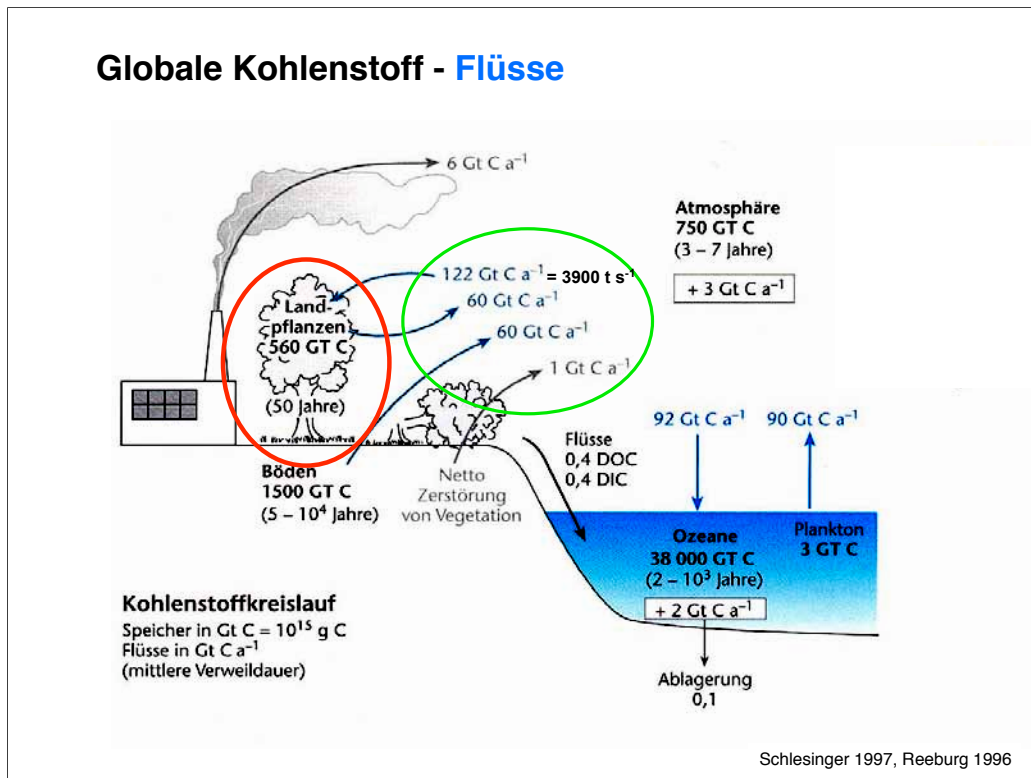


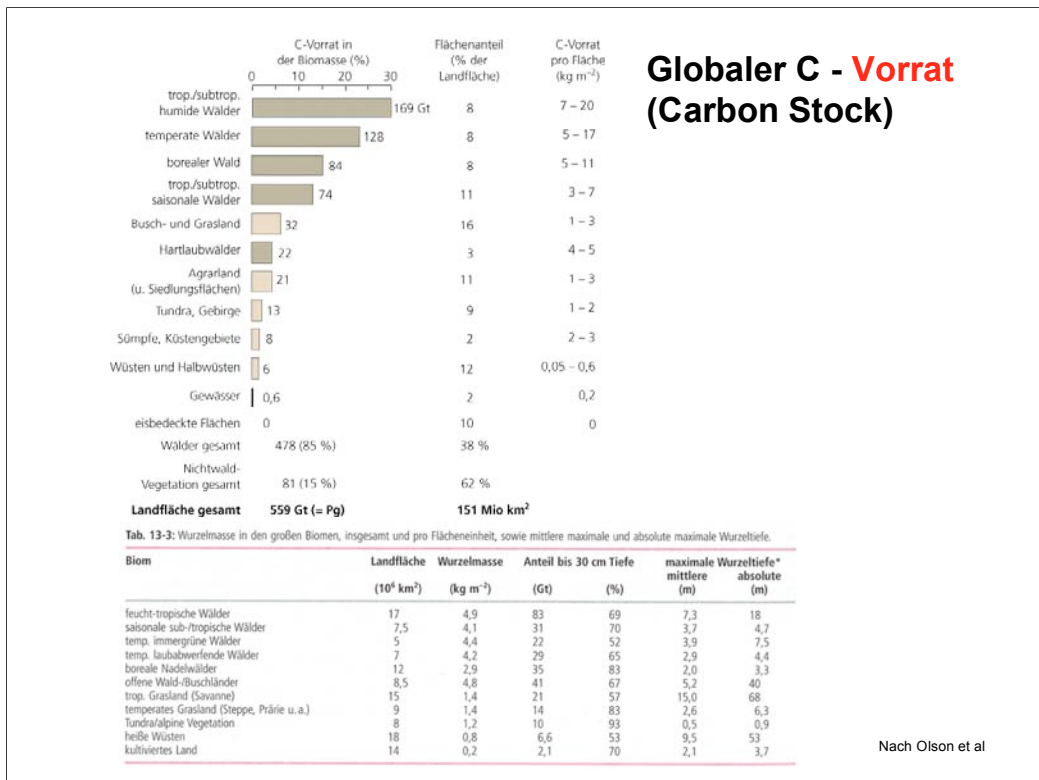
Variabilität der Stoffflüsse in natürlichen Ökosystemen, C und H₂O Kreisläufe

Rolf Siegwolf
Paul Scherrer Institut, CH5232 Villigen Switzerland

Globale Kohlenstoff - Flüsse



Globale Kohlenstoffflüsse zwischen der Atmosphäre und der Vegetation. Beachtenswert ist der Kohlenstoffvorrat der Vegetationsdecke von 560 GT im Vergleich zu dem in der Atmosphäre, dem Boden und der Ozeane. Der grösste C - Umsatz erfolgt jedoch via Vegetation



Die grössten C-Speicher der terrestrischen Vegetation sind Wälder und ein Grossteil deren Biomasse ist unterirdisch angelegt (vergl. Tabelle)

Mengenangaben zu den pflanzlichen Produkten

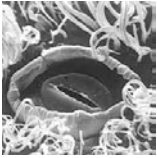


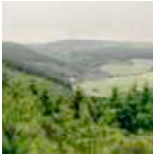

Tab.13-5: Weltweite Erträge an Pflanzenprodukten für den menschlichen Gebrauch (FAO 1999).

Produktart	Frischgewicht (10 ⁶ t)	Produktart	Frischgewicht (10 ⁶ t)
Getreide	2064	Sonstige Salat, Kürbisse, Blumenkohl, Süßmais,	284
Mais	600	Spinat u.v.a.)	
Weizen	596	Obst	515
Gerste	584	Zitrusfrüchte	98
Hirse	130	Bananen (Obst- u. Kochbananen)	89
Haller	89	Trauben	61
Roggen	25	Apfel	60
Sonstige (Buchweizen u. a.)	20	Wassermelonen	52
Stärkeknollen u. -wurzeln	19	Mangos	24
Kartoffel	650	Zuckermelonen	19
Maniok	294	Birnen	16
Batate	168	Ananas	13
Sonstige (Yam, Taro u. a.)	135	Pflauche u. Nektarinen	12
Zuckerpflanzen	52	Sonstige (Pflaumen, Papayas, Datteln, Erdbeeren, Aprikosen, Kirschen, Avocados u.v.a.)	71
Zuckerrübe	1275	nussartige Früchte und Samen	7
daraus Rohzucker	263	Mandeln, Walnüsse, Cashewnüsse, Haselnüsse, Echte Kastanien u.v.a.)	
Hülsenfrüchte	59	Genussmittel	47
Bohnen	19	Wein	28
Erbsen	12	Tabak	7
Kichererbsen	9	Kaffee	6
Saubohnen	4	Kakao	3
Sonstige (Linsen u. a.)	15	Tea	3
Öl- und Fettfrüchte (bzw. -samen)	483	Gewürze	5
Sesjabohne	154	pflanzliche Fasern	24
Ölpalmfrüchte	98	Baumwolle	18
Baumwollsaamen	52	Jute	3
Kokosnüsse	47	Sonstige (Flachs, Sisal, Hanf, u. a.)	3
Raps	43	Kautschuk	7
Erdnüsse	33	tierische Produkte	846
Sonnenblumen	28	Fleisch	226
Oliven	13	Milch	562
Sonstige (Leinsamen, Sesam, u. a.)	13	Eier	54
Gemüse	559	Hanig	1
Tomaten	95	Schafwolle	ca. 2
Kohl und Kraut	49	Futtermittel	5083
Zwiebel	44	Luzerne	521
Gurken	29	Mais	472
Eierfrüchte	21	Sonstige (Gras, Klee)	529
Karotten	18	Futterrüben, -kürbisse u. a.	1645
Paprika	18	Heu	1918

Die fett gedruckten Summen stimmen wegen Rundung der letzten Stellen nicht exakt mit den Teilmengen überein.

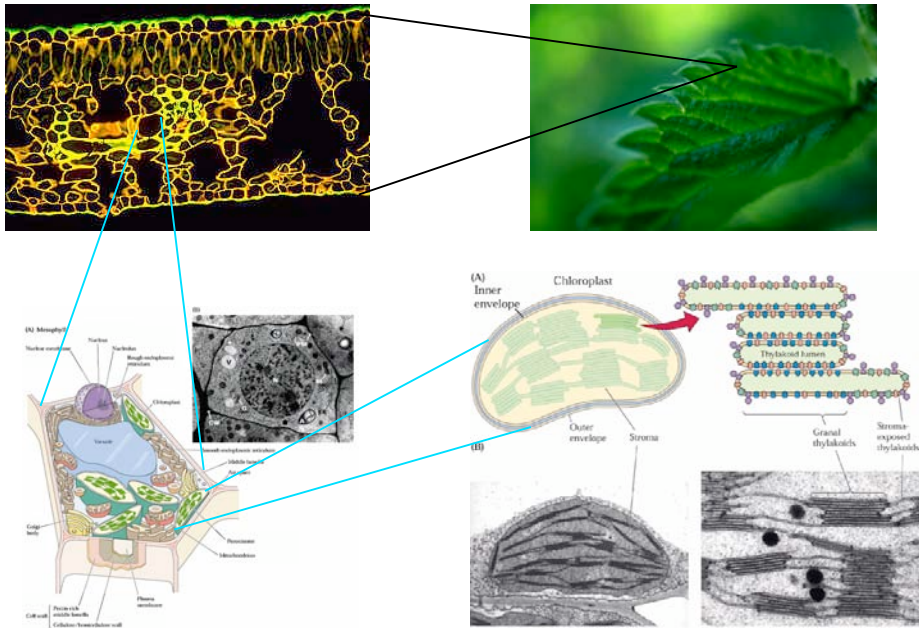
Weltweite Erträge an verschiedenen Pflanzenprodukten für den menschlichen Gebrauch

Größenordnungen der C - Flüsse auf verschiedenen Skalen

Scale	 Stomata	 Blatt (70 cm ²)	 Baum	 Schweizer Wald	 Global
1. Gas	180 ng Tag ⁻¹	210 mg Tag ⁻¹	0.7 kg Tag ⁻¹	16 kt Tag ⁻¹	0.33 Gt Tag ⁻¹
CO₂	180*10⁻¹⁵t d⁻¹	210*10⁻⁹t d⁻¹	0.7*10⁻³t d⁻¹	16*10³t d⁻¹	0.33*10⁹t d⁻¹
	36 µg Tag ⁻¹	42 g Tag ⁻¹	120 kgTag ⁻¹	27400 ktTag ⁻¹	100 Gt Tag ⁻¹
H₂O	36*10⁻¹²t d⁻¹	42*10⁻⁶t d⁻¹	120*10⁻³t d⁻¹	2,7*10⁷t d⁻¹	100*10⁹t d⁻¹

