 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 623, <i>T</i> _{yr.} : 12.0	83		
Jornada, NM, 106.75 °W 32.62 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 259, <i>T</i> _{yr.} : 14.5	31		
Osage, OK, 96.55 °W 36.95 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 969, <i>T</i> _{yr.} : 15.3	87		
Pantex, TX, 101.53 °W 35.30 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 542, <i>T</i> _{yr.} : 13.9	72		
COPER, CO, 104.60 °W 40.82 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 421, <i>T</i> _{yr.} : 8.5	44		
Fort Berthold Indian Reservation, ND, 102.50 °W 47.75 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 446, <i>T</i> _{yr.} : 5.1	41		
Fort Stanton Exp. Ranch, NM, 105.55 °W 33.48 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 376, <i>T</i> _{yr.} : 11.2	50		
Texas Experimental Range, TX, 99.23 °W 33.33 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 661, <i>T</i> _{yr.} : 17.8	70		
S.H. Ordway Memorial Prairie, SD, 99.10 °W 45.33 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 575, <i>T</i> _{yr.} : 6.1	25		
Konza Prairie, KS, 96.60 °W 39.10 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 885, <i>T</i> _{yr.} : 12.9	78		
Arapaho, NB, 101.80 °W 41.55 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 556, <i>T</i> _{yr.} : 8.6	70		
Idaho National Eng. Laboratory, ID, 112.67 °W 43.73 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 344, <i>T</i> _{yr.} : 6.6	0		
US Sheep Experimental Station, ID, 112.15 °W 44.25 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 415, <i>T</i> _{yr.} : 6.0	0		
Black Gap Wildlife Manag. Area, TX, 102.92 °W 29.58 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 347, <i>T</i> _{yr.} : 18.9	31		
Wind Cave National Park, SD, 103.45 °W 43.53 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 575, <i>T</i> _{yr.} : 5.3	13		
Appleton-Whittel Research Ranch, AZ, 110.50 °W 31.60 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 477, <i>T</i> _{yr.} : 13.9	76		
Matador, Canada, 107.72 °W 50.7 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 370, <i>T</i> _{yr.} : 3.5	0		
Snyder, TX, 101.18 °W 32.97 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 537, <i>T</i> _{yr.} : 16.7	30		
Oklahoma State Univ. Agr. Res., OK, 97.23 °W 36.05 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 870, <i>T</i> _{yr.} : 15.4	37		
Curlew Valley, UT, 113.08 °W 41.87 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 356, <i>T</i> _{yr.} : 7.3	0		
Portal, AZ, 109.12 °W 32.00 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 570, <i>T</i> _{yr.} : 12.2	42		
Badlands National Park, SD, 102.33 °W 43.75 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 457, <i>T</i> _{yr.} : 8.8	48		
Escalante Desert, UT, 113.25 °W 38.17 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 327, <i>T</i> _{yr.} : 9.5	0		
Glen Canyon, UT, 111.87 °W 37.10 °N		<i>PP</i> _{yr.} : 176, <i>T</i> _{yr.} : 13.8	31		

