Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main
Fachbereich Geowissenschaften/Geographie
Institut für Physische Geographie

Diplomarbeit

Die Auswirkungen des Klimawandels auf das Pflanzenwachstum

vorgelegt von: Manuela Al Hassani, geb. Müller
Matrikelnr.: 2747468

Betreuer: Prof. Dr. Steven Higgins
Dr. Christiane Römermann

Frankfurt am Main, 28.09.2010

Inhalt

Danksagung 3
Zusammenfassung 4
1. Einleitung 6
2. Methoden 17
2.1 Phänologische Daten 17
2.2 Pflanzenmaterial und Standorte 19
2.3 Blattgaswechselmessung 21
2.3.1 Das Messystem LI-COR 6400 23
2.3.2 Durchführung der Gaswechselmessung 25
2.3.3 Berechnung des Gaswechsels und der Photosyntheseparameter 28
2.4 Messung der Spezifischen Blattfläche 31
2.5 Statistische Auswertung und Modellerstellung mit Tinn R 33
3. Ergebnisse 35
3.1 Klimatische Veränderungen in Deutschland 35
3.2 Phänologische Entwicklung in Deutschland 37
3.2.1 Entwicklung der Phänophasen 37
3.2.2 Entwicklung der Vegetationszeit von Deutschland 38
3.3 Klima und Vegetationszeiten an den Standorten 41
3.4 Einfluss der Umweltfaktoren auf die Vegetationszeit 44
3.4.1 Abiotischen Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit 44
3.4.2 Biotische Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit 48
3.4.3 Gesamtmodell abiotischer und biotischer Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit 49
3.5 Einflüsse auf die Änderung der Vegetationszeit 50
3.7.1 Nettophotosynthese 53
3.7.2 SLA 55
4. Diskussion 56
5. Anhang 60

Abkürzungsverzeichnis 60
Abbildungsverzeichnis 62
Tabellenverzeichnis 64
Literaturverzeichnis 65
Erklärung 69

Danksagung

Zum Gelingen dieser Diplomarbeit haben zahlreiche Personen beigetragen, denen ich an dieser Stelle danken möchte. Zu erst danke ich Professor Dr. Higgins und Dr. Christiane Römermann für die sehr gute Betreuung und Hilfe bei der Einarbeitung in neue Programme, der Geländearbeit, Bereitstellung der Instrumente, bei allen offenen Fragen, sowie der Erst- und Zweitbegutachtung meiner Diplomarbeit. Mein Dank gilt den beiden Mitgliedern der Arbeitsgruppe Biogeographie Christina Grün für die Unterstützung bei der Geländearbeit an einigen Standorten und Anna Golinko die mich bei Problemen mit dem R Programm beriet. Für die Bereitstellung der Phänologiedaten danke ich den Deutsche Wetterdienst Mitarbeitern Christine Polte-Rudolf und Walter Koelschtzky (Klimadaten), sowie Ekko Bruns für die Informationen zu den Phänostationen und deren Kontakte der Beobachter. Mit Hilfe der DWD-Mitarbeiter an den Klimastationen, welche für die phänologischen Beobachtungen zuständig sind, konnten die phänologisch beobachteten Bäume an den Mess-Standorten aufgefunden werden. Ich danke den DWD Mitarbeitern Heike Langhoff, Matthias Hans, Anja Engels, Stephan Wilke, Wolfgang Schmidt, B. Warhus, Mario Fellmann und Michael Holst für ihre Unterstützung. Mein Dank gilt auch den ehrenamtlichen DWD Mitarbeitern Herr Stubenrauch, Herr Schraud, und Herr Thieme die trotz ihres beachtlichen Alters phänologische Beobachtungen an mehreren Bäumen regelmäßig durchführen und mir die sechs Zielarten für meine Geländemessungen im Gelände zeigen konnten. Für die Finanzierung meiner Geländearbeit danke ich den Freunden und Förderer der Goethe Universität in Frankfurt.

Ich danke meinem Mann für seine allgegenwärtige Unterstützung auf allen Ebenen. Ein großer Dank gilt meinen Eltern für die Unterstützung meines Studiums und meinen Schwiegereltern für die mentale Erleichterung bei der Erstellung meiner Diplomarbeit.

Zusammenfassung

Globale Klimaänderungen sind besonders bedeutungsvoll, da die durch anthropogen hervorgerufenen kurzzeitigen Veränderungen des Klimas, bereits erkennbare Auswirkungen auf die globalen Ökosysteme haben (SMITH, 2009). Durch den Anstieg der globalen Lufttemperatur und den Anstieg des CO_2 in der Atmosphäre, verursacht durch Treibhausgase in der Atmosphäre, ist die Vegetation veränderten Umweltfaktoren ausgesetzt, welche die Pflanzenentwicklung beeinflussen. Diese Arbeit untersucht zum Einen die phänologischen Veränderungen und die Entwicklung der Vegetationszeiten von sechs ausgewählten Laubbaumarten (*Betula pendula L., Fagus sylvatica L., Aesculus hippocastanum, Malus domestica* frühreifend und spätreifend, *Quercus robur L.*) in Deutschland und zum Anderen die Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit und dessen Änderung.

Anhand einer Phänologiedatenbank des Deutschen Wetterdienstes konnten die Tage des Eintritts von den phänologischen Phasen Blattentfaltung und Blattverfärbung bzw. Blattfall der sechs Pflanzenarten bis ins das Jahr 1951 zurückverfolgt werden und die Entwicklung der Vegetationszeit ermittelt werden (siehe Tabelle I). Durch ergänzen der Datenbank mit Klimadaten und eigens erhobenen ökophysiologischen Parametern konnten statistische Modelle mit biotischen und abiotischen Abhänggigkeits-Parametern der Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit erstellt werden. Die Geländearbeit umfasste die Erhebung von A/C_i-Kurven anhand eines tragbaren Photosynthesemessgerätes LI-COR 6400 und das Messen der Spezifischen Blattfläche an sechs Bäumen an zehn Sandorten in Deutschland an denen die Baumarten seit 1951 phänologisch beobachtet werden. Gemessen wurde an intakten Sonnenblättern, exakt der Bäume welche teilweise vom Detuschen Wetterdienst und teilweise von ehrenamtlichen Mitarbeitern beobachtet werden. Die Daten der Gaswechselmessung wurden mathematisch, nach dem Photosynthesemodell von FARQUHAR et al., 1980 und SHARKEY, 2007, bearbeitet um einen biotischen Paremeter, der die maximale Nettophotosynthese beschreibt, zu erhalten.

Die Auswertung zeigt signifikant früheres Einsetzten des Blattaustriebs um durchschnittlich 9,96 Tage, sowie eine Verspätung der Blattverfärbung um 2,9 ($p < 0,05$) Tage für alle Arten in Detschland. Die Vegetationszeit hat somit in Deutschland 30,78 ($p < 0,05$) Tage zugenommen. Dabei fällt auf, dass es in den ersten 28 Jahren keine Änderung der Vegetationszeit und erst seit den 80er Jahren, eine signifikante Verlängerung um 23,49 Tage ge-

geben hat. *Aesculus hippocastanum* unterscheidet sich in der Entwicklung der Vegetationszeit, indem sie sich nicht verändert hat und das Auftreten des Blattfalles fängt bei dieser Art entgegen den anderen Arten früher an. Die statistischen Abhängigkeits-Modelle, welche die abiotischen Faktoren auf die Länge der Vegetationszeit getestet wurden, zeigten signifikante positive Relationen mit der Temperatur (83,3% der Arten) und der Sonnenscheindauer (66,7% der Arten). Der Breitengrad und die Stationshöhe korrelieren bei allen Arten mit einer negativen Steigung. Die Analyse der biotischen Faktoren auf die Länge der Vegetationszeit zeigt nur einen positiven Einfluss von V_{cmax} (maximale Carboxylierungsrate). Tests aller Faktoren auf die Vegetationszeitänderung, die sich aus der Änderung der Vegetationszeit in Tagen an einem Standort einer Art zusammensetzt, ergaben positive Relationen mit der Spezifischen Blattfläche ($p = 0{,}006$) und V_{cmax} ($p = 0{,}041$). Die Vegetationszeitänderung ist an allen Standorten signifikant unterschiedlich und fällt zwischen -12 Tagen und +23,9 Tagen mit durchschnittlich +8,4 Tagen auf.

Die Einflussfaktoren haben bestätigt, dass sowohl die abiotischen als auch die biotischen Umweltfaktoren die Vegetationszeit der Pflanzen beeinflussen. Das Verhalten der Photosynthese hat sich somit der Änderung der Verlängerten Wachstumszeit optimal angepasst (SCHULZE, 2002). Die Arten zeigten alle eine Steigerung der Nettophotosynthese bei Zufuhr erhöhter CO_2 Konzentrationen, sodass die Pflanze die Umsetzung von CO_2 für das Wachstum besser nutzen kann. Die Vergrößerung der Spezifischen Blattfläche mit Verlängerung der Vegetationszeitänderung würde eine Veränderung der Blattlebensdauer bedeuten (MEIER & LEUSCHNER, 2008). Die Blätter würden kleiner und stabiler mit einer gesteigerten Wachstumsrate, die sich aus der Relation der Photosyntheserate ergeben hat. Die Pflanze hat ihren Blattkostenhaushalt an die veränderten Klimabedingungen angepasst und profitiert von den höheren Temperaturen und dem

	1951-1979		1980-2008		1951-2008	
	29 Jahre	10 Jahre	29 Jahre	10 Jahre	57Jahre	10 Jahre
Temperatur	0	0	+1,5 °C	+0,5 °C	+1,14 °C	+0,2 °C
Länge Vegetationszeit	+1,32	+0,47	+23,49	+8,1	+30,78	+5,4
Tag der Blattentfaltung	-	-	-	-	-9,69	-1,7
Tag der Blattverfärbung	-	-	-	-	+2,9	+0,5

Tabelle I: Zusammenfassung der phänologischen Veränderungen in Deutschland

1. Einleitung

Klimaänderungen

Globale Klimaänderungen sind im Laufe der Erdgeschichte immer wieder auftretende Phänomene. Zum Einen zyklische Schwankungen die durch die Energieabgabe der Sonne hervorgerufenen Änderungen des Verl aufs der Erdbahn um die Sonne und somit Klimaschwankungen hervorrufen. Zum Anderen sind es die anthropogen hervorgerufenen Veränderungen des Klimas, die durch ihre kurzeitigen Veränderungen bereits erkennbare Auswirkungen auf die globalen Ökosysteme haben (SMITH, 2009). Das Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC, 2007) fasste zusammen, dass elf Jahre des Zeitraumes 1995-2006 zu den zwölf wärmsten Jahren seit der instrumentellen Messung der globalen Erdoberflächentemperatur (seit 1850) gehören (siehe Abb. 1).

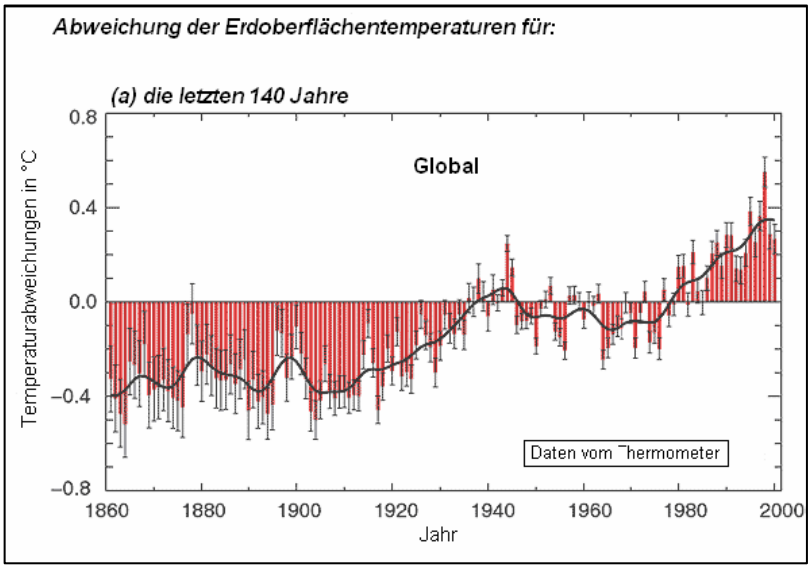

Abb. 1 Abweichung der Erdoberflächentemperaturen (IPCC, 2001)

Die Klimaerwärmung wird deutlich, anhand der Beobachtung des Anstiegs der mittleren globalen Luft- und Meerestemperaturen, des ausgedehnten Abschmelzens von Schnee und Eis und des Anstiegs des mittleren globalen Meeresspiegels (IPCC, 2007). Der gesamte Temperaturanstieg von 1850-1899 bis 2001-2005 beträgt 0,76 °C (0,57 - 0,96 °C). Dabei handelt es sich um die stärkste Temperaturerhöhuung während der letzten 1000 Jahre auf

der nördlichen Erdhalbkugel. Der lineare Erwärmungstrend über die letzten 50 Jahre ist fast zweimal so groß wie derjenige über die letzten 100 Jahre. Bis zum Jahr 2100 ist ein Temperaturanstieg zwischen 1°C bis 3,5°C wahrscheinlich (IPCC, 2007). Eine solche Temperaturänderung wäre größer als alle während der letzten Jahrunderte beobachteten natürlichen Temperaturschwankungen und würde mit einer Schnelligkeit erfolgen, wie sie in den letzten 10.000 Jahren nicht vorkam (FORSTREUTER, 2002).

Im Zuge der Erwärmung der Atmosphäre und der Erdoberfläche haben sich auch die Niederschlags- und Bodenverhältnisse geändert. In den kontinentalen Breiten der Nordhemisphäre wird für die Sommermonate eine Abnahme der Niederschläge und Bodenfeuchtgikeit, sowie eine zunehmende Häufigkeit von Trockenperioden erwartet. Schönwiese ermitteltete eine Abnahme der Niederschläge in den Sommermonaten um 30 mm. (SCHÖNWIESE, 2008). Hinzu kommt die Zunahme im Auftreten extremer Wetterereignisse, wie Trockenheit, Sturm und Überschwemmungen.

Pflanzenphänologie als Bioindikator

Bereits geringe Änderungen im Klima wirken sich auf die Pflanzenentwicklung aus. Anhand der Entwicklung der Pflanzenphänologie werden die Klimaveränderungen deutlich (SCHNELLE, 1955, CHMIELEWSKI, 2007). Unter dem Begriff Phänologie werden die „Erscheinungen auffalender Wachstumsvorgänge an den Pflanzen, die zu beobachten sind“ verstanden (SCHNELLE, 1955). Phänologische Erscheinungen bieten eine gute Möglichkeit die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Biosphäre zu beurteilen. (CHMIELEWSKI, 2007). Eine pflanzenphänologische Phase wird bestimmt, indem Angaben zur Form und Gestalt (Morphologie, welches Phänostadium), zur Anzahl oder zum Anteil der beobachteten Formen und zum Ort der Beobachtung gemacht werden. Die Maßzahl der jeweiligen Phänophase ist der Eintrittstag der beschriebenen Erscheinung (Tag im Jahr, Datum) (FORSTREUTER, 2002). Aus der bisherigen Literatur ist zu entnehmen, dass die Phänologie zum größten Teil von der Temperatur beeinflusst wird (CHMIELEWSKI, MÜLLER, & BRUNS, 2004).

Bisherige Forschungen u. a. von SCHNELLE, 1955, CHMIELEWSKI, 2007, MENZEL et al., 2003, HAGGENMÜLLER, 2009 und SCHABER, 2002, BRÜGGER, 1998) konnten eine

Verschiebung der phänologischen Phasen für Deutschland feststellen, wobei sich die phänologischen Phasen im Frühjar verfrühen und die Herbstphasen verspäten (MENZEL et al. 2005, LAUSCHER & SCHNELLE 1986, A. MENZEL 2003) ermittelte -0,05 bis -0,56 Tage früheres Einsetzten der Blattentfaltung pro Jahr, eine Verspätung der Herbstphasen bis zu 0,55 Tage (1951 - 2000) und eine Verlängerung der Vegetationszeit von 1,1 bis 1,3 Tage pro Dekate (siehe Tab. 1) (ESTRELLA, SPARKS, & MENZEL, 2007).

Angaben zu Änderung der Vegetationszeit	Autor
- 20 Tage Verlängerung von 1951-2008 in Brandenburg, - 1,1 - 2,3 Tage Verlängerung/ Dekade (51-00)	(K. HAGGENMÜLLER, V. LUTHARD 2009)
- 4-12 Tage länger bei 1 C° Erwärmung	(A. MENZEL 2001)
- 1,2 Tage länger bei 1C° Erwärmung im Frühjahr (61-2000), - 2-3 Wochen länger für +2C° Erwärmung	(CHMIELEWSKI 2003) (WEIGEL 2005)

Tab. 1 Angaben zur Vegetationszeitänderung in der bisherigen Literatur

Um die Vegetationszeit zu analysieren gibt es mehre Möglichkeiten der Abgrenzung der Vegetationszeit. Neben der thermischen Vegetationszeit (Tagesmittel der Lufttemperatur über 5°C) und der Abgrenzung des Zeitraumes zwischen dem letzten Spätfrost im Frühjahr und dem ersten Frühfrost im Herbst, hat sich auch die Verwendung der Frühjahrsphase, wie z.B. die Blattentfaltung und der Herbstphase, z.B. Blattverfärbung, Blattfall als sinnvoll herausgestellt (SCHNELLE, 1955). Die Blattentfaltung wird als Stadium, in dem erste Blattstängel sichtbar werden, bezeichnet und die Blattverfärbung der Tag wenn 50% der Blätter noch auf dem Baum bzw. zu Boden gefallen sind (MENZEL et al., 2008). Die Verschiebungen der phänologischen Phasen in Deutschland stellt der Deutsche Wetterdienst in der Phänologischen Uhr siehe Abb. 2 anhand eines Vergleiches von zwei Zeitpereioden zusammen. Die Frühjahrsphasen setzten in der späteren Zeitperiode von 1991-2009 früher ein als 30 Jahre zuvor. Die Herbstphasen setzten später ein und dauern etwas länger. Der Winter fällt dadurch kürzer aus als 30 Jahre zuvor. Die Pflanzenphänolgie verhält sich ähnlich wie der Verlauf der Temperaturen, wenn die kühlen

Tage im Herbst früher einsetzten, setzt der Blattfall ebenfals eher ein. Dies zeigt, dass sich die Pflanzen ähnlich wie ihre Umweltbedingungen verhalten. Dieser Aspekt wird in der folgenden Untersuchung näher betrachtet.

Hier stellen sich die Fragen:

- wie sich die Vegetationszeit in Deutschland in den letzten Jahren verändert hat und
- wie das Klima die Länge der Wachstumszeit beeinflusst.
- Welche Rolle spielen weitere abiotische Faktoren wie Sonnenscheindauer, Niederschlag, Relief und Lageparameter bei der Länge der Vegetationszeit?