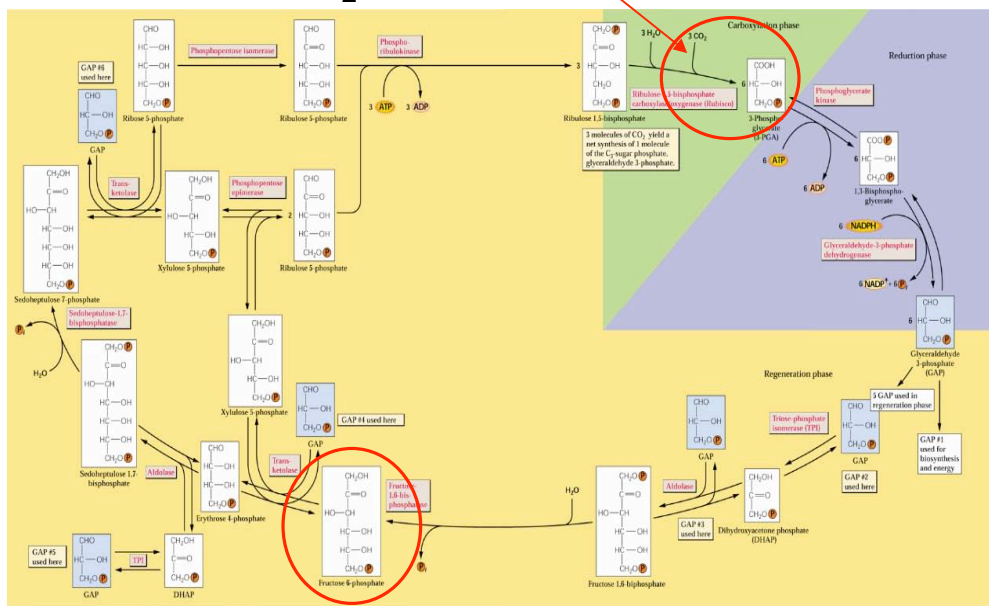
Verschiedene Größenordnungen der Kohlenstoffflüsse (von der Stomata, ca. $180 \cdot 10^{-15}$ Tonnen/Tag) bis zur weltweiten C-Fixierung ($0.3 \cdot 10^9$ Tonnen pro Tag)

Vom Blatt zum Chloroplasten



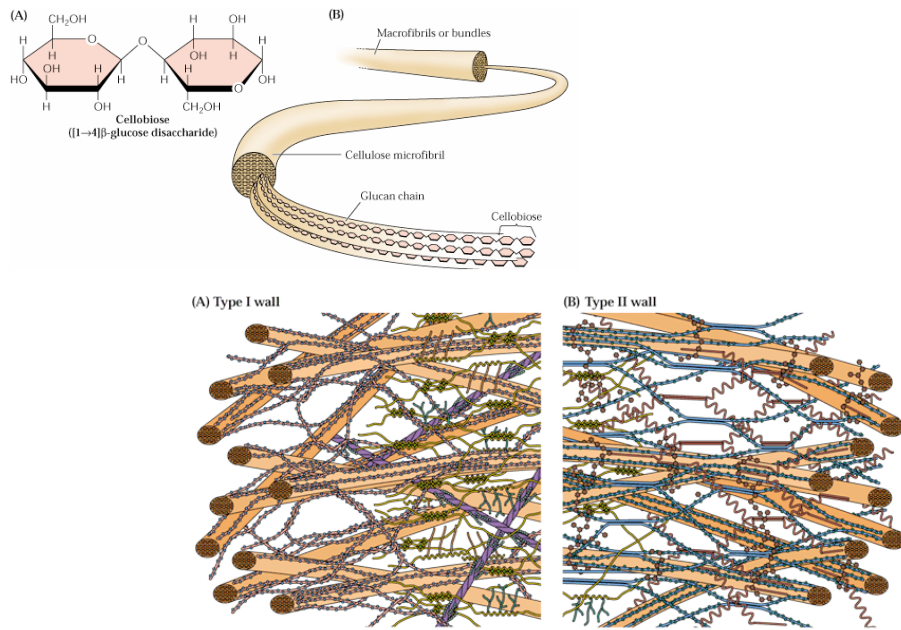
Der Weg eines CO_2 Moleküls von der Atmosphäre (via Blattinnere, Zelle und zum Chloroplasten) bis zur biochemischen Fixierung und der Biosynthese von Zucker.

Einbau des CO₂



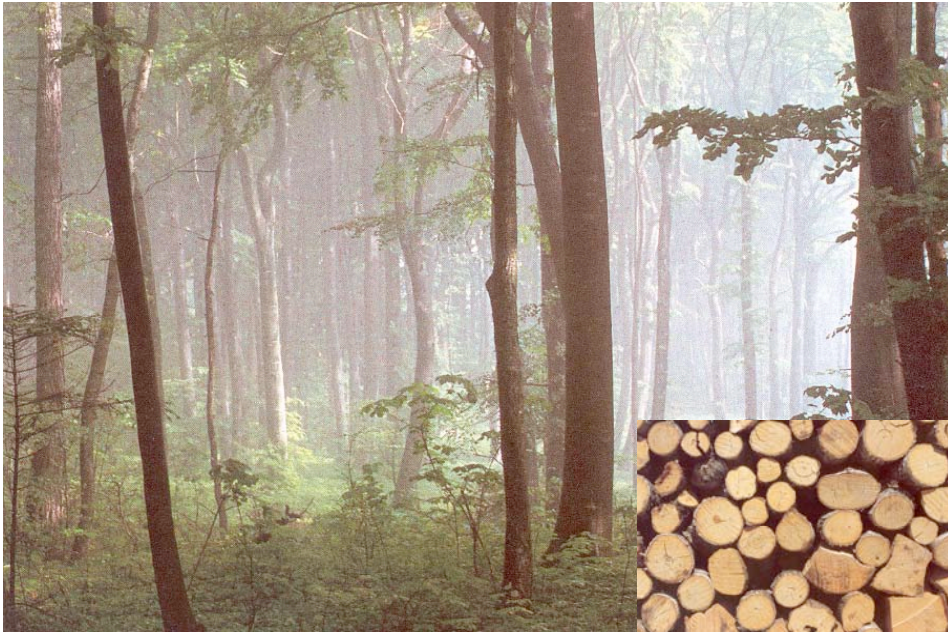
Fixierung des CO₂ via Rubisco und Einbezug in den Calvinzyklus u.a. zur Zuckersynthese (Fructose 6-Phosphat), der Ausgangssubstanz für weitere pflanzliche Produkte und dem "Betriebsstoff" für die gesamten metabolischen Prozesse.

„Polimerisierung“ der Zuckermoleküle

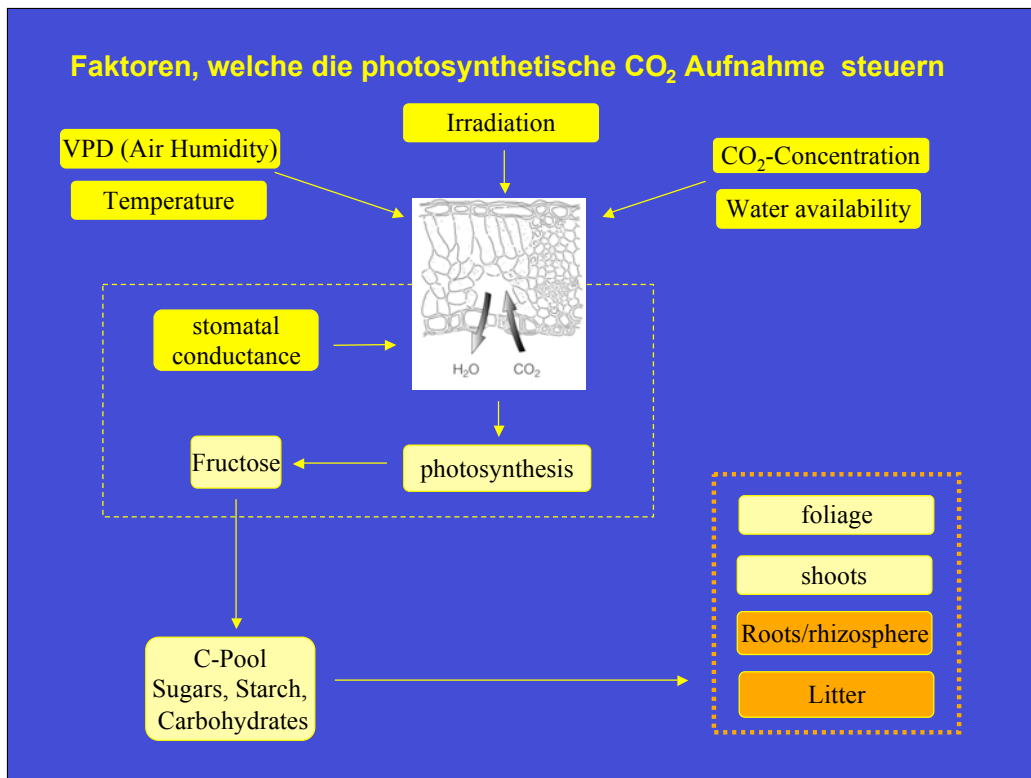


Über die chemische Verknüpfung der einzelnen Zuckermoleküle zur Zellulose

Biomasse

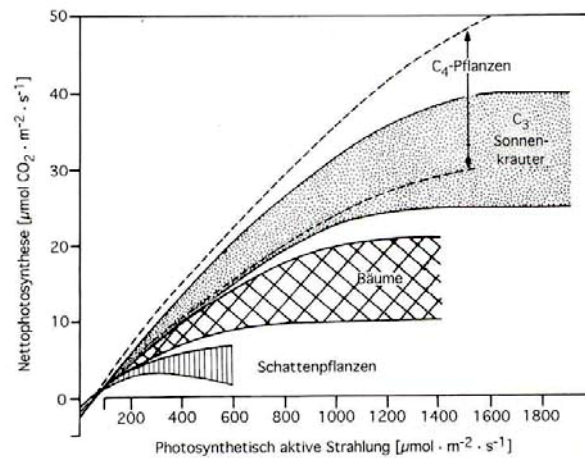


.... bis hin zur Biomasse eines gesamten Ökosystems



Umweltfaktoren, welche die Photosynthese steuern: **Licht** ist die Primärenergie, welche in den Chloroplasten zum Aufbau energetisch höher liegende Moleküle verwendet wird. Temperatur beschleunigt (Wärme) oder verlangsamt (Kälte) die biochemischen Prozess. CO₂ ist das „Ausgangsmaterial“ zur pflanzlichen Biomasse. CO₂ und Wasser werden mit Hilfe von Lichtenergie zu Zucker und letztlich zur Biomasse umgewandelt. Je nach CO₂ Konzentration kann die Nettophotosynthese kurzfristig gesteigert werden, wobei nach einer gewissen Zeit die Photosynthesekapazität wieder reduziert wird („Downregulation“). Entsprechend wichtig ist die Wasserverfügbarkeit. Da der Gasaustausch von CO₂ und Wasser durch die gleichen Poren (Stomata) stattfindet verliert die Pflanze während der Photosynthese auch Wasser. Um den Wasserverlust, der besonders bei trockener Luft hoch ist gering zu halten, muss die Porenöffnungsweite so optimiert werden, dass noch genug CO₂ aufgenommen werden kann aber gleichzeitig nicht zuviel Wasser verloren geht. Vom Blatt werden die Kohlehydrate via Leitgefäße zum Stamm und den Wurzeln geleitet, zu deren metabolischem Unterhalt und des Wachstums. Abgestorbenes Material der Pflanze wird im Boden durch die Mikroorganismen zersetzt wodurch die Nährstoffe für die Pflanze wieder verfügbar werden. Nährstoffe, wie N, P, K, Mg etc. werden über die Wurzeln dem gesamten pflanzlichen Organismus zugeführt.

