Schlussbericht
zum Vorhaben

Thema:

Kohlenstoff im System Wald – Umsatzraten, Speicherung und waldbauliche Strategien zur Anpassung an den Klimawandel (C-turn)

Zuwendungsempfänger:

Prof. Dr. Thorsten Grams
Technische Universität München
Arbeitsgruppe Ökophysiologie der Pflanzen
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2
85354 Freising

Förderkennzeichen:

2218WK36X4

Laufzeit:

01.10.2021 bis 31.01.2025

Erstellung:

31.07.2025

Waldklimafonds

Gefördert durch: Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages

Gefördert durch: Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde aufgrund eines Beschlusses des Deutschen Bundestages mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) und des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV) über die Fachagentur Nachwachsende Rohstoffe e.V. (FNR) als Projektträger für den Waldklimafonds unterstützt. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt beim Autor.

SCHLUSSBERICHT DES PROJEKTS 2218WK36X4 „C-TURN“

I. Ziele

Das Projekt zielte grundsätzlich auf die Möglichkeiten zur Stärkung der Kohlenstoffsenken in deutschen Wäldern insbesondere in klimastabileren Laub- und Mischwäldern ab. Damit lagen die Projektziele im Rahmen der Förderziele des Waldklimafonds um Potentiale zur Minderung der atmosphärischen CO_2-Konzentration durch optimierte Strategien des Waldmanagements in Deutschland zu erörtern. Eine enge Kooperation von grundlagenorientierten, naturwissenschaftlichen Wissenschaftlern und solchen mit Waldmanagement-Expertise resultierte in neuartigen und nachhaltigen waldbaulichen Strategien zur Anpassung des Forstmanagements.

Im Projekt sollte der Kohlenstoffumsatz in Bäumen und Waldökosystemen unter verschiedenen Umweltbedingungen erfasst und die Kohlenstoffsenkenstärke verschiedener Managementszenarien quantifiziert werden. Dafür war das Projekt in vier Arbeitspakete gegliedert, die sich mit der Durchführung und Auswertung von ^{13}C-Tracerexperimenten, der Entwicklung eines kompartimentellen Modells, der Einbindung von Umsatzraten in das Vegetationsmodell LPJ-GUESS und der Analyse von Kohlenstoffverweildauern unter Klima- und Landnutzungswandel in forstlich genutzten Systemen beschäftigten. Die Bearbeitung von Proben bereits abgeschlossener Experimente und die im Rahmen dieses Projekts geplanten Experimente auf stabile Kohlenstoffisotope wurden größtenteils planmäßig durchgeführt und erfolgreich im Sinne der Projektziel genutzt. Über die Planungen hinaus konnte ein dreijähriges Klimakammerexperiment für das Projekt genutzt werden. Das kompartmentelle Modell wurde erfolgreich etabliert und parametrisiert und konnte detailliert die Kohlenstoffdynamiken verschiedener Baumarten abbilden. Die Implementierung in LPJ-GUESS war hingegen nur eingeschränkt möglich, da das Modell stündliche oder tägliche Kohlenstoff-Allokationen noch nicht verarbeiten kann. Die Optimierungsanalysen im Arbeitspaket 4 wurden aber erfolgreich durchgeführt, wobei verschiedene Baumartenmischungen unter den Gesichtspunkten Kohlenstoffspeicherung, Holzproduktion und ökonomischem Ertrag analysiert wurden.

Ausgehend von aktuellen Studien zur Kohlenstoffallokation und -verweildauer in Bäumen und Waldökosystemen nutze das Projekt Experimente und Modelle, die sich auf dem neuesten Stand der Technik befinden,wie FACE-Experimenten und dynamische Vegetationsmodelle. Es zeigte sich, dass Umweltfaktoren wie Trockenheit die mittlere Verweildauer von Kohlenstoff in Pflanzengeweben deutlich erhöhen können. Nach dreijähriger Anpassung von juvenilen Baumindividuen an komplexe RCP-Klimaszenarien war deren Kohlenstoffumsatz dagegen beschleunigen. Mischwälder wurden als effektive Strategie zur Erhöhung der Kohlenstoffbindung und zur Risikominderung identifiziert. Im Projekt wurden verschiedene Simulationsansätze weiterentwickelt und ein optimiertes Bestandsmanagement unter Berücksichtigung von bestehenden Unsicherheiten implementiert. Die Zusammenarbeit mit nationalen und internationalen Partnern – darunter die Universität Birmingham (UK), die Universität Lund (Schweden) und diverse deutsche Forschungsprojekte – trug wesentlich zur erfolgreichen Durchführung des Projekts bei. Die entwickelten Methoden und Modelle werden in aktuellen Projekten der Projektpartner sowie in zukünftigen Projekten weiterverwendet und ermöglichen eine bessere Bewertung und Optimierung von Waldstrukturen hinsichtlich ökologischer und ökonomischer Ziele unter sich ändernden klimatischen Bedingungen.

1. Aufgabenstellung

Bis auf wenige Ausnahmen konnte das Arbeitsprogramm des Projekts wie geplant und entsprechend der Aufgabenstellung umgesetzt werden. Die grundsätzlichen Ziele des Antrags wurden damit erreicht. Der Antrag war in 4 Arbeitspakete aufgeteilt. Das Arbeitspaket 1 lag im Verantwortungsbereich von Team Grams und beschäftigte sich schwerpunktmäßig mit der Durchführung und Auswertung von ^{13}C-Tracerexperimenten zur Analyse des Kohlenstoff-Umsatzes in juvenilen und adulten Bäumen und Beständen. Das Arbeitspaket 2 wurde gemeinsam von den Teams Grams und Rammig erarbeitet. Die gemeinsam durchgeführte kompartmentelle Modellierung der beteiligten Kohlenstoffpools (z.B. schnell umgesetzter Zuckerpool in Blättern, Transportpool im Phloem oder Stärkespeicherpool in verschiedenen Geweben) Kompartment-Modelle, Schnyder et al. 2012) war ein sehr erfolgreicher Zwischenschritt zur komplexen Modellierung auf Bestandes/Landschaftsebene wie mit dem Modell LPG-GUESS. Dieser Zwischenschritt sicherte die Kooperation und den Informationsfluss zwischen diesen beiden Gruppen. Arbeitspaket 3 wurde dann von Team Rammig verantwortet, wobei Team Knoke hier zentrale Zuarbeit geliefert hat. Ähnlich wie beim Arbeitspaket 2 war diese Zusammenarbeit zwischen den Teams Rammig und Knoke sehr produktiv und hat ebenfalls deutlich zum Erfolg des Gesamtvorhabens beigetragen. Zum Arbeitspaket 4, welches auch integrierenden Charakter hatte, trugen alle 3 Teams bei. Die Federführung in diesem Arbeitspaket lab bei dem Team Knoke.

Die folgenden Tabellen geben einen kurzen Überblick über die Abarbeitung der verschiedenen Arbeitspakete (siehe Tabelle 1) und der dazugehörigen Meilensteine (siehe Tabelle 2). Anschließend wird der Ablauf der verschiedenen Arbeitsschritte mit den Planungen abgeglichen und die dabei gemachten Erfahrungen werden erörtert.

Tabelle 1
Kurzübersicht zu den vier Arbeitspaketen des Antrags und zu der Umsetzung der Arbeiten im Laufe des Projekts

Arbeitspakete (AP)	Umsetzung
AP 1 ^{13}C-Tracerkinetiken von Kohlenstoffpools und Atmung in FACE-Experimenten	Vollständig erledigt: • Durchführung von Experimenten und/oder Probenahmen zur δ^{13}C-Analyse • Auswertung der ^{13}C-Tracerkinetiken hinsichtlich Kohlenstoff-Turnover von verschiedenen Kohlenstoffpools in juvenilen und adulten temperaten Baumarten und Beständen • Veröffentlichung der erarbeiteten Kohlenstoff-Turnover in Abhängigkeit von Baumalter und Umweltszenarien wie erhöhte CO_2-Konzentration oder Trockenperioden
AP2 Kompartmentelles Modell der Kohlenstoff-Umsatzraten und Verweildauern	Vollständig erledigt: • Auswertung und Vergleich des Kohlenstoff-Turnovers von bereits vorhandenen und aktuell erarbeiteten Datensätzen • Erstellung eines topologischen Modells für ^{13}C-Tracerkinetiken Nach Projektende noch zu erledigen: • Eine erste Veröffentlichung zum AP2 liegt zur Zeit bei einer Zeitschruft zur Begutachtung; Abschluss daher erst nach Projektende. Eine zweite Veröffentlichung zu diesem Thema ist aktuell in Vorbereitung.
AP 3 Evaluierung der Umsatzraten im dynamischen Vegetationsmodell LPJ-GUESS	Vollständig erledigt: • Parametrisierung des Modells nach Daten der Waldinventur • Erarbeitung einer Sensitivitätsanalyse für relevante Modell-Parameter • Analyse des Kohlstoffumsatz und Kohlenstoffbindung in Bäumen/Beständen unter verschiedenen Klimaszenarien
AP 4 Szenarien der Kohlenstoffverweildauer unter Klima- und Landnutzungswandel	Vollständig erledigt: • Das bisher für Fichte, Buche und Tanne eingesetzte Modell ist jetzt fertig angepasst für Kiefer, Eiche und Douglasie. • Veröffentlichung der Ergebnisse für Anwender/Praktiker ist erfolgt Nach Projektende noch zu erledigen: • Ein Manuskript für eine Veröffentlichung der wichtigsten Ergebnisse der Optimierungsmodellierung ist kurz vor der Fertigstellung zum Einreichung bei einer Zeitschrift.

Tabelle 2
Auflistung der zu den vier Arbeitspaketen zugehörigen Meilensteine und kurze Bewertung der Umsetzung im Laufe des Projekts

Meilenstein (M)	Umsetzung
M1 Bestimmung des $\delta^{13}C$ im Probenmaterial aus dem BIFoR-FACE Experiment der University of Birmingham und dem KROOF Experiment der TU München.	• Bestimmung des $\delta^{13}C$ im Probenmaterial aus den KROOF-Experimenten der TU München und deren Auswertung ist vollständig abgeschlossen. • Entsprechende Arbeiten an Probenmaterial aus dem BIFoR-FACE-Experiment wurden teilweise abgeschlossen. Die hier durchgeführten Analysen konzentrieren sich auf die Analytik von Pilzmaterialien. • Vorhandene Arbeitskapazitäten, die durch nicht vollständig durchführbare Analysen aus dem BIFoR-FACE-Experiment frei geworden sind, wurden in einen einzigartigen Klimawandelexperiment zum Kohlenstoff-Turnover and juvenilen Buchen und Fichten unter kontrollierten Bedingungen erfolgreich eingesetzt und die Arbeiten hierzu vollständig abgeschlossen. • Etablierung einer Methode zur Bestimmung des Kohlenstoff-Turnover bei sehr geringen C-Flüssen wurde erfolgreich abgeschlossen.
M 2 Kompartmentelle Modellierung der $\delta^{13}C$-Kinetiken zur Bestimmung der Kohlenstoff-Umsatzraten und Größen der Stoffpools.	• Das kompartmentelle Modell zur Bestimmung der Kohlenstoff-Umsatzraten (Poolgrößen und Kohlestoffflüsse zwischen Pools) in verschiedenen Organen wurde erfolgreich aufgebaut. • Die Bestimmung der Kohlenstoff-Umsatzraten wurden für adulte und juvenile Baume erreicht. • Vollständig erreicht wurde ebenfalls die angestrebte Sensitivitätsanalyse das aufgestellte Modell • Die Parametrisierung des Modells wurde mit Hilfe der durchgeführten Experimente vollständig erreicht. • Das aufgestellte kompartmentelle Modell wurde erfolgreich eingesetzt, um den Kohlestoffumsatz in Buche und Fichte unter komplexen Umweltszenarien zu bestimmen.
M 3 Implementierung der Umsatzraten in LPJ-GUESS und Evaluierung der Simulationsergebnisse anhand bestehender Waldinventurdaten und Kohlenstoff-Flussmessungen.	• Die verschiedene LPG-GUESS-Varianten wurden erfolgreich für den Versionenvergleich abgeglichen • Die Ergebnisse ergaben, dass eine lokale Parametrisierung des LPJ-GUESS-Modells sowie die Implementierung der Umsatzraten nicht benötigt wird, um die Ziele zu erreichen.
M 4 Szenarien möglicher Änderungen der Kohlenstoff-Umsatzraten im Klima- und Landnutzungswandel in Deutschland bei verschiedenen Waldmanagementstrategien.	• Szenariorechnungen für verschiedene Baumarten wurden erfolgreich abgeschlossen und in einer Zeitschrift mit Anwenderbezug in Deutsch publiziert. • Modell-Parametrisierung wurde verbessert. • Optimierungsanalysen mit verschiedenen Mischungen von Baumarten wurden erfolgreich durchgeführt mit Fokus auf den Gesichtspunkten Kohlenstoffspeicherung, Holzproduktion und ökonomischem Ertrag.

Im Rahmen des Arbeitspakets 1 wurden Experimente an adulten Baumbeständen im Freiland durchgeführt bzw. genutzt, um die Kohlenstoffdynamiken von adulten Bäumen zu erfassen unter i) experimentell kontrollierter Bodentrockenheit (KROOF-Experiment der Technischen Universität München) und ii) unter experimentell erhöhter CO_2-Konzentration (BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham, UK). Hierfür waren technisch aufwendige Veränderungen des $\delta^{13}C$ der Atmosphäre in den Kronen der Bäume notwendig. Diese konnten im Kranzberger Forst (KROOF-Experiment der Technischen Universität München) nach Plan durchgeführt, da die grundlegende Methode – auch für die Markierung mit stabilen Kohlenstoffisotopen – bereits etabliert war (Grams et al. 2011, Kuptz et al. 2011). Die in diesem Experiment gewonnen Daten und das genommene Probenmaterial wurde nach Plan im Rahmen dieses Antrags analysiert und hinsichtlich der Kohlenstoff-Umsatzraten ausgewertet. Die technische Umsetzung dieses Ansatzes im Rahmen des BIFoR-FACE-Experiments (https://www.birmingham.ac.uk/research/centres-institutes/birmingham-institute-of-forest-research/bifor-face) waren ungleich höher. Obgleich die geplante CO_2-Konzentrationserhöhung in diesem Freilandexperiment mit hoher Präzession umgesetzt werden konnte, war die Nutzung dieses Experiments für die Ziele dieses Antrags eingeschränkt. Grund hierfür war die Verwendung von Begasungs-CO_2 mit unterschiedlichem $\delta^{13}C$ im Laufe des Experiments. Insbesondere in den Jahren der Corona-Pandemie war die Beschaffung der großen Mengen an CO_2 für die Exposition der Bestände eine ausgesprochene logistische Herausforderung. Dieses führte dazu, dass mitunter Chargen von CO_2 verwendet werden mussten, deren $\delta^{13}C$ nicht mit vorherigen Chargen übereinstimmte. Auch konnte der $\delta^{13}C$ der verwendeten CO_2-Chargen nicht immer exakt bestimmt werden. Die dadurch aufgetretenen inkonsistenten Änderungen des $\delta^{13}C$ der Luft im Kronenraum der Bäume machen eine Verwendung dieses Experiments für das vorliegende Projekt wenig attraktiv. Dieses war zum Start des Projekts nicht bekannt und schränkte die Nutzung dieses Experiments für die Ziele dieses Antrags ein, so dass nur ein limitierter Datensatz erhoben und ausgewertet werden konnte (siehe II. Ergebnisse). Die dadurch aufgetretene inhaltliche Lücke konnte durch ein einzigartiges Experiment in den TUMmesa-Phytotron der Technischen Universität München geschlossen werden. Wir nutzen hier die Möglichkeit den Kohlenstoff-Umsatz an jungen Bäumen zu erfassen, die drei Jahren an verschiedene Klimaszenarien angepasst werden. Neben den aktuellen Klimabedingungen wurde hier zusätzlich aufwendige Simulationen der Klimaprojektionen RCP 2.6 und 8.5 verwendet (Jaki et al. 2021). Die in diesem Experiment durchgeführten Messungen, Beprobungen und Analysen haben in einem interessanten Datensatz gemündet, der ausführlich im Kapitel II (Ergebnisse) dargelegt ist.

Auch in den Arbeitspaketen 2 und 3 wurden gute Fortschritte erreicht und die Arbeitspakete konnten auch hier größtenteils nach Plan umgesetzt werden. Die kompartmentelle Modellierung der ^{13}C-Kinetiken wurde vollständig abgeschlossen, inklusive Sensitivitätsanalysen und Baumarten-spezifischer Parametrisierung. Das Modell kann die beobachteten Kohlenstoffdynamiken – auch im Detail – erfolgreich abbilden. Die Simulation von Kohlenstoffflüssen in Waldökosystemen auf Basis von dynamischen globalen Vegetationsmodellen („dynamic global vegetation model“, DVGM) unter Berücksichtigung verschiedener Klimaszenarien war aufgrund der Komplexität dieser Modelle eine besondere Herausforderung. Das Arbeitspaket wurden ebenfalls vollständig abgearbeitet, allerdings hatte die Arbeiten einen erhöhten Aufwand zur Koordinierung und Kommunikation zwischen den beteiligten Gruppen erfordert. Konkret wurden hier eine Modell-Validierung auf Basis von Waldinventurdaten, eine Sensitivitätsanalysen der Schlüsselparameter und die abschließende Modellierung der Kohlenstoffumsatzanalysen durchgeführt.

Die geplante Implementierung der Kohlenstoff-Umsatzraten in LPG-GUESS war nur teilweise erfolgreich. Die Gründe für die nicht vollständige Umsetzung waren die folgenden: (1) Im dreijährigem Klimakammerexperiment unter kontrollierten Bedingungen wurde an jungen Buchen und Fichten eine Akklimatisierung an zukünftige Umweltbedingungen (Klimaszenarien RCP 2.6 und 8.5) beobachtet. Dieses geht mit einem veränderten Mechanismus des Kohlenstoffumsatzes einher. Diese Veränderungen können aber nicht ohne Weiteres auf andere Arten oder ausgewachsene Baumindividuen extrapoliert werden und (2) die aus den Experimenten und kompartmentellen Modellierungen erarbeiteten Kohlenstoff-Umsatzraten basieren auf stündlichen und täglichen Veränderungen. Die Erstellung einer LPJ-GUESS-Version mit einer täglichen (oder stündlichen) Kohlenstoffzuweisung ist verzögert und immer noch in der Entwicklung (Kernentwicklungsgruppe von LPJ-GUESS an der Universität Lund, Schweden). Daher war die Abbildung der erarbeiteten täglichen Kohlenstoffumsatzänderungen mit der aktuellen LPJ-GUESS-Version mit einer jährlichen Kohlenstoffzuweisung nicht umsetzbar.

Die Arbeiten im Rahmen des Arbeitspakets 4 sind im Wesentlichen nach Plan verlaufen. Für dieses Arbeitspaket sind möglichst detaillierte Informationen über das Wachstum von Bäumen ein wesentlicher Eingangsparameter. Diese Informationen wurden mit Hilfe des etablierten statistischen Wachstumssimulator SILVA generiert und waren somit leicht verfügbar, so dass wir das im Team Knoke etablierte Optimierungsmodell an die Merkmale und Besonderheiten der in diesem Projekt verwendeten Baumarten anpassen konnten. Hierzu wurde bereits ein Artikel in AFZ/Der Wald veröffentlichen (Cueva et al. 2023). Eine besonders komplexe Herausforderung hat sich bei der Bearbeitung der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) ergeben. Über das Verhalten dieser Baumart in einem gemischten, ungleichaltrigen Bestand ist wenig bekannt und damit sind die Eingangsparameter für das Model mit größerer Unsicherheit behaftet. Die Wachstumssimulationen zeigten dann ein überraschend schnelles Wachstum. Die größere Unsicherheit der Simulationsergebnisse aufgrund der weniger guten Vorkenntnisse wurde durch erweiterte Unsicherheitsräume

speziell für die Douglasie berücksichtigt. Damit wurde eine zufriedenstellende Lösung für die Problematik gefunden.

Die Beschaffung geeigneter Ertragsinformationen für die verwendeten Baumarten mit Hilfe von LPJ-GUESS nahm aufgrund der Anforderungen, die in die Analyse einbezogen werden mussten, einige Zeit in Anspruch. Diese Problematik wurde schlussendlich durch die Verwendung der europäischen Version von LPJ-GUESS gelöst, da diese die europäischen Arten besser repräsentiert und die regionalen Klimaunterschiede, Baumfunktionstypen und Blatteigenschaften berücksichtigt. Die statistisch fundierten Ergebnisse wurden unter Verwendung der LPJ-GUESS-Daten aktualisiert. Eine Ausnahme bildet die Douglasie, da diese Baumart noch nicht in LPJ-GUESS implementiert ist. In diesem Fall wurden weiterhin die verfügbaren Ertragsdaten aus SILVA (Pretzsch et al. 2002) verwendet. Die ertragskundlichen Ergebnisse haben sich im Laufe des Projektes deutlich verbessert, insbesondere im Hinblick auf die Berücksichtigung des Klimawandels im RCP 8.5-Szenario. Die Wachstumsdaten sind nun absolut plausibel und in sich konsistent. Die Aufbereitung der Ergebnisse für eine Veröffentlichung ist aktuell in Arbeit. Ein entsprechendes Manuskript steht kurz vor der Fertigstellung und wir voraussichtlich noch im ersten Halbjahr 2025 zur Veröffentlichung eingereicht.