Abb. 2 Phänologische Uhr für Deutschland (DWD)

Anstieg des CO_2 in der Atmosphäre

Verursacht wird die Klimaerwärmung durch die Zunahme von anthropogen freigesetsten Treibhausgasen in der Atmosphäre , wie Kohlendioxid (CO_2), Methan (CH_4), Ozon (O_3), Wasserdampf (H_2O) und Distickstoffoxid (N_2O) (SCHULZE, 2002). Diese stammen aus der Verbrennung fossiler Rohstoffe (Kohle, Gas, Öl), der Zementproduktion, Landnutzung bzw. Landnutzungsänderungen und Abholzen der tropischen Wälder (FORSTREUTER,

2002). Die Treibhausgase absorbieren die thermische Strahlung, die von der Erdoberfläche in die Troposphäre zurückgestahlt wird. Dadurch wird die Trophosphäre erwärmt, welche wiederum Wärmestrahlung zurück gibt. Eine konstante Erdoberflächentemperatur kann nur aufrecht erhalten werden solange die Menge der von der Sonne auftreffenden Energie genauso groß ist, wie die wieder ins Weltall zurückgestrahlte Energie. Durch eine Zunahme an Treibhausgasen wird eine Rückstrahlung ins Weltall verhindert und die Strahlung wird zurück auf die Erdoberfläche reflektiert, wodurch die Erwärmung beschleunigt wird. Der natürliche Treibhauseffekt hat sich seit der Industriellen Revolution im Jahr 1850 verstärkt und es wird ein Anstieg der Treibhausgase in der Atmosphäre beobachtet (KEELING et al., 1996).

Die Ausstoß von Kohlendioxid in die Atmosphäre nimmt kontinuierlich zu. Das CO_2 hat sich in den letzten 100 Jahren um über 25% erhöht. Seit der Industriealisierung konnte eine Zunahme von 280 $\pm$ 5 ppm um 1750 auf 380 ppm heute festgestellt werden (KEELING & WHORF, 1994). Aus kontinuierlichen Messungen der atmosphärischen CO_2-Konzentrationen des Manua Loa Observatoriums auf Hawaii wurde eine jährliche Zunahme von 1,65 ppm von 1979 bis 2008 beobachtet (siehe Abb. 3).

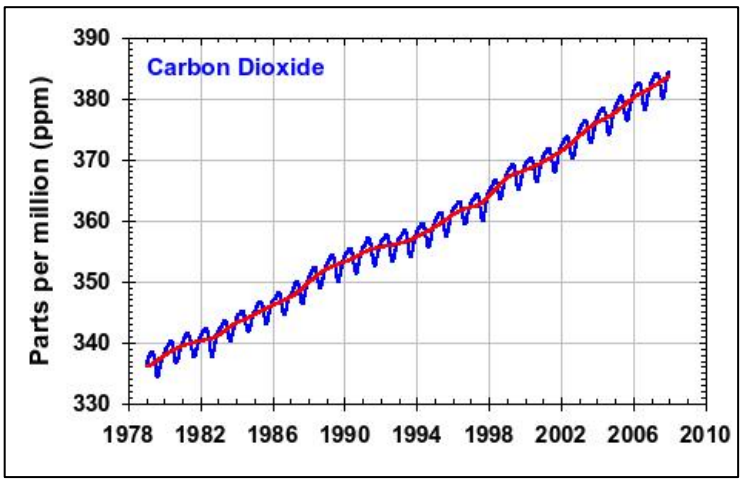

Abb. 3 Mittlere monatliche atmosphärische CO_2-Konzentration seit 1978 (Hofmann, 2009)

Langfristig verbleiben etwa 43% von den anthropogenen CO_2-Emissionen in der Atmosphäre, während gleichgroße Anteile jeweils von den Weltmeeren und der terrestrischen Biosphäre aufgenommen werden. Die terrestrischen Ökosysteme der nördlichen Breiten fungieren hierbei als bedeutende Kohlenstoffsenke (FORSTREUTER, 2002). Das

atmosphärische Kohlendioxid ist ein entscheidendes Substrat im grundlegenden Prozess der Photosynthese, bei dem Kohlendioxid aus der Atmosphäre gebunden wird und während des Pflanzenwachstums mit Wasser und den darin gelösten Nahrstoffen aus dem Boden die pflanzliche Biomasse aufbaut. Da Pflanzen zu 47% ihrer Trockenmasse aus Kohlenstoff bestehen und dieses entweder kurzzeitig in den Blättern oder längerfristig im Holz und in den Wurzeln der Bäume speichern, fungieren sie als Kohlenstoffspeicher. Der Kohlenstoff wird aus dem CO_2 in der Luft durch die Photosynthese gewonnen und bildet zusammen mit den Reaktionen der Respiration, Dekomposition und der Verbrennung den natürlichen CO_2-Kreislauf.

Photosynthese

Die wichtigste biochemische Reaktion des Pflanzenwachstums ist die Photosynthese. Diese komplexe Reaktion, umfasst zum Einen die Umwandlung von chemischer Energie in komplexe organische Moleküle als molekulare Bausteine für das Wachstum, und zum Anderen die Bereitstellung neuer Energiequellen (LARCHER, 2001). Die Lichternergieabhängige Formel lautet:

$$3\ CO_2 + 6\ H_2O \xrightarrow{\text{Licht}} C_3H_6O_3 + 3\ H_2O + 3\ O_2$$

Mit Hilfe der vom Chlorophyll absorbierten Lichtenergie reagiert CO_2 und Wasser unter Abspaltung von Wasserstoff zu Traubenzucker ($C_3H_6O_3$) und Freisetzung von Sauerstoff (NULTSCH, 1986). Die Gase Sauerstoff, Kohlendioxid und Wasserdampf gelangen per Diffusion über die Stomata aus bzw. in das Blattinnere zu den Chloroplasten, in denen die Reaktion stattfindet.

Das Reaktionssystem der Energieübertragung beruht auf der Lichtreaktion in der durch die Absorption der Chlorophylmoleküle Elektronen für kurze Zeit auf ein höheres Energieniveau gehoben werden. Es wird ATP (Adenosintriphosphat), ein Energielieferant für weitere Biosynthesen aus ADP (Adenosindiphosphat) und der Reduktion von $NADP^+$ (Nicotinamidadenindinuleotidphosphast) gewonnen. Dabei wird das Wassermolekül gespalten und Sauerstoff freigesetzt. Das zweite Reaktionssystem der Photosynthese ist die Fixierung von Kohlenstoff. Diese lichtunabhängige Reaktion nutzt die während des Lichts gebildeten Energielieferanten ATP für die Bildung kovalente Bindungen des Kohlendioxids an ein

organisches Molekül, sowie für die Reduktion einfacher Kohlenstoffatome durch NADPH zu Zucker. ATP und $NADPH^+$ werden zur Synthese von Molekülen für den Transport von Zucker und der Speicherung in Form von Stärke verwendet.

Erhöhtes CO_2 und Pflanzenwachstum

Bisherige Studien haben gezeigt, dass eine Erhöhung der CO_2 Konzentration in der Atmosphäre zu einer Vergrößerung der Produktivität der terrestrischen Ökosysteme führt (SMITH, 2009, FORSTREUTER, 2002, WULLSCHLEGER et al., 2002). Kurzfristig wirkt sich eine CO_2 Erhöhung bei C3- Pflanzen durch eine Steigerung der Photosyntheseraten (FARQUHAR et al., 1980) und eine schnellere Wachstumsentwicklung, sowie die Reduktion der Transpiration durch Verschluss der Stomata aus. Die Abnahme der Transpiration bei gleichzeitiger Steigerung der Photosyntheseraten bedeutet eine Erhöhung der Wassernutzungs-Effizienz (SMITH, 2009, WEIGEL, 2004, FARQUHAR et al., 1980, LARCHER, 2001). Durch eine Verdoppelung des CO_2-Angebots kommt es zu einem 20-75%igen Anstieg der blattflächenbezogenen Photosyntheserate (LONG et al., 2003), sodass die Pflanzen schneller wachsen und dadurch mehr Biomasse produzieren. Bestehende Experimente aus Meta-Analysen bei zu CO_2-Konzentrationserhöhung an europäischen Bäumen ergaben eine mittlere Zunahme der Kohlenstoffakkumulation von 54% (MENZEL & FABIAN, 1999). Zusammengefasst wurde eine mittlere Erhöhung der Nettophotosynthese von 51 bis 54% bei einer Verdoppelung der atmosphärischen CO_2-Konzentration festgestellt (MEDLYN et al., 1999)

Bei Geländemessungen werden nicht nur die Photosyntheserate bei kurzfristig verdoppelter CO_2-Konzentration gemessen, sondern das Blatt wird einem Spektrum von CO_2-Konzentrationen ausgesetzt und es können Rückschlüsse auf das Verhalten bei CO_2-Erhöhung, aus den so aufgenommenen CO_2-Antwortkurven der Photosynthese, den sogenannten A/C_i-Kurven (SAGE 1994), gezogen werden. Bei der Analyse der Photosynthese ist jedoch zu beachten, dass sie saisonal und artenspezifisch ist. (YANG et al., 2008) Die Photosynthese hat ihr Maximum in der frühen Saison und ist abhängig vom Blattaustrieb.

Langzeituntersuchungen haben jedoch ergeben, dass eine Akklimatisation dieser Prozesse nach langfristigem Wachstum unter diesen Bedingungen einsetzt (HÄTTENSCHWILER &

al., 1997). Am stärksten reagieren C3-Pflanzen auf eine CO_2 Erhöhung durch Steigern ihrer Phytomasse um 21 % und C4-Pflanzen um 11 %. Innerhalb der C3 Pflanzen steigern Nutzpflanzen ihre Phytomasse um 59% und krautige Pflanzen um 41%. Das Wachstum von Gehölzen verbessert sich im Schnitt um 49% (SMITH, 2009). Jedoch darf nicht übersehen werden, dass diese physiologischen und wachstumsanalytischen Befunde hauptächlich an Kulturpflanzen, meist unter experimentellen, unnatürlichen Bedingungen und über kurze Zeitspannen erhoben wurden.

Eine Erhöhung der CO_2 Konzentration verändert also die Pflanzendynamik und derren physiologische Teilprozesse wie Photosynthese, stomatäre Leitfähigkeit und Respiration. Als Folge dessen reagieren Pflanzen mit einem verstärkten Pflanzenwachstum. Hier stellt sich die Frage:

- ob sich eine CO_2 Erhöhung auf die Wachstumzeit einer Pflanze auswirkt?
- Hat der CO_2 Anstieg Einfluss auf die Länge der Wachstumszeit?
- Gibt es weitere pflanzenphysiologische Eigenschaften die die Wachstumszeit einer Pflanze beeinflussen?

Aus der Literatur ist bekannt, dass sich die Klimaänderung auch auf morphologische Eigenschaften des Blattes auswirken. Dies ergab eine Studie von SCHULTE AUF´M ERLEY, 2001. Die Änderung der Blattfläche und des Trockengewichtes eines Blattes würden folglich auch die Blattlebensdauer verändern, aufgrund der Maximierung des Netto-Kohlenstoffgewinns in den Blätter (KIKUZAWA, 1991). Eine Verlängerung der Vegetationszeit könnte daher auch auf morphologische Pflanzeneigenschaften Einfluss haben.

Neben der Änderung der Phänologie und den Pflanzeneigenschaften wirkt sich der Klimawandel auch auf die Verbreitung der Pflanzen aus (PAMPUS, 2005), worauf in dieser Untersuchung nicht näher eingegangen wird. Als Folge veränderter Standortbedingungen werden weniger anpassungsfähige Pflanzen in andere Areale verdrängt, sodass sich Verbreitungsareale und Vegetationszonen in Richtung Norden sowie aufwärts in der Höhenstufung der Gebirge verschieben. Durch verändertes Klima kann es auch zu lokalem aussterben von Arten und Pflanzengesellschaften kommen. Des Weiteren treten vermehrt Neophyten auf und die Pflanzengesellschaften verändern sich durch geändertes

Konkurenzverhalten. Letztendlich nimmt durch die erhöhten Temperaturen und Treibhausgase die Menge an Pflanzenschädlingen, wie z.B. Borkenkäfer, Rosskastanienen-Miniermotte und andere Insekten und Pilze zu.

Es stellt sich nun die Frage, was die Ursachen für die Unterschiede in der Pflanzenenwicklung sind, die die Vegetationszeit verändern. Dafür müssen die Standorteinflüsse und deren Relation auf die Pflanze genauer betrachtet werden. Bisher galt die Temperatur als wichtigster Einflussfaktor mit einem positiven Anstieg der Vegetationszeit (SCHNELLE, 1955). Die Pflanze bezieht ihre Energie für die Stoffbildung und Wachstumsvorgänge hauptsächlich aus der Sonnenstrahlung. Damit sie jedoch wirkam werden kann muss die Pflanze ein bestimmtes Temperaturniveau haben. Dabei werden die Vorgänge in der Pflanze mit ansteigender Temperatur, bis zu einem Temperaturoptimum beschleunigt. Dieses Optimum ist bei jeder Pflanzenart unterschiedlich und nach Überschreiten des Optimums wird das Wachstum wieder gehemmt. Da die Pflanze ihren Wärmeanspruch hauptsächlich aus der umgebenden Lufttemperatur bezieht, ist eine Relation mit der Temperatur zu erwarten. Das Einsetzten von phänologischen Phasen unterscheidet sich daher an Standorten mit veränderten Temperatur und Strahlungsverhältnissen. Da die Temperatur und Strahlung auf der geographischen Breite von Süden nach Norden abnimmt, ist eine Verzögerung der Pflanzenentwicklung zu erwarten (SCHNELLE, 1955). Auch MENZEL et al., 2003 ermittelte, dass phänologische Änderungen teilweise von geographischen Parametern abhängig sind. Das frühere Einsetzten des Frühling und die Herbstverspätung sind ausgeprägter mit der Lage auf kleineren Breitengraden und größeren Längsgraden.

Neben den Temperatureinflüssen sind jedoch auch andere abiotische Faktoren, wie Niederschlag, Wind und Verdunstung, Boden, sowie die Geländeform und -Höhe entscheidend für das Einsetzten phänologischer Phasen aus der Literatur bekannt (TREMP, 1997). Weitere Einflüsse sind das Kleinklima in einer Pflanzengesellschaft und die Nähe zu einer bzw. in einer Siedlung. Es kann auch zu Unterschieden kommen durch unterschiedliche innere, erbliche Einflüsse. Trotz gleicher Standortbedingungen treten verschieden Entwicklungen in einer Art auf. Bei Kulturpflanzen können Sortenunterschiede, die Entwicklung beeinflussen.

Ein Schwerpunkt dieser Untersuchung ist der Einfluss auch von biotischen Umweltfaktoren auf die phänologische Entwicklung. Laut MEIER & LEUSCHNER, 2008 ist der Blattaustrieb nicht nur eine Funktion von abiotischen Faktoren, sondern auch von biotischen Faktoren. So wird die Blattgröße am stärksten von der Lufttemperatur im Mai beeinflusst. Diese Untersuchung will neben den abiotischen Umweltfaktoren auch die biotischen Einflüsse auf die Länge der Vegetationszeit prüfen und bisherige wenige Studien (MENZEL et al., 2003) über die Vegetationszeiteinflüsse in Deutschland ergänzen.

Da ökologische Systeme sehr komplex, durch viele wechselwirkende Einzelkomponente sind, ist es schwierig anhand von stichprobenartigen Messungen das ganze System zu verstehen. Natürliche Systeme sind aufgrund ihrer begrenzten Anpassungsfähigkeit für Klimaänderungen besonders anfällig. Sie werden entweder dauerhaft geschädigt oder in ihrer Struktur und Funktion verändert. Diese Komplexität muss in den Untersuchungen berücksichtigt werden (FORSTREUTER, 2002). Anhand der Vereinfachung des Systems in Form von Modellen, ist eine Beschreibung der wichtigen Verhaltensweisen anhand weniger aber entscheidender Parameter möglich.

Zielsetzung und Gliederung

Diese Forschungsarbeit konzentriert sich auf die Untersuchung der Einflussfaktoren auf die Veränderung der Vegetationszeiten als eine Auswirkung des Klimawandels. An sechs ausgewähltern, seit 1951 phänologisch beobachteten Laubbaumarten wurden Gaswechselmessungen mit unterschiedlichen CO_2 Konzentrationen und deren Spezifische Blattfläche deutschlandweit gemessen. Anhand der Analyse der Phänolgiedatenbank des Deutschen Wetterdienstes, konnten die phänologischen Entwicklungen bis ins Jahr 1951 zurück verfolgt werden und die folgende Fragestellung bearbeitet werden.

1. Wie hat sich die Pflanzen-Phänologie in den letzten Jahren in Deutschland verändert?

Durch Ergänzen der Datenbank mit Klimadaten und den eigens erhobenen und bearbeiteten ökophysiologischen Messdaten zur Photosyntheseleistung und der Spezifischen Blattfläche, konnten statistische Abhängigkeits-Modelle erstellt werden, die

sowohl abiotische als auch biotische Einflussfaktoren auf die Vegetationszeitenänderung enthalten:

2. Gibt es Unterschiede in der Entwicklung der Wachstumszeiten unter den Pflanzenarten?
3. Von welchen Faktoren wird die Länge Vegetationszeit beeinflusst?
4. Sind es nur biotische Faktoren die Einfluss auf die Vegetationszeit haben oder spielen auch Pflanzeneigenschaften eine Rolle?

2. Methoden

2.1 Phänologische Daten

Der Deutsche Wetterdienst verfügt über deutschlandweite Phänologiedaten von typischen Pflanzenarten, die bis in das Jahr 1951 zurückreichen bzw. für einige Arten gibt es historische Daten die noch bis ins Jahre 1880 zurückreichen. Der Deutsche Wetterdienst unterhält derzeit ein Grundnetz, das ca. 1340 Stationen umfasst. Die Phänologie-Beobachter sind teilweise ehrenamtliche Mitarbeiter, die ihre Beobachtungen einmal jährlich in einen Meldebogen übermitteln, in einigen Fällen auch sofort melden. Die Beobachtungen werden anhand einer standardisierten Beobachteranleitung durchgeführt, die vom Deutschen Wetterdienst heraus gegeben wurde, wobei der Tag des ersten Auftretens einer phänologischen Phase, wie Blattentfaltung, Blühbeginn und Vollblüte, Fruchtreife, Laubverfärbung, Blattfall (siehe Abb. 4) notiert wird (DWD H. , 1991). Die zu beobachteten Arten decken ein breites Spektrum an für Deutschland typischen Pflanzenarten ab und sind unter wildwachsende Pflanzen, Forst- und Ziergehölze sowie Obstgehölze und Weinreben zusammengefasst. Diese vielumfassende Datenerfassung macht es möglich, phänologische Entwicklungen von einzelnen Pflanzenarten über mehrere Jahre zu analysieren und mit weiteren Daten, wie zum Beispiel Klimadaten zu korrelieren.

Für diese Untersuchung wurden Pflanzenarten und Standorte, auf denen ökophysiologi-

Abb. 4 Phänologische Phasen der *Fagus Sylvatica L.* (Rotbuche):
1 Blattentfaltung, 2 Blüte, 3 Reife Früchte, 4 Blattverfärbung

schen Parameter aufgenommen werden sollten, anhand der Phänologiedatenbank ausgewählt. Bevor die kolossale Datenbank mit über 10.000.000 Datensätzen nach den Zielarten abgefragt werden konnte, mussten die Daten in Microsoft Access überführt werden. Folgende Kriterien wurden bei der Abfrage nach den Zielarten beachtet:

- zu einer jeweiligen Pflanzenart sollten die Anfangs- und die Endphase der Wachstumszeit vorhanden sein
- alle Pflanzenarten sollten an 10 Standorten gleichzeitig in Deutschland beobachtet werden
- Die Standorte sollten keine großen Höhenunterschiede aufweisen um phänologische Verschiebungen durch den Höhengradienten ausschließen zu können
- Standorte , an denen es eine Klimastation des Deutschen Wetterdienst gibt wurden favorisiert
- der Beobachtungszeitraum für alle Zielarten an den jeweiligen Standorten sollte so lang wie möglich sein, bzw. Zeitreihen von mindestens 10 Jahren aufweisen

Nachdem die Pflanzenarten und die Standorte bestimmt wurden, konnten die Phänologiedaten mit den entsprechenden Klimadaten ergänzt werden. Zuvor mussten die Jahresmittelwerte der Temperaturen und Sonnenscheindauer aus der Klimadatenbank ermittelt werden. Die Datenbank umfasste schließlich die wichtigsten abiotischen Parameter und die Vegetationszeiten der einzelnen Pflanzen an den Standorten für die weiteren Untersuchungen.