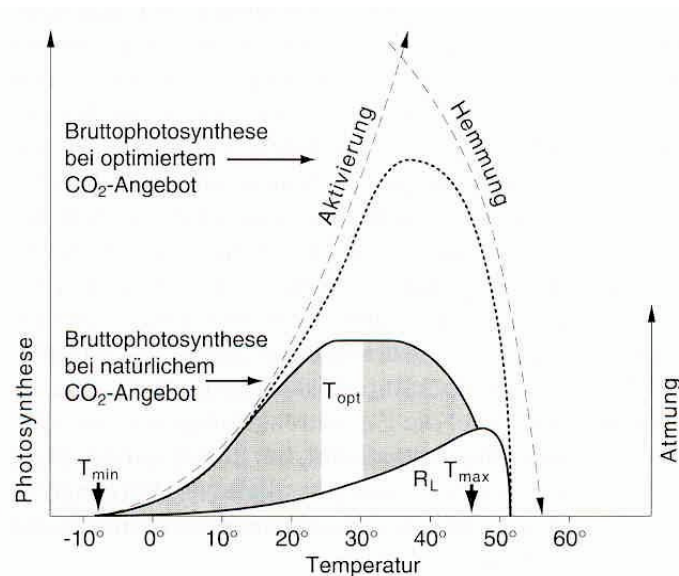
Lichtabhängigkeit



Die grosse Bandbreite der Sättigungsbereiche ist Spezies spezifisch, aber auch ein Ergebnis von Aklimatisations-Prozessen.

Ein Beispiel zur Reaktions-Bandbreite, wie Pflanzen auf verschiedene Umweltfaktoren reagieren können. Einerseits hängt die Reaktionsintensität auf verschiedene Umweltfaktoren von der Pflanzenart selber ab, andererseits passen sich die Pflanzen an ihre Umgebungsbedingungen an, so dass die Blätter der gleichen Pflanze im Schatten die niedrigen Lichtintensitäten effizienter nutzen können d.h. bei geringen Lichtintensitäten einen höhere CO₂ Assimilation erreichen als Sonnenblätter, die letzteren dafür aber hohe Lichtintensitäten besser nutzen, durch wesentlich höhere Photosynthese-Raten.

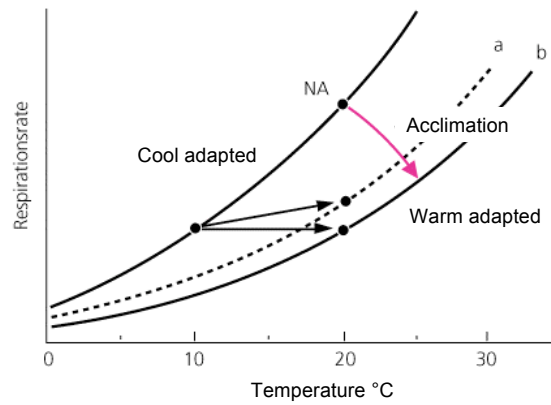
Temperaturabhängigkeitskurve



Nach Larcher

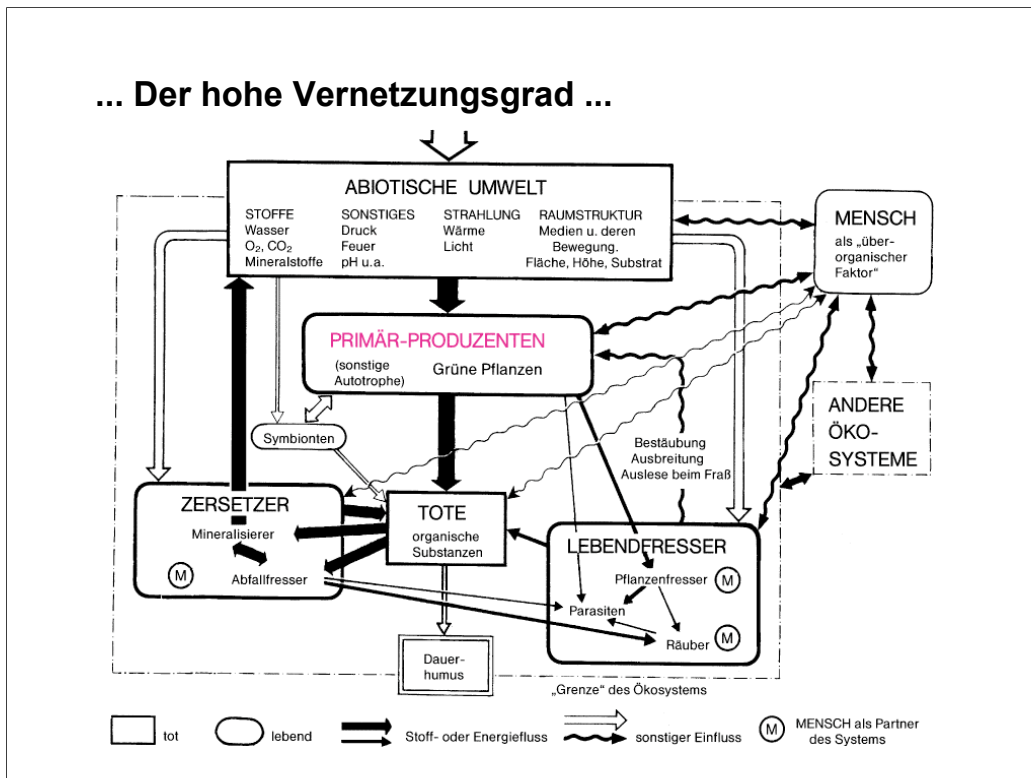
Da Pflanzen weder Kälte noch Hitze ausweichen können, besitzen sie die Fähigkeit sich an unterschiedliche Temperaturen anzupassen. Wird zB. eine Pflanze zunehmend höheren Temperaturen ausgesetzt, so verschiebt sich das Temperaturoptimum der Photosynthese auch in Richtung höhere Temperaturen, so dass weitgehend die gleiche Photosyntheseleistung über einen breiten Temperaturbereich erzielt werden kann. Ebenso die Anpassung an tiefere Temperaturen erfolgt, allerdings etwas langsamer.

Aklimatisation der Atmung

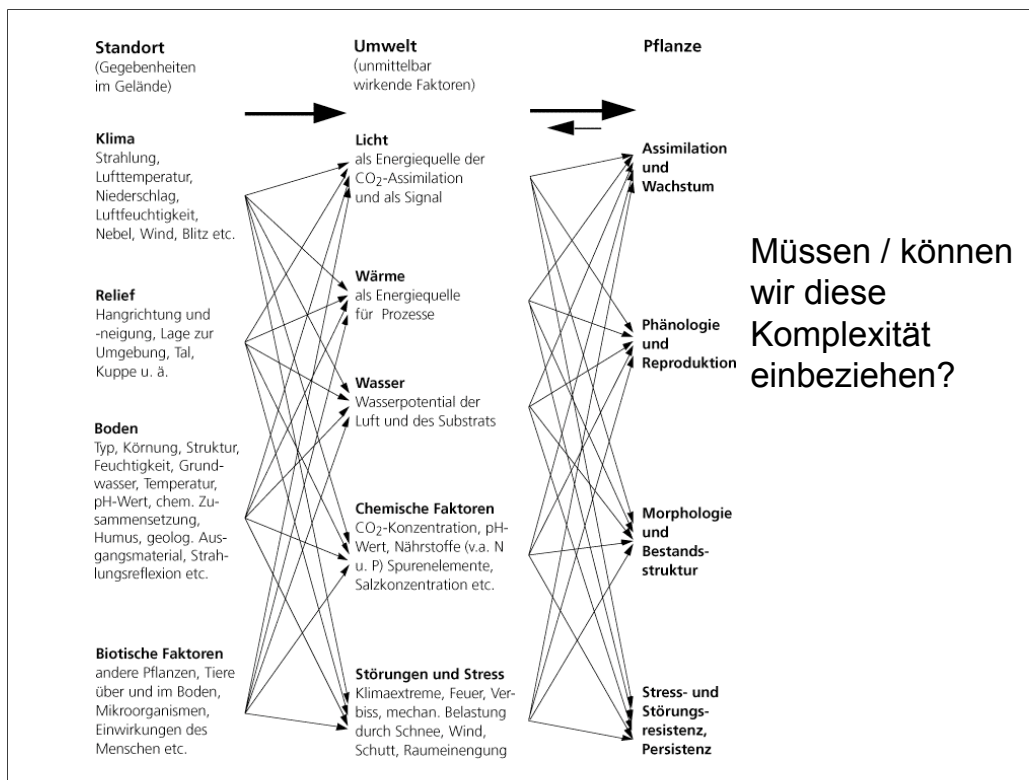


Ebenso passt sich die Pflanze bezüglich der Respirationsintensität an, so dass sie die Atmungsrates nach einer gewissen Expositionszeit bei höheren Temperaturen wieder reduziert.

... Der hohe Vernetzungsgrad ...

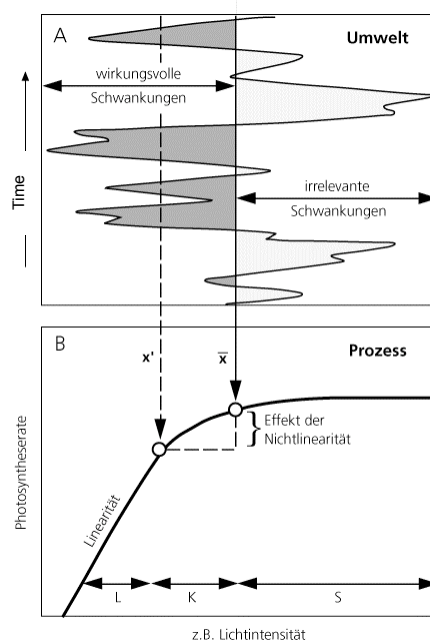


Ein typisches Charakteristikum der Ökosysteme ist der enorm hohe Vernetzungsgrad zwischen den verschiedenen Organismen, Kompartimenten und der abiotischen Umwelt. Die Vernetzung ist derart hochgradig, dass es kaum möglich ist, diese voll in ihrem Umfang zu erfassen.