2. Stand der Technik

Aktuelle Studien haben bedeutende Fortschritte im Verständnis der Allokation und des Umsatzes von rezenten Photoassimilaten in Pflanzen unter unterschiedlichen Umweltbedingungen gemacht. Es wurden artspezifische Unterschiede festgestellt: Nadelbäume weisen im Allgemeinen längere mittlere Verweilzeiten (mean residence time, MRT) von Kohlenstoff auf als Laubbäume (Rog et al. 2021, Dannoura et al. 2011). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass Dürrebedingungen die MRT signifikant verlängern – in einigen Fällen verdoppelt sich die Zeit, in der Kohlenstoff im Pflanzengewebe verbleibt (Ruehr et al. 2009, Solly et al. 2023). Typischerweise werden für Studien dieser Art Markierung der Photoassimilate mittels ^{13}C-Exposition verwendet. In diesem Projekt wurden entsprechend dem „state-of-the-art“ gleichfalls ^{13}C-Markierungen mit teilweise recht aufwendigen technischen Konstruktionen (FACE-Systeme) eingesetzt (Grams et al. 2011, Hart et al. 2019).

Die in der Literatur erzielten Ergebnisse deuten darauf hin, dass Umweltstress die interne Kohlenstoffdynamik stark beeinflussen kann. Die meisten bisherigen Studien basieren jedoch auf relativ kurzfristigen Experimenten und untersuchen nicht systematisch die Rolle der klimatischen Anpassungen. Insbesondere fehlt es an kontrollierten Klimakammerexperimenten, die systematisch untersuchen, wie sich Kohlenstoffumsatzprozesse verändern, nachdem sich Pflanzen an zukünftige Klimabedingungen – wie erhöhte CO_2- und O_3-Konzentrationen, anhaltende Erwärmung sowie ein erhöhtes Dampfdruckdefizit der Atmosphäre (vapor pressure deficit, VPD) – angepasst haben. Dies stellt eine wesentliche Forschungslücke dar, da kontrollierte Bedingungen es ermöglichen würden, physiologische Reaktionen auf individueller Pflanzenebene gezielt zu untersuchen.

Aktuelle Forschungsergebnisse, die auf verschiedene dynamische globale Vegetationsmodelle (DGVMs) basieren, weisen auf eine beschleunigte Kohlenstoffumsatzrate in terrestrischen Ökosystemen unter dem Einfluss des Klimawandels hin, getrieben durch erhöhte Baummortalität und Veränderungen in der Biomasseallokation (Friend et al. 2014, Pugh et al. 2020). Allerdings ist davon auszugehen, dass die aktuellen DVGM-Versionen diese Dynamiken noch unterschätzen, da sie nur vereinfachte Mortalitätsmechanismen (z. B. fehlendes hydraulisches Versagen des Xylems, Reaktionen auf Schädlinge) und statische Annahmen zur Biomasseverteilung verwenden. Beispielsweise werden klimabedingte Mortalitätsfolgen und hydrologische Rückkopplungen noch nicht adäquat abbilden. Gleichzeitig bestätigen Beobachtungsdaten die erwarteten beschleunigten Kohlenstoff-Umsatzraten der Vegetation. Für die Weiterentwicklung der DVGMs sollte es daher von höchster Priorität sein, dynamischen Allokationsmodule und prozessorientierten Mortalitätsmechanismen in die Modelle zu integrieren, um die Unsicherheiten der DGVMs hinsichtlich der Kohlenstoff-Klima-Prognosen zu verringern (Meyer et al. 2025).

Ein wesentliches Interesse dieses Antrags lag auf der Bestandesebene und der Biomasseentwicklung und Kohlenstoffspeicherung im Forst. In diesem Zusammenhang ist bedeutend, dass in den letzten Jahrzehnten das Wissen über Mischbestände als Mittel zur Risikominderung (Knoke, 2008; Knoke et al., 2008; Thurm et al., 2016) und zur Verbesserung des Baumwachstums und damit der primären Kohlenstoffbindung (Pretzsch et al., 2015) deutlich zugenommen. Aktuelle Forschungsergebnisse zeigen auf, dass gemischte Waldbestände eine größere Resistenz und Resilienz gegenüber biotischen und abiotischen Störungen aufweisen (Gottschall et al., 2023; Knoke et al., 2008; Steckel et al., 2020, Knoke et al. 2023). Dies äußert sich beispielsweise in einer höhere Überlebenswahrscheinlichkeit von Fichte und Douglasie, wenn diese in Mischbeständen angebaut werden (Paul et al., 2019). Die Beimischung von Laubholz zu reinen Nadelbaumbeständen kann auch das wirtschaftliche Risiko erheblich verringern (Knoke et al., 2008). Pretzsch et al. (2015) berichteten über einen Anstieg von 8 bis 20 % bei Volumen, Dichte, Grundfläche und Wachstum in Mischbeständen im Vergleich zu angrenzenden Reinbeständen aus Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) und Rotbuche (*Fagus sylvatica*).

Es wurde auch festgestellt, dass Mischwälder im Vergleich zu Reinbeständen mehr Kohlenstoff binden (Assmuth et al., 2021) Mischwälder werden häufig empfohlen, um die Auswirkungen des Klimawandels auf die Kohlenstoffspeicherung abzumildern und die Auswirkungen natürlicher Störungen wie Waldbrände,

Borkenkäfer und starke Winde zu verringern (Seidl et al., 2014). Die Leistung der Wälder hängt jedoch von der Standortqualität, den ökologischen Merkmalen der Nische, der waldbaulichen Bewirtschaftung (Pretzsch & Schütze, 2005) sowie der Auswahl geeigneter Arten und Verhältnisse ab (Grossiord, 2018), wobei das Wissen derzeit auf eine kleine Gruppe von Arten und geografische Gebiete beschränkt ist (Steckel et al., 2020).). In diesem Zusammenhang wird der Beitrag zur CO_2-Bindung von borealen Wäldern besonders hervorgehoben, da diese derzeit etwa 30% der globalen CO_2-Emmisionen speichern (Pan et al., 2011). Dieser Betrag könnte noch erhöhen, wenn sich durch ansteigende Temperaturen bei ausreichenden Niederschlägen das Wachstum in diesen Wäldern erhöht.

Obwohl die Kohlenstoffbindung ein internationales Anliegen ist und als eines der wichtigsten Ziele in den globalen Agenden genannt wurde (IPBES, 2019; IPCC, 2022), sind die Emissionen in den letzten Jahrzehnten weiter gestiegen und haben 2018 sogar einen Rekord in der Geschichte der Menschheit erreicht (Lamb et al., 2021)

Die Verbesserungen von Stabilität und Wachstum in Mischbeständen hängt von der ökologischen Komplementarität der Baumarten und dem waldbaulichen Ansatz (Pretzsch & Schütze, 2005) sowie von den gewählten Mischungsverhältnissen im Bestand ab (Grossiord, 2018). Der von Knoke et al. (2020) entwickelte und im vorliegenden Projekt angewendete Optimierungsansatz konzentriert sich auf die beiden letztgenannten Aspekte: die Suche nach den bestgeeignetsten Baumarten, die die Annahme der ökologischen Komplementarität erfüllen können, und die Regulierung der Mischungsverhältnisse, um die betrachteten Zielkriterien unter unsicheren Umweltbedingungen bestmöglich zu erfüllen. Die Optimierung ermöglicht die Ermittlung der besten Management-Maßnahmen für ein bestimmtes Ziel (Kaya et al., 2016), wie z. B. den maximalen ökonomischen Profit. Die Waldbewirtschaftung umfasst allerdings mehrere wirtschaftliche und ökologische Kriterien, die je nach den gewünschten Präferenzen der Interessengruppen optimiert werden können. Es wurden bereits Modellierungsansätze entwickelt, die sich mit diesem Problem befassen (Kindu et al., 2022; Knoke et al., 2020; Kolo et al., 2020). Bei dem in vorliegendem Projekt gewählten Ansatz wird auch die Unsicherheit berücksichtigt, um das begrenzte Wissen der Entscheidungsträger über den tatsächlichen Beitrag von Entscheidungen zur Verbesserung der Zielkriterien widerzuspiegeln (Walker et al., 2013)

Für die Simulationen wurden dazu drei Baumarten berücksichtigt: Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) in Mischungen mit Stieleiche (*Quercus robur*) und Waldkiefer. Die hier ausgewählten Kriterien zur Optimierung sind Holzproduktion, Kohlenstoffspeicherung und der Bodenerwartungswert als ökonomisches Kriterium. Mit diesem Ansatz können wir die optimalen Anteile der Baumarten im Bestand und die optimalen Ernteregime ableiten, also das optimale Timing von Zeitpunkt und Intensität der waldbaulichen Eingriffe. Dabei wird davon ausgegangen, dass die finanziellen Ziele und die höchstmögliche Kohlenstoffspeicherung sowie Holzproduktion dasselbe Gewicht in der Optimierung haben.

3. Zusammenarbeit mit anderen Stellen

Im Rahmen des Projekts wurde eine Zusammenarbeit mit der University Birmingham und dem dortigen BIFoR-FACE-Konsortium angestrebt. Dieses konnte über zwei Besuche des Teams Grams und einem Gegenbesuch von Frau Dr. Megan McDonald etabliert werden. Proben aus dem BIFoR-FACE-Experiment wurden durch das Team Grams an der Technischen Universität München auf stabile Kohlenstoffisotope analysiert. Durch die Etablierung dieser Kooperation konnte der Kontakt zu dem Projektleiter des BIFoR-FACE-Experiments, Herrn Prof. Dr. Rob MacKenzie, intensiviert werden. Dieses hat zu einer Zusammenarbeit mit dem PI Prof. Thorsten Grams im Rahmen des AmazonFACE-Programms gemündet. Zusätzlich wurde durch die Kooperation mit der Universität Birmingham ein Erstkontakt mit Prof. Sami Ullah hergestellt. Im Rahmen eines Konsortiumsantrags, der von Prof. Ullah koordiniert wurde, mündete dies in einem inzwischen positiv evaluiertem EU-Horizon-Antrag. Das gemeinsame Projekt „FutureForests“ startet noch in diesem Jahr (siehe II.2.3). Darüber hinaus wurde eng mit der Professur für Bodenkunde der TU München zusammengearbeitet. Gemeinsam wurde eine Methode etabliert und publiziert, um CO_2-Proben von Substraten mit geringen Kohlenstoff-Umsatzraten zu gewinnen und deren $\delta^{13}C$ zu bestimmen (Witzgall et al. 2023).

Das Modell LPJ-GUESS ist ein prozessorientiertes, dynamisches globales Vegetationsmodell, welches in der ökologischen und klimabezogenen Forschung von großer Bedeutung ist (Smith et al. 2003). Um europäische Baumarten besser abzubilden, wird an der Universität von Lund (Schweden) eine europäische Version von LPJ-GUESS entwickelt, die eine detailliertere Parametrisierung von europäischen Baumarten beinhaltet im Vergleich zur Standardversion von LPJ-GUESS. Das Team Rammig ist Teil der Kernentwicklungsgruppe von LPJ-GUESS und damit direkt in die Diskussionen um zukünftige Entwicklungsschritte für die LPJ-GUESS-Version für europäische Baumarten involviert. Neben diesem sehr intensiven Austausch mit den schwedischen Kollegen erfolgte auch eine enge Zusammenarbeit mit Dr. Konstantin Gregor aus dem Team Rammig, der einen starken Background zum Thema „smart forestry“ in Europa hat und dessen Mithilfe entsprechende Simulationsläufe mit LPJ-GUESS ermöglicht hat. Dieser Austausch war sehr hilfreich, um die Modellversionen an den Bedarf mit lokaler Parametrisierung und an die Möglichkeiten zur Implementierung des kompartmentellen Modells zu erörtern.

Im Rahmen des Arbeitspakets 4 erfolgte ein enger Austausch mit dem Projekt „Zur Rolle von nadelholzreichen Mischbeständen in der bayerischen integrativen Waldwirtschaft“ gefördert durch das Kuratorium für forstliche Forschung des Lands Bayern. Dieses Projekt ist nun abgeschlossen und sein Hauptziel war die Bewertung und Optimierung zukünftiger Waldstrukturen unter Berücksichtigung von multiplen Ökosystemleistungen, Unsicherheiten und nadelholzreichen Mischbeständen mit Weißtanne (*Abies alba*) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). Des Weiteren wurde ein enger Bezug zu dem Projekt „Optimierung von Waldökosystemen mit Rehwildverbiss“, gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) hergestellt. Rehwildverbiss kann die Entwicklung von Wäldern stark beeinflussen, mit schwerwiegenden Folgen für die Umwelt. Während die bisherige Forschung die biologisch-chemisch-physikalischen Auswirkungen des Rehwildverbisses auf die Zusammensetzung und das Wachstum von Waldbeständen intensiv analysiert hat, fehlt eine umfassende Bewertung des Einflusses des Rehwildverbisses auf die Bereitstellung von Ökosystemleistungen (ES) Um diese Lücke zu schließen, haben wir hierzu die folgenden miteinander verknüpfte Forschungsbereiche definiert:

1. Wir verwenden im vorliegenden Projekt eine innovative Optimierung auf Bestandsebene nach mehreren Kriterien und unter Unsicherheit, um empfehlenswerte Waldbestände abzuleiten. Diese Waldbestände können als Leitbilder für die zukünftige Bewirtschaftung verwendet werden.

2. Die von uns entwickelten Optimierungsmethoden können in andere, teilweise schon laufende Projekte einfließen. So können beispielsweise Studien im Projekt „WiWaldI“ unterstützt werden (gefördert durch das Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft, BMEL, und das Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz, BMUV).

3. Unter der Annahme, dass intensiver Wildverbiss die optimale Zusammensetzung und Bewirtschaftung eines Waldbestandes einschränkt, könnten auf Grundlage unseres Optimierungsmodells Schattenpreisen für den Einfluss des Wildes auf die Bäume ermittelt werden. Diese umfassen die Kosten für alle ES, die durch Restriktionen aufgrund zu starken Verbisseinflusses entstehen, beispielsweise hohe Kultur- und Zäunungskosten, Risikoanstieg durch Verlust von Mischbaumarten, Abweichungen von der optimalen Hiebsreife sowie die Verhinderung eines naturnahen Waldbaus.

II. Ergebnisse

1. Erzielte Ergebnisse

Zunächst werden im Folgenden die zentralen experimentellen Ansätze, die im Rahmen des Arbeitspakets 1 verfolgt wurden detailliert dargestellt; anschließend die damit verbundenen wesentlichen Ergebnisse und Erfahrungen. Im AP1-Teil des Projekt wurden Experimente an adulten Beständen im Freiland durchgeführt bzw. genutzt, um die Kohlenstoffdynamiken in adulten Bäumen zu erfassen unter i) experimentell kontrollierter Bodentrockenheit (KROOF-Experiment der Technischen Universität München) und ii) unter experimentell erhöhter CO_2-Konzentration (BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham, UK). Des Weiteren wurde ein einzigartiges Experiment mit jungen Bäumen (ca. 6 Jahre alt) unter streng kontrollierten Bedingungen in state-of-the-art Klimakammern (Phytotron-System der Technischen Universität München: TUM*mesa*: https://www.tcf.tum.de/ptc/greenhouses-phytochambers/tummesa/) genutzt, um den Kohlenstoffumsatz in Bäumen zu studieren, die für 3 Jahren an unterschiedlich Klimaszenarien angepasst sind.

Methodische Entwicklungen und Voraussetzungen (Teil 1): Etablierung der geänderten Zusammensetzung an stabilen Kohlenstoffisotopen ($\delta^{13}C$) in der Atmosphäre der Versuchsbäume an der TU München und im BIFoR-FACE-Experiment

Um den Kohlenstofffluss in den beiden Experimenten an der Technischen Universität München (Freiland/KROOF und Klimakammern/TUM*mesa*) zu verfolgen, wurde die Zusammensetzung der stabilen Kohlenstoffisotope in der Atmosphäre der Bäume geändert werden. Das isotopisch veränderte CO_2 wurde von den Bäumen über die Photosynthese aufgenommen und ermöglichte die Verfolgung des Kohlenstoffs innerhalb der Pflanzen und Bestände bis in den Bodenraum. Das von den Bäumen und dem Boden veratmete CO_2 und damit die Rückführung des Kohlenstoffs als CO_2 in die Atmosphäre wurde ebenfalls erfasst. Um hierfür den $\delta^{13}C$ des CO_2 in der Atmosphäre zu ändern, wurden in den beiden Systemen unterschiedliche Ansätze verfolgt. Im Freiland-Experiment (KROOF) wurde hierfür das IsoFACE-System eingesetzt (Grams et al. 2011, Kuptz et al. 2011). Abbildung 1 gibt die klimatischen und CO_2-Konzentrations-Bedingungen im Laufe des ^{13}C-Tracerexperiments wieder. Durch die Zugabe von technischem CO_2 mit einem $\delta^{13}C$ von ca. -38 ‰ wurde die ^{13}C-Atmosphäre, welche typischerweise einen $\delta^{13}C$ von etwa -8% ‰ hat, um 5-8 ‰ reduziert (siehe Abbildung 1c-f). Anders ausgedrückt wurde der Kronenraum der Bäume mit CO_2 mit einer geringeren ^{13}C-Konzentration angereichert. Diese Änderung erlaubte die Quantifizierung des Kohlenstoffumsatz im Pflanze-Boden-System des Kranzberger Forsts mit ca. 80 Jahre alten Bäumen.

Im streng kontrollierten Experiment in Klimakammern wurde ein anderer Ansatz gewählt. Hier wurde die CO_2-Atmosphäre durch Zugabe von reinem $^{13}CO_2$ geändert. Dadurch wurde der $\delta^{13}C$ des CO_2 der Kammerluft um ca. 100 ‰ erhöht, d.h. die ^{13}C-Konzentration der Atmosphäre wurde erhöht (siehe auch Abbildung 10 in Kapitel II.1). Zusätzlich hat die Kontrolle der Klimabedingungen hier erlaubt die klimatischen Einflussgrößen (Photosynthetische Photonenflussdichte (PPFD), Lufttemperatur und Dampfdruckdefizit der Atmosphäre) über die Tage der ^{13}C-Exposition stabil zu halten (siehe Abbildung 9 in Kapitel II.1).

Dem hier vorgestellten Ansatz im KROOF-Experiment grundsätzlich sehr ähnlich ist die CO_2-Exposition im BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham (UK), in dem adulte Bäume und Bestände seit 2017 erhöhten CO_2-Konzentrationen ausgesetzt werden. Wie im KROOF-Experiment wurde dort mittels Begasung mit technischem CO_2 die CO_2-Konzentration in der Atmosphäre der Baumkronen erhöht und damit der $\delta^{13}C$ des CO_2 gesengt. Da hier wesentlich größere Baumbestände und vor allem für einen wesentlich längeren Zeitraum unter erhöhter CO_2-Konzentration betrachtet wurden, ist der technische Aufwand hierfür ungleich höher als im KROOF-Experiment (Hart et al. 2019). Wie oben ausgeführt (siehe 1. Aufgabenstellung) war die Nutzung dieses Experiments für den vorliegenden Antrag leider nur eingeschränkt möglich.