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Nordamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence [†]	Comments [‡]	Ref. [§]
North America, Canada			C, B, grasses of total biomass	belowgr. material not considered	[21]
Alzada, MT, 104.47 °W 45.03 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 345, <i>T_{gr.}</i> : 6.4	40	58.8	
Grass Valley, NV, 116.75 °W 39.82 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 405, <i>T_{gr.}</i> : 5.9	0	0	
SSHA, WY, 107.17 °W 41.42 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 375, <i>T_{gr.}</i> : 5.7	0	0	
Capitol Reef Nat. Park, UT, 111.30 °W 38.52 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 231, <i>T_{gr.}</i> : 12.1	11	84.6	
Provo, UT, 111.95 °W 40.17 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 723, <i>T_{gr.}</i> : 11.2	0	0	
Lowry Spring, NV, 114.90 °W 39.16 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 365, <i>T_{gr.}</i> : 6.9	0	0	
El Paso, CO, 104.50 °W 38.55 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 373, <i>T_{gr.}</i> : 11.5	95	99.0	
Coconino Co, AZ, 112.35 °W 35.27 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 733, <i>T_{gr.}</i> : 9.4	60	100	
Lincoln Co, NM, 105.08 °W 34.28 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 351, <i>T_{gr.}</i> : 11.7	84	100	
Uinta Basin 1 - Duchesne, UT, 110.38 °W 40.47 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 244, <i>T_{gr.}</i> : 7.2	0	0	
Uinta Basin 2 - Vernal, UT, 109.65 °W 40.45 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 244, <i>T_{gr.}</i> : 7.2	0	0	
Uinta Basin 3 - Sleep Ridge, UT, 109.75 °W 39.88 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 207, <i>T_{gr.}</i> : 7.2	0	0	
Utah Lake Shadscale, UT, 111.87 °W 39.92 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 646, <i>T_{gr.}</i> : 10.0	0	0	
Utah Lake Grasswood, UT, 111.75 °W 40.12 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 593, <i>T_{gr.}</i> : 11.0	0	0	
Hay Coulee, MT, 106.48 °W 45.82 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 409, <i>T_{gr.}</i> : 7.5	15	19.2	
Kluver West, MT, 106.48 °W 45.87 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 409, <i>T_{gr.}</i> : 7.5	3	3	
Kluver North, MT, 106.47 °W 45.88 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 409, <i>T_{gr.}</i> : 7.5	12	20.3	
Kluver East, MT, 106.37 °W 45.85 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 409, <i>T_{gr.}</i> : 7.5	5	7.9	
Fort Howes, MT, 106.00 °W 45.48 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 495, <i>T_{gr.}</i> : 7.9	2	2.9	
Eastern S. Dakota, SD, 97.00 °W 43.50 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 717, <i>T_{gr.}</i> : 7.5	11	13.4	
Pine Valley (Sagebrush), UT, 113.25 °W 38.50 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 327, <i>T_{gr.}</i> : 9.5	0	0	
Pine Valley (Spiny hopsage), UT, 113.25 °W 38.50 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 327, <i>T_{gr.}</i> : 9.5	28	77.8	
Fayette, TX, 96.83 °W 30.58 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 935, <i>T_{gr.}</i> : 20.7	76	92.7	
UCP, TX, 97.00 °W 29.00 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 976, <i>T_{gr.}</i> : 21.2	86	95.6	
Blackland prairie, TX, 96.00 °W 33.75 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 1011, <i>T_{gr.}</i> : 17.7	71	83.5	
San Antonio prairie, TX, 97.17 °W 31.33 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 823, <i>T_{gr.}</i> : 19.5	80	93.0	
Hill Creek, UT, 109.83 °W 39.66 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 207, <i>T_{gr.}</i> : 7.2	0	0	
Wells Drawn, UT, 110.25 °W 40.08 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 321, <i>T_{gr.}</i> : 6.5	0	0	
Red Creek, UT, 110.83 °W 40.50 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 418, <i>T_{gr.}</i> : 5.9	0	0	
Rock Creek, UT, 110.75 °W 40.58 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 418, <i>T_{gr.}</i> : 5.9	0	0	
Strawberry Creek, UT, 110.00 °W 40.50 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 270, <i>T_{gr.}</i> : 6.9	0	0	
Edwards Plateau, TX, 98.33 °W 30.25 °N		<i>PP_{gr.}</i> : 841, <i>T_{gr.}</i> : 20.1	63	85.1	