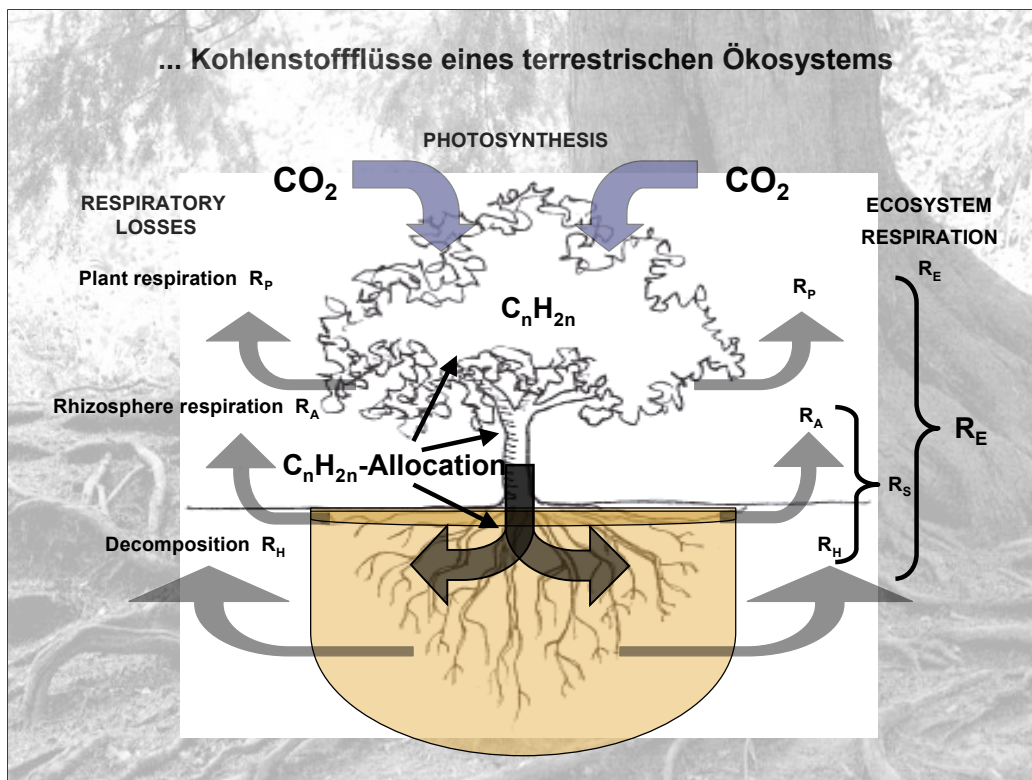


Können und müssen wir das System in seiner vollen Komplexität erfassen? Vermutlich werden wir dazu wohl nie voll in der Lage sein, daher ist es sinnvoll, dass wir gewisse Vereinfachungen treffen und nur gewisse Teile des Systems näher untersuchen, im Wissen dass wir jeweils einen grossen Bereich des Systems für unsere Betrachtung / Analyse ausblenden oder zumindest in vereinfachter Form mitberücksichtigen, ist es möglich Teilaspekte zu verstehen und zu quantifizieren und Zusammenhänge in Groben Zügen zu erfassen.

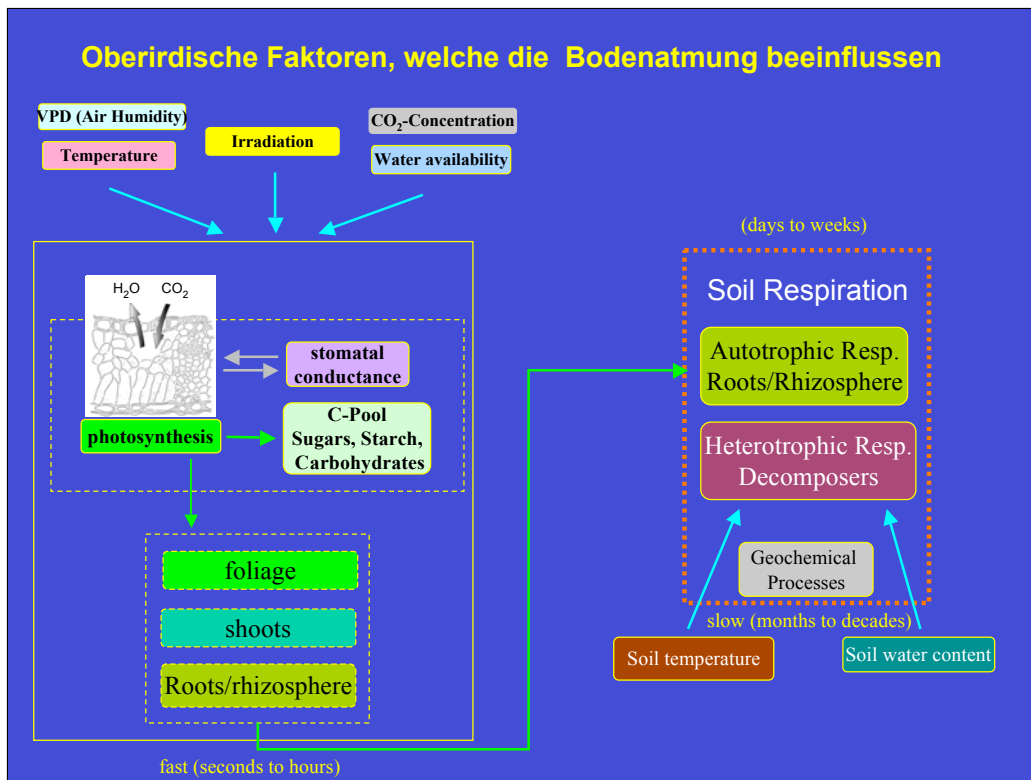
Welche sind die relevanten Faktoren



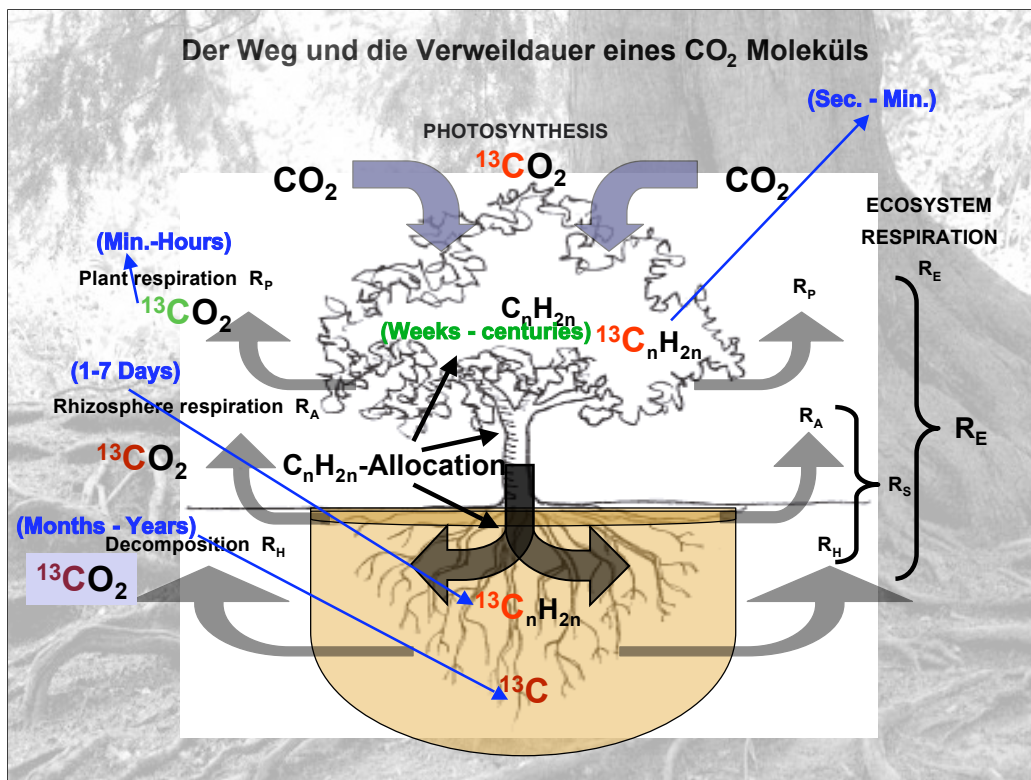
Bestimmung der relevanten Parameter am Beispiel der Lichtabhängigkeitskurve der Photosynthese:.. Je nach Umweltbedingungen können sich geringfügige Änderungen stark auf den Stoffwechsel auswirken, zB. Die Lichtabhängigkeit der Photosynthese im nichtgesättigten (Schwachlicht-Bereich), während im starken Lichtbereich selbst eine grosse Variabilität der Lichtintensität keine Veränderung der Photosynthese mehr bewirkt, da das System bereits Lichtgesättigt ist.



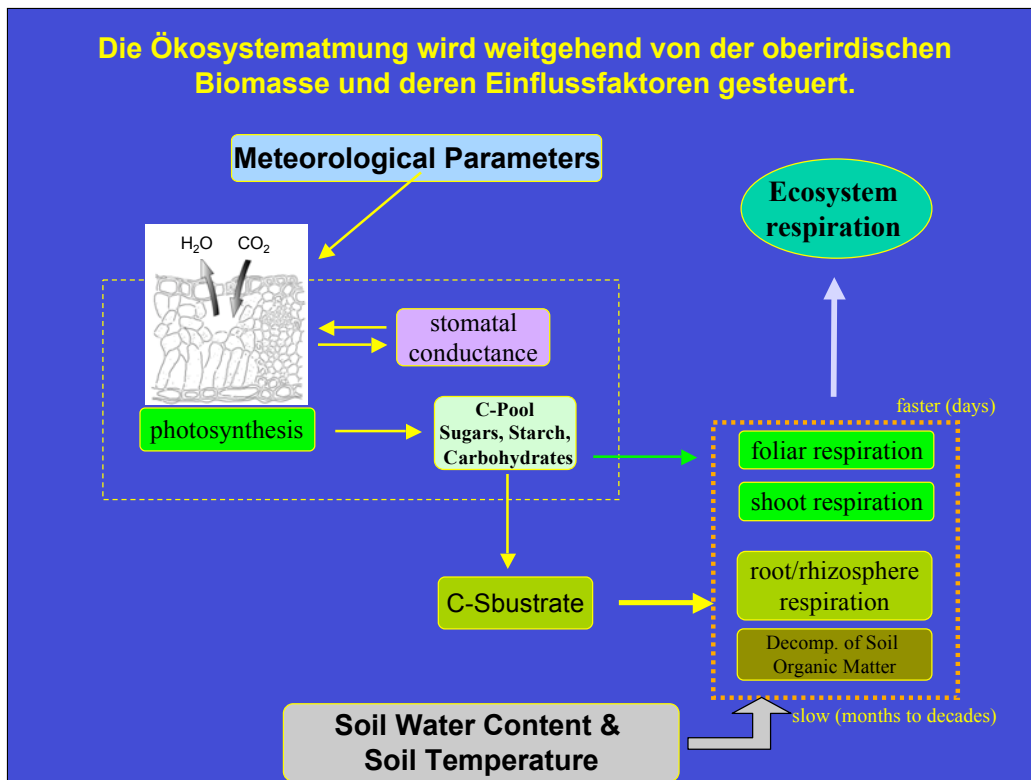
Das von den Blättern in der Baumkrone assimilierte CO_2 wird nur teilweise zum Aufbau der Biomasse verwendet. Der grösste Teil des erworbenen Kohlenstoffes wird wieder durch die Respiration freigesetzt. Die Ecosystem Respiration (R_E) setzt sich aus der Pflanzenrespiration (R_p), der autotrophen Bodenatmung (R_A) und heterotrophen (R_H) zusammen. Die autotrophe Bodenatmung entstammt der Rhizosphäre, und wird direkt von den Komponenten, welche zu den autotrophen Organismen (Primärproduzenten, Pflanzen) gehören gespeist. Die heterotrophe Atmung ist die CO_2 -Freisetzung der Zersetzer, Mikroorganismen, welche totes Material (oberirdische Streu und abgestorbene Wurzel, Mikhorrisa etc.) abbauen.