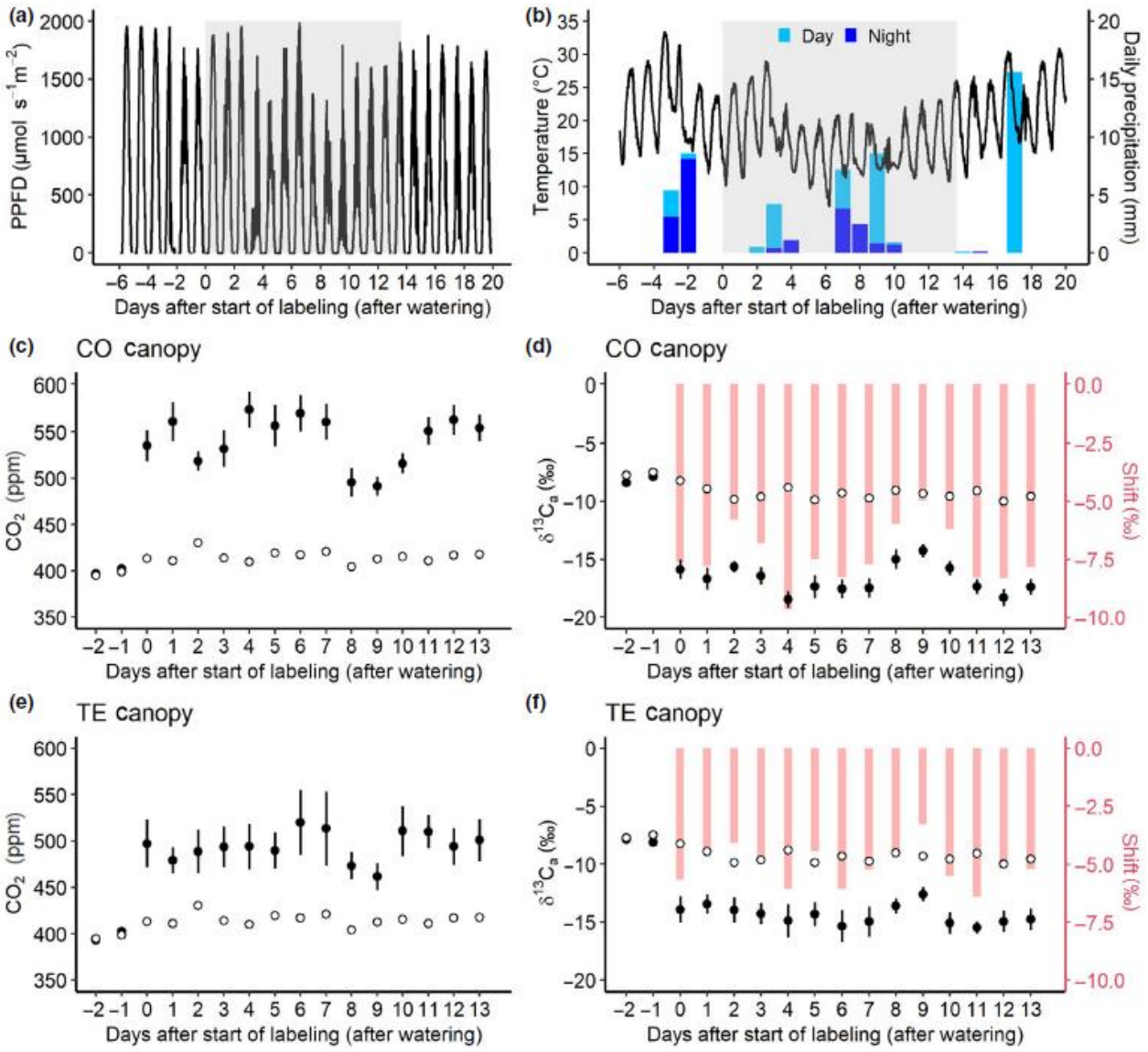
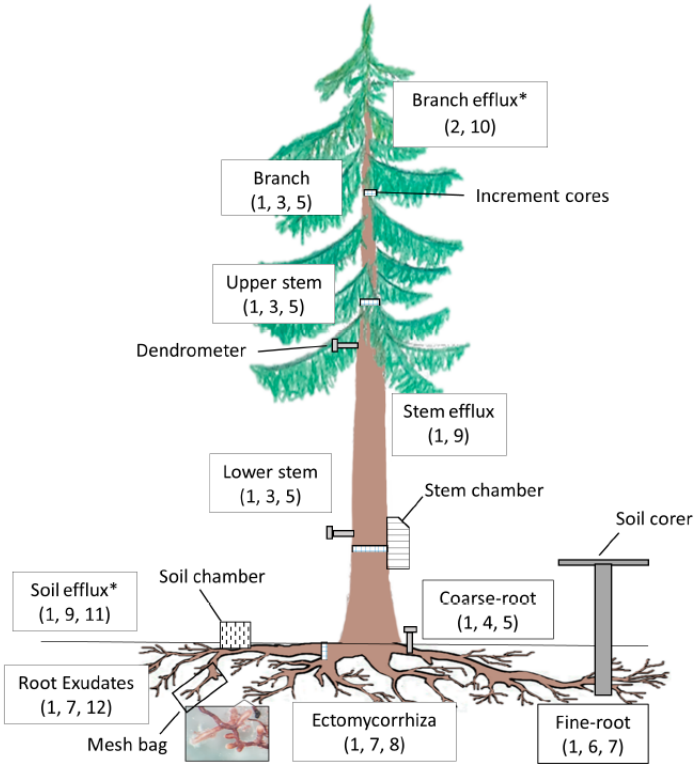


Abbildung 1
Klimatische und CO_2-Konzentrations-Bedingungen vor, während und nach dem ^{13}C-Tracerexperiments im Rahmen des KROOF-Experiments (AP1): (a) Photosynthetische Photonenflussdichte (PPFD), (b) Lufttemperatur (Linien) und Niederschlag (Balken: hellblau tags, dunkelblau nachts), (c und e) Tägliche mittlere CO_2-Konzentration und (d, f) $\delta^{13}C$ der Baumkronenluft ($\delta^{13}Ca$) von Kontrollpflanzen (CO) und trockengestressten (throughfall exclusion, TE) Bäumen Die geschlossenen Symbole geben die Durchschnittswerte der Kronenluft und die offenen Kreise sind die nicht markierte Referenzluft, die oberhalb der Baumkrone gemessen wurde. Die mittlere tägliche Änderung des $\delta^{13}Ca$ ist durch rote Balken dargestellt. Die Fehlerbalken geben den Standardfehler an. Die Abbildung wurde der Publikation Hikino et al. (2022b) entnommen.

Durch die geänderte Zusammensetzung der stabilen Kohlenstoffisotope in der Atmosphäre und damit der fixierten Photoassimilate kann der Kohlenstoffffluss und -Umsatz an verschiedenen Stellen des Baum-Boden-Systems quantitativ erfasst werden. Hierzu wurde verschieden Biomasse- und Atmungs-CO_2-Proben entlang des Kohlenstofftransportweg von der Atmosphäre über den Baum bis zum Boden genommen (siehe Abbildung 2). Die ausgewerteten Daten sind in zwei Kategorien zu unterteilen. Einerseits handelt es sich um kontinuierlich erhobene Gasproben. Hier sind neben dem atmosphärischem CO_2 im Kronenbereich der Bäume auch das Atmungs-CO_2 von Stämmen und Boden zu benennen. Der $\delta^{13}C$ dieser Gasproben konnten bereits im Laufe des Experiments mit Hilfe mehrerer Laser-Spektrometer (Picarro-CO_2-Analysator: https://www.picarro.com/products/gas_isotope_analyzers/isotopic_carbon_dioxide_ico2 und Delta-Ray: https://www.researchgate.net/publication/320345682_Measurement_of_d_13_C_in_breath_air_for_the_estimation_of_exogenous_carbohydrate_oxidation_rates_during_physical_exercise_APPLICATION_NOTE_30430_Authors) kontinuierlich analysiert werden und standen für die vertiefende Auswertung zur Verfügung. Andererseits wurden im Laufe des Experiments eine Vielzahl von Feststoffproben gewonnen, die im Rahmen dieses Projekts analysiert und ausgewertet wurden. Hier lag der Schwerpunkt auf Blatt- Ast/Stamm- und Feinwurzelproben (zu den Details der Probennahme und -bearbeitung bzw. Ergebnisse der Auswertung siehe Hikino et al. 2022 a,b).



Parameters	Methods used for measurement
Fraction of labeled C (f_{label})	1) Stable C isotope measurements (IRMS, IRIS, or isoTOC cube)
	2) Values adopted from stem efflux
Growth	3) Allometry (DBH)
	4) Excavation
	5) Dendrometer
	6) Picture analysis (Mesh bag)
Fine-root and ectomycorrhizal biomass	7) Soil cores
	8) Picture analysis & projection (Mesh bag)
Efflux rates	9) Measuring chambers (IRMS)
	10) Calculation based on literature values
	11) Auto- and heterotrophic ratio taken from literatures
Exudation rates	12) isoTOC cube

* Calculation (partly) based on literatures

Abbildung 2
Überblick über die beprobten Kohlenstoff-Senken und über die Methoden der Probenahmen entlang des Kohlenstofftransportwegs in Baum und Boden. Die Abbildung wurde der Publikation Hikino et al. (2022b) entnommen.

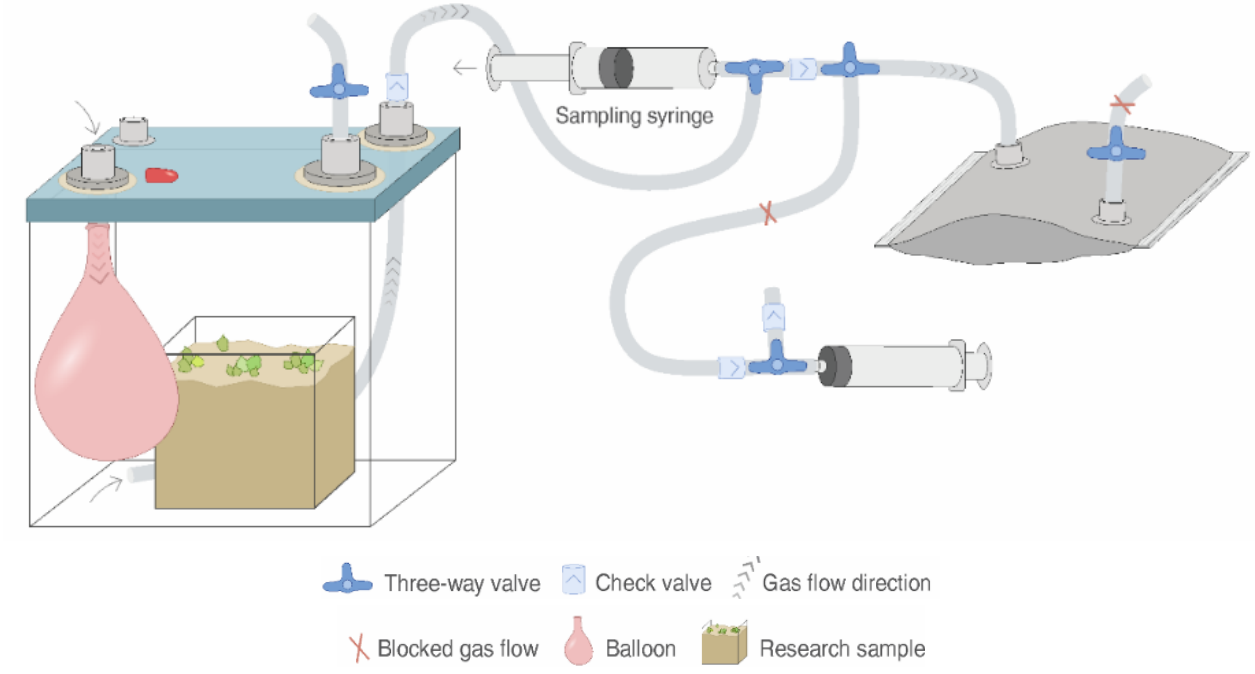


Abbildung 3
Schematischer Überblick über den Systemaufbau zur Probenahme von kleinen CO_2-Flüssen aus einer Küvette. Gezeigt ist die Funktionsweise des Systems bei der Probenahme. Die Probe wird mit Hilfe einer Spritze (sampling syringe) aus der Küvette nach einer bestimmten Inkubationszeit entnommen und anschließend in einen Probenbeutel eingespritzt. Bei der Probenahme verhindert das nach außen geöffnete Ballonventil den Aufbau eines starken Unterdrucks. Die Rückschlagventile (check valve) garantierten einen Gasfluss in eine definierte Richtung zwischen der Inkubationsbox, den Spritzen und dem Probenbeutel. Die Abbildung wurde der Publikation Witzgall et al. (2023) entnommen.

Methodische Entwicklungen und Voraussetzungen (Teil 2): Quantitative Erfassung von Kohlenstoffflüssen mit geringen Flussraten

Wie im vorherigen Bericht im Detail ausgeführt, wurde vom Team Grams in Zusammenarbeit mit dem Lehrstuhl für Bodenkunde der Technischen Universität München ein System entwickelt, um auch geringe Kohlenstoffflüsse quantitativ zu erfassen. Niedrige CO_2-Flussraten kommen zum Beispiel in trocken Böden oder anders limitierten Ökosystemen vor. Auch für dieses System wurde mit einer Anreicherung $^{13}CO_2$ in der Atmosphäre gearbeitet (für Details siehe vorhergehender Bericht und die Publikation Witzgall et al. 2023). Eine besondere Herausforderung war es dabei ein genügend großes Bodenvolumen zu beproben. Das hier entwickelte System ist zum Beispiel in der Lage sehr geringe Kohlenstoffflüsse aus Böden zu erfassen ohne die Porenluft im Boden zu stören. Es wurde beispielhaft an Inkubationsexperimenten in Böden mit geringer biologischer Aktivität und geringen Kohlenstoff-Umsatzraten etabliert und ist gleichfalls gut geeignet, um geringe Kohlenstoff-Flüsse wie niedrige Photosyntheseraten oder niedrige Stammatmungsraten von limitierten Pflanzen wie trockengestresste Bäume im KROOF-Experiment mit ausreichend großen Gasvolumina zu beproben. Es wurden bevorzugt kostengünstige und leicht verfügbare Elemente verwendet. Alle Komponenten wurden in einer Reihe von Tests auf Leckagen und Kreuzkontaminationen mit CO_2 geprüft. Eine Besonderheit des Systems ist die Integration eines Ballons in der Gasküvette, um die Erzeugung eines starken Unterdrucks während der Probenahme zu verhindert. So können relativ große Gasvolumina aus einer Küvette beprobt werden, weil der Ballon zu einer Abschwächung des Unterdruckaufbaus von bis zu 72% führte. Das etablierte System wurde in einer internationalen Zeitschrift mit peer-review-System (Biogeosciences) publiziert (Witzgall et al. 2023).

Verfolgung des Kohlenstoffs innerhalb der Bäume und Bestände – von der Photosynthese bis zur Freisetzung des fixierten Kohlenstoffs in der Atmung der Bäume und Böden

Das Arbeitspaket 1 hat stark von der Kooperation mit dem KROOF-Projekt profitiert. Die dort zusätzlich genommenen Proben konnte in dem vorliegenden Projekt analysiert werden und frühzeitig während der Projektlaufzeit in einer hochrangigen internationalen Zeitschrift (Global Change Biology, Impact factor > 10) vom Team Grams publiziert werden (Hikino et al. 2022 a,b). Wie oben ausgeführt wurde das $^{13}CO_2$-Signal in den Bäumen und Boden verfolgt und damit Kohlenstoff-Transportraten, Kohlenstoff-Umsatz in verschiedenen Geweben der Bäum sowie die Kohlenstoffallokation erfasst.

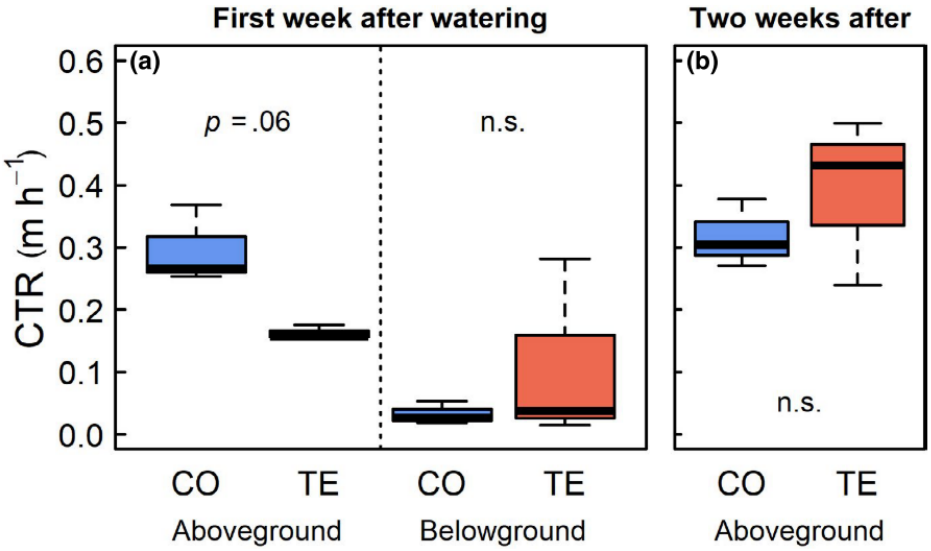


Abbildung 4
Dargestellt ist die Kohlenstoff-Translokationsrate (CTR, m pro h) in den ober- und unterirdischen Organen der Bäume. Blaue Balken zeigen die Daten der Kontrollbäume. Die roten Balken die Daten der trockengestressten Fichte. Die Daten wurden zum Ende des experimentellen Trockenstress erhoben. In (a) sind die Daten wenige Tage nach Aufhebung des Trockenstresses zu sehen, in (b) nach 2 Wochen. In Blättern und Stamm zeigte sich eine etwa halbierte Transportgeschwindigkeit des Kohlenstoffs, während dieser Unterschied in den Wurzeln und nach 2 Wochen nicht zu erkennen war. Die Abbildung wurde der Publikation Hikino et al. (2022a) entnommen.

In Abbildung 4a sind die Daten wenige Tage nach Aufhebung des Trockenstresses zu sehen. Somit ist davon auszugehen, dass die erhobenen Daten weitestgehend den Zustand während des Trockenstresses wiedergeben. Die trockengestressten Bäume zeigten eine stark reduzierte Geschwindigkeit des Kohlenstoff-Transports von den Blättern bis zur Stammbasis auf Brusthöhe im Vergleich zu den Kontrollbäumen, die keinem experimentellem Trockenstress ausgesetzt waren. Der Transport von der Stammbasis zu den

Feinwurzeln war nicht beeinträchtigt (siehe Abbildung 4a). Sehr beindruckend war, dass die Reduktion der Transportgeschwindigkeit bereits zwei Wochen nach Ende des Trockenstressen wieder aufgehoben war; das Kohlenstofftransportsystem der Bäume also eine enorme Resilienz aufwies (Weitere Details siehe Hikino et al. 2022b). Die durch den Trockenstress reduzierte Transportrate kann einerseits durch eine längere Verweildauer der rezenten Photoassimilate im Blatt und/oder durch einen langsameren Transport der Zucker im Stammphloem begründet sein. Ähnliche Daten wurden bei Buchen im gleichen Experiment in den ersten Jahren des Trockenstressexperiments beobachtet (Hesse et al. 2019). Besonders interessant war, dass die Bäume durch den Trockenstress auch die Prioritäten in der Kohlenstoffallokation veränderten. Während die Kontrollbäum einen Großteil der rezenten Photoassimilate in die oberirdische Biomasse (Wachstum) oder zum Unterhalt (Atmungsprozesse) investierten, wurde nur ein kleinerer Teil, etwas mehr als 20%, in den Bodenraum alloziert (Hikino et al. 2022a). Anders reagierte die trockengestressten Bäume. Sie verdoppelten die Allokation in die Wurzeln und den Boden. Offensichtlich war die Investition in neu wachsende Wurzeln nach Aufhebung des Trockenstresses von großer Bedeutung für die Bäume (siehe Abbildung 5 und die Publikation von Danzberger et al. 2023). Allerdings konnte der Kohlenstoffbedarf des Feinwurzelwachstums trotz der erhöhten Allokation in die Feinwurzeln nur zu 47% gedeckt werden, während diese Kohlenstoff-Senke bei geringerem absolutem Bedarf in den Kontrollpflanzen zu 61% bedient wurde (siehe Abbildung 5). Für die

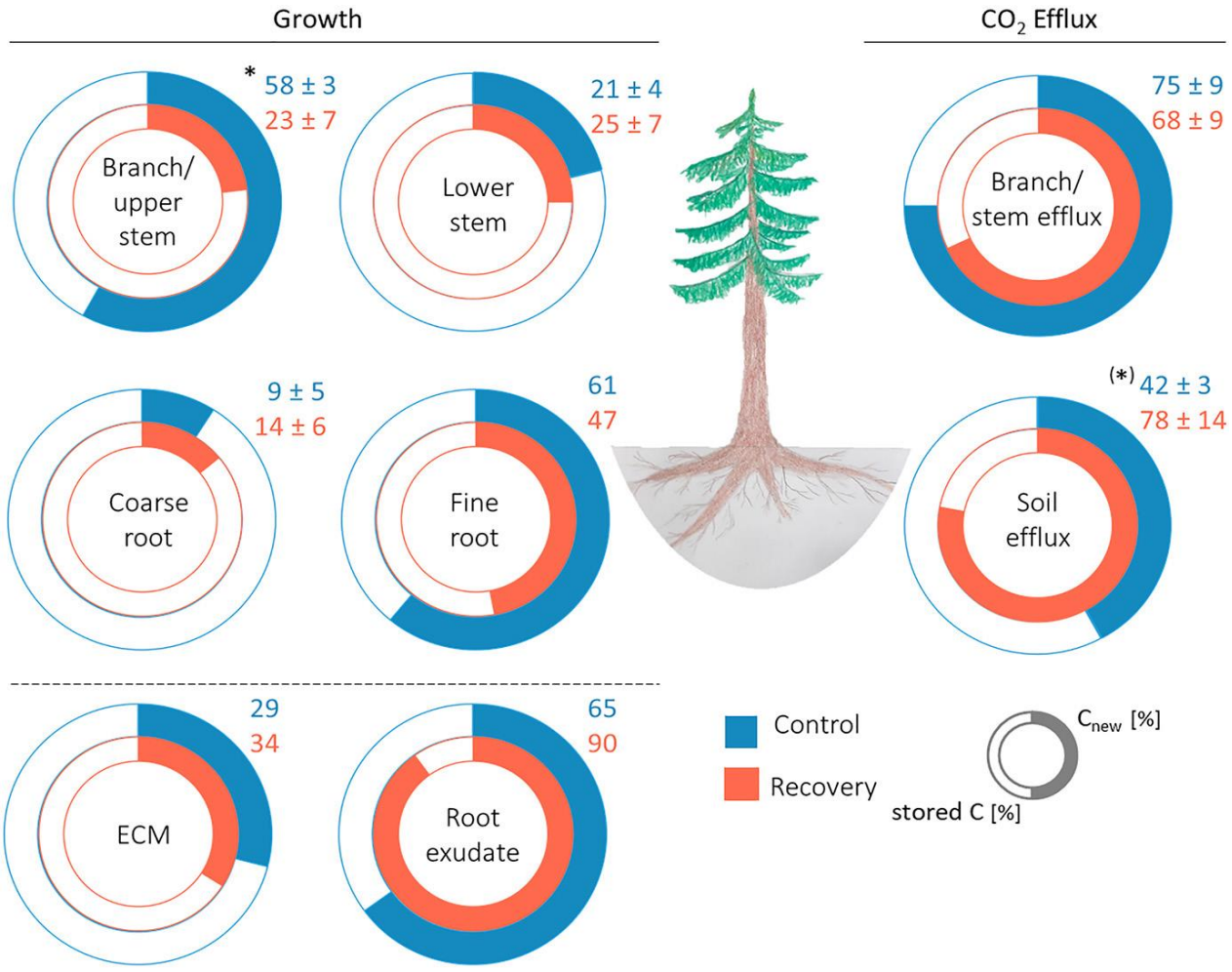


Abbildung 5

Beitrag des neu assimilierten Kohlenstoffs (C_{new}) zu den verschiedenen ober- und unterirdischen Kohlenstoff-Senken. In Blau sind die Daten der Kontrollbäume (Control) und in Rot die der trockengestressten Bäume (in der ersten Wochen nach der Aufhebung des Trockenstresses, Recovery) gezeigt. Die gezeigten Senken sind im Detail die Atmung (rechts, CO_2 efflux) von Stamm/Zweigen und die autotrophe Bodenatmung sowie die Investition in Biomasse (links, growth) in Zweig- und Stammwachstum, Grobwurzel- und Feinwurzel-Wachstum sowie Kohlenstoffinvestition in Ektomykorrhiza (ECM) und Wurzelexsudate (root exudates). Die Zahlen neben den Diagrammen geben die prozentuale Größe des Beitrags des neu assimilierten an Kohlenstoff (farblich markierter Teil) an. Die offenen Anteile der Ringe geben den prozentualen Beitrag der Reservestoffe an. Statistische Unterschiede werden durch Sternchen angezeigt: ein Sternchen zeigt einen signifikanten Unterschied zwischen Kontroll- und erholten Bäumen auf dem Niveau $p < .05$ und (*) auf dem Niveau $p < 0.1$ Die Abbildung stammt aus der Publikation Hikino et al. (2022a), der auch weitere Details entnommen werden können.

trockengestressten Bäume hatten die Reservestoffe also eine sehr hohe Bedeutung, um den hohen Kohlenstoffbedarf der neu wachsenden Feinwurzeln zu decken. Die Kohlenstoffinvestition in Wurzelexsudate zeigte ebenfalls die Dominanz der unterirdischen Senken in den trockengestressten Bäumen. Dort wurde die Wurzelexsudate zu 90% aus den rezenten Photoassimilaten (C_{new}) gespeist, während dieses nur zu 2/3 bei den Kontrollbäumen der Fall war. Insgesamt führt dieses zu einem 78%igem Beitrag der rezenten Photoassimilate zur Bodenatmung im trockengestressten Bestand, während dieser Bedarf nur halb so groß (42%) aus den rezenten Photoassimilaten in den Kontrollpflanzen gespeist werden konnte (siehe Abbildung 5).