2.2 Pflanzenmaterial und Standorte

Die Abfrage der Datenbank ergab insgesamt 6 Laubbaumarten, für die eine Analyse der Vegetationszeit für einen längeren Zeitraum möglich ist. (siehe Tab. 2). Das Verbreitungsgebiet der 6 Laubbaumarten erstreckt sich über ganz Mittel- und Westeuropa. Die Pflanzenarten sind sommergrüne Laubhölzer mit mesomorphen Blättern und mäßig geschützten Winterknospen, die vom mitteleuropäischen Klima begünstigt werden. Es sind für Deutschland typische und überall verbreitete Laubbaumarten (KLINK, 2008).

Nach Auswertung der Phänologiedatenbank nach geeigneten Standorten für die Geländemessungen, wurden 10 Standorte ermittelt. Sie haben Höhenunterschiede zwischen 80 und 260 Meter und bilden einen guten Querschnitt durch Deutschland. Alle 6 Pflanzenarten werden an diesen Standorten phänologisch beobachtet und haben entweder selbst eine Klimastation vorhanden oder die Wetterstation ist in naher Entfernung (siehe Tab. 3) Die Karte (siehe Abb. 5) zeigt die Lage Standorte in Deutschland.

Pflanzenart (wissenschaftlicher Name)	Deutsche Bezeichnung der Pflanze	Phase Wachstumsbeginn	Phase Wachstumsende	Beobachtungszeitraum
Quercus robur L.	Stiel-Eiche	Beginn der Blattentfaltung	Blattverfärbung	1951-2008
Aesculus hippocastanum L.	Rosskastanie	Beginn der Blattentfaltung	Blattverfärbung	1951-2008
Betula pendula L.	Hänge-Birke	Beginn der Blattentfaltung	Blattverfärbung	1951-2008
Fagus sylvatica L.	Rotbuche	Blattentfaltung	Blattverfärbung	1951-2008
Malus domestica früh	Apfel (frühreifend)	Beginn des Austriebs	Blattfall	1991-2008
Malus domestica spät	Apfel (spätreifend)	Austrieb	Blattfall	1991-2008

Tab. 2 Phänologische Phasen und Beobachtungszeitraum der untersuchten Pflanzenarten

	Beobach-tungsort	Naturraum	geogr. Breite	geogr Länge	Höhe in m	Entfer-nung zur Wetterstation (km)	Temperatur (°C)	Nieder-schlag (mm)
1	Ammensen	Weser-Leinebergland	5154	951	200	9,3	8,5	722
2	Burggrumbach	Mainfränkische Platten	4953	1002	260	13,7	9,4	896
3	Cottbus	Spreewald	5147	1419	70	0,4	9,2	566
4	Geisenheim (DWD)	Rhein-Main-Tiefland	4959	758	120	1,4	10,1	537
5	Göttingen (DWD)	Weser-Leinebergland	5132	956	150	3,9	9,0	642
6	Magdeburg (DWD)	Mitteldeutsches Schwarzerdegebiet	5207	1135	80	0,2	9,0	518
7	Miesenbach	Saar-Nahe-Bergland	4928	734	250	13,2	9,3	701
8	Osnabrück (DWD)	Unteres Weserbergland	5217	802	80	2,8	9,4	849
9	Schwerin (DWD)	Mecklenburgische Seenplatte	5339	1123	60	1,2	8,8	641
10	Waldenburg/Sachs.	Erzgebirgsvorland	5052	1237	260	18,5	9,0	707

Tab. 3 phänologisch beobachtete Standorte an denen die Geländemessungen durchgeführt werden, an, mit (DWD gekennzeichnete Standorte, werden phänologische Beobachtungen von DWD Mitarbeitern der Klimastation aus, durchgeführt, an den anderen von ehrenamtlichen Mitarbeitern

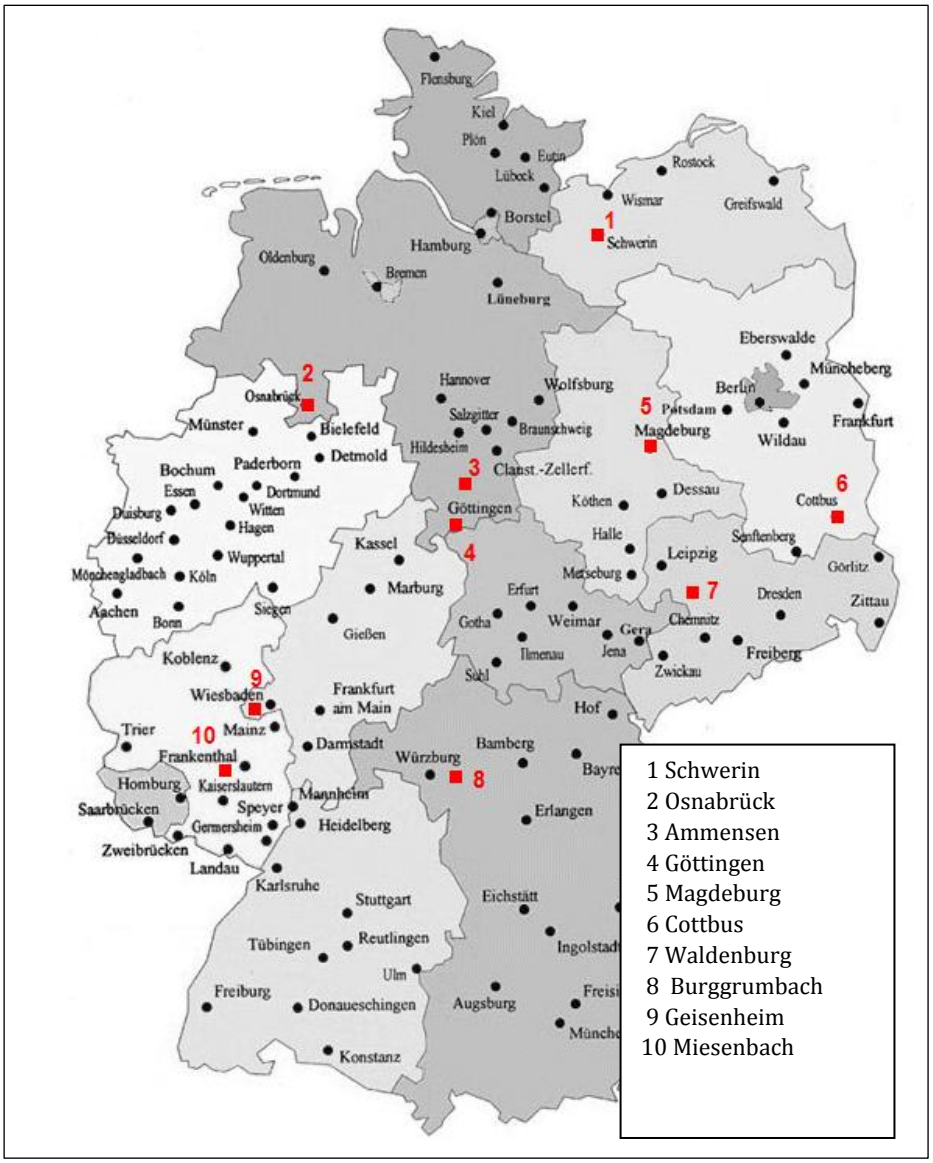

Abb. 5 Zielstandorte für die Geländemessungen, Standorte werden phänolgisch beobachtet

2.3 Blattgaswechselmessung

In der vorliegenden Arbeit wurden CO_2-Gaswechselmessungen, die auf dem pflanzenphysiologischen Prozess der Photosynthese basieren, auf Blattebene durchgeführt. Bei verschiedenen CO_2-Konzentrationen wurden A/C_i-Kurven von Sonnenblättern an sechs Baumarten an 10 Standorten bei gleichen Umweltbedingungen von Licht und Temperatur gemessen. Mit Hilfe des Photosynthesemodell von FARQUHAR et al., 1980 und der Beschreibung der A/C_i-Kurve von (SHARKEY, 2007), wurden aus den Messreihen, Parameter zur Beschreibung der Abhängigkeiten des CO_2-Gaswechsels bestimmt. Die Gaswechselmessung ist deshalb ein gute ökophysiologische Methode, da aus ihr der Einfluss der Klimafaktoren anhand des pflanzlichen Gasauschtauschs untersucht werden kann (WILLERT, 1995). Es gilt jedoch zu beachten, dass neben den externen Klimafaktoren auch die internen Faktoren, wie die Wasser und Nährstoffversorgung den Gaswechsel bestimmen. Diese konnten in der vorliegenden Untersuchung jedoch nicht berücksichtigt werden. Anhand der berechneten biotischen Parameter können Vergleiche mit den abiotischen Daten aus der Phänologiedatenbank aufgestellt werden, um schließlich Aussagen über die Effekte der Klimaänderungen auf Laubbäume machen zu können.

Unter Gaswechsel wird der Austausch von Gasen zwischen Pflanze und Umgebung verstanden (TREMP, 1997). Es sind drei Gase Kohlendioxid (CO_2), Sauerstoff (O_2) und Wasserdampf (H_2O) am Gaswechsel der Pflanze beteiligt. Die Aufnahme von Stickoxiden, Schwefeldioxid und Ozon und Abgabe von z.B. Äthylen werden nicht betrachtet. Bei Gaswechselanlagen wird der Netto-CO_2-Austausch zwischen Pflanze und Umgebungsluft gemessen – nicht die CO_2 Fixierung der Photosynthese. Unter CO_2- Fixierung wird die Assimilation verstanden, an der CO_2 an ein Akzeptormolekül gebunden wird und so in den Stoffwechsel einbezogen werden kann. CO_2-freisetzende Reaktionen sind zum Einen die mitochondrielle Atmung, welche auch im Licht abläuft und die Photrespiration oder Lichtatmung bei der unter O_2 Verbrauch CO_2 freigesetzt wird.

2.3.1 Das Messystem LI-COR 6400

Die Einzelblattmessungen werden an intakten Sonnenblättern mit Hilfe eines mobilen Photosynthesemesssystems LI- 6400 (LI-COR Inc., Lincoln, NE.) der Firma LI-COR Biosciences gemesen (siehe Abb. 6). Das LI- 6400 misst die beteiligten Luftkonzentration die an der Reaktion der Photosynthese beteiligt sind (H_2O, CO_2). Die Messung beruht auf der Änderung der CO_2 und H_2O Konzentration in einem Luftstrom, welcher durch eine Küvette mit einer Blattprobe fließt (LI-COR 04:1-2) (siehe Abb. 7). Der durch ein Pumpsystem angetriebene Luftstrom wird von einem Infrarot Gas Analysator untersucht und mit einem Referenzgas, das keinen Kontakt mit der Blattprobe hatte, verglichen. Der Luftstrom entsteht durch das Ansaugen von Außenluft durch das Pumpsystem und kann mit beliebigen

Abb. 6 Photosynthesemessgerät LI- 6400 der Firma LI-COR Biosciences (Licor 2004)

CO_2 und/oder Feuchtigkeit angereichert werden. Der Luftstrom durchfließt einen mit Drierite gefüllten CO_2 Reiniger und anschließend ein Trockenmittel aus Soda Lime um die Feuchtigkeit im Luftstrom zu regulieren. Das Gaswechselsystem verfügt über eine Gasmischanlage, einer Beleuchtungseinrichtung und eines Temperaturreglers. Diese ermöglicht eine genaue Kontrolle der auf die Blattprobe einwirkenden Umweltparameter. Dies

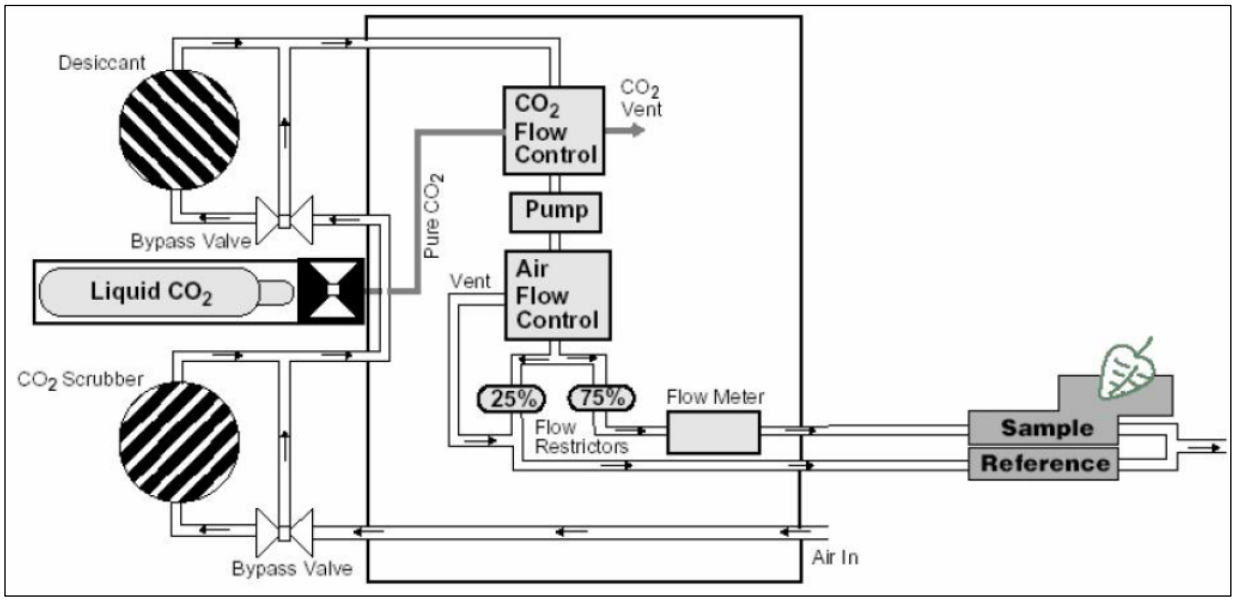

Abb. 7 Schematische Darstellung der Funktionsweise des LI-6400 (Licor 2004)

kann zum Einen für eine Simulation von geänderten äußern Einflussfaktoren auf das Blatt nützlich sein oder zur Analyse der CO_2 Abhängigkeit der Photosyntheseraten. Nach Ändern eines Klimafaktors wird das Erreichen einer stabilen Gaswechselreaktion abgewartet, wodurch der Versuch auch Steady-State Experiment genannt wird (WILLERT, 1995). In der folgenden Tabelle Tab. 4 sind die Parameter aufgeführt die von dem Li-COR Messgerät gemessen bzw. errechnet werden.

Basisparamter	Bezeichnung	Einheit
CO_2-Konzentration vor Messkammerduchfluss	c_{in}	ppm
CO_2-Konzentration nach Messkammerduchfluss	c_{out}	ppm
Relative Luftfeuchtigkeit vor Messkammerduchfluss	w_i	% rel. LF
Relative Luftfeuchtigkeit nach Messkammerduchfluss	w_o	% rel. LF
Lufttemperatur	T	°C
Blatttemperatur	T_{leaf}	°C
Einstrahlungsintensität	PAR	µmol m^{-2} s^{-1}
Berechnete Parameter		
Transpiration	E	µmol m^{-2} s^{-1}
Assimilation	A	µmol m^{-2} s^{-1}

Tab. 4 Parameter des LI-COR Photosynthesemesssystems

2.3.2 Durchführung der Gaswechselmessung

Die Gaswechselmessung wurde an sechs Baumarten an zehn unterschiedlichen Standorten in Deutschland, während der Wachstumsperiode im Mai/Juni 2009 durchgeführt. Mit Hilfe des LI-6400 wurden Abhängigkeitskurven (A/C_i-Kurven) erstellt, die unter konstanten Bedingungen gemessen wurden um die wichtigsten Parameter der Photosynthese, die Carboxylierungsrate (V_{cmax}) errechnen zu können. A ist die Nettophotosynthese und C_i die berechnete stomatäre CO_2-Konzentration. Unter der Nettophotosynthese, auch CO_2-Assimilation genannt, wird die Differenz aus der biochemischen CO_2-Fixierung und den im Blatt gleichzeitig ablaufenden Atmungsprozess, verstanden (SCHULZE, 2002). Die Nettophotosynthese ist die Ausgangsgröße für den Kohlenstoffhaushalt der Pflanze und ist ein Diffusionsprozess, d.h. es diffundiert CO_2 aus der Atmosphäre (c_a) in das Innere, in das Mesophyll (c_i). Der Transport geschieht über die Stomata, die sich je nach Sättigung der Interzellulare verengen oder öffnen können, um CO_2 aufzunehmen. Die Leitfähigkeit der Stomata (g_s) reguliert neben dem CO_2-Austausch auch den Wasser-Austausch.

In der Steady-State-Messung wird das zugeführte CO_2 variiert, während die übrigen Faktoren gleich bleiben. J_{CO2} (Elektronentransportrate) wird bei der A/C_i-Kurve als Funktion von c_i aufgetragen. c_i ist das CO_2 in den Mesophyll-Interzellularen und das Substrat der CO_2-Assimilation. Da die Reaktion der CO_2-Assimilation den physiologischen Zustand der Photosynthese im Blatt beschreibt, wird der Zusammenhang auch als „*Response*"-Kurve bezeichnet (SCHULZE, 2002). Sie zeichnet sich durch drei Bereiche aus. Die Kurve folgt einer Michaelis-Menten-Kinetik und steigt erst an, bevor sie ein Optimum erreicht und wieder abfällt (siehe Abb. 8).

Bis zum CO_2-Kompensationspunkt wird das Netto-CO_2 mit steigendem Substratangebot abgeben und kehrt sich schließlich in eine Netto-CO_2 Aufnahme um. Im Bereich unter dem Kompensationspunkt ohne CO_2 in der Luft, ist die Oxigenasefunktion der RubP (Ribulose-1,5-bisphosphat) -Carboxylase/Oxygenase (RuBisCo) voll aktiviert, sodass die Atmung den höchsten Wert erreicht. Die lineare Anfangssteigung wird als Carboxylierungseffizienz bezeichnet und wird in diesem Bereich durch die Aktivierung der RubP-Carboxylase (das Enzym, welches CO_2 an RubP bindet) durch das Substrat CO_2 limitiert. Nach SHARKEY, 2007 wird diese Phase der „*Rubisco begrenzende Bereich*" genannt. Die Steigung beschreibt die Leistungsfähigkeit der RubP-Carboxylase. Wird die CO_2 Konzentration weiter

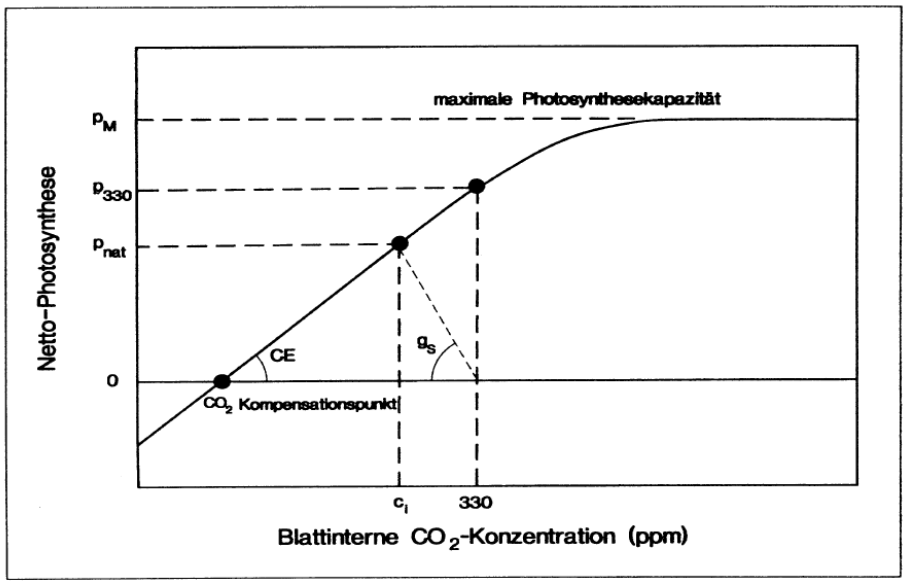

Abb. 8 Darstellung einer A/C_i-Kurve (Kaiser & Kaiser-Stoll)

erhöht führt dies zur Substratsättigung, angezeigt durch die maximale CO_2-Aufnahmerate = J_{CO2max} = und die maximale Photosynthesekapazität unter den gegebenen pflanzeninternen Rahmenbedingungen. Die RubP-Carboxylase ist voll aktiviert. Das Optimum wird erreicht, wenn die Regenerierung des Akzeptormoleküls für CO_2, RubP, die Assimilationsrate zu limitieren beginnt (WILLERT, 1995). Die Umsatzrate der RubP-Carboxylase ist in diesem Bereich saturiert und kann das angebotene CO_2 nicht mehr verarbeiten. Dies beruht auf der begrenzten Kapazität des Calvin-Zyklus.