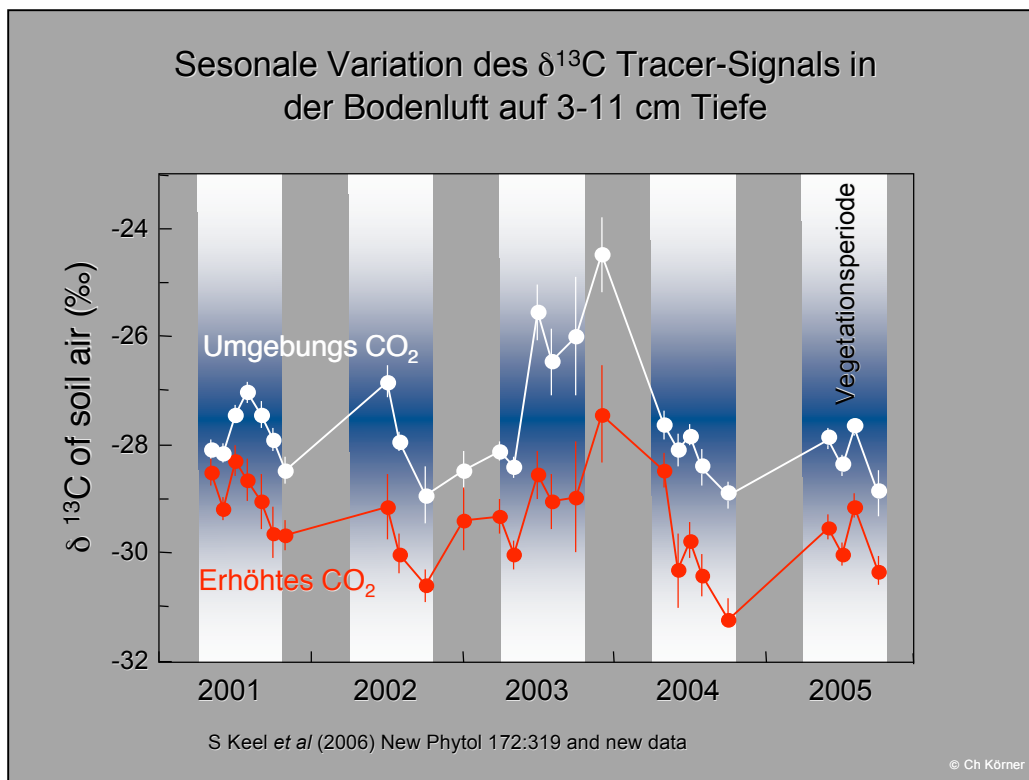
50-60% der Bodenatmung entstammt der autotrophen Atmung, während die heterotrophe Atmung in erster Linie aus dem Abbau der deponierten Streu, abgestorbenen Wurzelbiomasse und den Exudaten kommt. Somit ist die Bodenatmung im Wesentlichen vom Substrat abhängig, das die oberirdische Biomasse dem Boden zuführt. Entsprechend ist die Bodenatmung sehr stark von denjenigen Faktoren abhängig, welche auch die oberirdischen Biomassen-Produktionsprozesse steuern. Dies sind im Wesentlichen Licht, VPD (Dampfdruck Differenz), Temperatur, CO₂-Konzentration und Wasserverfügbarkeit. Erst in zweiter Linie wirkt sich die Bodentemperatur und der Bodenwassergehalt auf die gesamt Bodenatmung vor allem via heterotrophe Atmung (Streuabbauende Mikroorganismen) aus.



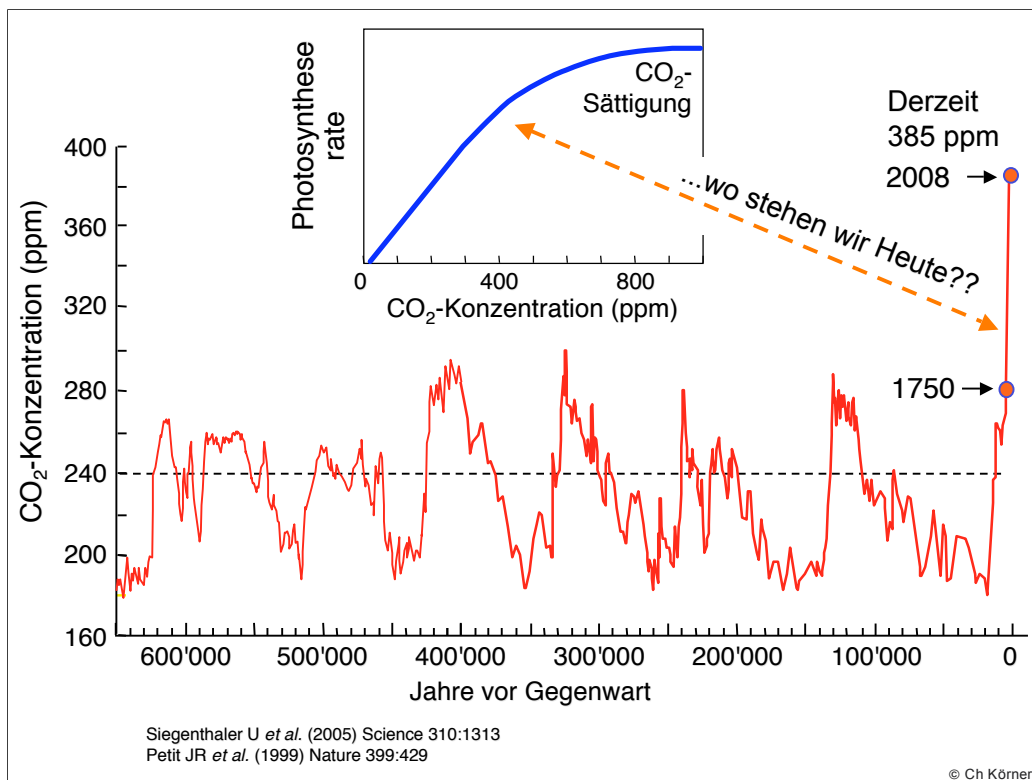
Je nach Kompartiment erreichen die assimilierten CO₂ Moleküle in sehr unterschiedlichen Zeitskalen ihre „Zielbestimmung“ und werden auch in entsprechend unterschiedlichen Zeitabständen wieder Veratmet. Auf Blattebene kann das innerhalb weniger Sekunden geschehen, während es in Böden oder Baumstämmen bis zu mehreren Jahren dauern oder gar Jahrhunderten dauern kann, bis der fixierte Kohlenstoff via Atmung wieder in die Atmosphäre abgegeben wird.



Die Ökosystematmung ist weitgehend von der Vegetationsdecke und den Einflussfaktoren, welche die Biomassen-Produktion und den Pflanzengasaustausch beeinflussen abhängig.

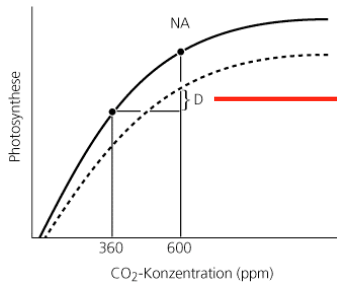


Anhand von markiertem CO_2 (abgereichert im ^{13}C -Isotop) wird die CO_2 Freisetzung aus dem Boden sichtbar. Die weiße Linie entspricht dem ^{13}C Signal das von Bäumen entstammt, welche Umgebungs- CO_2 (nicht markiert) ausgenommen haben und die rote Linie repräsentiert das Isotopensignal von markierten (erhöhtem CO_2) exponierten Bäumen. Im Rahmen des Swiss Canopy Crane Projektes (SCC) in Hofstetten (Leitung Prof. Ch. Körner, Univ. Basel) werden ausgewachsene Bäume einer erhöhten CO_2 Konzentration (ca. 540ppm) ausgesetzt. Das zugeführte CO_2 ist stark ^{13}C abgereichert, daher ist es möglich, den Kohlenstofffluss von der Blattaufnahme bis zur CO_2 -Freisetzung aus der Wurzel zu verfolgen. Anhand dieser Daten kann abgeschätzt werden, wie viel vom frisch assimilierten Kohlenstoff durch die Rhizosphäre wieder unmittelbar veratmet wird.

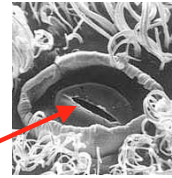
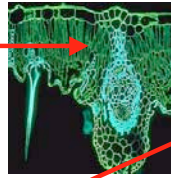


In vergangenen Zeitepochen variierte die CO₂-Konzentration in der Erdatmosphäre zwischen 180 und 290 ppm. Eine Zunahme der CO₂ Konzentration auf 385 ppm konnte in den letzten 650 k Jahren nicht beobachtet werden umso weniger, als diese Zunahme innerhalb von nur 260 Jahren erfolgte (Im Vergleich zu einem Zeithorizont von 650'000 Jahren). In dem Zusammenhang stellen sich die folgenden Fragen: Wie reagiert die Vegetation auf diese Erhöhung der CO₂ Konzentration? Wie weit wird die Produktion durch die CO₂-Erhöhung zunehmen? Kommt es zu Anpassungs-Mechanismen? Können wir davon ausgehen, dass die Vegetation die CO₂ Zunahme kompensiert? Wenn ja, in welchem Zeitraum? Könnte es sein, dass wir Heute bereits eine Sättigungs-CO₂ Konzentration erreicht haben?