Für die Kooperation mit dem BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham wurde mehrere Besuche zwischen den Teams organisiert. Im Sommer 2022 fand ein erster Besuch durch das Team Grams und das Team Rammig in Birmingham satt. Als besonders interessant wurde die Analyse von Kohlenstoff-Pools mit langsamen Umsatzraten definiert, da die anderen hier durchgeführten und beprobten Experimente eher auf schnell umgesetzte Kohlensoff-Pools fokussierten. Besonders attraktiv war hierfür der Fokus auf Pilzfruchtkörper. Die Gründe hierfür waren einerseits, dass eine Vielzahl der Fruchtkörper bereits gesammelt wurden und für Analysen auf stabile Kohlenstoffisotope für das Team Grams zur Verfügung gestellt werden konnten. Andererseits waren die Proben besonders interessant, da die Proben sowohl Ektomykorrhiza- als auch saprotrophische (Destruenten) Pilzfruchtkörper umfassten. Für die Ektomykorrhiza-Proben wurde ein schnellerer Kohlenstoff-Umsatz erwartet, als für die saprotrophischen Pilze, da erstgenannte direkt Kohlenstoff aus der laufenden Photosynthese von den Bäumen (im BIFoR-FACE-Experiment hauptsächlich Stieleiche) erhalten, die saprotrophen Pilze den Kohlenstoff erst nach Absterben pflanzlichen Biomasse erhalten. Damit können wichtige Daten zu den Gesamtverweildauern und auch der Menge an Kohlenstoff in Wald-Ökosystemen bestimmen werden zu Prozessen, die bisher wenig untersucht wurden. Die zu analysierenden Proben wurden von Herbst 2018 bis Sommer 2020 mehrmals pro Jahr (je nach Aufkommen) genommen (siehe Abbildung 6) Dabei wurden nicht nur die FACE-Ringe mit der erhöhten CO_2-Konzentration, sondern gleichfalls die Kontroll-FACE-Ringe mit ambienter CO2-Konzentration beprobt. Bei einem Besuch von Frau Dr. Megan McDonald von der Universität Birmingham zur Vorbereitung der Analysen und Entwicklung der Auswertestrategien, wurden die Proben zum Team Grams überführt.

Abbildung 6
Beispielbilder zur Beprobung der saprotrophischen und Ektomykorrhiza-Pilzfruchtkörper aus dem BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham, UK (hier aus dem FACE-Ring 5). Das zur Verfügung gestellte Probenmaterial wurde bei 65 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, zu einem feinen Pulver vermahlen und anschließend per Isotopenverhältnismassenspektrometrie auf den $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ analysiert. (Photos © Aileen Bryony Baird)

Die Analysen der Pilzproben ergab, dass die Fruchtkörper, die unter erhöhten CO_2-Konzentrationen gewachsen sind, einen niedrigeren $\delta^{13}C$ haben als die Proben der Kontroll-FACE-Ringe (siehe Abbildung 7). Obwohl hier noch nicht zwischen den verschiedenen Pilzlebensformen unterschieden wird, betrug der Unterschied etwa 1 ‰ und war hoch signifikant. Wie unter II.1 ausgeführt, war dieses zu erwarten, weil die Erhöhung der CO_2-Konzentration mit einer Reduktion des atmosphärischen $\delta^{13}C$ in den Baumkronen

einhergehen sollte. Die Bäume also CO_2 mit niedrigerem $\delta^{13}C$ photosynthetisch fixieren und diesen reduzierten Wert in Ihren Photoassimilaten an die Pilze weitergeben. Der niedrigere $\delta^{13}C$ der Pilzbiomasse ist also ein Nachweis der C-Transfers vom Baum zu den Pilzfruchtkörpern.

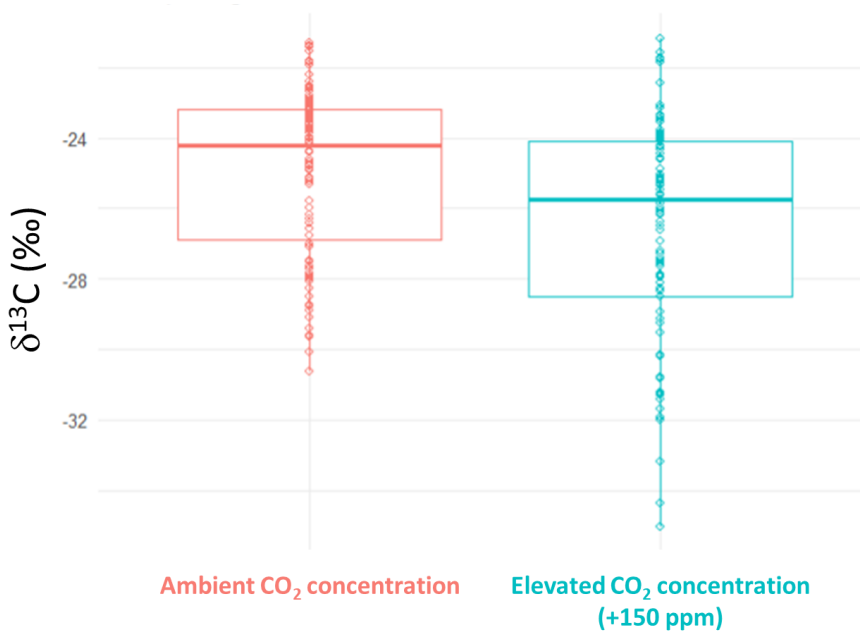


Abbildung 7
Boxplots der $\delta^{13}C$ aller Pilzfruchtkörperproben unter ambienter und erhöhter CO_2-Konzentration im BIFoR-FACE-Experiment (keine Trennung nach Pilzlebensformen). Es besteht ein hoch signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen ($p < 0.001$), der mit der Reduktion des $\delta^{13}C$ in der Kronenluft durch die Erhöhung der CO_2-Konzentration einhergeht.

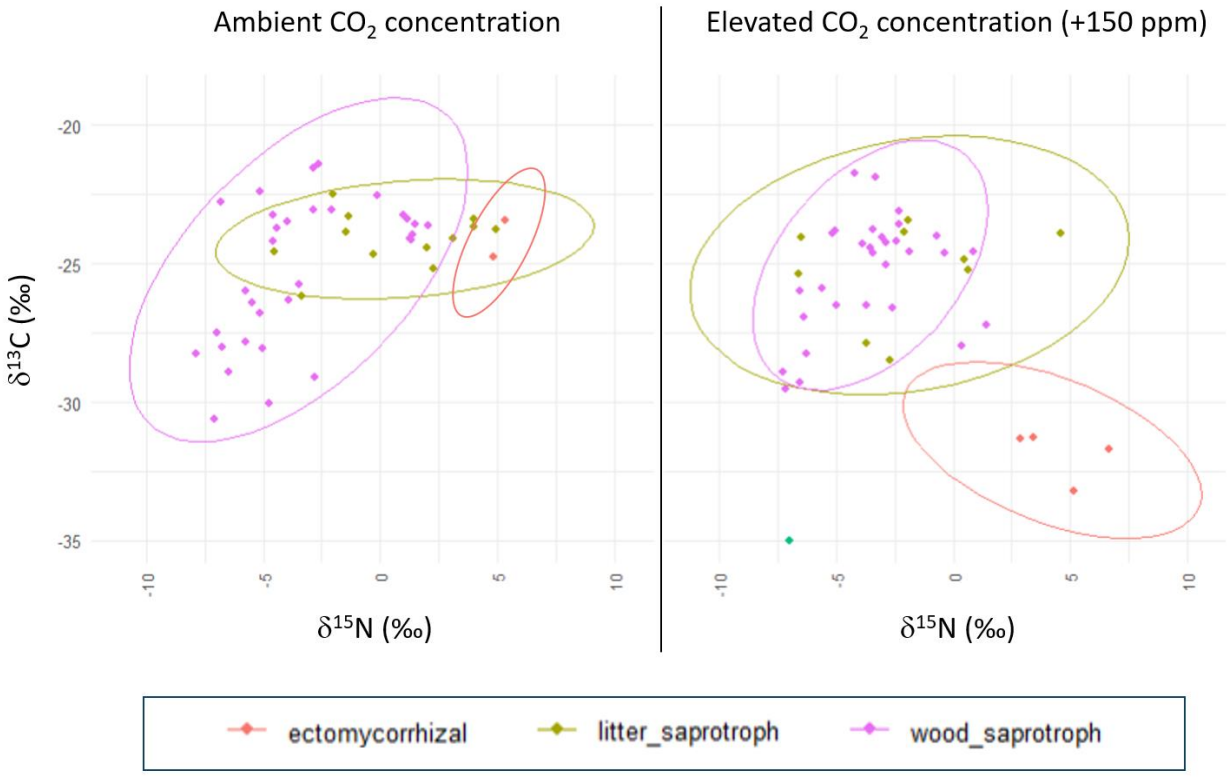


Abbildung 8
Auftragung des $\delta^{13}C$ (‰) versus $\delta^{15}N$ (‰) der gesammelten Pilzfruchtkörperproben aus dem BIFoR-FACE-Experiment der Universität Birmingham, UK. Die gezeigten Proben wurden in drei Pilzlebensformen unterteil werden: Ektomykorrhiza-Pilze (rot); saprotrophe Pilze, die sich schwerpunktartig von Laubstreu ernähren (grün) und saprotrophe Pilze, die sich schwerpunktartig von verholzter Biomasse ernähren (violett).

Eine Vielzahl der analysierten Fruchtkörperproben konnte durch DNA-Sequenzierungen, die von der Universität Birmingham durchgeführt wurde, einzelnen Pilzarten oder Gattungen zugeordnet werden. Dieses erlaubte die Zuordnung vieler Pilzproben zu verschiedenen Lebensformen (siehe Abbildung 8). Die Proben konnten vor allem drei Gruppen zugeordnet werden; neben den Ektomykorrhizapilzen waren dieses Varianten von saprotrophen Pilzen, die sich schwerpunktmäßig von der gefallen Laubstreu oder von toter Holzbiomasse ernähren (siehe grüne bzw. violett eingefärbte Symbole in Abbildung 8). Von bereits publizierten Studien ist bekannt, dass Ektomykorrhizapilze einen erhöhten $\delta^{15}N$ im Vergleich zu den beiden saprotrophen Pilzgruppen zeigen (Hobbie et al. 1999, Kohzu et al. 1999). Der ebenfalls zu erwartende niedrigere $\delta^{13}C$ der Ektomykorrhizapilze in Vergleich zu saprotrophen Pilzen ist in den FACE-Ringen mit ambienten CO_2 nicht zu beobachten. Allerdings ist der Probenumfang viel zu gering, um hierzu eine gesicherte Aussage zu machen. Ähnlich wie in Abbildung 7, ist zu erkennen, dass die Fruchtkörper der Ektomykorrhizapilze in den FACE-Ringen mit erhöhter CO_2-Konzentration einen niedrigeren $\delta^{13}C$ zeigen als in der Kontrollgruppe. Für die beiden saprotrophischen Pilztypen ist dieses nicht der Fall. Wenn die geringe Probenumfang der Ektomykorrhizapilze unter ambienten CO_2 akzeptiert wird, deutet dieses Ergebnis darauf hin, dass der Kohlenstoff-Transport von den Bäumen zu den Ektomykorrhizapilzen schneller vonstattengeht als der Kohlenstoff-Transport zu den saprotrophischen Pilzen, die sich von toter Pflanzenbiomasse ernähren. Eine Quantifizierung der Transportgeschwindigkeit bzw. eine Auswertung der Kohlenstoff-Umsatzraten waren allerdings auch aufgrund der Problematik mit dem inkonsistenten $\delta^{13}C$ des eingesetzten Begasungs-CO_2 nicht möglich, so dass der hier vorgestellte Ansatz nicht weiterverfolgt werden konnte.

Entwicklung eines kompartmentellen Modell zur Simulation der Kohlenstoff-Umsatzraten und -Verweildauern aus den Daten eines dreijährigen Experiments mit verschiedenen Klimaszenarien

Auf Basis der Daten aus einem Klimakammerexperiment (Jakli et al. 2021, Gu et al. eingereicht) in Kombination mit einem ^{13}C-Tracerexperiement wurde ein kompartmentelles Modell zum Kohlenstoffumsatz entwickelt. Im Rahmen dieses dreijährigen Klimakammerexperiments wurden drei Klimaszenarien simuliert, indem die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), die Temperatur, das Dampfdruckdefizit der Atmosphäre (VPD), und CO_2- sowie O_3-Konzentration gezielt gesteuert wurden (siehe beispielhaft für dieses Klimabedingungen die Abbildung 9). Die simulierten Klimaszenarien basieren auf den „Representative Concentration Path“-Zukunftsszenarien (RCP) RCP 2.6 und RCP 8.5. Im Szenario RCP 2.6, welches einen milden Verlauf des Klimawandels widerspiegelt, werden Umweltschutzmaßnahmen so schnell wie möglich umgesetzt. Im Szenario RCP 8.5 werden keine Maßnahmen umgesetzt („business as usual“) und der Klimawandel schreitet ungebremst voran. Die Basis für die Klimaszenarien wurden für das Jahr 2100 modelliert und liegt als Stundenwerte für eine deutsche Modellregion vor (Jakli et al. 2021).

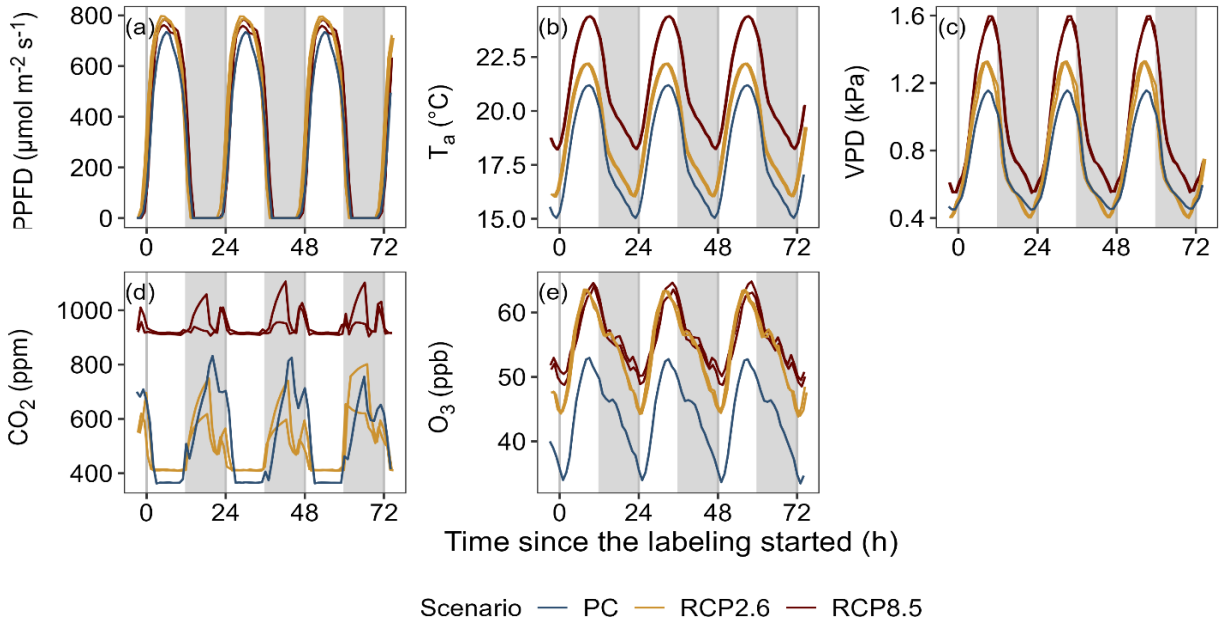


Abbildung 9
Beispielhalte Darstellung der stündlichen Änderungen der Klimaparameter (photosynthetische Photonenflussdichte (PPFD), Lufttemperatur (T_a), Wasserdampfdruckdefizit der Atmosphäre (VPD), CO_2-und O_3-Konzentration in Abhängigkeit der 3 Klimaszenarien (PC = aktuelles Klima, Klimaszenario RCP2.6 und 8.5). Gezeigt sind die Klimabedingungen während der $^{13}CO_2$-Tracerapplikation im Spätsommer des dritten Jahres des Klimakammerexperiments. Die Abbildung wurde dem „supplementary material“ des eingereichten Manuskripts Gu et al. entnommen (siehe IV. Anhang).

Nachdem die Pflanzen sich in der dreijährigen Exposition an diese Klimaszenarien anpassen konnten, wurde Pflanzenindividuen aus den drei unterschiedlichen Behandlungsvarianten $^{13}CO_2$ angeboten (siehe Abbildung 10) und damit über deren Photosynthese die Photoassimilate mit ^{13}C markiert. Dieses erlaubt die Dynamiken des neu assimilierten Kohlenstoffs innerhalb der Pflanze bis in den Bodenraum zu verfolgen (siehe Abbildung 11).

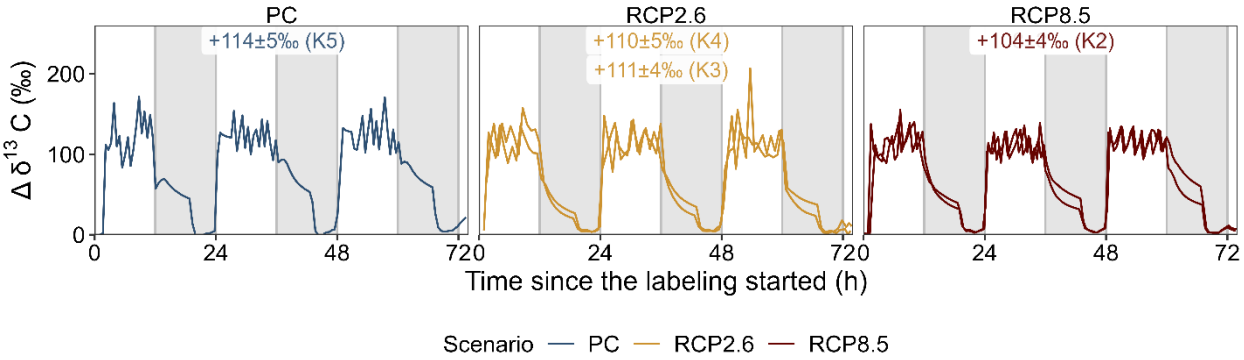


Abbildung 10
Änderung des $\delta^{13}C$ ($\Delta\delta^{13}C$) des CO_2 in der Kammerluft in den drei Klimaszenarien (present climate = PC in Blau, RCP 2.6 in Gelb und RCP 8.5 in Rot) während des ^{13}C-Tracer-Experiments nach dreijähriger Anpassung der Bäume an die applizierten Klimaszenarien. Die Abbildung wurde dem „supplementary material“ des eingereichten Manuskripts Gu et al. entnommen (siehe IV. Anhang).