Die Regenerierung hängt von Kapazität des photosynthetischen Elektronentransportes, Stoffwechseleinflüssen und gegebener Lichtintensität ab. Nimmt die Lichtstärke ab sinkt die Elektronentranportrate wieder während die CO_2-Sättigung bei niedrigen c_i erreicht wird. Bei einem niedrigen c_i sind die Stomata weiter geöffnet und die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf ist hoch. Steigt das c_i verengen sich die Stomata und die Blattleitfähigkeit nimmt ab. Entsprechend sinkt J_{CO2}, wodurch der Wasserverbrauch gesenkt und der Kohlenstoffgewinn gesteigert wird.

Die A/C_i-Kurven wurden von allen 6 Baumarten an den 10 ausgewählten Standorten aufgenommen. Dazu wurden vorab exakt die Bäume, welche von den phänologischen Beobachtern erfasst werden aufgesucht. Diese konnte nur mit Hilfe der freiwilligen Beobachter, die teilweise selbst die Geländearbeit begleiteten oder durch Luftbildinformationen der Wetterdienstmitarbeiter der Klimastationen, aufgesucht werden.

Alle Messungen wurden bei einer Lichtstärke von 800 PAR und der jeweils vorherrschenden Lufttemperatur durchgeführt. Bevor die Messung gestartet werden konnte, wurde eine Anfangs-CO_2-Konzentration von 1000 ppm eingestellt und eine Akklimatisierungszeit von 30 Minuten abgewartet. Anschließend wurde das CO_2 stufenweise, im 8 Minuten-Rhythmus, von 1000 ppm auf 700, 500, 360, 200, 150, 100 und 50 ppm reduziert. Vorherige Labor-Testversuche haben ergeben, dass eine längere Akklimatisationszeit zwischen den CO_2 Änderungen keinen sinnvollen Unterschied ergibt. Das Messgerät musste die jeweiligen Standortgegebenheiten mit entsprechenden Sicherungsutensilien angepasst werden (siehe Abb. 9), bzw. mussten ein regenfreies Wetterverhältnis für unverfälschte Ergebnisse abgewartet werden.

Als problematisch stellte sich die Messung von *Quercus robur* heraus. An drei Standorten (Schwerin, Miesenbach und Geisenheim) konnte keine auswertbare A/C_i-Kurven gemessen werden. Nach Installation des Messgerätes und Einstellen der Anfangskonzentration, wurde ein schneller Abfall des Photosyntheseparameters (*A*) bis knapp über 0 nach wenigen Minuten, während der Akklimatisationszeit beobachtet. Es konnte somit keine stufenweise Reduzierung des CO_2 mit brauchbaren Antwortwerten gemessen werden.

Abb. 9 Messung der Photosynthese mit LI-COR 6400; links: Messküvette mit eingespannten Blatt der *Aesculus hippocastanum L.*, mitte & rechts: Aufbaubeispiel der Konsole und der Messküvette an *Hippocastum* in Cottbus

2.3.3 Berechnung des Gaswechsels und der Photosyntheseparameter

Dieses Kapitel führt die Berechnungen der wichtigen Gaswechsel- und Photosyntheseparameter auf, die sich auf das Photosynthesemodell von FARQUHAR et al., (1980) und Sharkey, 2007 beziehen. Die wichtigsten Größen bei der Gaswechselmessung sind die Nettophotosyntheserate (A) und der Transpirationsrate (E). Diese werden direkt beim Messvorgang vom Gerät berechnet. Die Nettophotosyntheserate A (mol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) ergibt sich aus der CO_2-Differenz in dem einströmenden und ausströmenden Luftstroms bezogen auf die Blattfläche (s):

$$A = \frac{u_e(c_e - c_o)}{s} - E_{c_o} \qquad \textbf{(1)}$$

Der Massenfluss des Luftstroms durch die Messküvette ($mols^{-1}$) ist durch u_e gekennzeichnet. c_e ist die einströmende CO_2-Konzentration (mol CO_2 mol air^{-1}). Die ausströmende CO_2-Konzentration ist durch c_o (mol CO_2 mol air^{-1}) benannt. s ist die Blattfläche (m^{-2}) und E die Transpirationsrate (mol m^{-2} s^{-1}).

Die Transpirationsrate (E) in mol $m^{-2}s^{-1}$ eines Blattes wird (nur auf einer Seite des Blattes) durch die Differenz der in die Küvette einströmende- und ausströmende Wasserdampfkonzentration berechnet:

$$E = \frac{u_e(w_o - w_e)}{s(1 - w_o)} \qquad \textbf{(2)}$$

Hirbei sind w_o die ausströmende und w_e die einströmenden Wasserdampfkonzentrationen (mol H_2O mol^{-1} air). Für die Aufstellung der A/C_i-Kurven wird die interzellulare CO_2-Konzentration (C_i) anhand folgender Gleichung berechnet:

$$C_i = \frac{\left(g^t{}_{ac} - \frac{E}{2}\right)c_a - A}{\left(g^t{}_{ac} + \frac{E}{2}\right)} \qquad \textbf{(3)}$$

Hierbei besteht ein Zusammenhang zwischen Nettophotosyntheserate (A), der Transpirationsrate (E) und der stomatären Leitfähigkeit. Ein weiterer wichtiger Parameter ist die stomatäre Leitfähigkeit g_{H2O} (mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$) des Blattes, welcher in folgender Gleichung berechnet wird:

$$g_{sH2O} = \frac{E\left(1 - \frac{w_i + w_a}{2}\right)}{w_i - w_a} \qquad \textbf{(4)}$$

Um die Änderung der Photosynthese zu beschreiben und schließlich auf Veränderungen des Pflanzenwachstums schließen zu können, wurde auf das Photosynthesemodell von (FARQUHAR et al, 1980) zurückgegriffen. Die wesentlichen Parameter des Photosynthesemodells sind die maximale Carboxylierungsrate (V_{cmax}) und die potentielle Elektronenflussrate (J_{max}) sowie die mitochondrielle Atmung bei Licht (R_d). Anhand der maximale Carboxylierungsrate können Aussagen inwiefern die Vegetationszeit der einzelnen Arten beeinflusst, getroffen werden und ob die Vegetationsänderung durch V_{cmax} bedingt ist bzw. wie die Relationen von V_{cmax} auf die Blattmorphologie sind.

Das Modell basiert auf der Rubisco-Kinetik, des Elektronentransportes und des NADPH-Bedarfs. Die Carboxylierung wird daher durch die Menge und Aktivität der Rubisco (V_{cmax}) oder der durch die vom Elektronentransport abhängige Rate der RubP Regeneration (J_{max}) limitiert (CAEMMERER, 2000). Die Die RubP gesättigte Carboxylierungsrate (A_v) kann in folgender Gleichung entsprechend der Michaelis-Menten Kinetik beschrieben werden:

$$A_v = V_{c\max} \cdot \frac{c_i - \Gamma}{c_i + K_c\left(1 + o_i / K_O\right)} - R_d \qquad \textbf{(5)}$$

V_{cmax} ist die maximale Carboxilierungsrate, c_i und o_i die internen CO_2 und O_2-Konzentrationen, K_c und K_o die die Michaelis-Menten-Konstanten der Oxygenierungs- und Carboxylierungsraten darstellen. Γ steht für den Kompensationspunkt, bei dem sich CO_2-Assimilation und Atmung ausgleichen, und R_d für die mitochondrialen Atmung, die nicht mit einbezogen wird. K_c, K_o und Γ sind temperaturabhängige Größen und sind die wesentlichen Parameter der Eigenschaften von dem Rubisco Enzym, es wird bei allen Arten als konstant angenommen.

Wenn die Assimilationsrate (A_j) von der RubP Regeneration limitiert ist, wird sie wie in folgender Gleichung durch die Rate des Elektronentransportes (J) bestimmt (SHARKEY, 2007).

$$A_j = J \frac{c_i - \Gamma}{4c_i + 8\Gamma} - R_d \qquad \textbf{(6)}$$

2.4 Messung der Spezifischen Blattfläche

Die spezifische Blattfläche (SLA) ist ein guter Indikator für eine Reihe von ökologischen Prozessen und Anpassungen (SCHULZE, 2002). Für die vorliegende Untersuchung ist dieser Parameter von Bedeutung, da herausgefunden werden soll, ob dieser pflanzenphysiologischer Parameter von der Veränderung der Vegetationszeit beeinflusst worden ist und wie sich die Blattmorphologie verändert haben könnte.

Die spezifische Blattfläche beschreibt das Verhältnis von projizierter Blattfläche zu Blattgewicht (mm^2mg^{-1}) und kann sich um einen Faktor 5 unterscheiden. Sie wird aus folgender Gleichung berechnet:

$$SLA = \frac{Blattfläche}{Trockenmasse}\left[mm^2 \cdot mg^{-1}\right] \qquad (7)$$

Während einjährige Kulturpflanzen einen Wert von 23,6 m^2kg^{-1} erreichen können, erlangen immergrüne Koniferen nur einem Wert von bis zu 4,1 m^2kg^{-1}. Diese Unterschiede beruhen entweder auf evolutionär bedingten Anpassungsstrategien oder sind modifikativ durch die Standortbedingungen geprägt (SCHULZE, 2002). Eine Veränderung der spezifischen Blattfläche führt zu einer Änderung der Elastizität der Blätter und der damit verbundenen Fähigkeit Trockenheit und andere Stresssituationen auszuhalten. Die Dichte der Nährelemente, insbesondere Stickstoff und das Verhältnis von assimilierenden Zellen zu der transpirierenden Oberfläche, würden sich bei einer gewandelten spezifischen Blattfläche ändern. Die Blatteigenschaften sind an die Umweltbedingungen des Standortes angepasst (GARNIER et al., 1997) und wenn eine Veränderung des Klimas beispielsweise einsetzt, kann dies womöglich zu einer Änderung der Blatteigenschaften führen. Arten mit hoher spezifischer Blattfläche weisen eine höhere metabolische Aktivität auf, als Arten mit einer niedrigeren SLA. Dadurch können diese Pflanzenarten Standorte mit höherem Ressourcenangebot besiedeln, hingegen Pflanzen mit kleinerem SLA weniger günstigere Standorte besiedeln. Eine Verschiebung des Ausbreitungsareales beruht jedoch nicht auf der Höhe des SLAs, da sie auf günstigen Standorten nicht wachsen können, sondern weil Arten von anderen Arten „verdrängt“ werden und dort absterben.

Das Durchsetzen der Pflanze auf einem Standort kann in einem Blattkosten-Modell der Anpassung von Pflanzen auf einem Gradienten von zunehmender Trockenheit zusammengefasst werden (GIVINISH, 2002, KIKUZAWA, 1991). Je mehr eine Pflanze CO_2 assimiliert, desto weniger ist sie stresstolerant. Eine hohe Blattfläche pro Trockengewicht lässt die Pflanze empfindlich auf Trockenheit reagieren. Bei geringer Austrocknung im Boden sinkt die CO_2 Assimilation hingegen Blätter mit einer kleineren Fläche pro Blattgewicht und niedrigeren CO_2 Assimilationsraten resistenter bei Trockenstress sind. Sie können noch CO_2 assimilieren, wenn nicht stresstolerante Arten bereits keine Nettophotosynthese mehr betreiben, erreichen jedoch auch unter optimalen Bedingungen nicht so hohe CO_2-Assimilationsraten wie die weniger stresstoleranten (WRIGHT et al., 2004).

Für die Bestimmung der spezifischen Blattfläche wurden von jedem Baum insgesamt 6 Blattproben (Sonnenblätter) entnommen. Diese wurden vor Ort mit einem Flachbrettscanner digitalisiert, um die Blattfläche mit Hilfe des Computer Programmes Lafore (LEHSTEN) zu berechnen. Dazu wird das gescannte Bild eines Blattes in das Programm geladen (siehe Abb. 10) um das Bild in zwei Flächen zu klassifizieren. Anhand der Flächenklassifizierung errechnet das Programm die Pixel und erstellt die Größe.

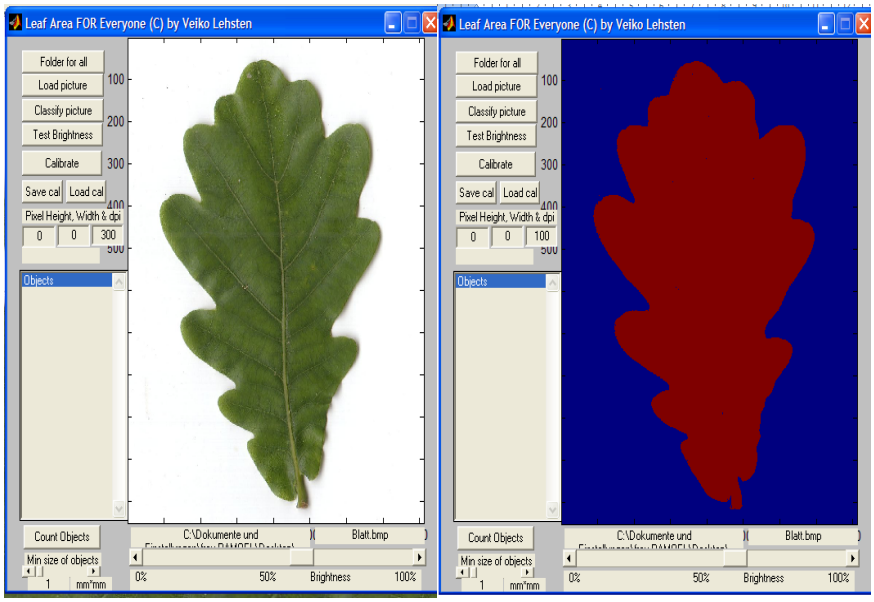

Abb. 10 Bestimmung der Spezifischen Blattfläche mit Lafore; links: eingeladener Scan des Blattes; rechts: Klassifiziertes Bild in zwei Flächen für Berechnung der Blattfläche

2.5 Statistische Auswertung und Modellerstellung mit Tinn R

Die Beurteilung der phänologischen Entwicklung in Deutschland wurden mit Hilfe von statistischen Test mit dem Programm R, (Version 2.8.1, 2008) und der Hilfsberfläche Tinn-R, 2001 durchgeführt. Um die Änderung der Vegetationszeiten der Arten auf Signifikanz zu testen, wurden die aufgestellten Hypothesen anhand von t-Tests, ks-Tests und Wilcox-tests auf ihre Richtigkeit bzw. den Vergleich von Daten geprüft.

Des Weiteren konnten einfache Relationen mit Hilfe der Einfachen Regression dargestellt und getestet werden. Bei der Regression stehen sich zwei kontinuierliche Variablen gegenüber - eine ist die erklärende Variable (VERZANI, 2002). Die Beobachtungen können durch die Werte einer Einflussgröße ergänzt werden.

Nachdem die Datenbank mit den erhobenen Daten der Geländemessungen vervollständigt wurde, beinhaltete sie zum Einen abiotische Faktoren wie Klimadaten, Phänologiedaten und Lageparameter und zum Anderen die biotische Faktoren V_{cmax} und SLA. Um die Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit und die Vegetationszeitänderung zu analysieren, wurden alle biotischen und abiotischen Parameter aus der Datenbank in ein statistisches Modell mit einer zu erklärenden Variable und mehren erklärenden Faktoren eingefügt. Das Modell wurde mit Hilfe von dem statistischen Program R Version 2.8.1 (R, 2008) und dem Tinn R – Gui - Editor for R Version 2.3.5.2 (TINN-R, 2001) aufgestellt.

Es kamen zwei Arten von Modellen zum Einsatz. Das GLM (Genralized Lineare Model) basiert auf einer festen Variable die durch mehrere erklärende Variablen erklärt wird (CRAWLEY, 2005). Ein wichtiger Vorteil dieses Models ist die Möglichkeit ein erstes Ausgangs-Modell mit allen Parametern, zu verbessern. Ein möglichst geringer AIC-Wert bedeutet eine verbesserte Qualität des Models. So kann stufenweise, durch entfernen einzelner weniger günstiger Faktoren, das Modell verbessert werden. GLMs können mit unterschiedlicher Varianz arbeiten und haben drei wichtige Eigenschaften: Fehlerstruktur, Linearer Einflusswert und Binde-Funktion. Es wird jeder bestimmte y-Wert zu einem vorausgesagten Wert zugeordnet. Dieser ist ein linearer Einflusswert der durch die Transformation von linearen Vorraussagewerten entsteht (dieser wird aus allen Werten berechnet). Durch eine Linkfunktion wird der lineare Vorraussagewert mit der Antwortvariable verknüpft. Durch Einrichten einer Skale (0 = Antwortvariable) werden die Daten in Frequenzen eingeteilt, sodass gezählt werden kann wie oft ein Ereignis auftritt.

Zu erst wird das maximale Modell mit allen Faktoren getestet. Anhand der Abweichungen und des AICs wird anschließend bestimmt, ob das Modell vereinfacht werden soll. Folglich kann das Modell anhand der *step*-Funktion und deren Vorschläge, Faktoren zu entfernen, simplifiziert werden. Es können jedoch auch manuell einzelne Terme, die signifikant größten Terme, aus dem Model, mit dem Ziel signifikante Faktoren zu erhalten, entfernt werden. Möglicherweise wird dann ein Anstieg der Abweichung verursacht, welcher durch Entfernen weitere Terme reduziert werden kann. Wenn die Abweichung weiter ansteigt, wird der Term wieder zum Modell hinzugefügt und mit der *update*-Funktion korrigiert. Diese zwei Schritte können solange wiederholt werden bis alle Terme signifikant sind. Dann ist das minimale adäquate Modell gefunden (Crawley, 2005). Wenn alle Terme nicht signifikant sind, dann ist das minimale adäquate Modell das Null-Modell. Die Daten wurden vorab standardisiert, sodass die Höhe der Einflüsse unter den Faktoren vergleichbar ist.