Aklimatisation an erhöhtes CO₂



Scale

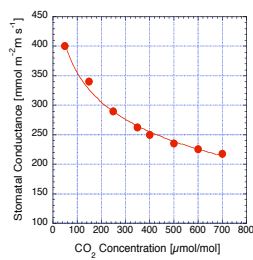


Cells

Stomata

Leaf

CO₂-Response Curve of Stomatal Conductance



Process Level

Biochemistry

Physiology

Morphology

Effect

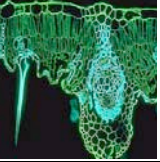



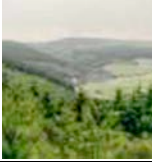
Reduction of the Rubisco activity

Stomatal Closure

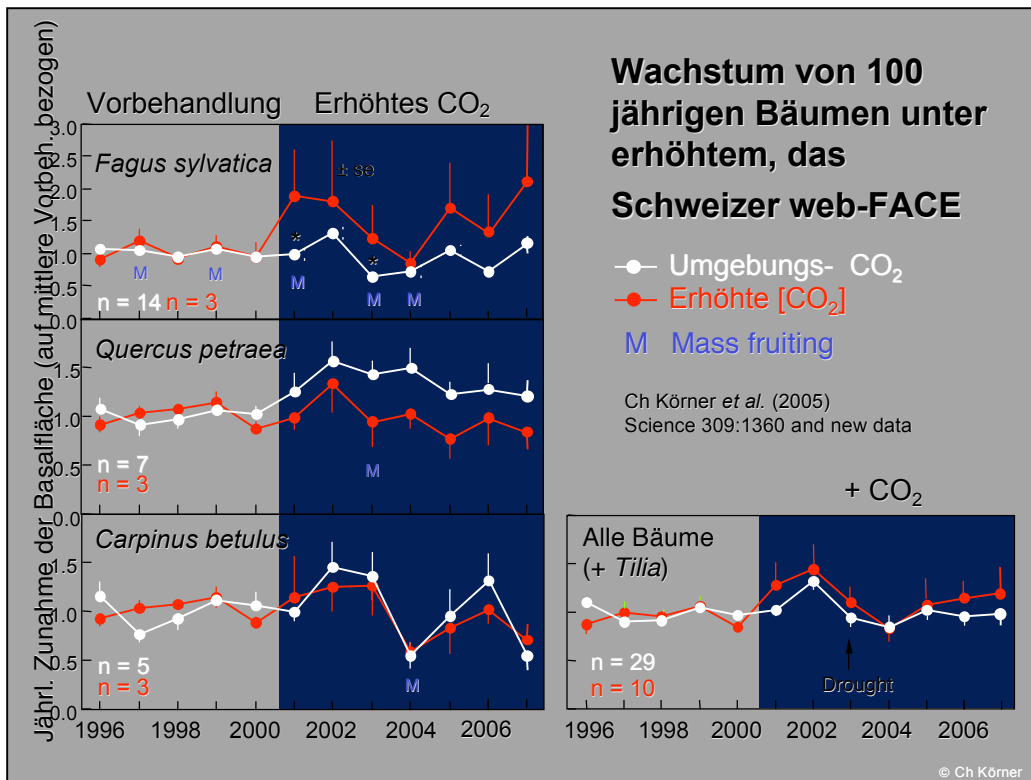
Reduction of the stomatal density

Pflanzen aklimatisieren sich auf verschiedenen Ebenen an eine erhöhte CO₂ Konzentration: Auf der biochemischen Ebene wird die Regenerationsrate des Enzyms, welches für die CO₂ Fixierung verantwortlich ist reduziert, da die Pflanze aufgrund des erhöhten CO₂-Angebotes genügend Kohlenhydrate bilden kann. Auf der physiologischen Ebene führt eine CO₂ Zunahme zu einer Reduktion der stomatären Leitfähigkeit, auf der Blattebene wurde zum Teil eine Reduktion der stomatären Dichte beobachtet.

Reaktion der Pflanzen auf Veränderungen von Umwelteinflüsse, z.B. Zunahme des CO₂

Scale					
	Cells	Stomata	Leaf	Whole plant	Forest
1.					
Process Level	Biochemistry	Physiology	Morphology	Canopy	Ecosystem
Effect	Reduction of the Rubisco activity	Stomatal Closure	Reduction of the stomatal density	Reduction of the number of leaves	Lack of nutrients

In Pflanzenwuchskammern führte eine Erhöhung der CO₂ Konzentration auch zu einer Reduktion der Blattmasse. Offensichtlich ist es die Menge an gebildeten Kohlenhydraten, welche regulierend auf den Kohlenstoffwerb einwirkt. Auf der Ökosystemebene kann eine erhöhte Biomassenproduktion zu einem Nährstoffmangel führen, da die Nährstoffe in der Biomasse gebunden sind. Wenn der Abbau der toten Biomasse nicht mit der beschleunigten Biomassenbildung Schritt halten kann, führt dies zu einem Nährstoffmangel, da diese in der Streu gebunden sind. Dadurch wird die Photosyntheseleistung und im Weiteren auch die Biomassenproduktion wieder reduziert.



Die Versuche im SCC-Projekt in Hofstetten zeigen, dass die verschiedenen Baumarten unterschiedlich auf erhöhtes CO₂ reagieren. Während bei der Buche und Eiche ein Biomassenzuwachs beobachtet werden kann, scheint die Linde und die Hainbuche das Mehrangebot an CO₂ nicht in eine höhere Biomassenproduktion umzusetzen.

Treibt die Assimilation das Wachstum an oder umgekehrt?

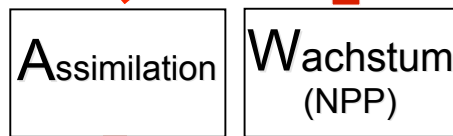
Licht und CO₂ treiben die Assimilation

CO₂-Abgabe wird durch die CO₂-Aufnahme gesteuert

CO₂

CO₂
(R)

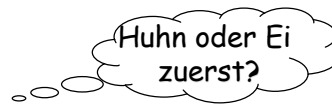
A oder W zuerst?



- wenn N limitierend ist ---> W steuert A
- wenn CO₂ oder Licht limitierend sind ---> A steuert W
- Die Feinabstimmung zwischen A und W maskiert die Ursache und Wirkung
→ kontrollierte Experimente

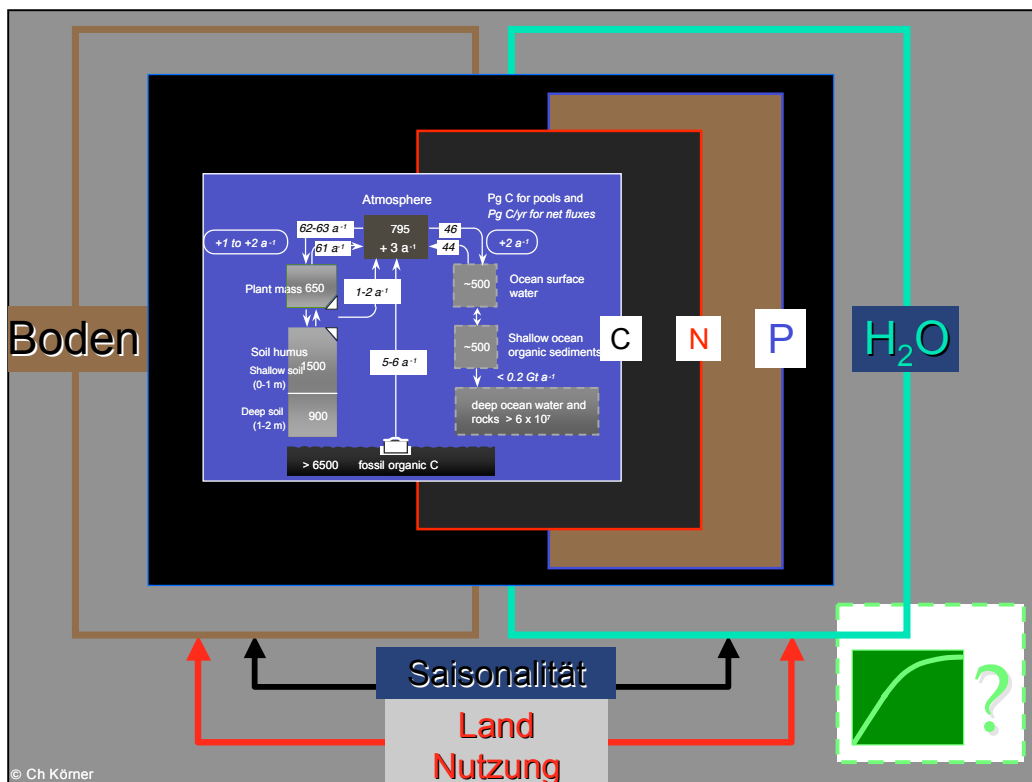
Nährstoffe etc.

(N Aufnahme, Water)
plus Ontogenie & Temperatur
sind mit beeinflussend für die Sink Stärke



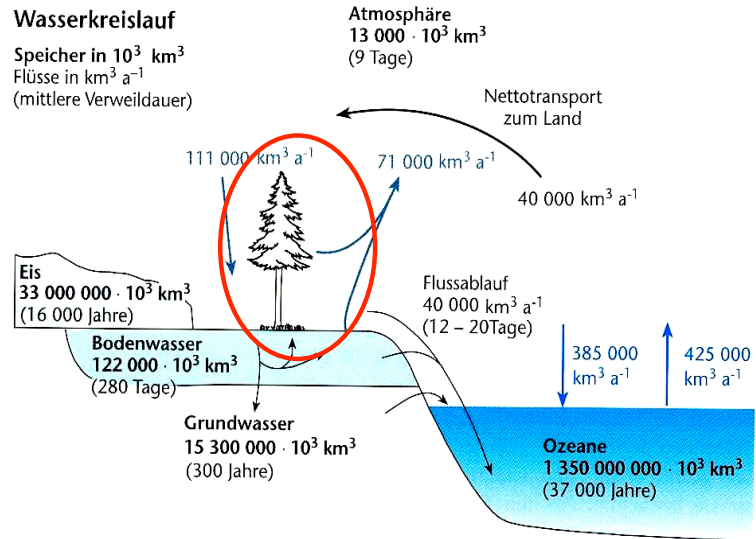
© Ch Körner

Wachstum und Assimilation sind sehr eng miteinander gekoppelt: Steuernde Größen in dieser Wechselwirkung sind die Nährstoffe, der Wasserhaushalt, Temperatur, Ontogenie etc. Wird das Wachstum durch diese Größen limitiert, dann wird die Assimilation durch das Wachstum gesteuert. Sind Licht oder CO₂ limitierend, dann steuert die Assimilation das Wachstum. Die Feinabstimmung zwischen Wachstum und Assimilation erschwert die klare Festlegung des Ursachen - Wirkungsgefüge, was in Feldversuchen kaum möglich ist. Dazu sind kontrollierte Experimente notwendig.