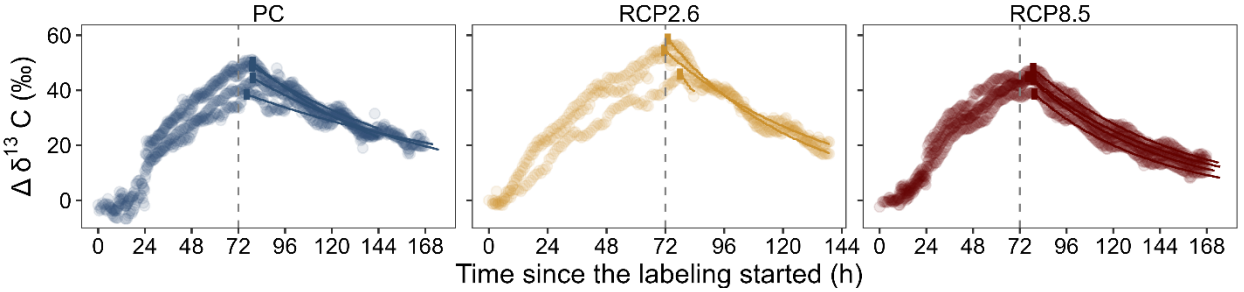


Abbildung 11
Änderung des $\delta^{13}C$ ($\Delta\delta^{13}C$) des Stammatmungs-CO_2 in den drei Klimaszenarien (present climate = PC, RCP 2.6 und RCP 8.5) während des ^{13}C-Tracer-Experiments

Als Vorarbeit zu Entwicklung des Kompartmentmodells wurde die mittlere Verweilzeit des Kohlenstoffs in einem Kompartment mit Hilfe eines exponentiellen Modells geschätzt, während die mittlere Transitzeit, als Zeitunterschied zwischen dem Ende der ^{13}C-Markierung und dem ^{13}C-Signalmaximum in der Stammrespiration abgeleitet wurde (siehe linker und rechter Teil der Abbildung 12). Beide Kennzahlen zeigten, dass sich der Kohlenstoffumsatz auf Stammebene unter den RCP-Szenarien im Vergleich zu „present climate“ beschleunigt hatte. Dieses war besonders unter dem Klimaszenario RCP2.6 deutlich, bei dem sich sowohl die Verweilzeit des Kohlenstoffs im Stamm verkürzt hatte als auch die Transitzeit von der CO_2-Fixierung im Blatt bis zur CO_2-Freisetzung durch die Stammatmung beschleunigt hatte.

Ziel des Kompartmentmodells war es aus den experimentellen ^{13}C-Tracerkinetiken der Stammatmung detailliertere Informationen über die verschiedenen involvierten Kohlenstoffpools und deren Umsatzprozesse zu gewinnen. Dabei wurden folgende zentrale Annahmen für das Modell getroffen:

(1) Die Pools sind gut durchmischt und befinden sich im stationären Zustand;

(2) Die Flüsse zwischen den Pools folgen einer Kinetik erster Ordnung (siehe Gleichung 1) und

$$\frac{dQ}{dt} = k * (Q - Q_min) \qquad \text{Gleichung 1}$$

(3) Die Assimilationsrate erreicht bei einer PPFD von 300 µmol m^{-2} s^{-1} eine Sättigung, wodurch tagsüber von einer konstanten Assimilationsrate ausgegangen wurde.

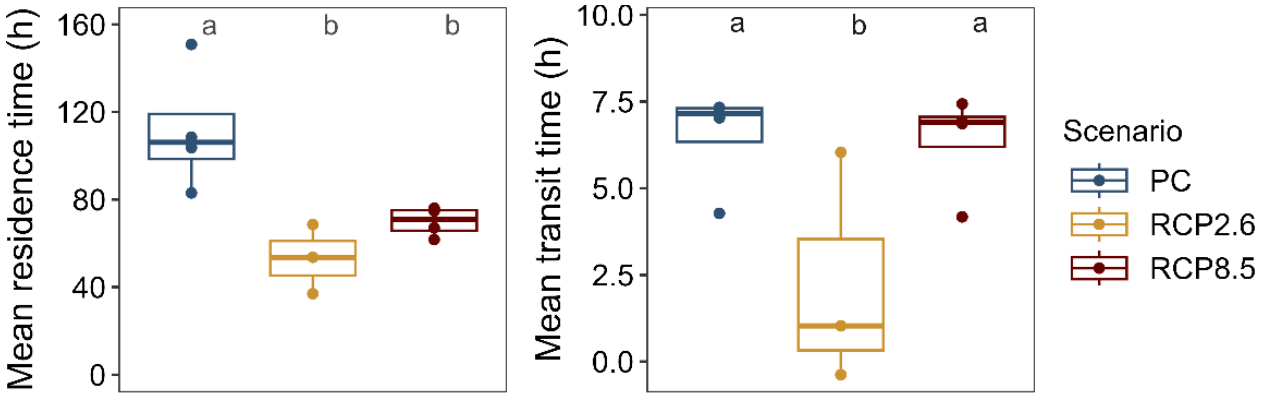


Abbildung 12
Mittlere Verweilzeit (mean residence time, links) im Stamm und mittlere Transitzeit (mean transit time, rechts) der rezenten Photoassimilate auf Basis der CO_2-Freisetzung durch die Stammatmung. Die Farben stehen für die verschiedenen Klimaszenarien des Klimawandels (present climate (PC) in Blau, RCP2.6 in Gelb und RCP8.5 in Rot). Unterschiedliche Buchstaben weisen auf statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Klimaszenarien hin. Die Abbildung wurde dem eingereichten Manuskripts Gu et al. entnommen (siehe IV. Anhang).

Abbildung 14 zeigt eine modellhafte Annäherung der Kohlenstoffflüsse in einer verholzten Pflanze. Dieses schematische Modell von Epron et al. (2012) wurde als Ausgangspunkt für die Entwicklung des Kompartmentmodells in diesem Projekt verwendet. Es stellte einen ausgezeichneten Startpunkt dar, da es aus der Nutzung von ^{13}C-Tracerexperimenten entstanden ist und damit sehr nah an dem hier gewählten Ansatz war. Unterschiedliche Anzahlen und Topologien der Pools wurden anhand einer repräsentativen Messreihe getestet (siehe Abbildung 13). Alle Modelle wurden hinsichtlich der Parameteroptimierung getestet, wobei Modell (b) die beste Anpassungsgüte zeigte und daher für die weiterführende Analyse verwendet wurde.

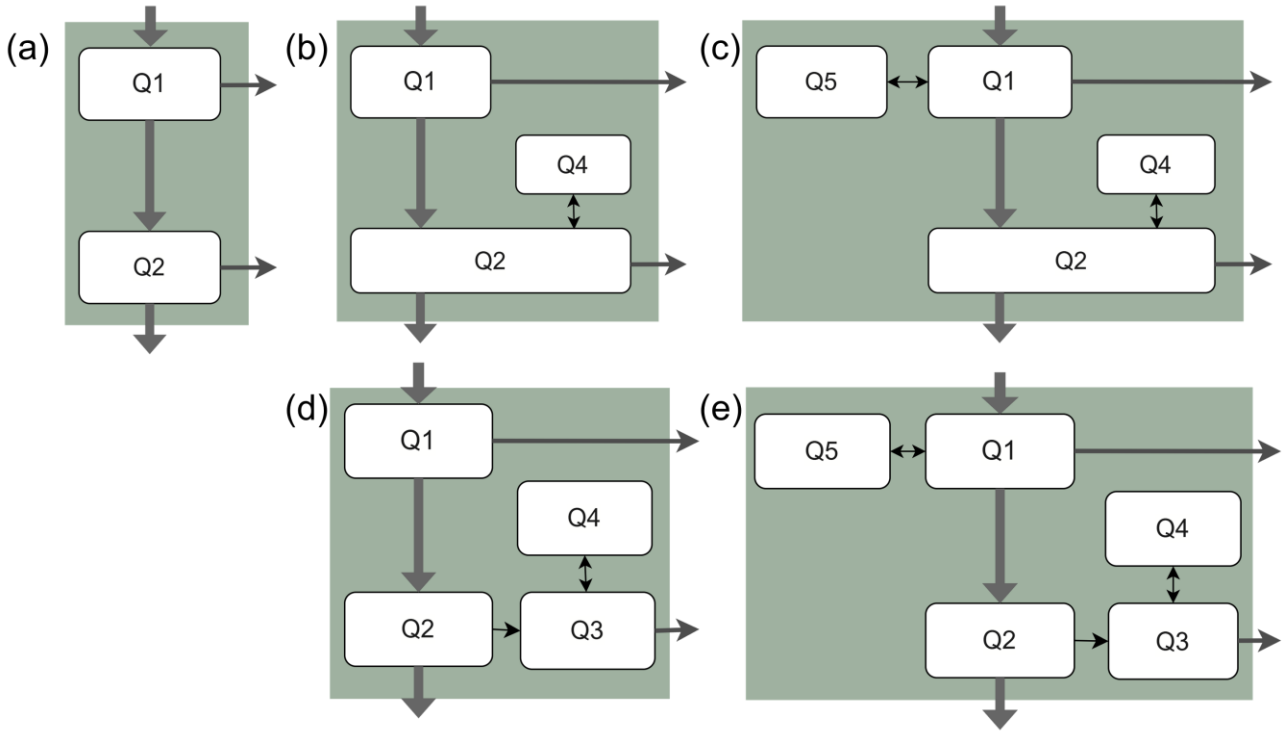


Abbildung 13
Verschiedenen Topologier von Kompartmentmodellen (potenzielle Modelle von 2-Pool bis 5-Pool) zur Bestimmung der Kohlenstoffpoolgröße und des Kohlenstoffumsatzes

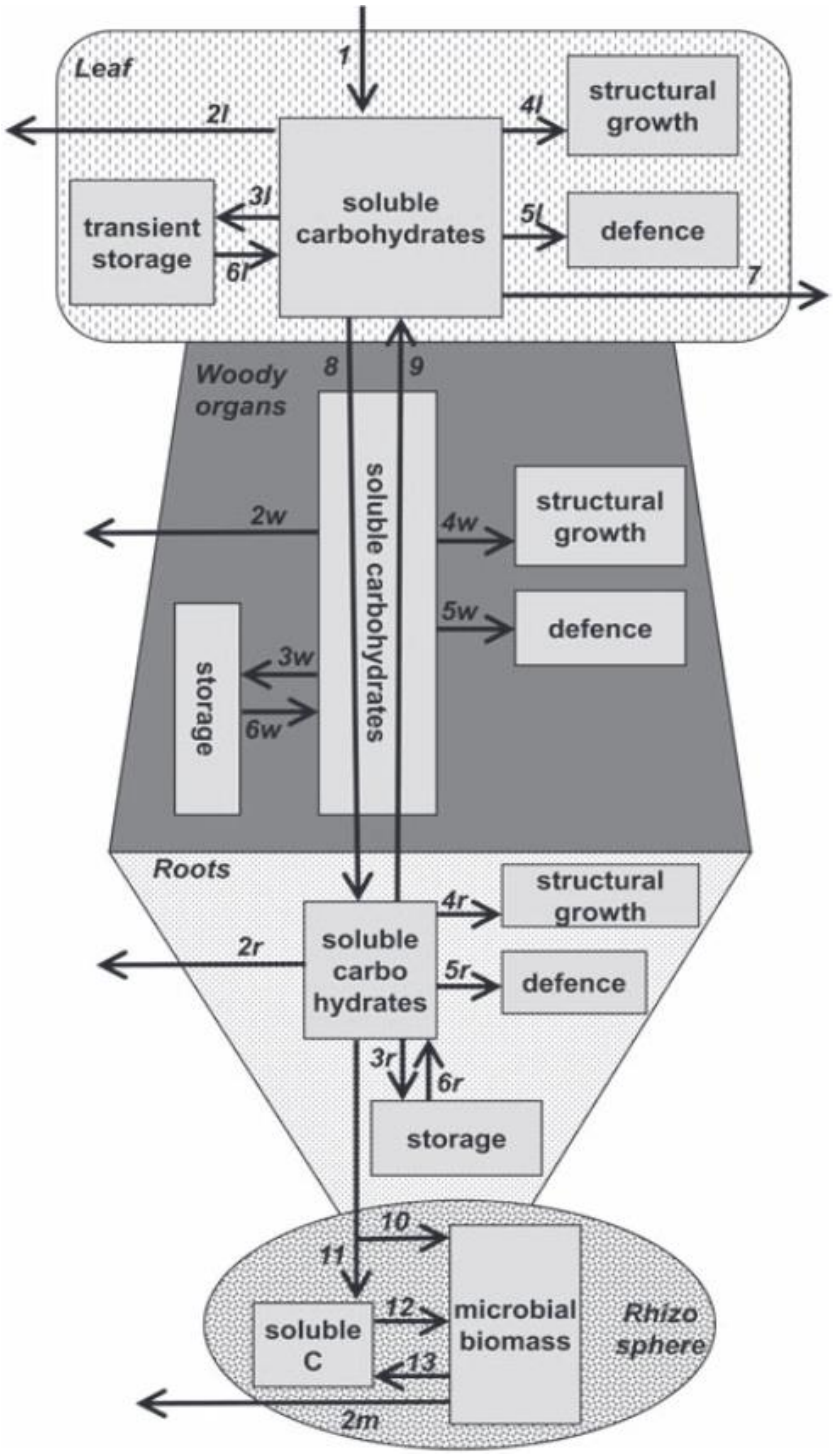


Abbildung 14
Schematisches Modell der Kohlenstoffflüsse vom Blatt (leaf) über die oberirdischen verholzten Organe (woody organs) und Wurzeln (roots) bis in die Rhizosphäre (rhizosphere). Der assimilierte ^{13}C-markierte Kohlenstoff füllt einen Pool von löslichen Kohlenhydraten, der weiter für die Atmung [2], die Speicherung [3], das strukturelle Wachstum [4] und Abwehrstoffe [5] verwendet werden kann. Die Pools löslicher Kohlenhydrate werden auch durch Remobilisierung aus Reserven aufgefüllt [6]. Die Abgabe von flüchtigen organischen Verbindungen ist ebenfalls möglich [7]. Lösliche Zucker werden sowohl basipetal [8] von den Blättern an die anderen Organe alloziert als auch akropetal von Speichergeweben in mehrjährigen Organen zu neuen Trieben [9]. ^{13}C-markierter Kohlenstoff wird auch in die Rhizosphäre alloziert, entweder indirekt über Hyphen der Mykorrhiza [10] oder direkt über Exsudation [11]. Der Kohlenstoff kann in die mikrobielle Biomasse [12] übertragen werden. Die Buchstaben l, w, r und m bezeichnen die Kompartimente Blatt, verholzte Äste und Stämme, Wurzeln und Mikroben. Das Model wurde übernommen aus der Publikation von Epron et al. (2012).

Die relative Bedeutung (Sensitivitätsanalyse) der verschiedenen Kohlenstoff-Flüsse im Modell wird in Abbildung 15 verglichen. Dargestellt sind der Respirationsfluss von Pool O1 und O2 in die Umwelt (kresp), der Fluss von Pool Q1 nach Pool Q2 (k_{12}), der Fluss von Pool Q2 nach Pool Q4 (k_{24}) sowie die stündlich Kohlenstoff-Assimilationsrate ($assim_h$) (siehe Abbildung 15). Insgesamt scheinen k_{resp} und k_{12} größere Auswirkungen (höhere Sensitivität) auf den Anteil an ^{13}C-markiertem Kohlenstoff (fraction of labeled C) zu haben als k_{24} und $assim_h$.

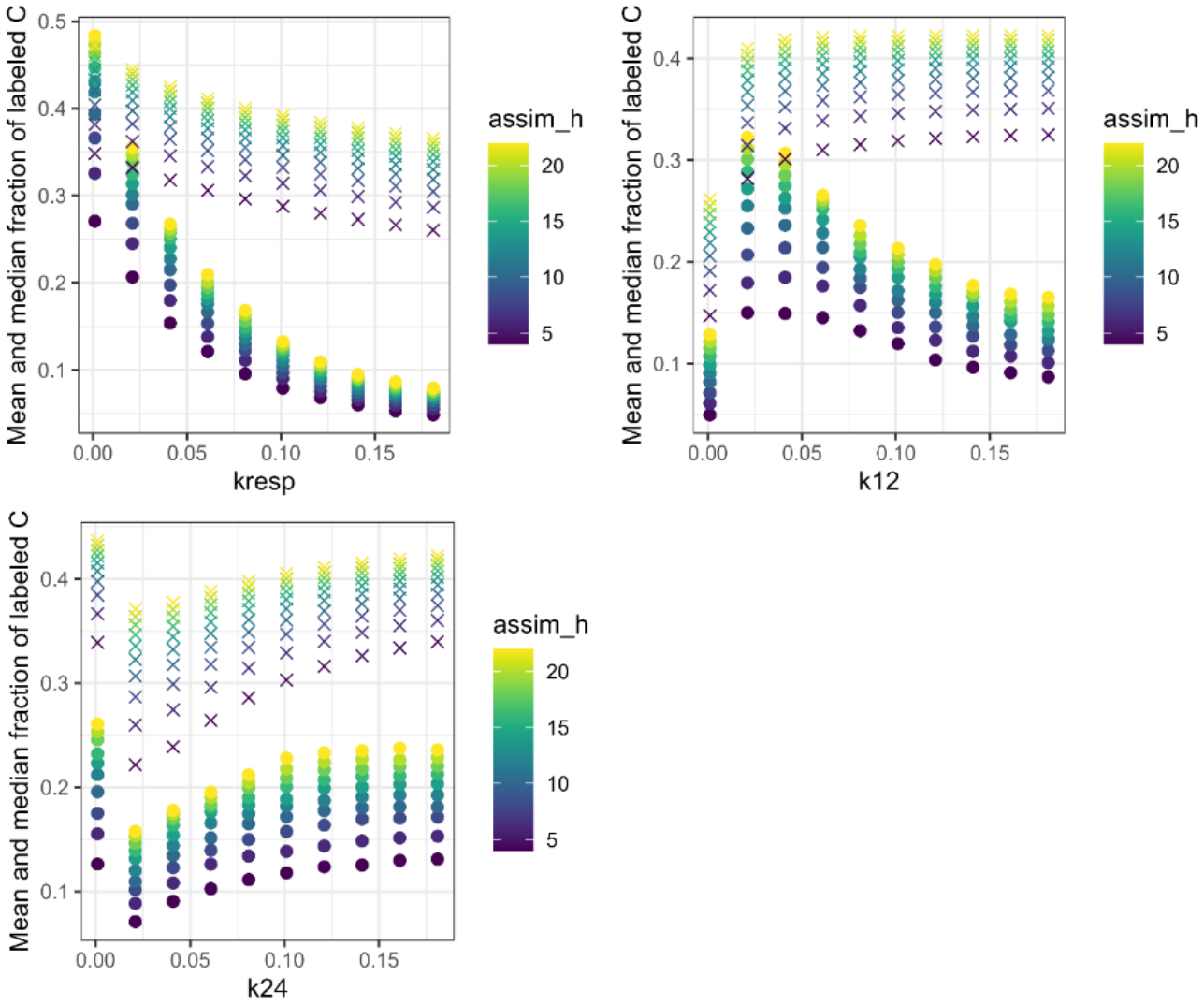


Abbildung 15
Sensitivitätsanalyse verschiedener Modell-Parameter. k_{12} bezeichnet den Fluss von Pool Q1 nach Pool Q2 (siehe Modell (b) in Abbildung 14); k_{24} bezeichnet den Fluss von Pool Q2 nach Pool Q4; k_{resp} bezeichnet den Fluss von Pool Q1 und Pool Q2 in die Umwelt (d.h. Kohlenstoffverluste aus dem Pflanzensystem); $assim_h$ gibt die stündliche Assimilationsrate relativ zur Größe von Pool Q1 an.

Nach der Optimierung der Parameter für jedes einzelne Baumindividuum stimmte die abschließende Simulation gut mit den experimentellen Beobachtungen der „fraction of labeled carbon“ überein (siehe Abbildung 16, $R^2 \geq 0.93$). Das Modell war in der Lage den Anteil ^{13}C-markiertem Kohlenstoff im Stammatmungs-CO_2 sowohl in der Anstiegs- als auch die Abfallphase sehr gut zu reproduzieren. Die Ergebnisse dieses Projektteils sind zur Zeit in Begutachtung bei der internationalen Zeitschrift „Environmental and Experimental Botany“. Das eingereichte Manuskript (Gu et al.) befindet sich im Anhang dieses Berichts und gibt detaillierte Einblicke in die Ergebnisse und Schlussfolgerungen dieser Arbeiten.