Des Weiteren kamen LMEs (Linear Mixed Effects Models) zur Anwendung. Dieses Modell erlaubt eine spezifische Mischung aus festen Effekten und *random* Effekten. Die Auswertung der -Daten erfolgt anhand eines minimalen, adäquaten Models. Entweder kann ein Parameter durch mehrere Faktoren in einem multiplen Modell erklärt werden, oder es kann ein Faktor in einem linearen Model verglichen werden (DORMANN & KÜHN, 2004). Zu erst wird ein maximales Modell getestet, bevor anschließend, durch Entfernen von nicht-signifikanten Termen, das Modell vereinfacht wird.

3. Ergebnisse

3.1 Klimatische Veränderungen in Deutschland

Die Entwicklung des Klimas in Deutschland wurde anhand einer Klimadatenbank des Deutschen Wetterdienstes, bestehend aus Daten zur Temperatur, Niederschlag und Sonnenscheindauer von 10 Zielstandorten in Deutschland, analysiert. Da sich die Daten nur auf 10 Standorte beziehen und nicht alle Orte in Deutschland in diese Analyse einbezogen wurden, ist es nicht gänzlich korrekt in diesem Kapitel von klimatischen Veränderungen ganz Deutschlands zu sprechen. Es können minimale Unterschiede der Verlaufskurve im Vergleich mit der Analyse aller Standorte vorkommen. Jedoch kann anhand der Untersuchung der 10 Standorte eine Klimaentwicklung erkannt werden, welche repräsentativ für ganz Deutschland ist. Für diese Untersuchung ist die durchschnittliche Klimaentwicklung von Bedeutung, weniger die Klimadaten der einzelnen Jahre. Die Untersuchung der Jahresdurchschnittstemperaturen, siehe Abb. 11, von 1951-2008 zeigt einen signifikanten Anstieg der Temperatur von 0,02 °C ($p > 0,05$). Die Temperatur hat sich während der letzten 57 Jahre um 1,14 °C erwärmt mit einer Temperaturzunahme von 0,2 °C in 10 Jahren.

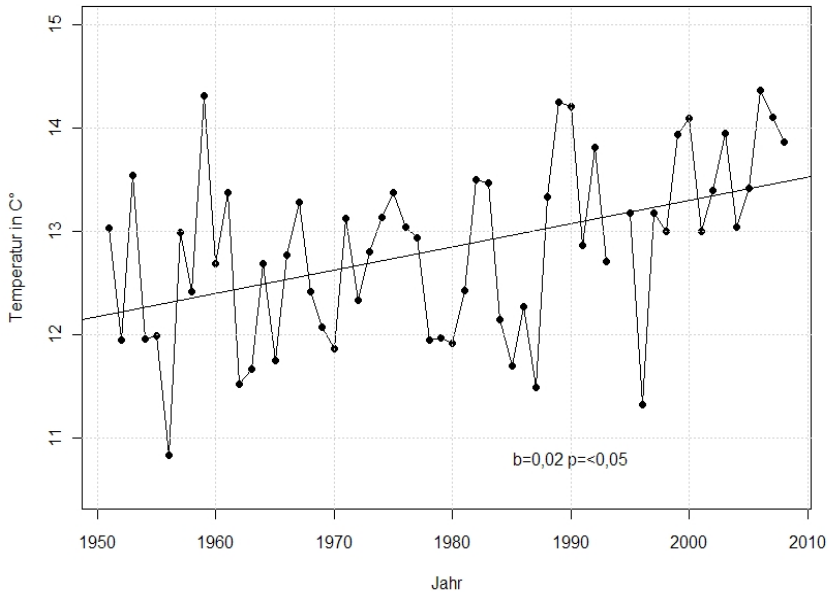

Abb. 11 Verlauf der Jahresdurschnittstemperaturen in Deutschland von 1951-2008

Bei genauerer Untersuchung der Temperatur in zwei Zeitabschnitten, wird ersichtlich, dass sich die Temperatur von 1951-1979 kaum geändert hat (p = 0,3), hingegen die Temperatur ab 1980 bis 2008 sich mit einem signifikanten Anstieg um 0,05 °C erhöht hat (siehe Abb. 12). Seit den 80er Jahren sind fast alle Jahre wärmer als der Durchschnitt.

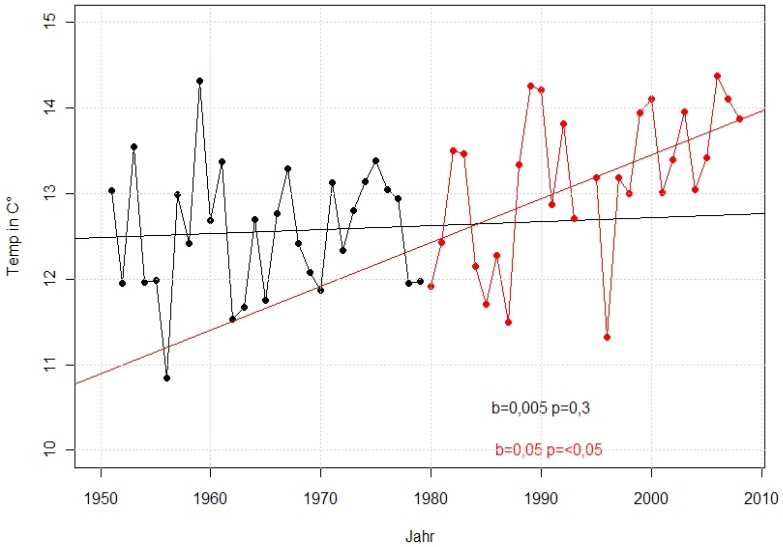

Abb. 12 Verlauf der Jahresdurschnittstemperaturen in Deutschland von 1951-1979 (schwarz) und 1980-2008 (rot)

Die Niederschläge haben sich an den Zielstandorten über die letzten 57 Jahre nicht signifikant verändert (p = 0,9). Hingegen sich die Sonnenscheindauer über die letzten 57 Jahre um 1,18 h verlängert hat (siehe Abb.13).

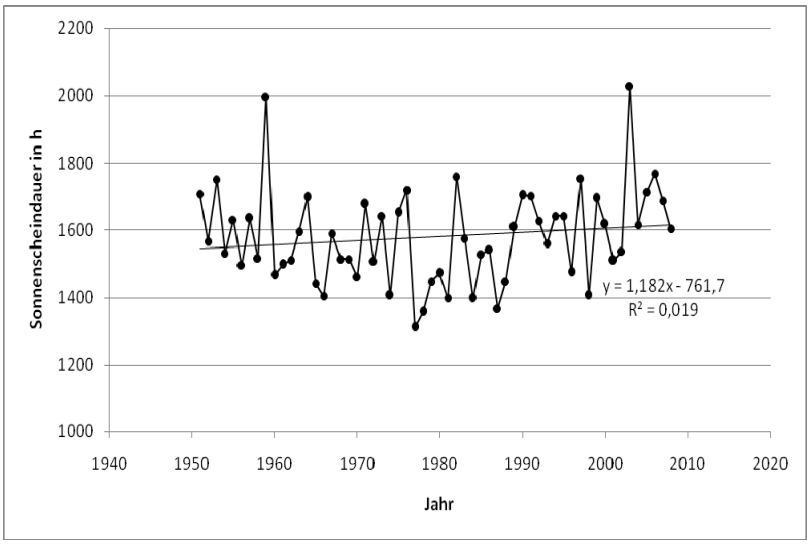

Abb. 13 Sonnenscheindauer von 1951-2008

3.2 Phänologische Entwicklung in Deutschland

3.2.1 Entwicklung der Phänophasen

Die Analyse der Phänologiedaten der letzten 57 Jahre hat starke Veränderungen in der Entwicklung der Phänologie in Deutschland gezeigt. Mit Hilfe der statistischen Regressionsanalyse konnten die Ergebnisse auf Signifikanz geprüft werden. Alle Arten zeigen eine signifikante Verfrühung der Frührjahrsphase Blattentfaltung bzw. des Austriebs um durchschnittlich 9,96 Tage ($p < 0, 05$) und eine Verspätung der Blattverfärbung bzw. des Blattfalls um 2,9 Tage ($p < 0, 05$) (siehe Abb. 14). Unter den Arten fallen die Unterschiede im Phasenbeginn geringfügig auf (siehe Tab. 5). Bis auf die Rosskastanie setzt die Blattverfärbung bei allen Arten später ein. Die Ergebnisse von *Aceratum Hipppocastanum* unterscheiden sich noch öfter von den anderen Arten in dieser Untersuchung.

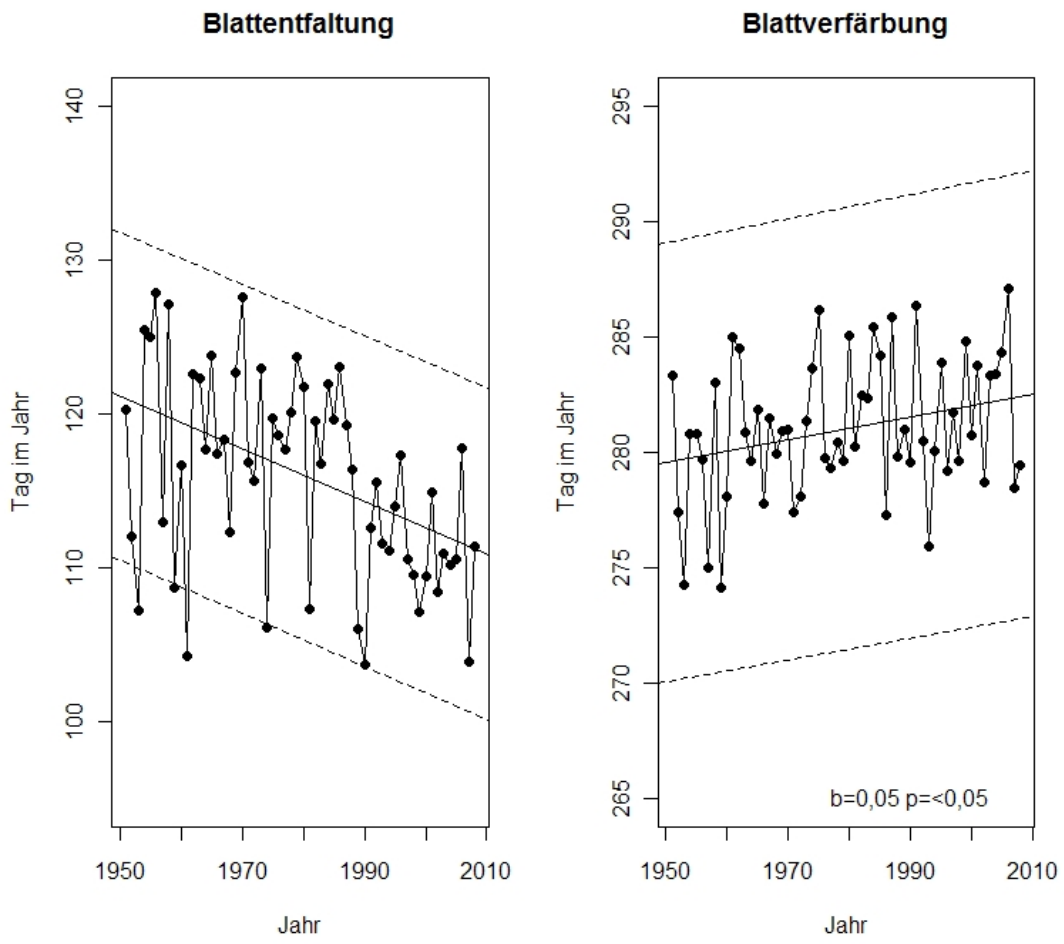

Abb. 14 Entwicklung der Phänophasen Blattentfaltung und Blattverfärbung der Zielarten von 1951-2008

Das kann daran liegen, dass die Rosskastanie bereits seit einigen Jahren von der Rosskastanien-Miniermotte (*Cameraria ohridella*) befallen ist. Die Rosskastanien-Miniermotte ist erstmals 1984 in Mazedonien aufgetreten und hat sich in den Folgejahren in Mittel-und Westeuropa ausgebreitet (MENZEL et al., 2008). Der Befall führt zu einer Störung der regulären Blattfunktionen und einem früheren Blattsterben als das bisher erwartete Einsatzdatum. So kann es bereits im Sommer zur Verbräunung und Entlaubung der Bäume kommen. Folglich setzt die Blattverfärbung früher ein. Bisher gab es keine Hinweise über ein Absterben befallener Bäume, jedoch zeigen die Bäume bei lang anhaltendem Befall Stresssymptome wie Notblüten oder Wasserreiser und werden anfälliger gegenüber Parasiten (HEYDECK et al., 2008).

Wissenschaftlicher Name	Phase	Trend	Tag	Signifikanz
Betula pendula L	Blattentfaltung	-0,188	111,6	***
	Blattverfärbung	0,063	281,0	***
Fagus sylvatica L.	Blattentfaltung	-0,141	119,8	***
	Blattverfärbung	0,514	282,3	***
Aesculus hippocastanum	Blattentfaltung	-0,181	112,3	***
	Blattverfärbung	-0,021	276,6	***
Quercus robur L.	Blattentfaltung	-0,166	126,5	***
	Blattverfärbung	0,921	287,5	***
Malus domestica f.	Austrieb	-0,309	96,0	***
	Blattfall	0,135	293,0	***
Malus domestica s.	Austrieb	-0,356	99,8	***
	Blattfall	0,223	304,9	***

Tab. 5 Länge der Vegetationszeiten unter den Arten

Abb. 15 Blattbefall mit der Rosskastanien-Miniermotte
(Heydeck 2008)

3.2.2 Entwicklung der Vegetationszeit von Deutschland

Mit den Verschiebungen der Phänologischen Frühjahrs- und Herbstphase gibt es Veränderungen in der Länge der Vegetationszeiten der Pflanzen. Die Untersuchung der Phänologiedatenbank zeigt, dass die Vegetationszeit der Pflanzen in den letzten 57 Jahren in Deutschland um 30,78 Tage zugenommen hat. Innerhalb von 10 Jahren ist das eine Änderung von 5,4 Tagen (siehe Abb. 16). An der Verlaufskurve fällt auf, dass die Vegetationszeit ab den 80er Jahren an Steigung zunimmt. Bei der Aufteilung der gesamten Zeitperiode in zwei Teilperioden (siehe Abb. 17) wird deutlich, dass es in den ersten 28 Jahren keine Änderung der Vegetationszeit gegeben hat. Seit 1980 haben sich die Tage der Vegetationsperiode jedoch rapide verlängert. Insgesamt hat sich die Vegetationszeit seit den 80er Jahren um 23,49 Tage verlängert, das entspricht einer Änderung von 8,1 Tagen in 10 Jahren.

Die Untersuchung der Entwicklung der Vegetationszeiten für die sechs Zielarten ergab,

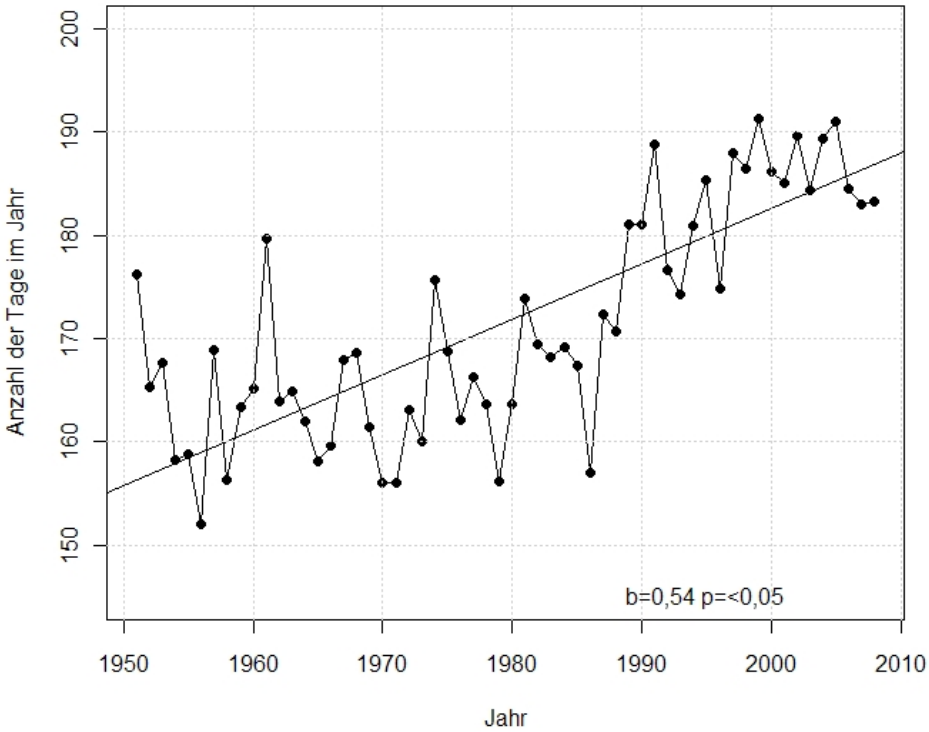

Abb. 16 Entwicklung der Vegetationszeit von 1951-2008 in Deutschland

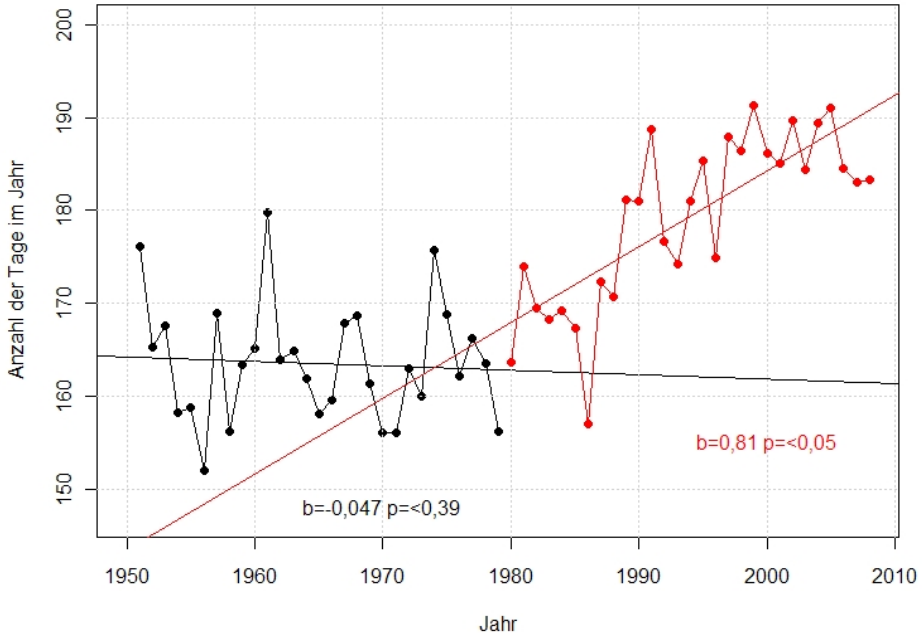

Abb. 17 Entwicklung der Vegetationszeit in zwei Untersuchungszeiträumen: schwarz, rot

dass es signifikante Unterschiede unter den Arten gibt (siehe Tab. 6). Im gesamten Beobachtungszeitraum von 1951-2008 sind alle Baumarten, bis auf die Obstbäume, signifikant unterschiedlich. Bei Betrachtung zweier Zeitabschnitte von 1951-1979 und 1980-2008 fällt auf, dass sich die Arten im ersten Abschnitt nicht unterscheiden. Ab 1980 in denen auch die Steigung positiv und steiler als zuvor ausfallen, unterscheiden sich drei von sechs Baumarten. Wobei die Apfelbäume erst seit 1990 beobachtet wurden und die Rosskastanie aufgrund des Befalls der Miniermotte wahrscheinlich verkürzte Vegetationszeiten hat. Das Bedeutet, dass es bis 1980 keine Unterschiede in der Vegetationszeit gab und erst seit dem erneuten Anstieg der Vegetationszeit in den 80er Jahren artenspezifischen Unterschiede aufgetreten sind.