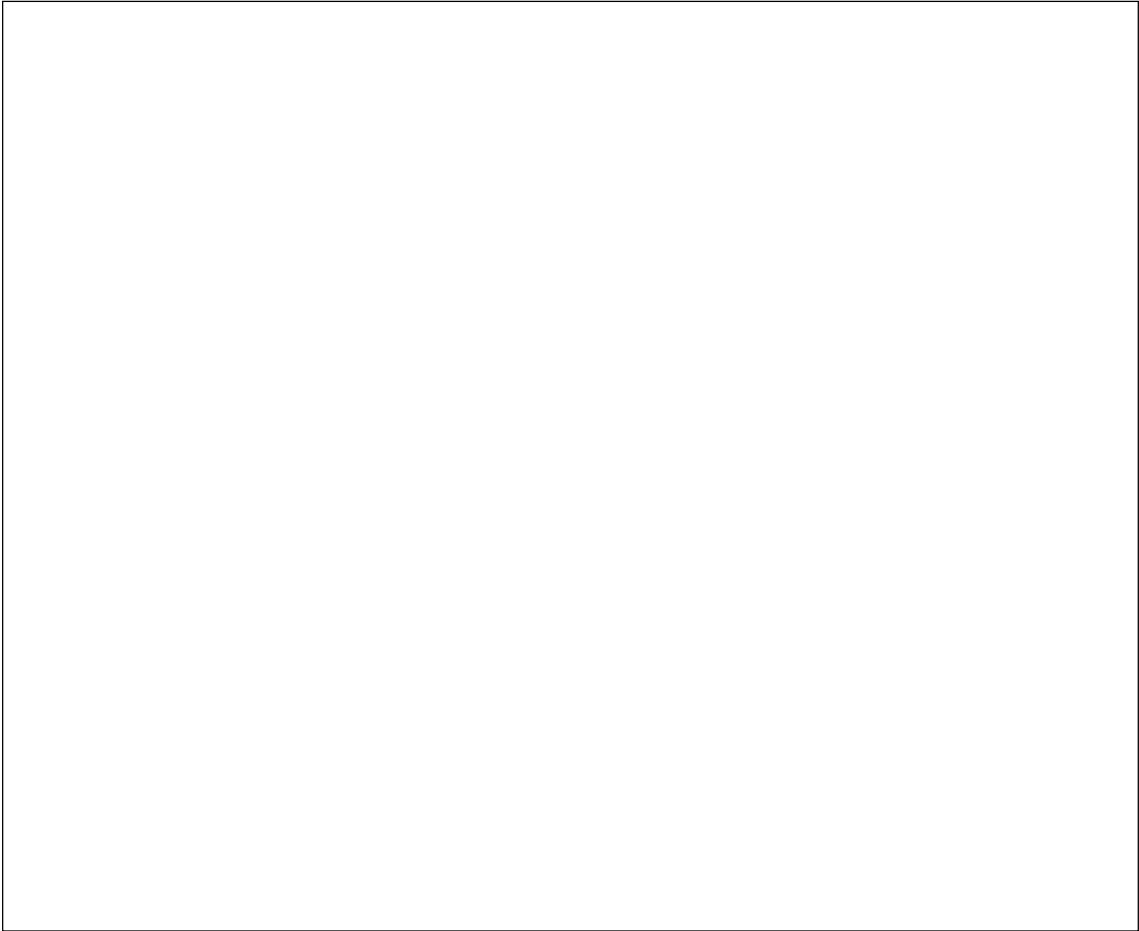
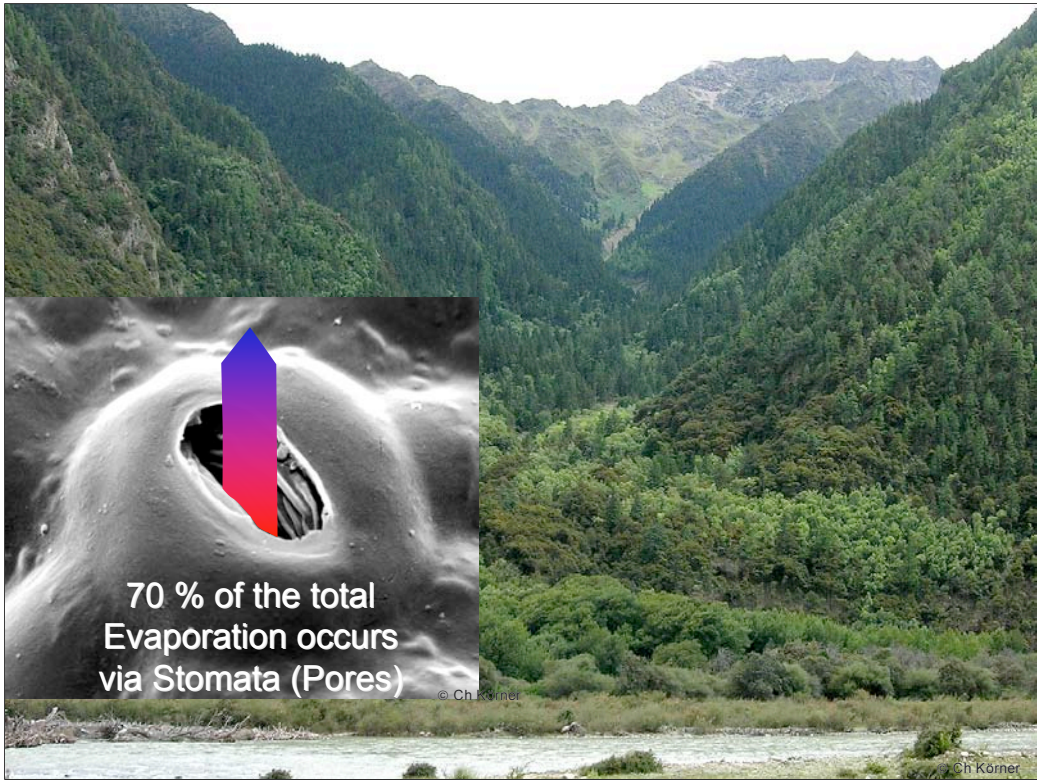
Nebst den bisher beschriebenen Einflussgrößen spielt die Landnutzung eine ganz wesentliche Rolle und beeinträchtigt die Nährstoffverfügbarkeit ganz entscheidend und damit auch die Produktion und letztlich die Zusammensetzung der Vegetationsdecke