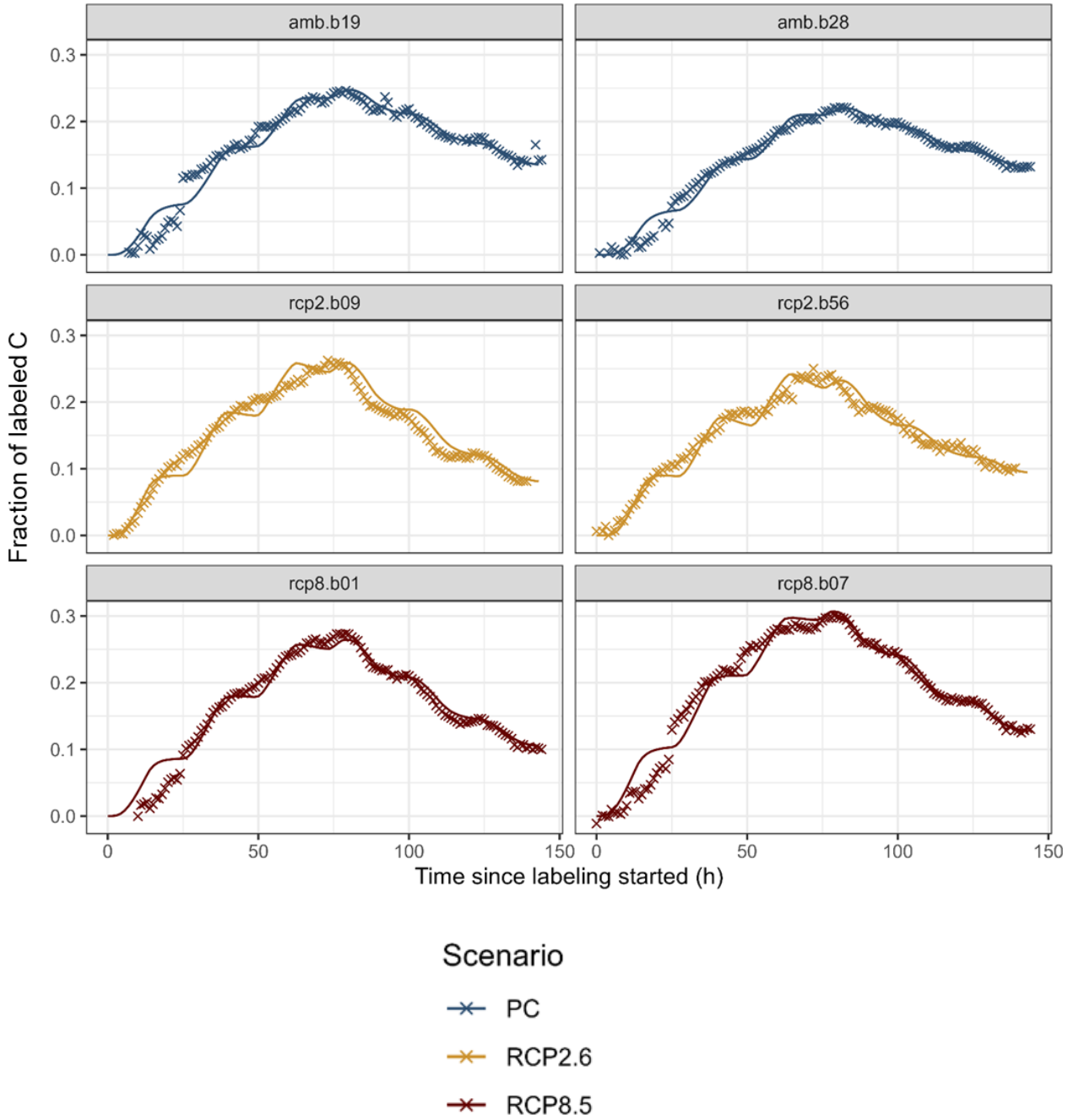


Abbildung 16
Vergleich der Modellsimulation mit den erhobenen Daten nach Parameteroptimierung für einzelne Baumindividuen. Gezeigt ist der Verlauf des Anteils des ^{13}C-markierten Kohlenstoffs im Stamatmungs-CO2 (fraction of labeld C) in sechs Baumindividuen unter den Klimaszenarien „present climate“ (PC, in Blau), RCP 2.6 (in Geld) und RCP 8.5 (in Rot). Die experimentell erhobenen Daten sind durch die Symbole (X) gekennzeichnet; die Modellergebnisse durch die durchgezogenen Linien.

Die Verweildauer wurde auf Basis der Poolgrößen und der aus den Pools abfließenden Kohlenstoff-Flüssen berechnet (siehe Abbildung 17). Im Vergleich zur vorherigen, einfacheren Analyse lieferten diese Berechnungen vergleichbare, jedoch detailliertere Informationen. Der schnell umgesetzte Kohlenstoff-Pool (Q2) zeigte unter beiden RCP-Szenarien eine verkürzte Umsatzzeit – ein Muster, das bereits in der vorangegangenen Analyse beobachtet wurde (siehe Abbildung 12). Gleichzeitig konnte ein langsam umsetzender Pool (Q4) auf Stammebene identifiziert werden, dessen Kohlenstoff-Verweilzeit sich unter beiden RCP-Szenarien verlängert. Diese Ergebnisse unterstreichen, dass der schnell umgesetzte Pool die Hauptquelle für die Stammrespiration darstellt, während der langsam umsetzende Pool, der als zusätzlicher Kohlenstoff-Speicher im Stamm funktioniert, unter beiden RCP-Szenarien weniger aktiv war.

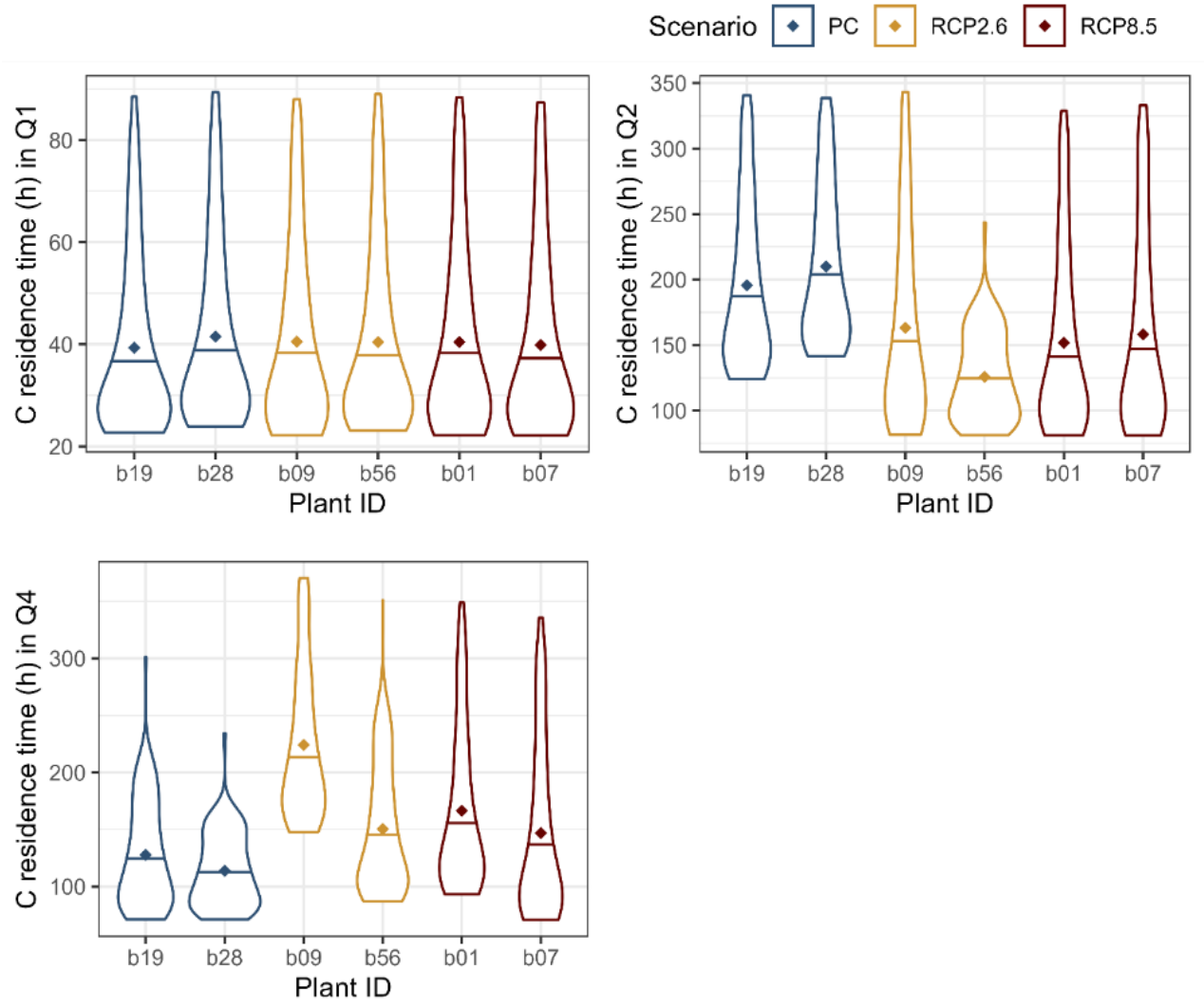


Abbildung 17
Mittlere Verweilzeiten (mean residence time) des Kohlenstoffs in den Pools Q1, Q2 und Q4 (Vergleich Abbildung 13b) unter den Klimaszenarien „present climate“ (PC, in Blau), RCP 2.6 (in Geld) und RCP 8.5 (in Rot).

Evaluierung der Umsatzraten im dynamischen Vegetationsmodell LPJ-GUESS

Das Modell LPJ-GUESS (Smith et al. 2001, 2014) ist ein dynamisches Vegetationsmodell, welches das Wachstum und die Mortalität verschiedener pflanzenfunktionaler Typen simulieren kann. In dieser Studie wurde die europäische Anwendung von LPJ-GUESS verwendet, da sie eine detailliertere Abbildung der europäischen Baumarten ermöglicht, die sich hinsichtlich Klimaregion, Wuchsform und Blattmerkmalen deutlich unterscheiden. Die fünf untersuchten Baumarten waren *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* und *Quercus robur*. Um deren Wachstumskurven zu ermitteln, wurde die potenzielle natürliche Vegetation für jede Art einzeln simuliert – ohne Konkurrenz und ohne Störungen. Für die Simulation wurden zehn Rasterzellen in Mittel- und Süddeutschland ausgewählt, in denen laut der EU-Trees4F-Artenverbreitungskarte (Mauri et al., 2022) alle fünf Arten natürlich vorkommen. Als Klimadaten dienten historische sowie zukünftige Szenarien des GFDL-ESM2M-Modells (Stefan Lange, Matthias Büchner, 2017),

mit täglichen Werten in einer Auflösung von 0,5° × 0,5° für: kurzwellige Einstrahlung an der Oberfläche, Lufttemperatur nahe der Oberfläche, relative Luftfeuchtigkeit nahe der Oberfläche, Niederschlag und Windgeschwindigkeit nahe der Oberfläche.

Zur Validierung des Modells mit Forstinventurdaten wurde die Simulation für den Zeitraum 1861–2005 nach einer 500-jährigen "Spin-up" durchgeführt und das relative Wachstum der Arten mit Waldinventurdaten verglichen. Anschließend wurde eine weitere Simulation mit neuer 500-jähriger "Spin-up" gestartet und von 1861 bis 2100 fortgeführt. Am Ende des Jahres 1990 wurde ein Kahlschlagsereignis simuliert, nach dem das Nachwachsen der Vegetation aus Keimlingen für den Zeitraum 1991–2100 modelliert wurde.

Angesichts des Simulationsaufbaus wurde der Zeitraum 1950–1989 als historische Referenz gewählt, weil der Zeitraum 2060–2099 für die zukünftigen Szenarien (RCP2.6 und RCP8.5) herangezogen wurde, um eine Vergleichbarkeit des Baumalters sicherzustellen. Die mittlere Jahrestemperatur (T_{mean}, °C) und der jährliche Niederschlag (P, mm) unterschieden sich deutlich zwischen den Szenarien – insbesondere zeigte RCP8.5 deutlich höhere Temperaturen bei gleichzeitig verringertem Niederschlag (siehe Abbildung 18 und Tabelle 3).

Tabelle 3
Klima nach Szenarien (40-jähriger Durchschnitt).

Szenarien	**Jahresmitteltemperatur (T_{mean}, °C)**	**Niederschlag (P, mm)**	**CO_2-Konzentration (ppm)**
Historical	8.4 ± 1.1	1036 ± 306	327 ± 13
RCP2.6	9.6 ± 1.1	1100 ± 318	432 ± 6
RCP8.5	11.2 ± 1.1	1023 ± 292	758 ± 97

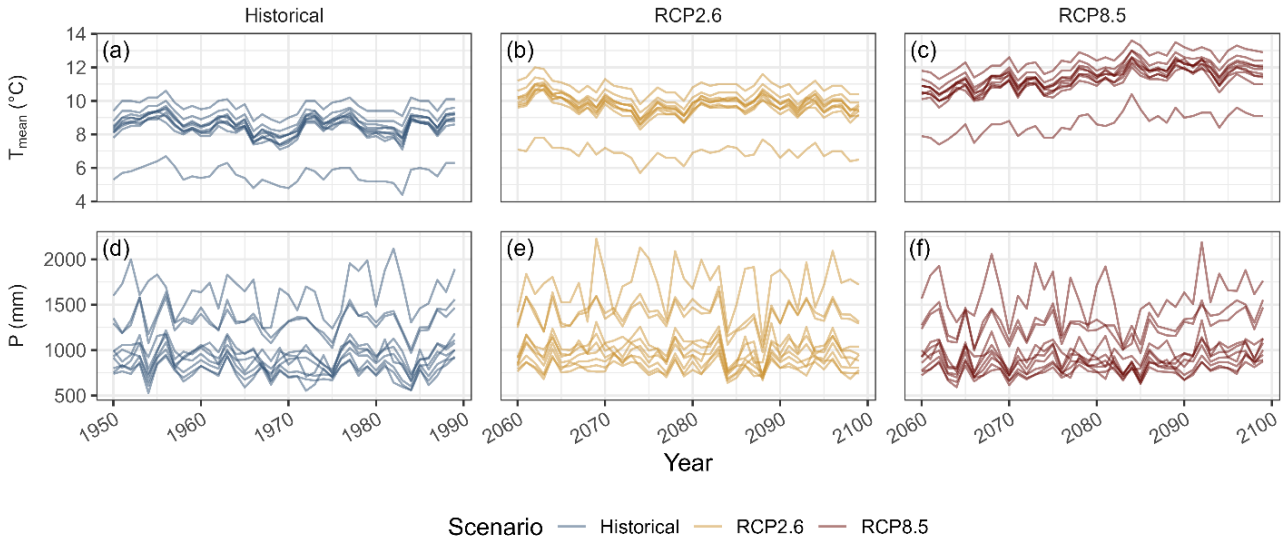


Abbildung 18
Klima nach Szenarien für einzelne Rasterzellen (Dimension: 0,5° × 0,5°), einschließlich Die mittlere Jahrestemperatur (T_{mean}, °C) und der jährliche Niederschlag (P, mm).

Die durchschnittlichen Kohlenstoffvorräte und -flüsse über 40 Jahre blieben jedoch grundsätzlich vergleichbar aber unterschieden sich zwischen den Szenarien (siehe Tabelle 4). Die Kohlenstoffvorräte können je nach Baumart unter zukünftigen Szenarien ansteigen oder sinken. Im Vergleich dazu nehmen die Kohlenstoffflüsse in allen Szenarien zu, unabhängig von der gepflanzten Baumart.

Tabelle 4
Kohlenstoffvorräte und -flüsse nach Baumarten und Klimaszenarien (40-jähriger Durchschnitt). Die Kohlenstoffvorräte (kg C m^{-2}) sind angegeben als Gesamtkohlenstoff in der lebenden Vegetation, der Streu und dem Boden (C_{Total}) und Kohlenstoff in der lebenden Vegetation (C_{Veg}). Die angegebenen Kohlstoffflüsse (kg C m^{-2} $Jahr^{-1}$) sind Brutto-Primärproduktion (GPP), Netto-Primärproduktion (NPP), autotrophe Respiration (R_a), heterotrophe Respiration (R_h), und Netto-Ökosystemaustausch (NEE.

Baumarten	Szenarien	C_{Total}	C_{Veg}	GPP	NPP	R_a	R_h	NEE
A. alba	Historical	37.5 ± 14.7	16.1 ± 5.5	0.76 ± 0.26	0.44 ± 0.15	0.32 ± 0.11	0.41 ± 0.14	0.03 ± 0.03
	RCP2.6	43.2 ± 14.6	26.2 ± 7.5	1.20 ± 0.27	0.65 ± 0.14	0.54 ± 0.13	0.42 ± 0.12	0.24 ± 0.04
	RCP8.5	42.5 ± 13.4	26.3 ± 6.8	1.24 ± 0.22	0.65 ± 0.11	0.59 ± 0.12	0.43 ± 0.11	0.22 ± 0.05
F. sylvatica	Historical	48.5 ± 10.7	31.3 ± 6.3	0.74 ± 0.16	0.43 ± 0.08	0.31 ± 0.08	0.38 ± 0.07	0.05 ± 0.04
	RCP2.6	41.5 ± 9.7	25.5 ± 5.8	1.11 ± 0.18	0.63 ± 0.11	0.48 ± 0.09	0.47 ± 0.12	0.16 ± 0.04
	RCP8.5	38.9 ± 8.4	24.7 ± 5.1	1.11 ± 0.13	0.58 ± 0.07	0.53 ± 0.08	0.47 ± 0.11	0.11 ± 0.08
P. abies	Historical	37.2 ± 19.6	19.5 ± 8.2	0.91 ± 0.31	0.46 ± 0.15	0.45 ± 0.15	0.39 ± 0.17	0.07 ± 0.09
	RCP2.6	32.8 ± 19.9	18.6 ± 11.0	1.00 ± 0.57	0.47 ± 0.27	0.52 ± 0.30	0.34 ± 0.19	0.13 ± 0.09
	RCP8.5	31.2 ± 19.0	17.9 ± 10.6	0.98 ± 0.56	0.43 ± 0.25	0.54 ± 0.31	0.34 ± 0.20	0.09 ± 0.08
P. sylvestris	Historical	34.1 ± 14.9	10.4 ± 1.5	1.00 ± 0.14	0.51 ± 0.07	0.49 ± 0.08	0.45 ± 0.07	0.07 ± 0.11
	RCP2.6	40.5 ± 14.5	16.2 ± 2.4	1.63 ± 0.23	0.78 ± 0.13	0.84 ± 0.12	0.65 ± 0.14	0.13 ± 0.06 ±
	RCP8.5	38.4 ± 14.0	15.7 ± 2.4	1.60 ± 0.25	0.72 ± 0.14	0.88 ± 0.13	0.65 ± 0.14	0.08 ± 0.07 ±
Q. robur	Historical	51.7 ± 9.4	24.2 ± 2.3	1.15 ± 0.16	0.67 ± 0.09	0.49 ± 0.07	0.58 ± 0.08	0.09 ± 0.05 ±
	RCP2.6	49.1 ± 9.9	19.0 ± 2.4	1.66 ± 0.14	0.95 ± 0.07	0.71 ± 0.08	0.85 ± 0.08	0.10 ± 0.06 ±
	RCP8.5	46.5 ± 9.2	18.5 ± 2.2	1.66 ± 0.12	0.91 ± 0.08	0.75 ± 0.07	0.87 ± 0.09	0.05 ± 0.08 ±

Die durchschnittlichen Kohlenstoffvorräte und -flüsse der zehn verwendeten Rasterzellen wurden verwendet, um die Kohlenstoffumsatzzeit zu berechnen. Verschiedene Definitionen des Umsatzes wurden angewendet, um unterschiedliche Aspekte zu erfassen (siehe Gleichungen 2 bis 5). Dabei steht C_{Total} für den Gesamtkohlenstoff in der lebenden Vegetation, der Streu und dem Boden, C_{Veg} für Kohlenstoff in der lebenden Vegetation, GPP für Brutto-Primärproduktion, NPP für Netto-Primärproduktion, R_a für die autotrophe und R_h für die heterotrophe Respiration.

$$T_{GPP} = \frac{C_{Total}}{GPP} \qquad \text{Gleichung 2}$$

$$T_{NPP} = \frac{C_{Veg}}{NPP} \qquad \text{Gleichung 3}$$

$$T_{Ra} = \frac{C_{veg}}{R_a}$$ Gleichung 4

$$T_{Rh} = \frac{C_{Total} - C_{veg}}{R_h}$$ Gleichung 5

Verschiedene Baumarten wiesen bereits im historischen Zeitraum unterschiedliche Umsatzzeiten auf, während im Rahmen der zukünftigen RCP-Szenarien die Kohlenstoffumsatzzeit schneller und unter den Arten ähnlicher wurden (siehe Abbildung 19). Im Allgemeinen verkürzte sich die Kohlenstoffumsatzzeit unter beiden RCP-Szenarien im Vergleich zu dem historischen Zeitraum. Darüber hinaus wiesen die Umsatzzeiten im historischen Zeitraum signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten auf, während diese unter den RCP-Szenarien homogener wurden.

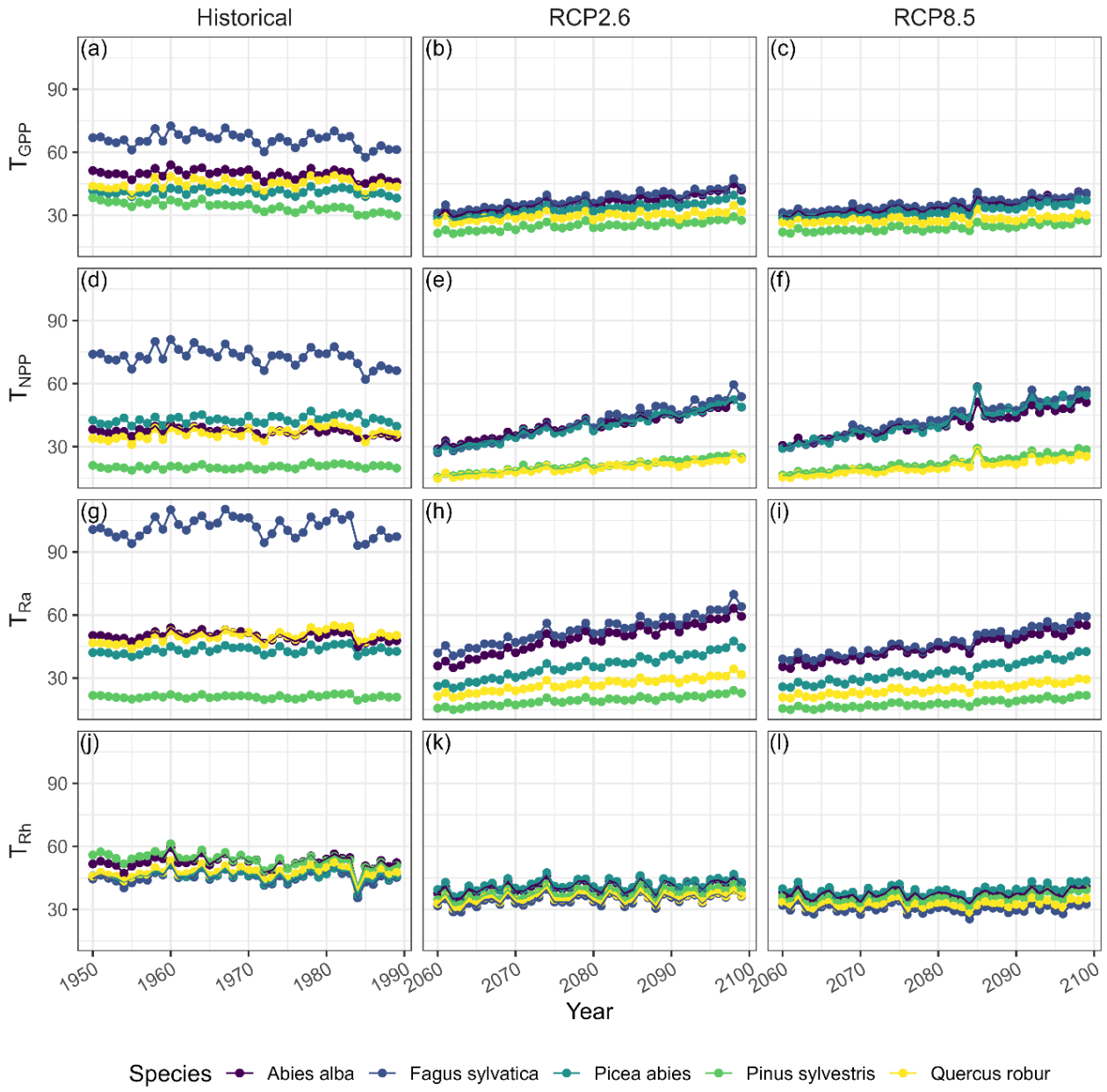


Abbildung 19
Zeitreihen der Kohlenstoffumsatzzeit der fünf verschiedenen Baumarten (siehe Farbe) und Klimaszenarien. T_{GPP} steht für den Umsatz der Brutto-Primärproduktion, T_{NPP} für Netto-Primärproduktion, T_{Ra} für die autotrophe und T_{Rh} für die heterotrophe Respiration.