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Nordamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
North America, Canada			C, B, grasses of total biomass	belowgr. material not considered	[21]
Elko County, NV, 115.75 °W 40.33 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 332, <i>T</i> _{gr.} : 7.8	0		
Pole Mt., WY, 105.28 °W 41.12 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 421, <i>T</i> _{gr.} : 3.9	17		
Cheyenne, WY, 104.82 °W 41.25 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 527, <i>T</i> _{gr.} : 7.4	66		
Wheatland, WY, 105.12 °W 42.07 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 430, <i>T</i> _{gr.} : 9.5	68		
Winnipeg, Canada, 97.50 °W 49.87 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 512, <i>T</i> _{gr.} : 2.0	24		
Red River Valley, MN, 96.62 °W 47.75 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 611, <i>T</i> _{gr.} : 4.2	40		
Nevada Test Side, NV, 116.08 °W 36.83 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 169, <i>T</i> _{gr.} : 17.1	5		
Death Valley, CA, 117.83 °W 36.00 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 180, <i>T</i> _{gr.} : 15.1	4		
Rock Valley, NV, 116.25 °W 36.67 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 117, <i>T</i> _{gr.} : 18.1	0		
Saline, KS, 97.62 °W 38.75 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 789, <i>T</i> _{gr.} : 12.9	80		
Cedar Creek, MN, 93.20 °W 45.40 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 892, <i>T</i> _{gr.} : 6.6	39		
Kerner Prairie, Canada, 106.63 °W 52.13 °N		<i>PP</i> _{gr.} : 352, <i>T</i> _{gr.} : 2.0	1		
North America, Texas, Big Bend National Park, Brewster Co.	760 1400	<i>PP</i> _{gr.} : 250	C, grasses 4 35	aridity-elevation gradient	[5]
North America, Nebraska, Arthur County, Aropaho Prairie, Sandhills Valley Slope Ridge	1110–1180	<i>PP</i> _{gr.} : 400	C, grasses 18 40 30	summer rainfall	[7]
Hawaii Coastal scrub Grassland scrub Rainforest Mixed forest Subalpine scrub	15–520 625–1340 690–1660 1190–1875 2300–3050		C ₄ & C ₃ herb. cover [%] 42 44 58 82 9	X: 1400 m, where mean min. <i>T</i> of warmest month is 9 °C and mean max. <i>T</i> of warmest month is 21 °C.	[8]

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Nordamerika.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
North America					[11]
Washington, Columbia Plateau; northwest bunchgrass community (ALE) 1971	390	$PP_{yr}: 200, T_{yr}: 12$	of total seasonal biomass	Warm and cold season grasses are assumed to be of the C ₄ and C ₃ type, respectively.	
1972			0	0	
Montana, Rocky Mountains (Bison); 1970	987	$PP_{yr}: 300, T_{yr}: 7.3$			
Montana, Rocky mountains (Bridger) 1970	2340	$PP_{yr}: 900, T_{yr}: 2.7$		0	
1972			0	0	
South Dakota, Great Plains, Mixed Prairie (Cottenwood) 1970	744	$PP_{yr}: 400, T_{yr}: 8.4$	23	23.7	
1971			17	17.3	
1972			17	17.5	
North Dakota, Great Plains, Mixed Prairie (Dickinson) 1970	784	$PP_{yr}: 400, T_{yr}: 4.8$	17	22.7	
Kansas, Great Plains, Mixed Prairie (Hays); 1970	550	$PP_{yr}: 550, T_{yr}: 12.2$	85	100	
New Mexico, Basin and Range, Desert Grassland (Jornada) 1970	1350	$PP_{yr}: 200, T_{yr}: 14.9$	53	100	
1971			37	100	
1972			41	100	
Oklahoma, Central Lowlands, Tallgrass Prairie (Osage) 1970	392	$PP_{yr}: 900, T_{yr}: 15.2$	90	100	
1971			96	100	
1972			96	100	
Texas, Great Plains, Shortgrass Prairie (Pantex) 1970	1075	$PP_{yr}: 500, T_{yr}: 13.9$	67	91.8	
1971			80	98.8	
1972			79	92.9	
Colorado, Great Plains, Shortgrass Prairie (Pawnee) 1970	1652	$PP_{yr}: 300, T_{yr}: 8.3$	58	90.6	
1971			53	85.5	
1972			32	80.0	