Die Vegetationszeit von *Aesculus hippocastanum* zeigt bis 1980 einen negativen Trend und schlägt dann in einen positiven aber nicht signifikanten Anstieg um. Dies bedeutet, dass diese Art keine Verlängerung der Vegetationszeit aufweist, im Unterschied zu den andreren fünf Arten (siehe Abb. 18).

Zeitraum	Wissenschaftl. Name	durchschn. Vegetationszeit In Tagen	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)
1951-2008	*Betula pendula L*	199,9	0,36	1,561	-1,857	< 2e-16 ***
	Fagus sylvaticaL.	192,2	0,31	1,585	-2,122	< 2e-16 ***
	Aesculus hippocastanum	171,8	0,23	1,559	-2,078	< 2e-16 ***
	Malus domestica f.	153,2	0,57	0,46	1,24	0,22
	Malus domestica s.	219,2	0,29	0,39	0,76	0,63
	Quercus robur L.	224,8	0,32	1,573	-2,035	< 2e-16 ***
1980-2008	*Betula pendula L*	173,2	0,44	0,11	3,67	< 2e-16 ***
	Fagus sylvatica L.	171,1	0,53	0,11	4,97	< 1,41e-06 ***
	Aesculus hippocastanum	171,8	0,14	0,10	1,33	0,18
	Malus domestica f.		0.57	0,46	1,24	0,21
	Malus domestica s.		0,29	0,39	0,76	0,45
	Quercus robur L.	173,2	0,42	1,10	4,09	5,83e-05 ***
1951-1979	*Betula pendula L*	165,7	0,09	0,12	0,80	0,423
	Fagus sylvatica L.	161,8	-0,13	1,10	-1,29	0,19
	Aesculus hippocastanum	164,1	-0,05	0,11	-0,50	0,61
	Quercus robur L.	162,8	-0,12	0,10	-1,19	0,23

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tab. 6 Unterschiede in den Längen der Vegetationszeiten unter den Arten

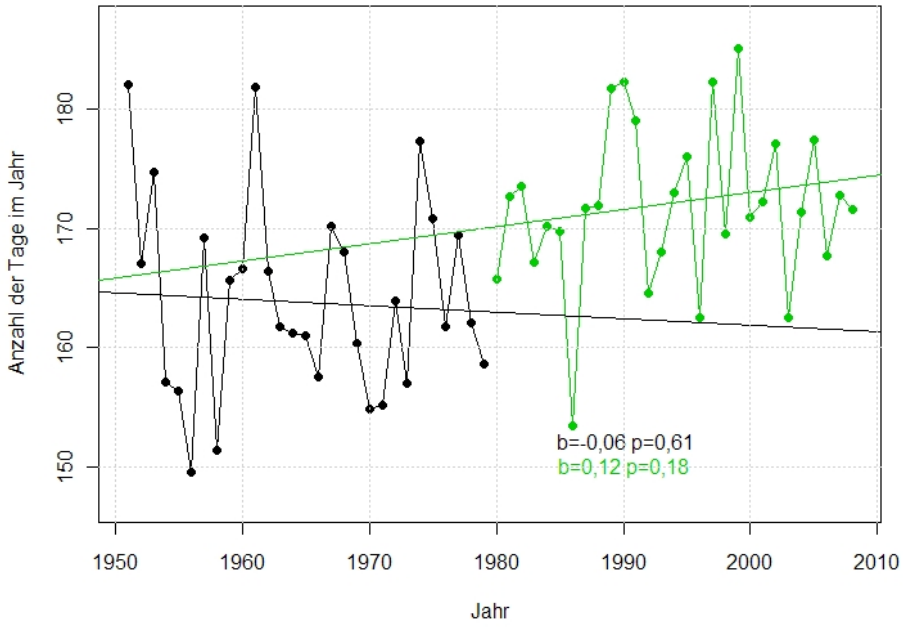

Abb. 18 Entwicklung der Vegetationszeit von *Aceratum Hippocasantum*

3.3 Klima und Vegetationszeiten an den Standorten

Die folgende Abbildung zeigt die durchschnittlichen Jahrestemperaturen und die Niederschläge der zehn Untersuchungsstandorte (siehe Abb. 19). Die Temperaturen schwanken zwischen 10,17°C in Geisenheim und bis 13,92°C in Magdeburg. Die Niederschläge erstrecken sich in einem Bereich von 516,5 mm in Göttingen und 814,3 mm in Miesenbach.

Die Vegetationszeiten sind an den Standorten unterschiedlich und unterscheiden sich bis auf Ammensen alle signifikant (siehe **Tab. 7**). Alle bis auf Ammensen weisen einen positiven Verlauf der Vegetationszeit und bestätigen eine Verlängerung der Vegetationszeit.

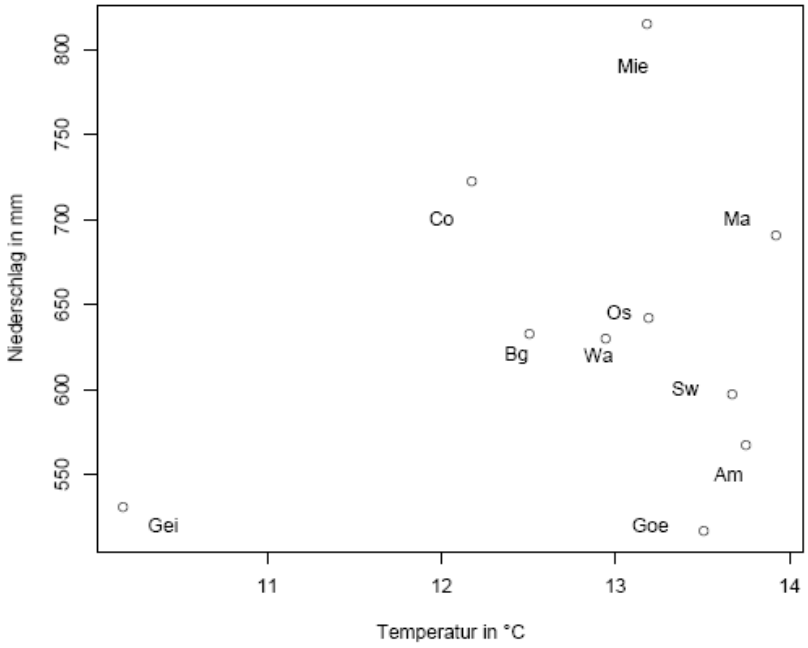

Abb. 19 Klima der Stationen

Bei genauerer Betrachtung der Standorte und deren Zuwachs an Vegetationszeit, fallen keine Beziehungen zum Klima auf. Osnabrück mit dem höchsten Zuwachs an Vegetationszeit (+53,01 Tage) ist kein Standort mit den höchsten Temperaturen oder Niederschlägen. Ammensen mit einer Verkürzung der Vegetationszeit ist ein Standort mit hohen Temperaturen und niedrigen Niederschlägen. Durch die hohe gemittelte Temperatur kann keine Relation des Klima der einzelnen Standorte mit der Vegetationszeit bestätigt werden.

Ort	Estimate	Std.Error	t Value	Pr(>|t|)	Signif.	x Vegzeit in Tagen	Änderung Vegzeit in Tagen
Am	-0,06	-	-	>0,05	ns	159,2	-3,42
Bg	0,53	1.720	8.802	< 2e-16	***	174,3	+30,21
Co	0,7	1.854	11.090	< 2e-16	***	179,7	+39,33
Gei	0,83	1.726	15.628	< 2e-16	***	186,21	+47,31
Goe	0,54	1.754	6.206	6.48e-10	***	170,1	+30,78
Ma	0,62	1.795	6.473	1.19e-10	***	170,8	+35,34
Mie	0,43	1.881	6.450	1.38e-10	***	171,3	+24,51
Os	0,93	1.801	8.126	7.39e-16	***	173,8	+53,01
Sw	0,79	2.117	8.922	< 2e-16	***	178,1	+45,03
Wa	0,35	1.884	6.593	5.41e-11	***	171,6	+19,95

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Tab. 7 Unterschiede der Vegetationszeiten der Untersuchungsstandorte

3.4 Einfluss der Umweltfaktoren auf die Vegetationszeit

3.4.1 Abiotischen Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit

Die folgenden Kapitel konzentrieren sich auf die Auswertungen der ermittelten Umweltfaktoren und deren Einfluss auf die Vegetationszeit. Dafür kamen zwei statistische Modelle zur Bestimmung der Einflussfaktoren zur Anwendung. In diesem Kapitel werden zu Beginn die Abiotischen Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit getestet.

Um die Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit zu untersuchen wurde ein *Linear Mixed-Effect Model* (LME) mit standardisierten Werten angewendet. Der zu vorrausagende Faktor ist der Tag der Vegetationslänge im Jahr und als möglichen beeinflussenden Faktoren wurden die Temperatur, Niederschlag, Sonnenscheindauer, Breiten- und Längsgrad, sowie die Stationshöhe getestet. Als *Random*-effekt wurde der Ort gewählt. Das Modell zeigt einen Einfluss der Temperatur und der Sonnenscheindauer auf die Vegetationslänge (siehe Tab. 8). Der hiermit nachgewiesene Einfluss der Temperatur auf die Länge der Vegetationszeit zeigt eine Verlängerung von 27 Tagen bei 1°C Temperaturanstieg. Zu den anderen Faktoren konnte keine Relation nachgewiesen werden.

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value	AIC
temperature	0,488	0,033	1875	14,796	0,000	-4876,26
sunduration	-0,045	0,023	1875	-1,971	0,049	

Tab. 8 Generalized Linear Model der abiotischen Faktoren auf die Vegetationslänge

Das vorhergesagt *Predict* der Vegetationszeit des lme-Modells zeigt eine gute Übereinstimmung mit den Ausgangswerten der Vegetationszeit, sodass sich das Modell für die Untersuchung bewährt (siehe Abb. 20).

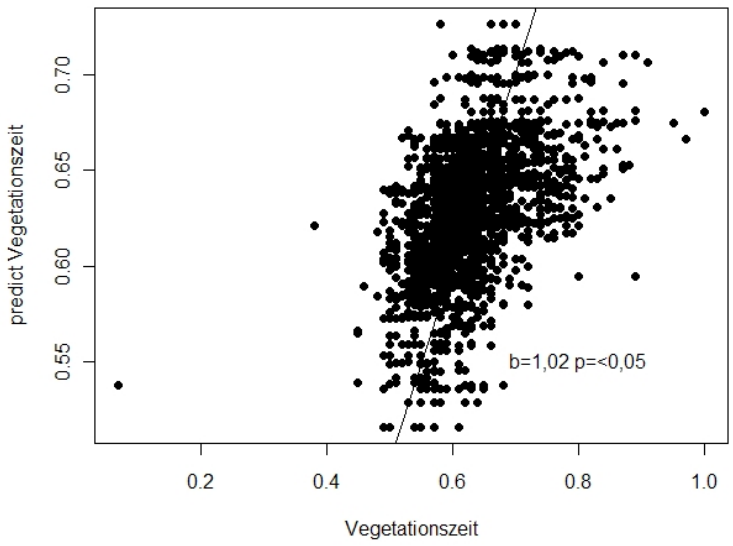

Abb. 20 predict-Werte und Ausgangswerte der Vegetations-zeit im glm-Vorhersagemodell

Es wurde ein weiteres Modell, das *Generalized Linear Model*, auf die gleichen Einfluss-faktoren getestet. Das Modell wurde auf das beste minimal adäquate Modell (AIC-Wert -4876,26) überprüft und zeigt (siehe Tab. 9) signifikante Relationen zu allen Faktoren. Bis auf die Lage auf dem Breitengrad und die Stationshöhe verhalten sich alle Parameter mit einer positiven Relation.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signi	Aci
temperature	2.154419	0.341330	6.312	3.43e-10	***	
precipitation	0.016290	0.003314	4.915	9.66e-07	***	
sunduration	0.017499	0.002825	6.193	7.21e-10	***	
lattitude	-0.104415	0.007496	-13.930	< 2e-16	***	
longitude	0.007079	0.002877	2.461	0.0139	*	
station height	-0.155255	0.011072	-14.022	< 2e-16	***	

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Tab. 9 LME-Einflussmodell der abiotischen Umweltfaktoren

Des Weiteren wurden die Einflussfaktoren auf die einzelnen Arten getestet. Die Untersuchung zeigt, dass die Arten von unterschiedlichen Faktoren mit unterschiedlicher Stärke beeinflusst werden (siehe Tab. 10). Die Temperatur beeinflusst die meisten Arten (außer *Malus domestica,* früh) sehr bzw. hoch signifikant. Die Abhängigkeit kennzeichnet sich durch eine positive Steigung aus, das heißt mit höheren Temperaturen im Jahr verlängert sich die Vegetationszeit der Arten.

Der Niederschlag und die Sonnenscheindauer beeinflussen vier von sechs Arten mit einer positiven Steigung. Mit höheren Niederschlägen und einer längeren Sonnenscheindauer verlängert sich die Vegetationszeit. Es hat sich herausgestellt, dass die Lage auf dem Breitengrad alle Arten mit einer negativen Steigung beeinflusst. Vom Längsgrad wird nur eine von sechs Arten beeinflusst. Während sich mit niedrigerem Breitengrad die Vegetationszeit verlängert ist der Einfluss von der Lage auf dem Längengrad nur bei einer Art mit positivem Anstieg nachgewiesen. Die Höhe der Station ist bei allen sechs Arten hochsignifikant und bestätigt die Verkürzung der Vegetationslänge mit zunehmender Höhe. Die Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum*) zeigt einen auffälligen Unterschied in der Abhängigkeit des Niederschlages. Bei allen anderen Arten nimmt die Vegetationszeit bei zunehmendem Niederschlag zu, hingegen *Aesculus hippocastanum* eine geringe, aber signifikante negative Beziehung aufweist.

Art		temperature	precipitation	sunduration	latittude	longitude	station height
Betula pendula L.	estimate	0,110	0,070	0,072	-0,276	0,054	-0,189
	Pr(>|t|)	0,0006	0,0013	0,0428	< 2e-16	0,0196	< 2e-16
	Signif.	***	***	*	***	**	***
Fagus sylvatica L.	estimate	0,179	0,008	0,004	-0,128	-	-0,082
	Pr(>|t|)	2,74e-09	0,7060	0,9030	4,14e-10		3,91e-08
	Signif	***			***		***
Quercus robur L.	estimate	0,073	0,066	0,126	-0,136	-	-0,118
	Pr(>|t|)	0,01556	0,00133	0,00011	7,17e-11		4,46e-14
	Signif	**	***	***	***		***
Aesculus hippocastanum	estimate	0,107	-0,003	0,021	-0,144	-0,005	-0,063
	Pr(>|t|)	0,00046	0,8693	0,5340	6,73e-10	0,8419	0,00013
	Signif	***			***		***
Malus domestica f.	estimate	-0,153	0,214	0,445	-0,346	-	-0,321
	Pr(>|t|)	0,1619	0,00124	0,00001	3,80e-08		1,45e-11
	Signif		***	***	***		***
Malus domestica s.	estimate	-0,336	0,145	0,218	-0,300	-0,067	-0,251
	Pr(>|t|)	0,00004	0,00300	0,00326	2,12e-10	0,1316	1,78e-12
	Signif	***	***	***	***		***

Tab. 10 Generalized Linear Model der abiotischen Einflussfaktoren auf die Vegetationslänge der Arten

3.4.2 Biotische Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit

Die Parameter die im Gelände, mit Hilfe des Photosynthesemessgerätes und der anschließenden Berechnungen erhoben und ermittelt wurden, wurden als biotische Umweltfaktoren auf ihren Einfluss auf die Länge der Vegetationszeit getestet. Das GLM-Modell enthält die folgenden Paramter: SLA (Spezifische Blattfläche), V_{cmax} (maximale Carboxilierungsrate), A (Assimilation), R_d (Atmung) und das Baumalter. Das Baumalter ist ein Schätzwert, der drei Kategorien zusammenfasst. Zum Einen Bäume mit einem Alter unter 15 Jahre, Bäume bis 50 Jahre und zum Anderen Bäume die über 50 Jahre alt geschätzt wurden.

Das GLM-Modell zeigt eine signifikante Relation der Vegetationszeit mit dem Baumalter (siehe Tab. 11). Das bedeutet, die jüngeren Bäume mit einem alter bis 15 und 50 Jahre haben eine längere Vegetationszeit als die über 50jährigen. Beziehungen mit der SLA, dem V_{cmax} und den anderen biotischen Faktoren konnte weder in dem GLM Modell nachgewiesen werden noch in einem LME-Modell, welches die gleichen Parameter beinhaltete. Beide Modelle zeigen keine signifikanten Einflüsse auf die SLA und V_{cmax}.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signi	AIC
SLA	-0.08516	0.53892	-0.158	0.87543		324,75
V_{cmax}	0.18387	0.20910	0.879	0.38576		
A	1.29960	0.71686	1.813	0.07924	.	
Baumalter	-17.88527	4.91825	-3.637	0.00096	***	
R_d	-	-	-	-		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tab. 11 GLM-Model Einfluss auf die Vegetationszeit: getestet wurden die biotischen Faktoren als Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit

3.4.3 Gesamtmodell abiotischer und biotischer Einflussfaktoren auf die Vegetationszeit

Um die Länge der Vegetationszeit und deren Einflüsse zu erklären, ist es vor Allem von Bedeutung möglichst alle Umweltfaktoren als mögliche Einflussfaktoren zu betrachten. Jedoch ist es problematisch alle Umweltfaktoren, die auf die Entwicklung einer Pflanze einwirken, zu messen und zu parametrisieren. Folgende Modellansätze beziehen sich auf die oben genannten ausgewählten Faktoren.

Die folgende Tabelle zeigt die biotischen und abiotischen standardisierten Parameter, welche im GLM-Modell als Einflussfaktoren für die Länge der Vegetationszeit getestet wurden. Der Niederschlag, die Atmung und das Baumalter wurden aus dem Modell entfernt, da sie keine Relationen aufzeigten und das Gesamtmodell dadurch verbessern werden konnte. Das minimale adäquate Modell zeigt, dass es eine Beziehung mit der maximalen Carboxylierungsrate (V_{cmax}) mit einer positiven Steigung gibt (siehe Tab. 12). Damit ist nachgewiesen, dass auch die Photosyntheseleistung einer Pflanze nicht nur das Wachstum beeinflusst, sondern auch die Länge der Vegetationsdauer verändert. Die Stationshöhe, die Spezifische Blattfläche und die Temperatur haben die Grenze, eine Relation zu haben, knapp überschritten.

Die Parameter wurden in einem zweiten LME-Modell getestet und zeigten nur für V_{cmax} eine Relation mit der Vegetationszeit.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(>|t|)	Signi	AIC
temperature	-0.40958	0.23635	-1.733	0.0965	.	-59,55
sunduration	-0.04736	0.27303	-0.173	0.8638		
lattitude	-0.33276	1.21657	-0.274	0.7869		
longitude	-0.06016	0.35986	-0.167	0.8687		
station height	0.20450	0.02870	1.776	0.0890.	.	
SLA	-0.26540	0.14529	-1.827	0.0807	.	
V_{cmax}	0.20132	0.08345	2.413	0.0242	*	

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Tab. 12 GLM-Gesamtmodel Einfluss auf die Vegetationszeit: getestet wurden die biotischen und abiotischen Faktoren als Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit

3.5 Einflüsse auf die Änderung der Vegetationszeit

Wie bereits im Kapitel 3.2.2 nachgewiesen, hat sich die Vegetationszeit in den letzten 75 Jahren verändert. Diese Änderung wurde als ein Wert für die Änderung der Vegetationszeit in Tagen an einem Standort einer Art angegeben und mit den statistischen Modellen auf Einflussfaktoren überprüft.