Die verschiedenen Klimaszenarien und Baumarten haben einen ausgeprägten Einfluss auf die Kohlenstoffumsatzzeiten (siehe Abbildung 20). *Fagus sylvatica* und *Quercus robur* zeigten die stärkste Beschleunigung der Kohlenstoffumsatzzeit, unabhängig von der Art des Umsatzes. Danach wiesen *Abies alba*

und *Pinus sylvestris* nur geringe Änderungen in der Umsatzzeit der Vegetation auf, jedoch einen starken Rückgang im nicht-vegetativen Kohlenstoffspeicher. Dennoch blieb der Kohlenstoffumsatz für *Picea abies* über die verschiedenen Klimaszenarien hinweg weitestgehend stabil.

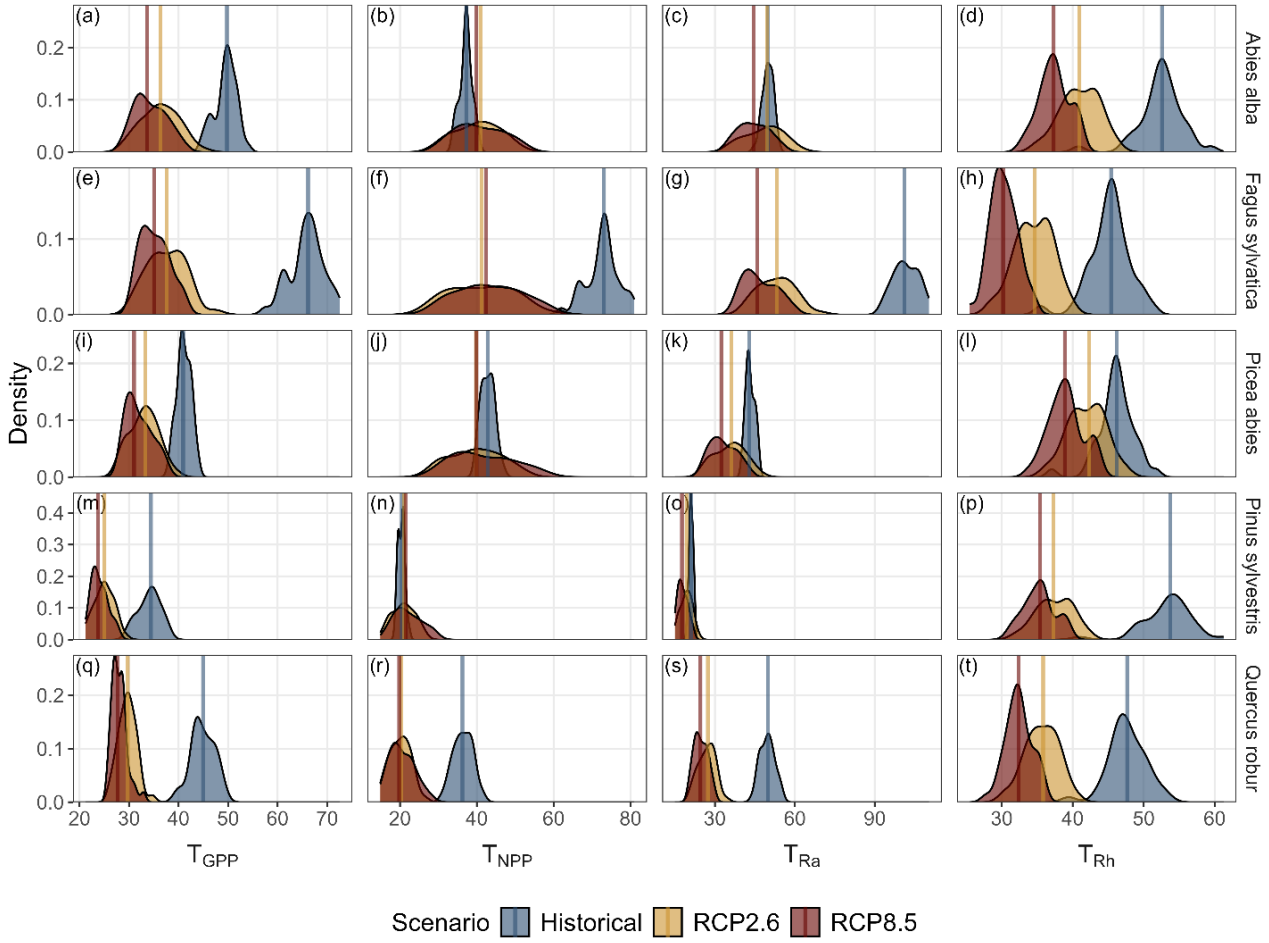


Abbildung 20
Dichteverteilung der Umsatzzeiten der fünf verschiedenen Baumarten unter den verschiedenen Klimaszenarien „historical“ (in Blau), RCP 2.6. (in Hellbraun) und RCP 8.5 (in Dunkelbraun).

In den Simulationsläufen mit dem LPJ-GUESS-Modell wurde bereits eine stark beschleunigte Umsatzzeit - insbesondere bei *Fagus sylvatica* – beobachtet, noch bevor die im Experiment beobachtete Akklimatisierung an die RCP-Szenarien, die eine weitere Beschleunigung des Kohlenstoffumsatze bedingte, implementiert wurde. In Kombination mit den Ergebnissen aus AP2 lässt sich die Schlussfolgerung ziehen, dass der Kohlenstoffumsatz für *Fagus sylvatica* unter zukünftigen Klimaszenarien in der realen Welt weiter beschleunigt wird. Dies unterstreicht die Bedeutung einer Neubewertung des Kohlenstoffvorrats unter den zukünftigen Klimabedingungen unter Berücksichtigung des Kohlenstoffumsatzes. Daher ist es von entscheidender Bedeutung, den Kohlenstoffumsatz aus verschiedenen Perspektiven und über verschiedene Skalen hinweg zu analysieren, um ein umfassendes Verständnis der beteiligten Prozesse zu erlangen. Durch die Berücksichtigung multipler Umsatzzyklen und ihrer Wechselwirkungen können wir das gesamte Spektrum der zukünftigen Kohlenstoffumsatzdynamik erfassen. Diese Änderungen der Umsatzzyklen können den Gesamtumsatz entweder gemeinsam verstärken oder sich gegenseitig ausgleichen, was zu komplexen Rückkopplungsmechanismen führt, die das System insgesamt beeinflussen.

Optimierung der Bewirtschaftungsszenarien und deren Auswirkungen auf Holzvorrat und ökologische Indikatoren unter den verschiedener Klimawandelszenarien

Ein erster Blick auf die Ergebnisse der Bewirtschaftungsoptimierung (Arbeitspaket 4) zeigt, dass die Klimaszenarien keinen Einfluss auf die optimale Bestandszusammensetzung haben, wenn dabei Unsicherheit nicht berücksichtigt wird. Der mögliche Ausfall der Waldbestände mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit impliziert eine Streuung (messbar als Standardabweichung) der Zielgrößen, die als Information zur Abschätzung der Unsicherheit verwendet wird. Zur Berücksichtigung der Unsicherheit arbeiten wir mit Intervallen aus einem optimistischen Wert (Best Case) für eine Zielgröße und einem pessimistischen (Worst

Case), die beide in der Optimierung berücksichtigt werden. Als Best Case fließt die mathematisch erwartete Zielgröße ein. Zur Ableitung eines Worst Case werden Vielfache der Standardabweichung von dem optimistischen Best Case Wert abgezogen. Je vorsichtiger die Planung sein soll, desto mehr Standardabweichungen werden vom optimistischen Wert abgezogen (bis zu 3 Standardabweichungen). Bei drei Baumarten, für die wir jeweils Best und Worst Cases in den Optimierungen berücksichtigen, entstehen acht mögliche Kombinationen zwischen den jeweiligen Best and Worst Cases der Baumarten, die wir Unsicherheitsszenarien nennen. Die Optimierung schlägt nun eine Baumartenmischung und eine Abfolge von waldbaulichen Eingriffen (Hiebsmaßnahmen) vor, die egal welches der acht Unsicherheitsszenarien eintritt, eine möglichst hohe Erfüllung der Zielgrößen erbringt.

Wird nun zunächst ohne den Worst Case optimiert, also unter Vernachlässigung der Unsicherheit und somit nur unter Berücksichtigung der mathematisch erwarteten Zielgrößen, haben die Klimawandelszenarien kaum Einfluss auf das Optimierungsergebnis. In dieser Situation schlägt das Modell einen Bestand vor, in dem die Douglasie mit 89% Anteil in beiden Klimawandel-Szenarien dominiert (siehe Tabelle 5). Signifikante Unterschiede bei den Baumartenanteilen und der Bestandsbewirtschaftung beginnen ab einer Berücksichtigung von 2 Standardabweichungen zur Kalkulation des Worst Cases der Zielgröße (wir nennen das ein „Unsicherheitsniveau von 2“) für RCP 2.6 und bei 1,5 Standardabweichungen (Unsicherheitsniveau 1,5) für RCP 8.5. Auf dem höchsten Unsicherheitsniveau (Berücksichtigung von 3 Standardabweichungen) ist ergibt sich ein großer Einfluss auf die wünschenswerte Zusammensetzung der Bestände . Im RCP 8.5-Szenario wird mehr Stieleiche gegenüber Douglasie vorgeschlagen und auch die Waldkiefer erreicht höhere Anteile als bei Vernachlässigung der Unsicherheit (siehe Tabelle 5).

Tabelle 5
Prozentuale Verteilung der Arten im Bestand je nach Unsicherheitsgrad (STD) und den verschiedenen Klimawandelszenarien (RCP 2.6 und RCP 8.5).

STD	RCP 2.6			RCP 8.5		
	Douglasie	Waldkiefer	Stieleiche	Douglasie	Waldkiefer	Stieleiche
	%			%		
0.0	88.6	3.8	7.6	88.6	3.8	7.6
0.5	88.6	3.5	7.9	87.8	3.9	8.3
1.0	88.0	3.9	8.1	84.8	5.2	10.0
1.5	87.2	4.1	8.6	68.8	11.2	19.9
2.0	63.0	14.4	22.6	49.7	19.1	31.2
2.5	46.1	20.8	33.2	37.7	25.5	36.8
3.0	37.7	25.7	36.6	31.6	29.2	39.2

Auffallend ist, dass die Trends innerhalb jedes Szenarios ähnlich bleiben. Ohne Berücksichtigung von Unsicherheit wird der vorgeschlagene Bestand also von Douglasien dominiert und weist die geringste Bewirtschaftungsvielfalt auf, wobei die erwarteten wirtschaftlichen Vorteile mit stark erhöhten Risiken einhergehen.

Wir haben festgestellt, dass sich der gesamte Holzeinschlag unter Vernachlässigung der Unsicherheit nicht zwischen den Klimaszenarien unterscheidet (siehe Abbildung 21a und 21c). Der Anteil der zu erntenden Waldkiefern und Stieleichen ist in diesen beiden Klimaszenarien unbedeutend. Bis zum Alter von 80 Jahren blieb der Holzeinschlag unter 50 m^3 ha^{-1}; zwei Perioden später überschritt er jedoch die 300 m^3 ha^{-1} pro 10-Jahres-Periode.

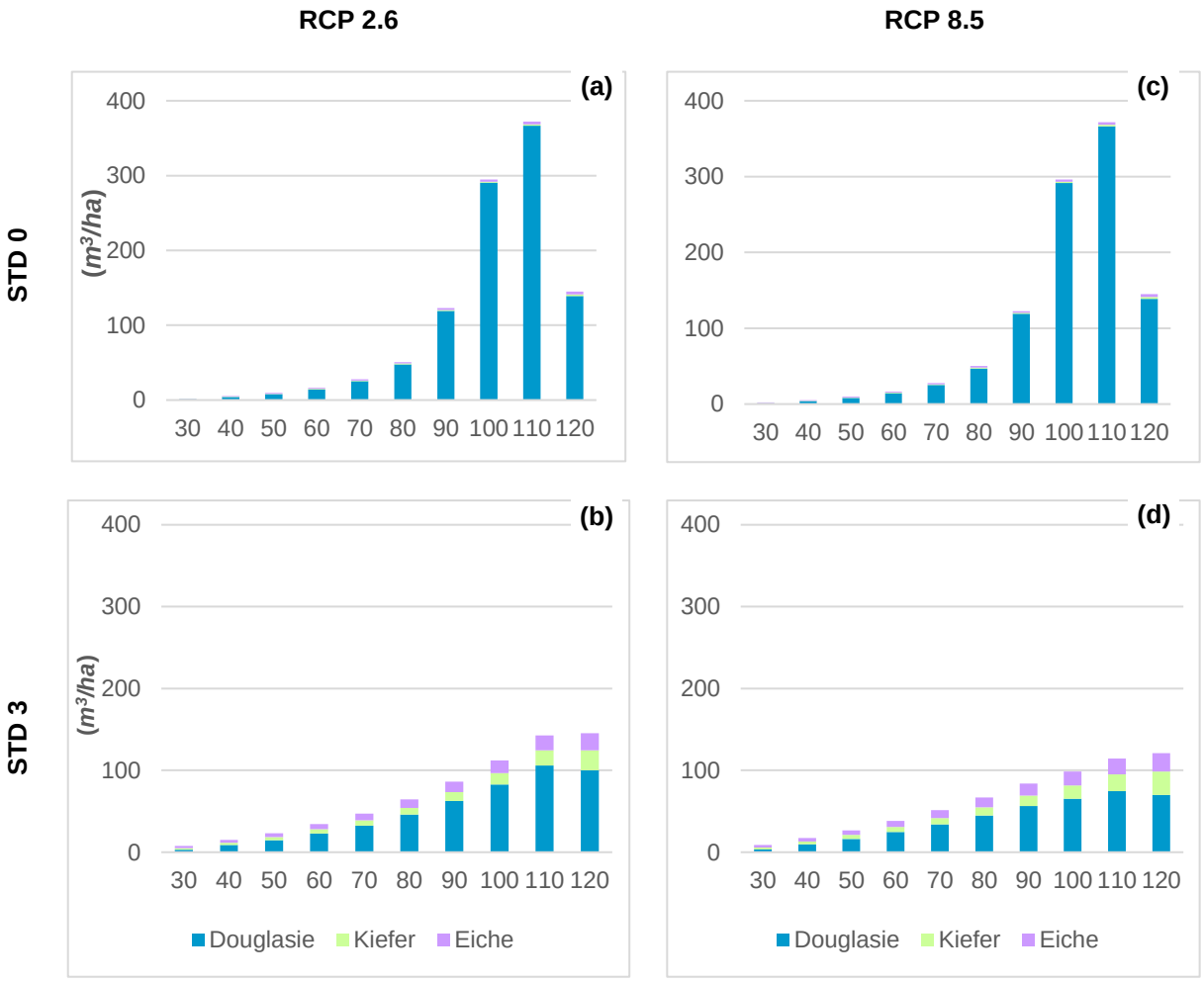


Abbildung 21
Vorgeschlagene Holzmenge (in m^3 ha^{-1}) für den Einschlag je nach Klimawandelszenario (RCP 2.6 oder RCP 8.5) und Unsicherheitsgrad angegeben für die Baumarten Douglasie (in Blau), Waldkiefer (in Grün) und Sieleiche (in Violett).

Auf dem höchsten Unsicherheitsniveau (Standardabweichung -STD-3) zeigt der Vergleich zwischen den beiden Klimaszenarien relevante Veränderungen. Obwohl das Szenario RCP 2.6 ähnliche Anteile der Baumarten Douglasie, Waldkiefer und Stieleiche im Bestand aufweist (siehe Tabelle 5), ist das geerntete Volumen von Douglasie immer noch zwei- bis fünfmal größer als das der anderen beiden Baumarten, insbesondere in den Jahren 110 und 120 (siehe Abbildung 21), was die Wachstumsfähigkeit dieser Baumart widerspiegelt (siehe Tabelle 6 und Abbildung 22). Das simulierte Regime deutet auf einen relativ homogenen Anstieg des Holzeinschlags in den verschiedenen Zeiträumen hin.

Im Szenario RCP 2.6 zeigt sich unter Berücksichtigung von möglichen Worst Case Werten eine signifikante Abnahme der durchschnittlichen Kohlenstoffspeicherung um 35 % im Vergleich zur Optimierung ohne Unsicherheit, mit einem durchschnittlichen Gesamtkohlenstoffvorrat von 82 und 125 Mg ha^{-1}, was auf die Abnahme des Holzvorrats zurückzuführen ist (460 gegenüber 312 m^3 ha^{-1}). Darüber hinaus stieg der Diversitätsindex von 2,25 auf 3,42, was auf einen Bestand hinweist, der aufgrund verschiedener Alterskohorten und einer veränderten Baumartenmischung heterogener geworden ist. Der Diversitätsindex wird als Shannon-Index aus den Anteilen der Baumarten und den festgestellten Alterskohorten gebildet.

Tabelle 6
Leistung der ökologischen Indikatoren e nach Klimawandelszenario (RCP 2.6 oder RCP 8.5)

STD	DURCHSCHNITTLICHER HOLZVORRAT m³ / ha			DURCHSCHNITTLICHER KOHLENSTOFFVORRAT t / ha			DIVERSITÄTSINDEX
RCP 2.6							
	Douglasie	**Waldkiefer**	**Stieleiche**	**Douglasie**	**Waldkiefer**	**Stieleiche**	
0	439	5	16	122	1	2	2.25
1	436	5	17	121	1	3	2.25
2	326	19	48	92	5	7	2.99
3	184	39	90	59	10	13	3.42
RCP 8.5							
	Douglasie	**Waldkiefer**	**Stieleiche**	**Douglasie**	**Waldkiefer**	**Stieleiche**	
0	439	5	16	122	1	2	2.25
1	422	7	21	117	2	3	2.45
2	256	26	71	77	7	10	3.26
3	146	45	98	48	12	14	3.46

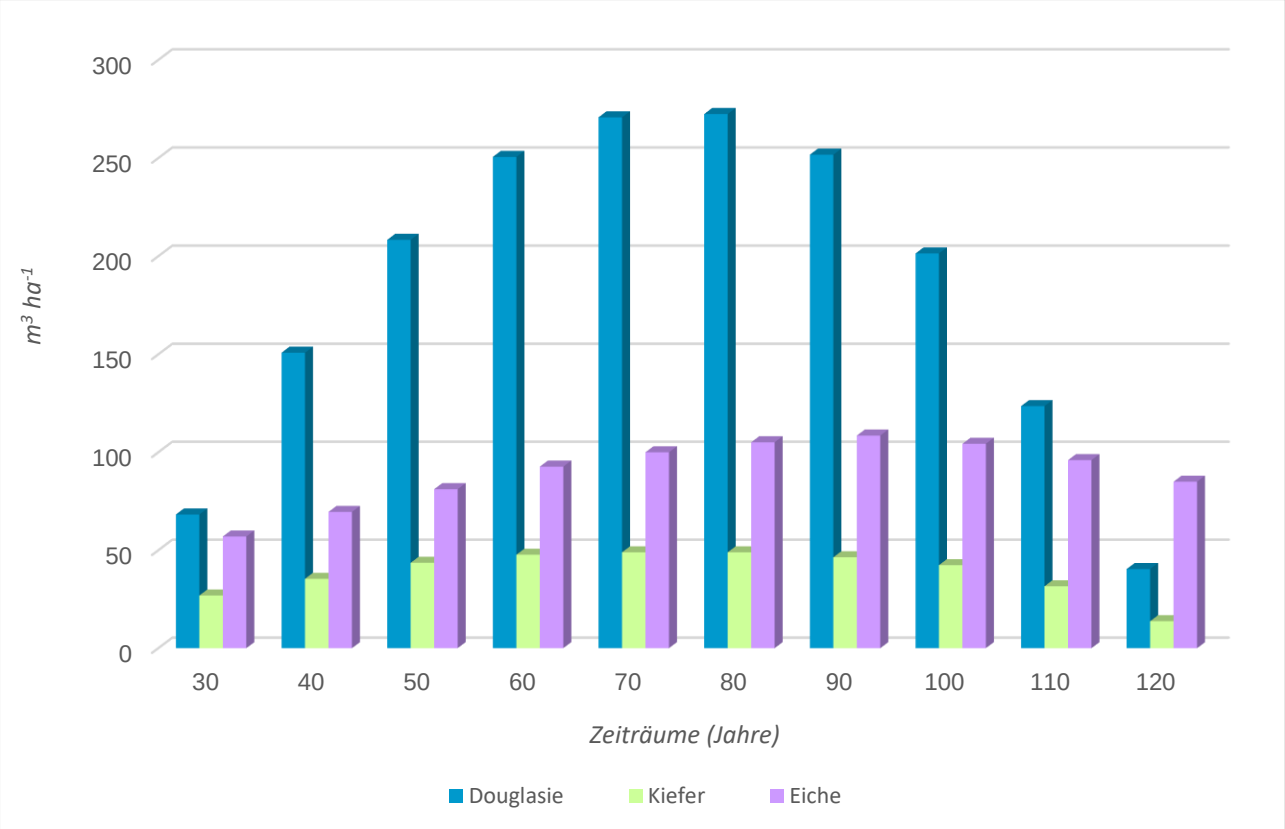


Abbildung 22
Entwicklung des Holzvorrats (in m3 ha^{-1}) unter dem Klimawandelszenario RCP 2.6 und Berücksichtigung des höchsten Unsicherheitsgrades (der Worst Case ist 3 Standardabweichungen kleiner als der Best Case) angegeben für die Baumarten Douglasie (in Blau), Waldkiefer (in Grün) und Stieleiche (in Violett).