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Asien.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
Korea			S, grasses 34	Due to high mountains (3000–4000 m) Java contains less C ₄ species compared to Hainan.	[16]
Taiwan			60		
Hainan			81		
Java			60		
Japan			S, grasses		[17]
Hokkaido			24.6		
Yamagata			34.3		
Tochigi			37.2		
Chiba			46.2		
Gihu			41.3		
Shiga			40.6		
Osaka			47.7		
Yamaguchi			44.5		
Fukuoka			45.3		
Nagasaki			54.5		
Kumamoto			51.5		
Kagoshima			54.6		
Amami			66.1		
Okinawa			75.8		
Ishigaki			82.6		
India, Ceylon, Burma			S, grasses		[18]
Indian desert			100		
West India			100		
South India			94		
Ceylon			88		
Central India			98		
NW India			36		
North India			29		
Himal India			51		
East India			91		
Burma			79		

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Asien und Afrika

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
Pakistan Sind Balchistan Punjab NWF Province Kashmir			S, grasses 91 52 71 43 36		[18]
Kenya Tsavo N.P. Omo Valley Lake Rudolph N.P. South Turkana North Baringo-Sigor Meru N.P. Lake Victoria Basin Athi Kapiti Plains Massai Mara N.P. Mau Forest Mt. Kenya N.P.	400–1400 ≈ 500 500–1000 500–1200 750–1200 850–2500 1100–1600 1300–1800 1900–2400 2500–3200 >3000	SM: 20–30 SM: 0–15 SM: 0–10 SM: 5–20 SM: 20–35 SM: 15–35 SM: 40–75 SM: 20–35 SM: 50–75 SM: 70–90 SM: 90–100	C ₄ & C ₃ grass species 101 55 25 39 22 100 73 19 55 67 34 23	X: 2300 m where mean min. T of warmest month is 8 °C and mean max. T of warmest month is 22 °C.	[15]
South Africa, South Eastern Cape, Humans- dorp Grassy Fynbos South Coast Dune Fynbos South Coast Renosterveld; Shale South Coast Renosterveld; Conglomerate South West Africa/Namibia	8–152	PP_{yr} : 666–750, T_{yr} : ≈ 18	C ₄ & C ₃ grass cover [%] 35.9±16.1 40.7±36.3 53.2±25.6 52.9±16.7	winter rainfall summer rainfall	[4]
		PP_{yr} : 100–500	S, grasses ≈ 95		[6]

Tabelle A.5: Vorkommen von C₄-Pflanzen (Fortsetzung): Naher Osten und Europa.