Die Vegetationszeitänderung ist an allen Standorten signifikant unterschiedlich und fällt zwischen -12 Tagen und +23,9 Tagen mit durchschnittlich +8,4 Tagen auf (siehe Abb. 21).

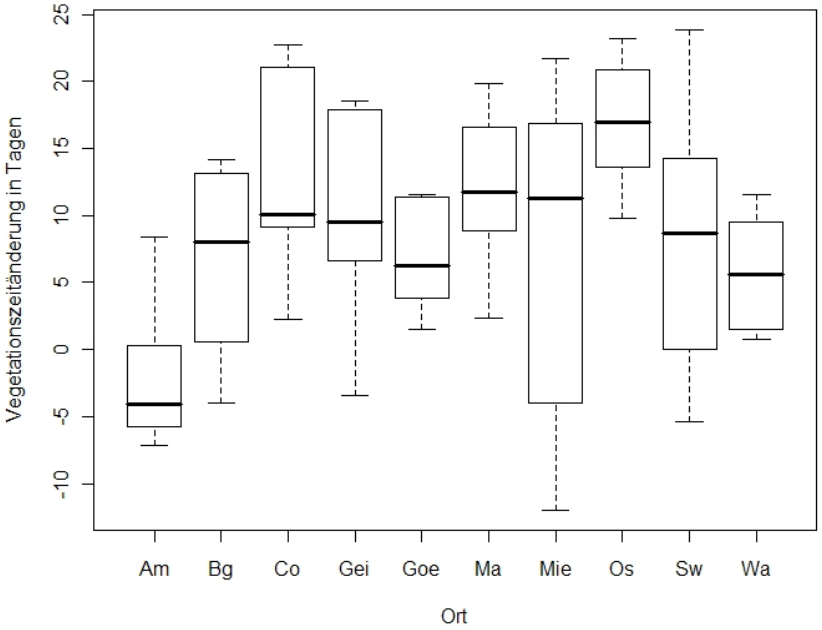

Abb. 21 Verteilung der Vegetationszeitänderung an den Standorten

Um den Ursachen für die Änderung der Vegetationszeit auf den Grund zu gehen, wurden die Einflussfaktoren in einem LME-Modell getestet. Neben dem Einfluss der Art wurden sowohl abiotische als auch biotische Umweltfaktoren in das Modell integriert. Die folgende Tabelle 13 zeigt alle Komponenten des Modells und ihren Anstieg, bzw. die Einflussfaktoren mit ihren Signifikanzen.

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value	Signi.
Malus domestica f.	5.62280	3,270	14	1,829	0.1126	
Betula pendula L	**11.91751**	**3,683**	**14**	**3,657**	**0.0044**	**
Fagus sylvatica L.	7.26142	3,615	14	1,946	0.0680	.
Quercus robur L.	**11.66288**	**3,927**	**14**	**3,235**	**0.0096**	**
temperature	-29.96972	30,361	3	-1,345	0.3632	
sunduration	55.44485	36,123	3	1,590	0.2118	
precipitation	58.12633	29,402	3	2,325	0.1270	
latittude	-27.87899	145,200	3	-0,390	0.8550	
longitude	-6.21290	38,124	3	0,107	0.8760	
station height	10.75904	13,672	3	0,982	0.4715	
Rd	-0.18262	12,160	14	0,643	0.9863	
SLA	**25.01351**	**12,304**	**14**	**2,085**	**0.0059**	**
Vcmax	**28.98810**	**10,165**	**14**	**2,271**	**0,041**	*

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Tab. 13 LME-Gesamteinflussmodell der Vegetationszeitänderung: die Faktoren, welche Einfluss auf die Vegetationszeitänderung haben sind signifikant gekennzeichnet.

Die statistische Untersuchung des LME-Modells zeigt einen deutlichen Einfluss der Spezifischen Blattfläche (SLA) und der maximalen Carboxylierungsrate (V_{cmax}), sowie einen Artenspezifischen Einfluss der *Betula pendula L* und *Quercus robur L.* Die Carboxylierungsrate folgt einer positiven Steigung, sodass ein höherer V_{cmax} eine größere Änderung der Vegetationszeit bedeuten würde. Dies zeigt, dass die Leistung der Photosynthese einer Pflanze die Vegetationszeit mit beeinflusst. Genauso wie eine höhere Spezifische Blattfläche eine höhere Vegetationszeitänderung zur Folge hat. Durch den Einfluss dieser ökophysiologischen Parameter wird deutlich, dass neben den abiotischen Faktoren, auch die biotischen Faktoren das Pflanzenwachstum verändern.

Das Modell wurde auf seine Qualität hinsichtlich des vorausgesagten Wertes der Vegetationszeitänderung und des Ausgangswertes der Vegetationszeitänderung getestet. Durch die lineare Regression und eine signifikante Steigung der beiden Parameter, kann das Modell für qualitativ gut bestätigt werden (siehe Abb. 22).

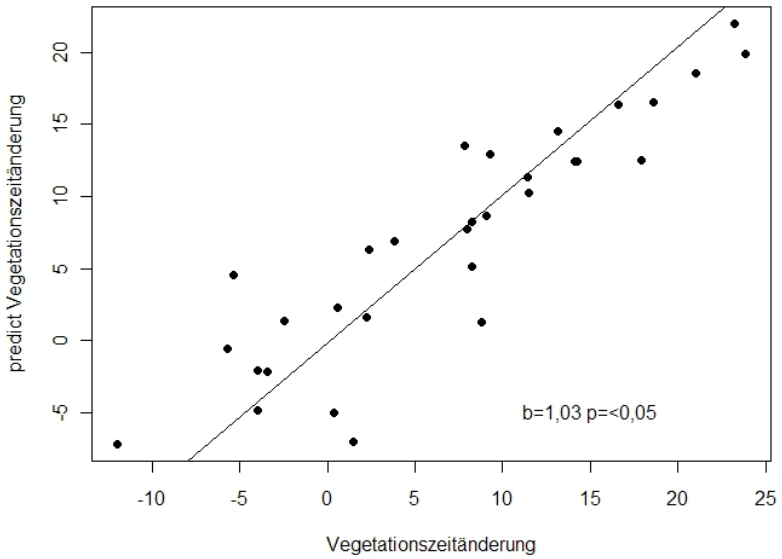

Abb. 22 Modellkontrolle des Einflusses auf die Vegetationszeitänderung

3.7.1 Nettophotosynthese

Die Nettophotosynthese wird in diesem Kapitel genauer analysiert (siehe Abb. 23). Zunächst zeigen alle Arten ähnliche A/C_i-Kurven, die sich nicht signifikant ($p > 0{,}05$) unterscheiden, auf. Lediglich die Kurve von *Quercus robur L.*, welche sich bei den Photosynthesemessungen an zwei Standorten als problematisch herausstellte, unterscheidet sich in ihrem Verlauf. Da *Quercus robur L.* an zwei Standorten nicht messbar war, wird angenommen, dass die Steileiche auch an den anderen Standorten möglicherweise keine korrekten Daten liefern konnte, sodass die veränderte Steigung der A/C_i-Kurve nicht auf einen artenspezifischen Unterschied zurück geführt wird. Es wird deutlich, dass mit Erhöhung der auf das Blatt auftreffenden CO_2-Konzentration die Nettophotosyntheserate aller Arten ansteigt.

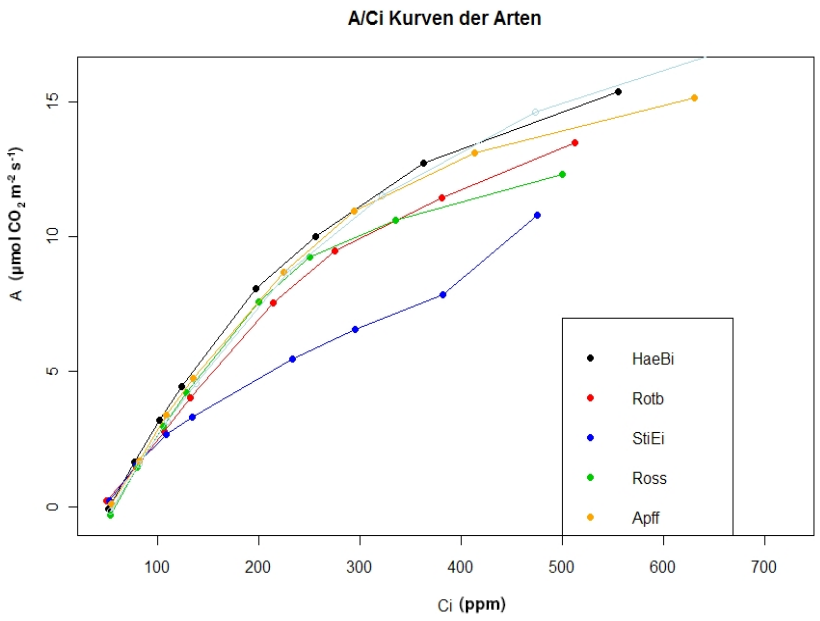

Abb. 23 erhobene A/C_i-Kurven der Arten aus der Geländemessung

Die aus den A/C_i-Kurven berechneten V_{cmax}-Werte der Arten zeigen keine signifikanten Unterschiede auf. Die Untersuchung hat gezeigt, dass es eine positive Relation zwischen der maximalen Carboxylierungsrate (V_{cmax}) und der Änderung der Vegetationszeit gibt. Dies bedeutet, dass sich mit der Verlängerung der Vegetationszeit durch (Temperatureinfluss), die Photosyntheseleistung steigert und somit anpasst (KATTGE & KNORR, 2007).

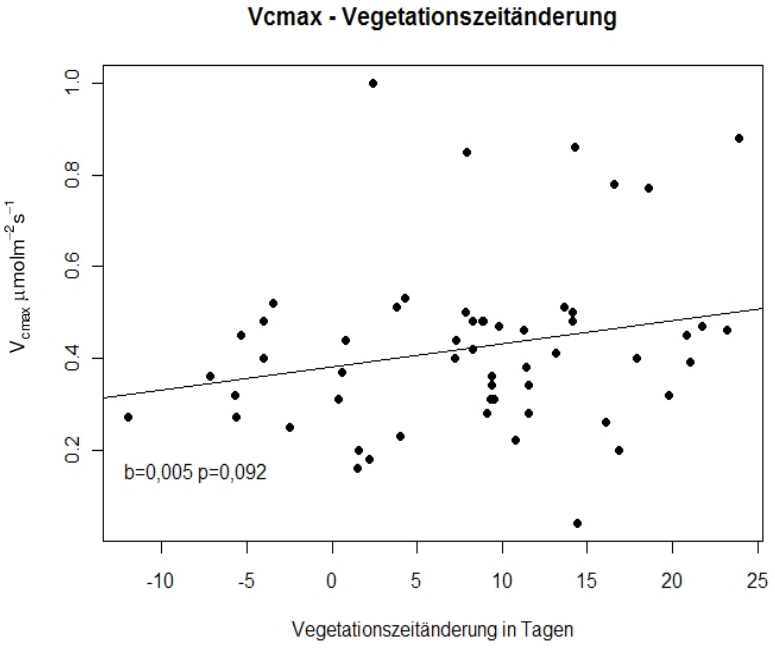

Abb. 24 Relation von V_{cmax} und der Vegetationszeitänderung

3.7.2 SLA

Die Untersuchung der Spezifischen Blattfläche zeigte einen positiven Einfluss auf die Vegetationszeitänderung (p = 0,045) (siehe Abb. 25). Im Laufe der Verlängerung der Vegetationszeit hat sich die Blattmorphologie durch Bildung kleinerer, dickwandigerer Blätter verändert (KENZO et al., 2004). Die Bäume haben ihren Blattkostenhaushalt zugunsten der längeren Wachstumszeit angepasst. Beide Relationen von V_{cmax} und SLA bestätigen die Annahme, dass auch biotische Faktoren, neben den abiotischen Faktoren Einfluss auf die Vegetationszeit haben.

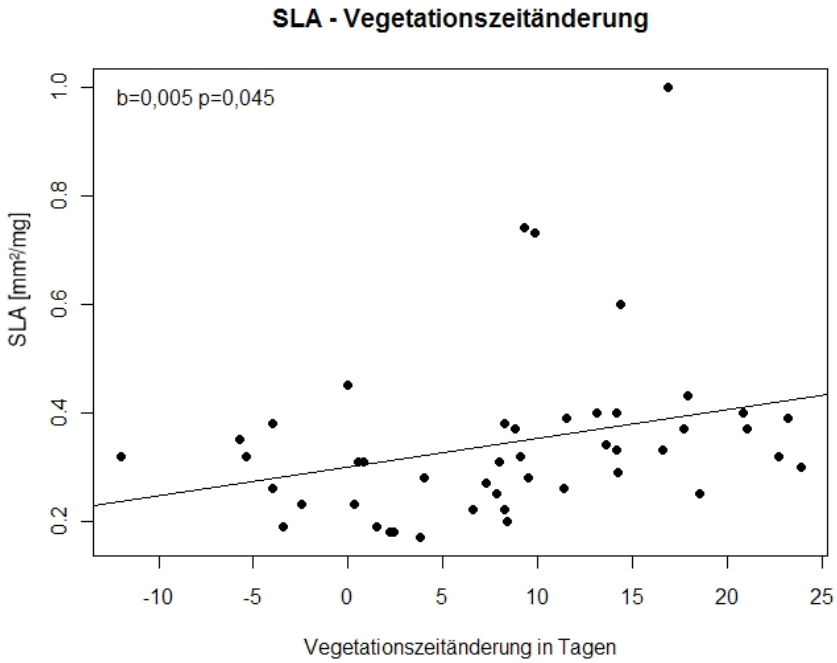

Abb. 25 Relation von SLA und der Vegetationszeitänderung

4. Diskussion

Die Auswirkung von erhöhten Temperaturen, sowie das erhöhte Angebot an CO_2, im Zuge des Klimawandels, beeinflusst die Entwicklung von Pflanzen in Deutschland. Zehn Laubbaumarten haben sich nicht nur durch ein früheres Einsetzen des Blattaustriebes, sondern auch durch ein späteres Einsetzen der Phänophase Blattfall an die Klimaänderung angepasst. Die Vegetationsperiode hat sich dadurch in den letzten 57 Jahren für die Pflanzenarten verlängert. Da eine Temperaturrelation der Vegtationszeit besteht, ist die Phänologie abhängig von den Temperaturen. Aus der Literatur ist bekannt, dass höhere Frühjahrstemperaturen zu eheren Blattentfaltung führen und die Temperatur des Vormonats eine Rolle im Einsetzten der Phase im Frühjahr spielt (MENZEL et al., 2003, SCHABER, 2002).

Neben der Temperaturabhängigkeit der Vegetationszeit konnte eine Breitengradabhängigkeit ermittelt werden, welche jedoch an den einzelnen Mess-Standorten dieser Untersuchung, nicht erkennbar waren. Diese Relation kann sich künftig auf die Ernten auswirken, da sich die Anbaugrenze für Kulturpflanzen nach Norden verschiebt (MENZEL et al., 2003). Ein früherer Blattaustrieb macht die Pflanzen anfällig für Spätffost, welcher die Bäume, besonders die Ernte von Obstbäumen, beeinträchtigen würde (MENZEL, ESTRELLA, & TESTKA, 2005). Die Temperaturreaktion schwankt zwischen 4 und 12°C früher für jede 1°C Erwärmung.

Phänologische Paramter werden nicht nur von abiotischen Faktoren beeinflusst, diese Untersuchung hat auch gezeigt, dass pflanzenphysiologische Eigenschaften wie Photosyntheseleistung und die Spezifische Blattfläche durch die Vegetationszeitänderung beeinflusst werden. Anhand der positiven Relation von V_{cmax} und der Vegetationszeitänderung, wird der Einfluss auf die Vegetationszeit deutlich. Mit einer Verlängerung der Vegetationszeit erhöht die maximale Carboxilierungsrate, sodass sich die Photosyntheseleistung an die verlängerten Wachstumstage angepasst hat. Weitere Einflussfaktoren auf V_{cmax} wie Bodenfeuchtigkeit und atmosphärische relative Feuchtigkeit, welche in bisherigen Untersuchungen negative Relationen zeigten (YANG et al., 2008), wurden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Diese beiden bewährten Parameter könnten jedoch künftige Einflussmodelle dienlich ergänzen.

Durch verlängerte Wachstumszeiten können ausdauernde Pflanzen, wie z.B. Bäume größere Jahreszuwächse erzielen (FORSTREUTER, 2002). Andererseits würde Trockenheit zu einem früheren Blattfall bei Bäumen führen, sodass sich die individuelle Vegetationszeit verkürzt. Dies würde sich wiederum negativ auf die Gesundheit und den Zuwachs der Bäume auswirken. Was im Folgejahr durch verminderte Belaubung sichtbar wäre (PAMPUS, 2005).

In dieser Untersuchung wurde auch ersichtlich, dass das photosynthetische Verhalten und die Einflussfaktoren unter den Arten individuell sind (YANG et al., 2008). Die Einzelbetrachtung der Arten ergab, dass alle Arten durch verschiedene und unterschiedlcih starke Umweltfaktoren beeinflusst werden. Trotz der festgestellten Relationen des Gesamt-Einflussmodells gibt es artenspezifische Einflussparameter die, die Entwicklung artenspezifisch bestimmen.

Neben V_{cmax}, zeigte sich eine positive Relation der Vegetationszeit und der spezifischen Blattfläche. Eine höhere SLA hat Auswirkungen auf die Blattlebensdauer einer Art (GARNIER et al., 1997, MEIER & LEUSCHNER, 2008). Die in dieser Untersuchung festgestellte Erhöhung der SLA im Zuge der Verlängerung der Vegetationszeit, würde zu einer Verlängerung der Blattlebensdauer führen. Durch die Bildung kleinerer Blätter, aufgrund der Verdickung der Zellwände, würde das Blatt an Stabilität gewinnen und somit länger haltbar sein. Eine Reduzierung der Blattgröße bei Trockenheit wurde von MEIER & LEUSCHNER, 2008 als eine kurzzeitigige Reaktion und Überlebensstrategie festgestellt. Jedoch in Abhängigkeit mit einem Rückgang an Wasserverfügbarkeit. Die Bäume haben ihren „Haushalts"- Strategie der Energieverteilung und der Blattproduktion an die geänderten Verhältnisse angepasst. Durch die Anpassung an höheren Temperaturen durch höhere SLA und gesteigerte Photosyntheseleistung können die längeren Wachstumsperioden bestehen. Anhand der Blattkosten-Nutzen-Analyse von KIKUZAWA, 1991, SHIPLEY et al., 2006 und WRIGHT et al., 2004 wurde beobachtet, dass sich mit einer höheren Nettophotosynthesrate die Blattlebensdauer, entgegen der Ergebnisse dieser Untersuchung, verkürzt. Die Höhe der Nettophotosynthesrate wurde an der Nährstoffverfügbarkeit gemessen, sodass Arten an ungünstigen Standorten niedrigere Photosyntheseraten und somit eine lange Blattlebensdauer haben. Dies konnte in dieser Untersuchung jedoch nicht bestätigt werden und zeigt die Umstrittenheit dieses Themenkomplexes.