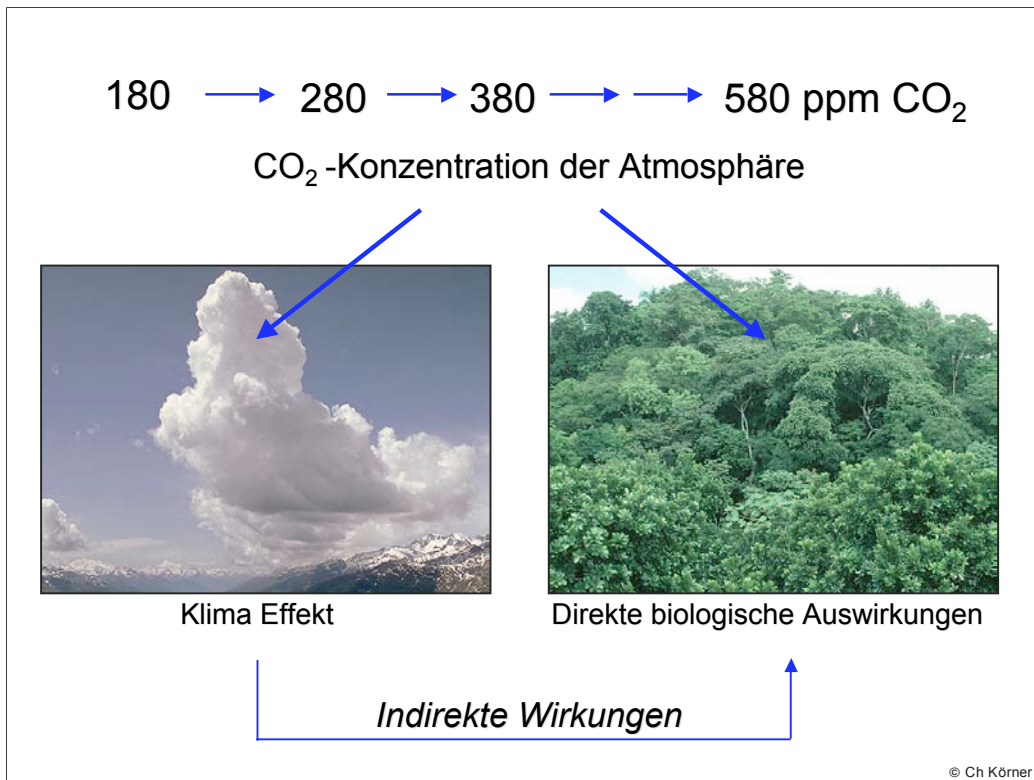
H₂O-Flüsse



Schlesinger 1997, Reeburg 1996

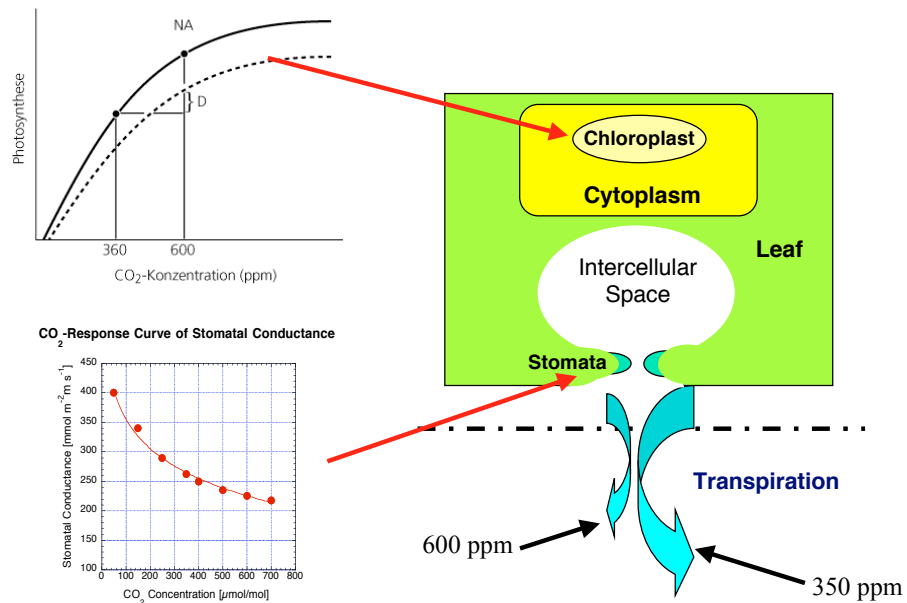
Der globale Wasserkreislauf



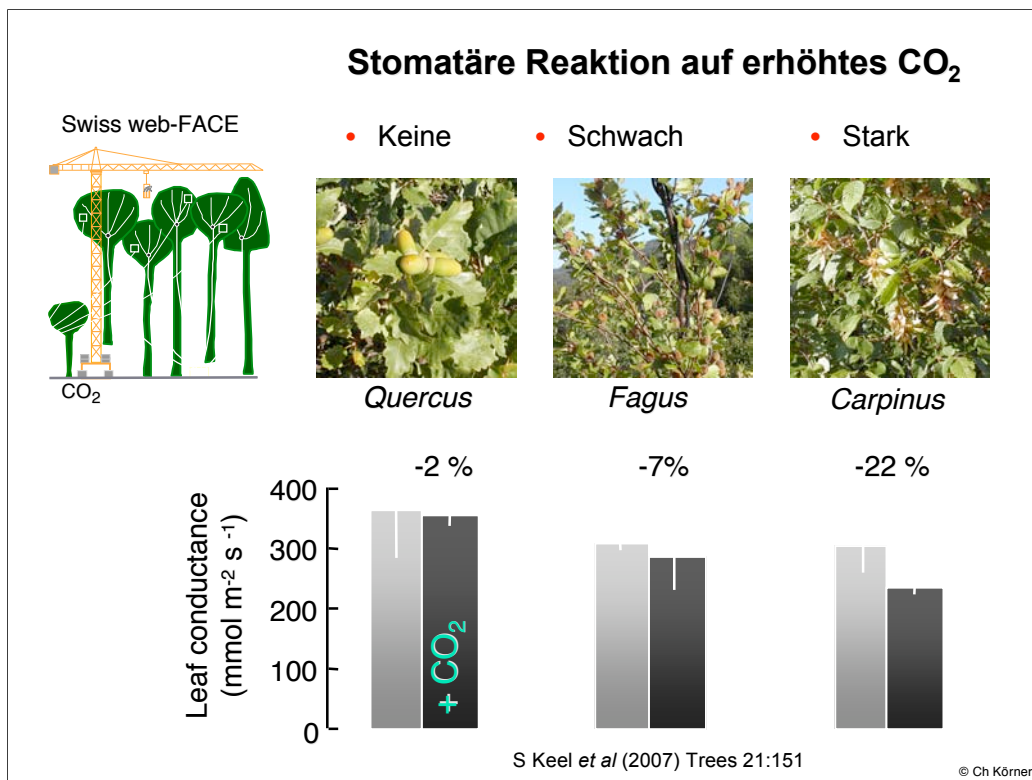


Verschiedene Auswirkungen der CO₂ - Zunahme

Auswirkungen des erhöhten CO₂ auf den Gasaustausch

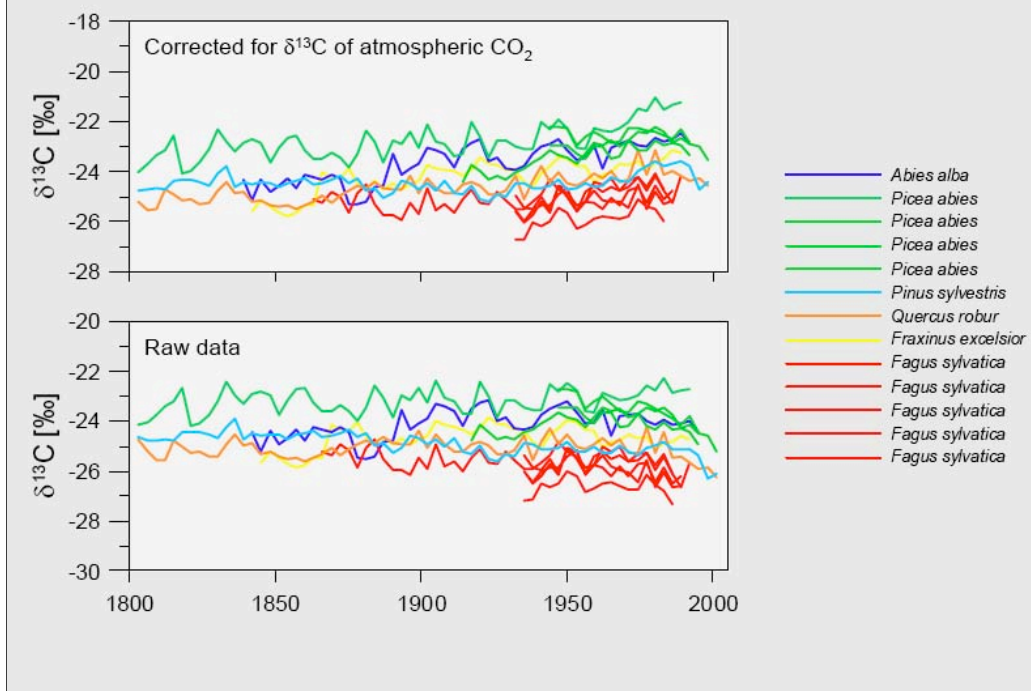


Mit zunehmender CO₂ Konzentration wird die stomatäre Leitfähigkeit reduziert, wodurch die Pflanze weniger Wasser transpiert.



Untersuchungen der langfristigen Auswirkung von erhöhtem CO₂ auf den Wasserhaushalt zeigen wie bei der Assimilation ein unterschiedliches Bild: Die erhöhte CO₂-Konzentration wirkt sich unterschiedlich auf die stomatäre Leitfähigkeit (von Art zu Art verschieden) und damit auf die Transpiration aus. Dies hat aber auch Auswirkungen auf das lokale Klima.

$\delta^{13}\text{C}$ -Baumring Chronologien



Jahrringe von Bäumen werden auf das Kohlenstoff-Isotopenverhältnis untersucht. Anhand der Analyse des ^{13}C -Kohlenstoffes Isotopenverhältnisses kann die langfristige Auswirkung von erhöhtem CO_2 untersucht werden. Mit Hilfe der Isotopendaten kann das Verhältnis Kohlenstoffgewinn / Wasserverbrauch geschlossen berechnet werden.

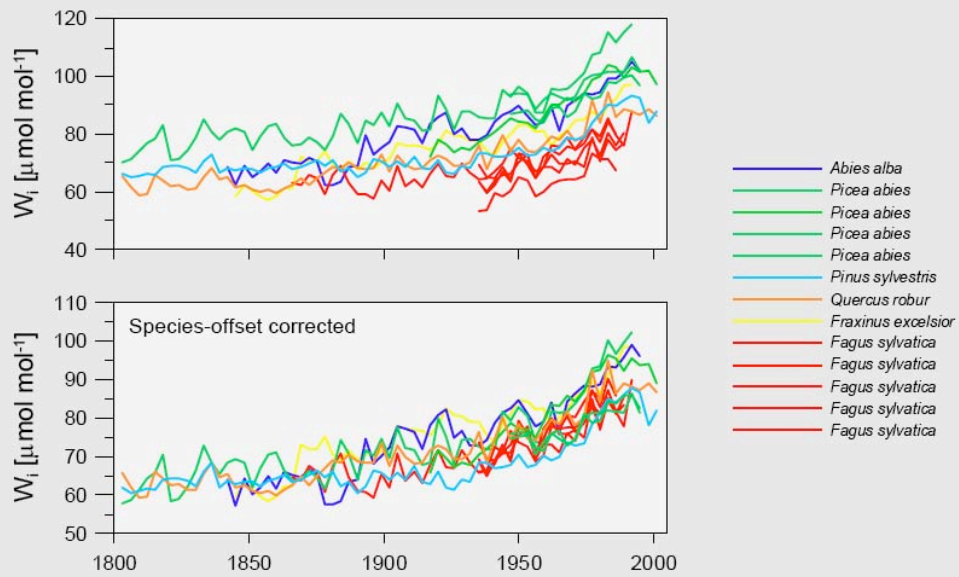
Veränderungen des Wassernutzungskoeffizienten zwischen 1861-90 und 1961-90

Region	Species	WUE increase	Data source
England, Finland	<i>Quercus robur</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	24-48%	Waterhouse et al. 2004
France	<i>Abies alba</i>	30%	Bert et al. 1997
France	<i>Fagus sylvatica</i>	23-44%	Duquesnay et al. 1998
Switzerland	<i>Abies alba</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	30-48%	This volume
Western US	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Pinus ponderosa</i> , <i>Pinus monticola</i>	0%	Marshall and Monserud 1996
Western US	<i>Pinus edulis</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Pinus ponderosa</i> , <i>Juniperus phoenicea</i> , <i>Pinus monophylla</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Pinus jeffreyi</i> , <i>Pinus longaeva</i> , <i>Pinus coulteri</i> , <i>Quercus lobata</i>	5-25%	Feng 1999
Northern Eurasia	<i>Larix sibirica</i> , <i>L. gmelinii</i> ; <i>L. dahurica</i> ., <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i> ; <i>P. obovata</i>	20%	Saurer et al. 2004
Brazil	<i>Swietenia macrophylla</i> , <i>Cedrela odorata</i>	34-52%	Hietz et al. 2005

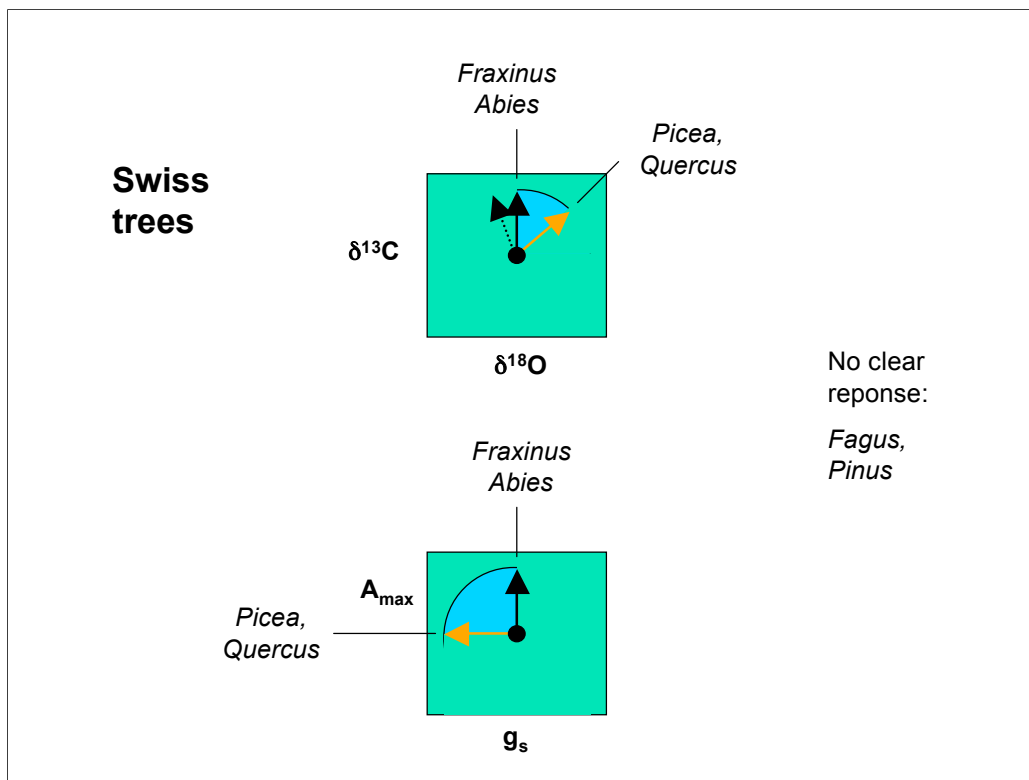
Saurer et al. GCB, 2004

Innerhalb von 100 Jahren hat sich das Verhältnis Kohlenstoffgewinn / Wasserverbrauch (WUE = Water Use efficiency) bei verschiedenen Bäumen der nördlichen Hemisphäre deutlich verändert. Gemäss den Resultaten haben die Bäume entweder mehr Kohlenstoff bei gleich bleibendem Wasserverbrauch gebunden oder bei \pm gleich bleibendem Kohlenstoffgewinn weniger Wasser verbraucht.


Zeitlicher Verlauf der Wassernutzungseffizienz (W_i) von 1800-2000



Im Laufe der letzten 200 Jahre hat sich der Wassernutzungskoeffizient bei einigen Bäumen um fast 50% erhöht.



Eine genauere Analyse, unter Bezug des stabilen Sauerstoff-Isotopes zeigt folgenden Tendenzen: Fichte und Eiche scheinen eher mit Schliessung der Stomata auf erhöhtes CO_2 zu reagieren, während Esche und Tanne eher die Photosyntheseraten erhöhen. Föhre und Buche reagieren eher so, dass sowohl die Photosynthese erhöht, wie auch die stomatäre Leitfähigkeit reduziert wird. Dies sind jedoch Tendenzen einzelner Bäume. Um einen Aussagekraft für die gesamte Schweiz erhalten zu können, müssten mehr Bäume aus den verschiedenen Regionen der Schweiz in die Untersuchung beigezogen werden.



Die Zukunft solcher Ökosysteme
in Welt mit erhöhter T, CO₂

= f (Wasser, Nährstoffe, Biodiversität, Demographie, Saisonalität)
C-Senken stehen in einem fein abgestimmten Gleichgewicht mit den C-Quellen

© Ch Körner

Zusammenfassung

- Bei der Abschätzung der Mengen: Nicht jedes System ist gleich, grosse Variationen möglich
- Die Produktivität von Systemen ist nicht allein von der Photosynthese gegeben, Nährstoffe, Wasser etc. sind entscheidend für das Wachstum der Pflanzen
- Ökosysteme können je nach Alter sehr produktiv sein meist aber nur einen geringen Kohlenstoff Vorrat ausweisen. Und umgekehrt!!
- Für eine Abschätzung der Stoffbilanz ist eine gute Kenntnis des Systems erforderlich, da dessen Variabilität in Bezug auf Produktivität und Stoffumsatz zu grossen Schätzfehlern führen kann.