Location	Altitude [m]	Climate*	C ₄ & C ₃ grass species	C ₄ occurrence†	Comments‡	Ref.§
Sinai, Negev, Judean desert				S, grasses	winter rainfall	[19]
Judean desert		PP_{gr} : 100–350, T_{gr} : 20–23	51	17.6		
Dead Sea Valley		PP_{gr} : 50–100, T_{gr} : 23–25	52	50.0		
Northern Negev Highlands		PP_{gr} : 70–200, T_{gr} : 18–19	68	35.3		
Central Negev Highlands		PP_{gr} : 80–100, T_{gr} : 17–19	41	24.4		
Negev Lowlands		PP_{gr} : 100–250, T_{gr} : 19–20	59	35.6		
Coastal Plain of the Negev		PP_{gr} : 150–250, T_{gr} : 19–20	43	34.9		
Arava Valley		PP_{gr} : 30–35, T_{gr} : 23–24	42	71.4		
Mediterranean Sands and Salt Marshes		PP_{gr} : 50–150, T_{gr} : 20	61	44.3		
Gravelly Plains of Central Sinai and Southern Negev		PP_{gr} : 25–50, T_{gr} : 18–20	31	54.8		
Transition area between Mediterranean Sands and Gravelly Plains		PP_{gr} : 50–100, T_{gr} : 18–21	41	39.0		
Anticlines of Northern Sinai		PP_{gr} : 50–100, T_{gr} : 16–20	8	75		
Table Mountains of Central and Western Sinai		PP_{gr} : 50–100, T_{gr} : 16–20	31	48.4		
Gebel el 'Igha		PP_{gr} : 50, T_{gr} : 15–18	12	33.3		
Coastal Plains of the Gulf of Suez		PP_{gr} : 10–30, T_{gr} : 22–24	29	72.4		
Coastal Plains and Foothills of the Gulf of Elat		PP_{gr} : 5–30, T_{gr} : 23–26	32	81.3		
Tiran and Sinafir Islands		PP_{gr} : 5–20, T_{gr} : 25–26	5	100		
Sandstone Belt		PP_{gr} : 30–50, T_{gr} : 17–22	29	68.9		
Lower Sinai Massif		PP_{gr} : 30–50, T_{gr} : 15–22	38	57.9		
Upper Sinai Massif		PP_{gr} : 70–100, T_{gr} : 9–15	47	42.6		
Europe				S, species		[3]
Azores				4.35		
Balearic Islands				2.53		
Crete				2.25		
Sicily				2.34		
Turkey				1.79		
Hungary				1.49		
Portugal				1.88		
France				1.44		
Italy				1.38		
Germany				1.04		
Hungary				2.6		[22]

Anhang B

Abkürzungen und Symbole

<i>a</i>	Atmosphäre
<i>ass</i>	Assimilate
B1, B2	Basislauf 1 bzw. 2. Beschreibung der Modellexperimente in Abschnitt 3.5.1, S. 33 und Abschnitt 3.5.2, S. 35.
<i>bs</i>	Bündelscheidenzellen
C ₃ -Pflanzen	Pflanzen ohne C ₄ -Dicarbonsäureweg
C ₄ -Nutzpflanzen	Zuckerrohr, Mais, <i>Sorghum</i> - und Millet-Hirsen
C ₄ -Pflanzen	Pflanzen mit C ₄ -Dicarbonsäureweg
<i>c_a</i>	Atmosphärische CO ₂ -Konzentration
<i>c_i</i>	Interzelluläre CO ₂ -Konzentration
<i>cld</i>	Abbaukoeffizient für ligninfreien Bestandesabfall
<i>cligla</i>	Abbaukoeffizient für Ligninbestandesabfall
<i>cligsoc</i>	Produktionskoeffizient für <i>SOC</i> aus Ligninbestandesabfall
<i>clligl</i>	Produktionskoeffizient für Ligninbestandesabfall
<i>clp</i>	Produktionskoeffizient für ligninfreien Bestandesabfall
<i>clsoc</i>	Produktionskoeffizient für <i>SOC</i> aus ligninfreiem Bestandesabfall
<i>csocd</i>	Abbaukoeffizient für <i>SOC</i>
<i>csocp</i>	Produktionskoeffizient für <i>SOC</i>
FAO	Food and Agricultural Organisation
<i>F_{xy}</i>	Kohlenstofffluß aus dem Pool <i>x</i> in den Pool <i>y</i>
<i>F_{xy}^{net}</i>	Bilanz der Kohlenstoffflüsse <i>F_{xy}</i> und <i>F_{yx}</i>
<i>h</i>	Krautiges Kompartiment
<i>ha</i>	Krautiges oberirdisches Kompartiment
<i>hb</i>	Krautiges unterirdisches Kompartiment
HRBM	High-Resolution Biosphere Model
<i>i</i>	Interzellularen
<i>L</i>	Ligninfreier Bestandesabfallpool
<i>LD</i>	Abbau von ligninfreiem Bestandesabfall
<i>Ligl</i>	Ligninbestandesabfallpool
<i>LP</i>	Produktion von ligninfreiem Bestandesabfall
M1–M6	Modellexperimente 1 bis 6. Beschreibung in Abschnitt 3.5.2, S. 35.