Die Gaswechselmessung zeigte, dass eine kurzzeitige Erhöhung der CO_2 Konzentration eine gesteigerte Nettophotosyntheserate bei allen Arten zur Folge hatte. Die Auswirkung von Langzeitexperimente zur Entwicklung von Pflanzen unter erhöhten CO_2-Konzentrationen ist, aufgrund der Schwierigkeit Freilandpflanzen über lange Zeiträume zu begasen, noch nicht gänzlich erforscht. Bisher wurde eine Anpassung der Photosyntheseraten an die veränderten Temperaturbedingungen festgestellt, welcher einen Rückgang, nach anfänglichen Anstieg der Nettophotosyntheserate zur Folge hatte (FORSTREUTER, 2002, STRASSEMEYER, 2002). Jedoch wurde dieser Effekt erst nach Untersuchungen die länger als drei Jahre andauern beobachtet. Da unter erhöhten CO_2-Bedingungen die Pflanzen schneller wachsen, muss eine gesteigerte Nachlieferung von Stickstoff aus dem Boden gewährleistet sein. Bei Böden mit geringer Stickstoff-Verfügbarkeit ist dies nicht möglich, so dass es zu einer sogenannten „down-regulation" der Photosynthese kommt (STRASSEMEYER, 2002, MEDLYN et al.1999a). Auch GUNDERSON & WULLSCHLEGER (1994) fanden bei der Auswertung von 39 unabhängigen CO_2-Experimenten eine um 21% geringere Erhöhung der Nettophotosyntheserate bei Langzeitexperimenten als bei Kurzzeitexperimenten.

Eine Änderung der SLA hat Auswirkungen auf die Photosyntheserate der Blätter (MEIER & LEUSCHNER, 2008). Durch verstärktes Wachstum würde sich die Ribulose-Aktivität verstärken und die Carboxylierungsrate ansteigen. Die Nettoprimärptoduktion nimmt mit längerer Vegetationsperiode zu (XU & BALDOCCHI, 2003) da Pflanzen, solange sie Blätter haben, photosynthetisch aktiv sind. Jedoch würde eine Zunamhe der Trockenheit, welche in dieser Untersuchung nicht bestätigt wurde, sowie der Anstieg von Herbivoirbefall und die Spätfrostzunahme die Primärproduktion der Pflanzen nachhaltig wieder reduzieren (STREITFERT, GRÜNHAGE, & JÄGER, 2005).

Durch die Veränderung der Pflanzeneigenschaften könnte sich die Holzqualität veränden. Ein verstärktes Dickenwachstum und erhöhte CO_2 Konzentrationen führen zu einer geringeren Zellulosebildung, sodass das Holz anälliger für Schädlinge und mechanische Belastung ist (PAMPUS, 2005).

Anhand dieser Untersuchung wurde deutlich, wie groß die Änderung der phänologischen Entwicklung und deren Einflussfaktoren sind. In der Forschung um die Entwicklung der

Pflanzen im Zuge des Klimawandels gibt es in der Literatur umstritten Themenkomplexe und eine entgültige Entwicklung der Pflanze und den veränderten Umweltbedingungen ist immernoch nicht gänzlich erforscht. Jedoch ist die Änderung der Entwicklung der Pflanzenphänolgie, dem sich künftig weiter veränderten Klima, ausgesetzt sodass die Forschung auf diesem Themengebiet künftig weiterhin bedeutungsvoll sein wird.

5. Anhang

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Beschreibung	Einheit
A	Assimilation	µmol m^{-2} s^{-1}
A_v	RuBP gesättigte Carboxilierungsrate	µmol m^{-2} s^{-1}
C_i	mesophyllinternes CO_2	mol CO_2 mol air^{-1}
c_e	einströmende CO_2-Konzentration	mol CO_2 mol air^{-1}
c_{in}	CO_2-Konzentration vor Messkammerduchfluss	ppm
c_o,	ausströmende CO_2-Konzentration	mol CO_2 mol air^{-1}
c_{out}	CO_2-Konzentration nach Messkammerduchfluss	ppm
DWD	Deutscher Wetterdienst	µmol m^{-2} s^{-1}
E	Transpiration	µmol m^{-2} s^{-1}
g_{H2O}	Stomatäre Leitfähigkeit von Wasser	µmol m^{-2} s^{-1}
J_{cmax}	Maximale Elektronenflussrate	mol H_2O $m^{-2}s^{-1}$
K_c	Michaelis-Menten-Konstanten Carboxylierungsraten	µmol m^{-2} s^{-1}
K_o	Michaelis-Menten-Konstanten Oxygenierungsrate	µmol m^{-2} s^{-1}
NADPH	Nicotinamidadenindinukleotidphosphat	
o_i	interne O2 Konzentration	mol CO_2 mol air^{-1}
T_{leaf}	Blatttemperatur	°C
T	Lufttemperatur	°C
Γ	Kompensationspunkt	
u_e	Massenfluss des Luftstroms durch die Messküvette	$mols^{-1}$ µmol $m^{-2}s^{-1}$
PAR	Einstrahlungsintensität	
R_d	Mitochondrielle Atmung bei Licht	µmol m^{-2} s^{-1}
RuBP	Ribulose-1,5-bisphosphat	µmol m^{-2} s^{-1}
RuBisCo	Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxygenase	
Signifikanz codes:	0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1	
SLA	Spezifische Blattfläche	mm2/mg
V_{cmax}	Maximale Carboxylierungrate	µmol m^{-2} s^{-1}
w_i	Relative Luftfeuchtigkeit vor Messkammerduchfluss	% rel. LF
w_o	Relative Luftfeuchtigkeit nach Messkammerduchfluss	% rel. LF

Tabelle II Liste der verwendeten Symbole uns Formelzeichen

Abkürzung	Ort
Am	Ammensen
Bg	Burggrummbach
Co	Cottbus
Goe	Geisenheim
Gei	Goettingen
Ma	Magdeburg
Mie	Miesenbach
Os	Osnabrück
Sw	Schwerin
Wa	Waldenburg

Tabelle III Abkürzungen der Standorte

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Abweichung der Erdoberflächentemperaturen (IPCC, 2001) 6

Abb. 2 Phänologische Uhr für Deutschland (DWD)..... 9

Abb. 3 Mittlere monatliche atmosphärische CO_2-Konzentration seit 1978 (Hofmann, 2009)..... 10

Abb. 4 Phänologische Phasen der *Fagus Sylvatica L.* (Rotbuche): 17

Abb. 5 Zielstandorte für die Geländemessungen, Standorte werden phänolgisch beobachtet 21

Abb. 6 Photosynthesemessgerät LI- 6400 der Firma LI-COR Biosciences (Licor 2004) . 23

Abb. 7 Schematische Darstellung der Funktionsweise des LI-6400 (Licor 2004) 24

Abb. 8 Darstellung einer A/C_i-Kurve (Kaiser & Kaiser-Stoll) 26

Abb. 9 Messung der Photosynthese mit LI-COR 6400; links: Messküvette mit eingespannten Blatt der *Aesculus hippocastanum L.*, mitte & rechts: Aufbaubeispiel der Konsole und der Messküvette an *Hippocastum* in Cottbus..... 27

Abb. 10 Bestimmung der Spezifischen Blattfläche mit Lafore; links: eingeladener Scan des Blattes; rechts: Klassifiziertes Bild in zwei Flächen für Berechnung der Blattfläche.. 32

Abb. 11 Verlauf der Jahresdurschnittstemperaturen in Deutschland von 1951-2008..... 35

Abb. 13 Sonnenscheindauer von 1951-2008..... 36

Abb. 12 Verlauf der Jahresdurschnittstemperaturen in Deutschland von 1951-1979 (schwarz) und 1980-2008 (rot)..... 36

Abb. 14 Entwicklung der Phänophasen Blattentfaltung und Blattverfärbung der Zielarten von 1951-2008..... 37

Abb. 15 Blattbefall mit der Rosskastanien-Miniermotte (Heydeck 2008)..... 38

Abb. 16 Entwicklung der Vegetationszeit von 1951-2008 in Deutschland 39

Abb. 17 Entwicklung der Vegetationszeit in zwei Untersuchungszeiträumen: schwarz, rot 40

Abb. 18 Entwicklung der Vegetationszeit von *Aceratum Hippocasantum*..... 41

Abb. 19 Klima der Stationen..... 42

Abb. 20 predict-Werte und Ausgangswerte der Vegetationszeit im glm-Vorhersagemodell 45

Abb. 21 Verteilung der Vegetationszeitänderung an den Standorten 50

Abb. 22 Modellkontrolle des Einflusses auf die Vegetationszeitänderung 52

Abb. 23 erhobene A/C_i-Kurven der Arten aus der Geländemessung..... 53

Abb. 24 Relation von V_{cmax} und der Vegetationszeitänderung 54

Abb. 25 Relation von SLA und der Vegetationszeitänderung 55

Tabellenverzeichnis

Tab. 1 Angaben zur Vegetationszeitänderung in der bisherigen Literatur 8

Tab. 2 Phänologische Phasen und Beobachtungszeitraum der untersuchten Pflanzenarten19

Tab. 3 phänologisch beobachtete Standorte an denen die Geländemessungen durchgeführt werden, an, mit (DWD gekennzeichnete Standorte, werden phänologische Beobachtungen von DWD Mitarbeitern der Klimastation aus, durchgeführt, an den anderen von ehrenamtlichen Mitarbeitern 20

Tab. 4 Parameter des LI-COR Photosynthesemesssystems 24

Tab. 5 Länge der Vegetationszeiten unter den Arten 38

Tab. 6 Unterschiede in den Längen der Vegetationszeiten unter den Arten 41

Tab. 7 Unterschiede der Vegetationszeiten der Untersuchungsstandorte 43

Tab. 8 Generalized Linear Model der abiotischen Faktoren auf die Vegetationslänge 44

Tab. 9 LME-Einflussmodell der abiotischen Umweltfaktoren 45

Tab. 10 Generalized Linear Model der abiotischen Einflussfaktoren auf die Vegetationslänge der Arten 47

Tab. 11 GLM-Model Einfluss auf die Vegetationszeit: getestet wurden die 48

Tab. 12 GLM-Gesamtmodel Einfluss auf die Vegetationszeit: getestet wurden die biotischen und abiotischen Faktoren als Einflussfaktoren auf die Länge der Vegetationszeit 49

Tab. 13 LME-Gesamteinflussmodell der Vegetationszeitänderung: die Faktoren, welche Einfluss auf die Vegetationszeitänderung haben sind signifikant gekennzeichnet. 51

Literaturverzeichnis

BIOSCIENCES, L.-C. (2004). *Using the LI-6400. Portable Photosynthesis System. Book 1 The.* Nebraska, Lincoln: LI-COR Biosciences.

BRÜGGER, R. (1998). Die phänologische Entwicklung von Buche und Fichte. *Geographica Bernensia , G49*, S. 1-185.

CAEMMERER, S. v. (2000). *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis* (Bd. 2). Collingwood: CSIRO Print.

CHMIELEWSKI, F.-M. (2007). Phänologie - ein Indikator zur Beurteilung der Auswirkungen von Klimaänderungen in der Biosphäre. *Promet* (33), S. 28-35.

CHMIELEWSKI, F.-M., MÜLLER, A., & BRUNS, E. (2004). Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961-2000. *Agricultural and Forest Meterology* (121), S. 69-78.

CRAWLEY, M. J. (2005). Statistics: An Introduction using R. West Sussex: Wiley.

DORMANN, C. F., & Kühn, I. (2004). *Angewandte Statistik fÄur die biologischen Wissenschaften.* Leipzig-Halle.

DWD, H. (1991). Anleitung für die phänologischen Beobachter des Deutschen Wetterdienstes. (D. Wetterdienst, Hrsg.) S. 1-155.

ESTRELLA, N., SPARKS, T. H., & MENZEL, A. (2007). Trends and temperature response in the phenology of crops in germany. *Global Change Biology* (13), S. 1737-1747.

FARQUHAR et al., G. (1980). A Biochemical Model of Photosynthetic CO2 Assimilation in Leaves of C3 Species. *Planta* , S. 78-90.

FORSTREUTER, M. (2002). Auswirkungen globaler Klimaänderungen auf das Wachstum und den Gaswechsel (CO2/H2O) von Rotbuchenbeständen (Fagus sylvatica L.). S. 1-317.

GARNIER et al., E. (1997). Specific leaf area and leaf nitrogen concentrationin annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* (111), S. 490-498.

GIVINISH, T. J. (2002). daptive Significance of Evergreen vs. Decidous Leaves: Solving the Triple Paradox. *Silva Fennica , 36* (3), S. 703-743.

GRÜTERS, U. (1998). Der Kohlenstoffhaushalt von Weizen in der Interaktion erhöhter CO2-/O3-Konzentration und Stickstoffversorgung. Inaugural-Dissertation, Justus Liebig Universität Giessen, Biologie, Giessen.

GUNDERSON et al., C. A. (1993). Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of groth in elevated CO2: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant Cell* (16), S. 797-807.

HAGGENMÜLLER, K., & LUTHARDT, V. (2009). Pflanzenphänologische Veränderungen als Folge von Klimawandel in unterschiedlichen Regionen. Fachhochschule Eberswalde.

HÄTTENSCHWILER et al., S. (1997). Thirty years of in situ tree growth under elevated CO2: a model for future forest response? *Global Change Biology* (3), S. 463-471.

HEYDECK et al., P. (2008). Aktuelle Waldschutzsituation für das Land Brandenburg. Landesforstanstalt Eberswalde, Eberswalde.

IPCC. (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report. S. 1-73.

KAISER, K., & KAISER-STOLL, V. Ist ein globales CO2 - Engineering notwendig?

KATTGE, J., & KNORR, W. (2007). Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell an Environment* (30), S. 1176-1190.

KEELING et al., C. D. (1996). Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO2 measurements. *Nature* (382), S. 146-149.

KEELING, C. D., & Whorf, T. (1994). Atmospheric CO2 records from sites in the SIO air sampling network. *T.A. Boden* , S. 16-26.

KENZO et al., T. (2004). Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in canopy trees of five species of Dipterocapaceae in a tropical rain forest. *Tree Physiology* (24), S. 1187-1192.

KIKUZAWA, K. (1991). A Cost-Benefit Analyses of Leaf Habit and Leaf Longetvity of Trees and Their Geographical Pattern. (U. o. Chicago, Hrsg.) *The American Naturalist , 5* (138), S. 1250-1263.

KLINK, H. J. (2008). Vegetationsgeographie. Braunschweig: Westermann Verlag.

LARCHER, W. (2001). Ökophysiologie der Pflanzen. S. 1-408.

LAUSCHER, F., & SCHNELLE, F. (1986). Beiträge zur Phänologie Europas V. Lange phänologische Reihen und ihre Beziehung zur Temperatur. (D. Wetterdienst, Hrsg.) (169), S. 1-24.

LEHSTEN, V. Programm Lafore.

LONG et al., S. P. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *54* (392), S. 2393-2401.

MEDLYN et al., B. E. (1999). Effects of elevated [CO2] on photosynthesis in European forest. *Plant, Cell and Environment* (22), S. 1475-1495.

MEIER, I. C., & LEUSCHNER, C. (2008). Leaf Size and Leaf Area Index in Fagus Sylvatica Forests:Competing Effects of Precipitation, Temperature, and Nitrogen Availability. *Ecosystems* (11), S. 655-669.

MENZEL et al., A. (2008). Bayesian analysis of the species-specific lengthening of the growing season in two European countries in the influence of an insect pest. *International Journal of Biometerology* (52), S. 209-218.

MENZEL et al., A. (2001). Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951-1996. *Global Change Biology* (7), S. 657-666.

MENZEL et al., A. (2003). Variations of the climatological growing seasons (1951-2000) in germany ompared with other countries. *International Journal of Climatology* (23), S. 793-812.

MENZEL, A., & Fabian, P. (1999). Growing season extended in Europe. *Nature , 397* (659).

MENZEL, A., Estrella, N., & Testka, A. (2005). Changes in the temperature response rates of long-term phenological records. *Climate research* (30).

NULTSCH, W. (1986). *Allgemeine Botanik* (8. Auflage Ausg.). Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

PAMPUS, M. (2005). Einschätzungen zur möglichen und bereits nachweisbaren Auswirkungen des globalen Klimawandels auf die Biodiversität in Hessen. (H. L. Geologie, Hrsg.) S. 1-151.

R. (2008). The R Foundation for Statistical Computing. *Version 2.8.1*.

SAGE, R. F. (1994). Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO2: The gas exchange. *Photosynthesis Research* (39), S. 351-368.

SCHABER, J. (2002). Phenology in Germany in the 20th Century: Methods, Analyses and Models. Universität, Geoökologie, Potsdam.

SCHNELLE, F. (1955). Pflanzenphänologie. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft.

SCHÖNWIESE, C. (2008). Der Klimawandel in Vergangeheit und Zukunft. *Amosinternational* (1), S. 17-23.

SCHULTE AUF´M ERLEY, G. (2001). Die Blattanatomie eines schnell und langsam wachsenden Grases in Abhängigkeit von der Stickstoffversorgung. *Agronomy & Crop Science* (187), S. 231-239.

SCHULZE, E.-D. (2002). Pflanzenökologie. Heidelberg: Spektrum Verlag.

SCHULZE, E.-D., & Caldwell, M. (1995). Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin: Springer Verlag.

SHARKEY, D. T. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Envrionment* (30), S. 1035-1040.

SHIPLEY et al., B. (2006). Fundamental Trade-Offs Generating the Worldwide Leaf Economics Spectrum. (E. S. America, Hrsg.) *Ecology , 87* (3), S. 535-541.

SMITH, T. M. (2009). *Ökologie.* München: Pearson Verlag.

STRASSEMEYER, J. (2002). Gaswechsel (CO2/H2O) von Eichenbeständen (Quercus robur L.) unter erhöhter atmosphärischer CO2-Konzentration. Dissertation, Technische Universität Berlin, Fakultät VII - Architektur Umwelt Gesellschaft, Berlin.

STREITFERT, A., GRÜNHAGE, L., & JÄGER, H.-J. (2005). *Klimawandel und Pflanzenphänologie in Hessen.* Institut für Pflanzenökologie, Giessen.

TINN-R. (2001). Tinn R - Gui/Editor for R Language and Environment. *Version 2.3.5.2*.

TREMP, H. (1997). *Pflanzenökologie.* UTB.

VERZANI, J. (2002). *simpleR (Using R for Introductory Statistics).*

WEIGEL, H. J. (2004). Gesunde Pflanzen unter zukünftigem Klima. Wie beeinflusst der Klimawandel die Pflanzenproduktion? *Biomedical and Science* (57), S. 6-17.

WILLERT, D. v. (1995). *Experimentelle Pflanzenökologie.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

WRIGHT et al., I.-J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. (N. P. Group, Hrsg.) *Nature* (428), S. 821-827.

WULLSCHLEGER et al., S. D. (2002). Tree responses to rising CO2 in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell & Environment* (22), S. 683-714.

XU, L., & BALDOCCHI, D. (2003). Seasonal trends in photosyntetic parameters and stomatal conductance of blue oak under prolonged summer drought and high temperature. (H. Publishing, Hrsg.) *Tree Physiology* (23), S. 865-877.

YANG et al., H.-B. (2008). Seasonal Variation and Correlation with Environmental Factors of Photosynthesis ans Water Use Efficiency of Juglans regia and Ziziphus jujuba. (I. o. Botany, Hrsg.) *Journal of Integrative Plant Biology , 50* (2), S. 210-220.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, Manuela Al Hassani, geb. Müller, dass ich diese Diplomarbeit selbständig verfasst, noch nicht anderwärtig für Prüfungszwecke vorgelegt, keine anderen als die angegebenen Quellen oder Hilfsmittel verwendet habe.

……..

Manuela Al Hassani

Frankfurt am Main, den 28.09.2010