NAD	Nicotinsäureamid-Adenin-Dinucleotid
NAD-ME	NAD-Malatenzymtyp (Aspartattyp) des C ₄ -Dicarbonsäurewegs
NADP	Nicotinsäureamid-Adenin-Dinucleotid-Phosphat
NADP-ME	NADP-Malatenzymtyp (Malattyp) des C ₄ -Dicarbonsäurewegs
PCK	Phosphoenolpyruvat-Carboxykinasetyp (Asparttyp) des C ₄ -Dicarbonsäurewegs
<i>NPP</i>	Netto-Primärproduktivität
<i>o</i>	Ozean
PEP	Phosphoenolpyruvat
PEP-Carb.	Phosphoenolpyruvatcarboxylase
P g	Petagramm, 1 P g = 10 ¹⁵ g
<i>PH</i>	Phytomassenpool
<i>PHin</i>	Phytomassenzuwachs
<i>R</i>	Molverhältnis des schweren zum leichten Isotop (Gleichung 2.1, S. 7)
RuBisCO	Ribulosebiphosphatcarboxylase
<i>SOC</i>	Organisch gebundener Kohlenstoff im Boden
<i>SOCd</i>	Abbau von <i>SOC</i>
<i>SOCp</i>	Produktion von <i>SOC</i>
T g	Teragramm, 1 T g = 10 ¹² g
S1–S6	Sensitivitätsexperimente 1 bis 6. Beschreibung der Modellexperimente Abschnitt 3.5.1, S. 33.
<i>w</i>	Holziges Kompartiment
WAA	World Atlas of Agriculture
<i>wa</i>	Holziges oberirdisches Kompartiment
<i>wb</i>	Holziges unterirdisches Kompartiment
α	Fraktionierungsfaktor (Gleichung 2.3, S. 7)
$\delta^{13}\text{C}$	Isotopenzusammensetzung relativ zum PDB-Standard (Gleichung 2.2, S. 7)
$\delta^{13}\text{C}_a$	$\delta^{13}\text{C}$ -Wert von CO ₂ in der Atmosphäre
ϵ	Fraktionierung (Gleichung 2.4, S. 7)
ϕ	Leckstrom

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. Esser für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, seine stete Diskussionsbereitschaft und die in jeder Hinsicht gewährte Unterstützung.

Herrn Prof. Dr. H. Felle danke ich für die Übernahme des Zweitgutachtens.

Herrn Dr. M. Heimann und Herrn Dr. E. Maier-Reimer vom MPI für Meteorologie in Hamburg danke ich für die Durchführung des TM2-Modellaufs und die Bereitstellung von Modellergebnissen des HAMOCC3, sowie für viele wissenschaftlich weiterführende Diskussionen.

Herrn Dr. F. Joos und R. Meyer aus dem Physikalischen Institut der Universität Bern danke ich für die Bereitstellung der Pulse-Response Funktionen und die hilfreichen Informationen über den Beitrag des Ozeans zum Kohlenstoffkreislauf.

Herzlich danke ich allen Kolleginnen und Kollegen der Arbeitsgruppen des Instituts für ihre stete Hilfsbereitschaft, für wertvolle Diskussionen und für das freundschaftliche Arbeitsklima.

Rechenzeit wurde von den Rechenzentren in Darmstadt und Gießen für einige Modellläufe zur Verfügung gestellt.

Die Arbeit wurde finanziell unterstützt vom Electric Power Research Institute (EPRI), Kalifornien, von der Europäischen Gemeinschaft und vom Bundesministerium für Bildung und Forschung.