Die Abbildung 22 zeigt auch einen stabilen Holzvorrat von Stieleiche und Waldkiefer, der zu keinem Zeitpunkt vollständig geerntet wird. Dieser unterscheidet sich deutlich vom Holzvorrat der Douglasie, welcher rasch zunimmt und im Alter 70 bis 80 Jahre einen Spitzenwert erreicht, nach 100 Jahren jedoch abnimmt und im Jahr 120 sogar ein geringeres Volumen als die beiden anderen Arten im Bestand erreicht. Aber auch im Falle der Douglasie bleiben immer einige Stämme stehen, eine vollständige Räumung erfolgt nicht. Es wird somit eine kahlschlagsfreie Wirtschaft nahegelegt.

Unter dem alternativen Klimaszenario RCP 8.5 bleiben insgesamt ähnliche Trends bestehen, aber dieses Szenario deutet auf eine geringere Gesamtmenge an geerntetem Holz, stehendem Holzvorrat und dementsprechend Kohlenstoffvorrat hin, bei einem erhöhten Diversitätsindex.

Bei einem variablen Unsicherheitsniveau ist ein klarer Trend zu erkennen; wenn die Unsicherheit zunimmt, sinkt der kumulierte Bodenerwartungswert um 25 % bzw. 33 % bei RCP 2.6 und RCP 8.5 (siehe Tabelle 7). Der Bodenertragswert ist die Summe aller erwarteten diskontierten Deckungsbeiträge. Sein Absinken ist eine Folge des abnehmenden Holzaufkommens, das bei den höchsten Unsicherheitsniveaus unter den Klimaszenarien vorhergesagt wird.

Tabelle 7
Bodenerwartungswerte und Summen der Deckungsbeiträge in Euro pro Hektar.

STD	Bodenertragswert	Summe der Deckungsbeiträge
RCP 2.6		
0	21924	87529
1	21875	87229
2	17836	69633
3	16453	53880
RCP 8.5		
0	21744	87525
1	21086	84478
2	16047	62206
3	14484	48773

Ein besonderer Fokus unserer Untersuchung lag auf der Leistung eines Mischbestands nach Optimierung wichtiger ökologischer und wirtschaftlicher Zielgrößen. Dies wurde durch die Umsetzung und Weiterentwicklung eines neuartigen Optimierungsansatzes (Kindu et al., 2022; Knoke et al., 2020; Knoke & Weber 2006) erreicht, der sich dadurch auszeichnet, dass er gleichzeitig mehrere Zielgrößen auf Bestandsebene optimiert und den Anteil der Ernte über verschiedene Zeiträume innerhalb eines festgelegten Zeithorizonts vorschlägt. Dieser Ansatz berücksichtigt Unsicherheiten und Störungen durch Naturgefahren, die bisher nur selten zur Bewertung der Leistung von bewirtschafteten Mischwäldern herangezogen werden (Knoke et al., 2020; Kolo et al., 2020). Die wachsende Herausforderung, die europäischen Wälder an künftige klimatische Bedingungen und das Auftreten von Extremereignissen anzupassen (Coppola et al., 2020; McDowell et al., 2020), hat zu einer verstärkten Abwägung verschiedener Management-Techniken und potentiell klimaresistenten Baumarten geführt, die in der Lage sind, den Risiken für die Leistungsfähigkeit der Wälder entgegenzuwirken oder sie zumindest zu verringern (Albrich et al., 2022; Assefa et al., 2024; de Wergifosse et al., 2022).

Der hier von uns gewählte Forschungsansatz trägt dazu bei, dieses Wissen zu erweitern, indem er die Grundlagen für einen bewährten Optimierungsansatz, eine Ertragssteigerung der Mischwälder und ihre Fähigkeit sich dem Klimawandel zu stellen, liefert. Die Douglasie wurde dabei aufgrund ihrer bemerkenswerten Fähigkeit ausgewählt sich unter den kommenden Klimabedingungen vielversprechend zu entwickeln (Thurm et al., 2016). Dies macht sie trotz der grundsätzlichen Risiken bei der Einführung einer exotischen Art zu einer attraktiven Alternative, um dem erwarteten Rückgang der Fichte (*Picea abies*) oder der Weißtanne (*Abies alba)* zu begegnen (Miller et al., 2022). In ähnlicher Art und Weise hat die Stieleiche (*Quercus robur*) ihre Anpassungsfähigkeit an die zukünftigen Klimabedingungen unter Beweis gestellt. Wenn sie den zu erwartenden Klimaschwankungen ausgesetzt war, reagierte sie auch bei routinemäßigen Bewirtschaftungsmaßnahmen wie Durchforstungen mit verhältnismäßig geringen Schwankungen bei gleichzeitig stabilem Wachstum und guten Überlebensraten (Sáenz-Romero et al., 2017; Stojanović et al., 2017), was auf Ihre breite Anpassungsfähigkeit schließen lässt. Waldkiefer und Stieleiche haben eine bessere

Wachstumsfähigkeit unter Trockenheitsbedingungen gezeigt, wenn sie in Mischwäldern gepflanzt wurden als in Monokulturen (Steckel et al., 2020).

Schließlich konnte aufgrund der innerhalb dieses Projektes gewonnenen Optimierungserfahrungen eine erste englischsprachige Studie veröffentlicht werden:

Knoke T, Biber P, Schula T, Fibich J, Gang B (2025): Minimising the relative regret of future forest landscape compositions: The role of close-to-nature stand types. Forest Policy and Economics 171, 103410. https://doi.org/10.1016/j.forpol.2024.103410

In dieser Publikation wurde unsere Optimierungstechnik auf die Minimierung des Bedauerns angewendet, falls man die Risiken bei der Entscheidung für bestimmte Bestandestypen und Baumartenkombinationen falsch eingeschätzt hat. Eine solche Minimierung des Bedauerns wird für Entscheidungen im Klimawandel empfohlen. Diese Studie zeigte, dass insbesondere eine Integration von ungleichaltrigen Beständen in existierende Waldlandschaften die Sicherheit und das Ausmaß der Kohlenstoffspeicherfunktion von Wäldern deutlich verbessern kann.

2. Verwertung

Im Folgenden wird über die Umsetzung des Verwertungsplan berichtet. Die Gliederung dieses Abschnitts folgt den bei Projektbeginn vorgelegten Zielen.

2.1 Wissenschaftliche und/oder technische Erfolgsaussichten nach Projektende

Die im Projekt erarbeiteten grundlagenorientierten Modellierungen zum Kohlenstoffumsatz in Einzelbäumen und deren Simulationsergebnisse werden aktuell als Ausgangsbasis für die Beantragung eines DFG-Projekts verwendet. Genau wie im Projekt C-turn wird hier der C-Fluss in ausgewachsenen Einzelbäumen im Bestand erfasst, d.h. die aus den TUM-Labeling-Experimenten gewonnenen Erkenntnisse können hier direkt eingebracht werden. Im zweiten Teil des gerade entstehenden DFG-Antrags ist geplant – ebenfalls analog zum C-turn-Projekt - ein FACE-CO_2-Begasungsexperiment für die längerfristige Analyse des Kohlenstoffumsatzes in Beständen zu nutzen. Die hier gewonnen Erkenntnisse aus dem in England durchgeführten BIFoR-FACE-Experiments fließen direkt in diesem Antrag ein, insbesondere die Bedeutung einer konstanten $\delta^{13}C$-Signatur des für die Konzentrationserhöhung zu verwendenden CO_2. Darüber hinaus fließen die gewonnen Erkenntnisse in die Ausbildung von Biologie- und Forststudierenden ein, insbesondere in Kursen zur Modellentwicklung der Photosynthese und bei der Beurteilung von „Global Change“-Szenarien für die Entwicklung und Kohlenstoffbilanz von Waldökosystemen. Dr. Benjamin Hesse konnte sich im Laufe des Projekts weiterqualifizieren und hat sicher erfolgreich auf eine Stelle als wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Universität für Bodenkultur (Boku) in Wien, Österreich, beworben.

Das im Projekt zur Optimierung der Bewirtschaftung und Zusammensetzung von Waldbeständen und Waldlandschaften entwickelte Programmierungsmodell zur Berücksichtigung multipler Zielsetzungen wurde und wird intensiv in der forstwissenschaftlichen Lehre verwendet. Es bildet eine wichtige Grundlage der Mastermodule „Bewertung von Ökosystemleistungen“, „Integration von Ökosystemleistungen in Entscheidungen“ sowie „Forest Management Planning“. Der Programmierungsansatz wurde und wird in verschiedenen Dissertationsprojekten eingesetzt und weiterentwickelt, z.B. im Rahmen der EU-Projektes Wildcard (Dissertation Lena Lopez, TUM), in einer französischen (Clemence Labarre, INRAE Bordeaux) und einer österreichischen Dissertation (Victoria Yavorskaya, Universität Graz). Kai Bödeker konnte sich in der anfänglichen Projektphase im Rahmen des Projektes weiterqualifizieren und ist mittlerweile Mitarbeiter der Bundesforstverwaltung (unbefristet).

Die Projektergebnisse haben direkten Waldmanagementbezug und wurden bisher folgendermaßen praxisnah publiziert:

Ortiz Cueva, J., Jarisch, I., Kindu, M., Gang, B., Fibich, J., Knoke, T., 2023. Robuste Optimierung der Bewirtschaftung von Mischbeständen. Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge (14), 22–25.

Fibich, J., Jarisch, I., Bödeker, K., Knoke, T., 2024. Zur zukünftigen Rolle naturnaher Bestandestypen in Waldlandschaften. Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge (17), 21–25.

Die Projektergebnisse flossen darüber hinaus in folgende wissenschaftliche Fachvorträge ein:

2022

„Zur wirtschaftlichen Bedeutung der Weißtanne in ungleichaltrigen Mischwäldern.“ Weißtannen-Symposium, Scheidegg.

2023

„New methods to support and predict forest planning and decision-making under uncertainty”. Slovenien, Ljubljana

2025

“How to estimate the social value of avoided (tropical) deforestation”. Vortrag im ökonomischen Doktorandenkolleg der Universität Leipzig.

2.2 Praxistransfer und wirtschaftliche Erfolgsaussichten

Im Projekt wurden verschiedenen Aktivitäten zum Praxistransfer und zur wirtschaftlichen Nutzung initiiert. Die Projektpartner verstehen sich hierbei als Multiplikatoren (Praxistransfer) und Ideengeber (wirtschaftliche Nutzung). Letzteres wurde im Rahmen der Betreuung und Beratung des TUM Startups „CQT Carbon Harvest“ umgesetzt, in dem die quantitativen Projektergebnisse verwendet werden. Zum Wissenstransfer in die Praxis wurden in den folgenden Veranstaltungen und Vorträge die Projektergebnisse in die forstliche Praxis unmittelbar eingebracht:

2022

„Welchen Preis haben Ökosystemleistungen und Waldnaturschutz?“ Forstbetriebsgemeinschaft Wasserburg (online).

„Wirtschaftlichkeit von Douglasie, Tanne, Fichte und Buche sowie Wert von Vorausverjüngung im Klimawandel“. Waldbesitzervereinigung Landshut (online).

„Wie soll der Wald der Zukunft aussehen? Ansätze zur Berücksichtigung von Risiko und Ökosystemleistungen in der Optimierung der Waldwirtschaft“. Blick über den Tellerrand, TU Kaiserslautern (online).

„Ökonomie des Gayerschen Waldbaus“. Tagung „Karl Gayer und die Eiche“ in Aschaffenburg.

2023

„Klimawandel und andere Ursachen – Kosten für die Forstwirtschaft“. Forstverein Steiermark.

„Fichte, Kiefer und Buche in Rein- und Mischbeständen nach Trockenheit“. 27. Statusseminar des Kuratoriums für Forstliche Forschung (online)

2024

„Ökonomische Chancen und Risiken auf dem Weg zu einem anderen Wald.“ Evangelische Akademie Tutzing.

„Die wirtschaftliche Bedeutung der Weißtanne in ungleichaltrigen Mischwäldern.“ Waldbesitzervereinigung Kempten.

„Einfluss von Wildverbiss und finanzielle Konsequenzen.“ Waldbesitzervereinigung Berching.

„KROOF: ein mehrjähriges Experiment zur Auswirkung von Trockenheit auf das Baumwachstum“. Heidelberger Waldsymposium.

„Tropischer Regenwald und heimische Forstwirtschaft – wie das zusammenhängt“. TUM@Freising, öffentlicher Vortrag.

2025

„Einfluss von Wild auf den Wert und die Wirtschaftlichkeit des Waldes“ Nonnweiler, Forstbetriebsgemeinschaft Saarland.

Die Projektergebnisse sind zudem mittlerweile Bestandteil von Lehrveranstaltungen im Rahmen des Kurprogramms der Waldbauernschule Goldberg. Hier wurde von Dezember 2024 bis März 2025 in vier Kursen jeweils eine Doppelstunde zu folgendem Thema abgehalten:

„Forstliche Betriebswirtschaftslehre - Unterstützung der Baumartenwahl durch Investitionsrechnung“

2.3. Wissenschaftliche und wirtschaftliche Anschlussfähigkeit

Die erfolgreiche Integration der Ergebnisse der Prozessmodellierung unter Klimawandelbedingungen in die Optimierungssoftware für Waldbestände hat gezeigt, dass der erwartbare Anstieg von Unsicherheiten größeren Einfluss auf eine angepasste Waldbewirtschaftung hat als die erwartete Verschiebung des Wachstums der Baumarten. Um diesen Unsicherheiten noch besser begegnen zu können, wurde neben der Weiterentwicklung der Bestandesoptimierung ein Ansatz zur Optimierung der Zusammensetzung von Waldlandschaften entwickelt und um robuste Pareto-Optimierungen erweitert. Dieser Ansatz (einschlägige Publikation siehe unten) hat großes Anschuss- und Weiterentwicklungspotential.

Wissenschaftliche Verwertung der entwickelten Optimierungssoftware:
Knoke, T., Biber, P., Schula, T., Fibich, J., Gang, B., 2025. Minimising the relative regret of future forest landscape compositions: The role of close-to-nature stand types. Forest Policy and Economics 171, 103410. 10.1016/j.forpol.2024.103410.

Die intensive Zusammenarbeit der Projektpartner mit den verschiedenen Arbeitsgruppe der Universität Birmingham (UK) im Rahmen des BIFor-FACE-Projekts (https://www.birmingham.ac.uk/research/centres-institutes/birmingham-institute-of-forest-research/bifor-face), insbesondere mit Prof. Dr. S. Ullah (https://www.birmingham.ac.uk/staff/profiles/gees/ullah-sami), hat über den direkten Wissenstransfer hinaus Früchte in einem gemeinsamen EU-Antrag getragen. Das erfolgreich beantragte „EU-HorizonProject“ namens „FutureForests - Responses of European Forests to Global Change: Building synergies among flagship manipulation experiments through a network of next generation scientists” geht noch im Jahr 2025 in die Förderung: https://www.birmingham.ac.uk/news/2025/new-horizon-funded-project-futureforests-tackles-european-forests-responses-under-global-change.

3. Erkenntnisse von Dritten

Die Publikation von Yu et al. (2019) zeigt einen Anstieg des Kohlenstoffverlusts durch Baummortalität, was zu einer Verkürzung der Kohlenstoffumsatzzeit der oberirdischen Vegetation führt, durch den Vergleich von Walddaten und Erdsystemmodellen (ESM). Außerdem verdeutlicht die variierten klimatischen Korrelationen zwischen Waldplots und ESMs die Unsicherheit in der Vorhersage zukünftiger Kohlenstoffsenken. Zusätzlich in einer Studie von Pugh (2019) wurde die Unsicherheit hinsichtlich der Kohlenstoffumsatzzeiten in der Waldbiomasse untersucht, die eine der größten Unsicherheiten im globalen Kohlenstoffkreislauf darstellt. Die Analyse der Kohlenstoffumsatzzeiten in der Biomasse, berechnet mit verschiedenen terrestrischen Biosphärenmodellen (TBMs), zeigte, dass die globalen Durchschnittswerte für 1985–2014 zwischen 12,2 und 23,5 Jahren variieren. Für die Variation der Umsatzzeit zwischen den Modellen sind die Unterschiede in den phänologischen Prozessen, die die Zuweisung und den Umsatz von Blättern und feinen Wurzeln steuern, ebenso entscheidend wie die Baummortalität. Aufgrund dieser Unsicherheiten sind zur Zeit verlässliche Aussagen über zukünftige Veränderungen der Umsatzzeiten und der Biomasse in verschiedenen Regionen schwierig.

Ein klimasensitives, bioökonomisches Portfolio-Optimierungsmodell wurde von Fuchs et al. (2022) verwendeten, um fünf verschiedene Bewirtschaftungsoptionen zu bewerten: 1) Integration einer Laubbaumart, 2) Etablierung von Mischbeständen, 3) Verkürzung der Umtriebszeiten, 4) Waldschutzmaßnahmen mit Schwerpunkt Borkenkäferbekämpfung und 5) Einführung einer weiteren hochproduktiven Baumart. Sie fanden heraus, dass die Aufnahme einer hochproduktiven Baumart wie der Douglasie in das Baumportfolio Waldschutzmaßnahmen wie die intensive Borkenkäferüberwachung deutlich übertrifft, was in Kombination mit zusätzlichen Bewirtschaftungsalternativen wie angepassten Umtriebszeiten noch verstärkt wird. Im Jahr 2024 wurde ein Optimierungsmodell angewandt, das sowohl kleinräumige Störungen in einzelnen Beständen als auch extreme Wetterereignisse berücksichtigt, die räumlich und zeitlich korrelierte Störungen verursachen. Auf der Grundlage der Artenzusammensetzung optimierte das Modell die Zuweisung von Bestandesarten in einem großen Forstbetrieb mit mehreren Planungseinheiten wirtschaftlich. Es zeigte sich, dass bei der Zunahme von Extremwetterereignissen die Optimierung der ökonomischen Ziele zu einer Homogenisierung des Bestandes führen kann (Fuchs, 2024).

Der Optimierungsansatz für die forstliche Planung von Augustynczik et al. (2020) leitete Bewirtschaftungsalternativen auf der Grundlage der Durchforstungsintensität nach dem „Business-as-usual“-Ansatz (BAU) ab, die ein Gleichgewicht zwischen der wirtschaftlichen Rentabilität des Waldes und der Erhaltung der biologischen Vielfalt herstellen. Von den Autoren wird vorgeschlagen, vier mögliche Szenarien zu optimieren: 1) Maximierung der Rentabilität des Waldes (Kapitalwert), 2) Maximierung der Rentabilität in den ungünstigsten Szenarien des Kapitalwerts, d. h. Abschwächung der Auswirkungen von Stürmen, 3) Maximierung sowohl der biologischen Vielfalt des Waldes unter dem Sturmrisiko und dem Klimawandel als auch der wirtschaftlichen Durchführbarkeit der Waldbewirtschaftung (Erzwingen eines positiven Kapitalwerts in den ungünstigsten Szenarien) und 4) Maximierung der biologischen Vielfalt des Waldes unter dem Sturmrisiko und dem Klimawandel ohne Beschränkungen der Rentabilität des Waldes. Sie fanden heraus, dass Szenarien, die auf eine Maximierung der Rentabilität der Wälder abzielen, eine erhöhte BAU-Durchforstungsintensität erfordern, wohingegen Szenarien, die auf eine Maximierung der Biodiversität abzielen, eine Diversifizierung der Bewirtschaftungsoptionen erfordern. Der Ansatz wurde von Augustynczik et al. (2021) als letzter Schritt bei der Suche nach optimalen Kombinationen von Ökosystemleistungen für jedes der mitteleuropäischen Länder verwendet, in denen die Rotbuche wächst. Der Optimierungsansatz zielte darauf ab, den bis zum Ende des Jahrhunderts generierten Gesamtnutzen zu maximieren, wobei davon ausgegangen wurde, dass das Ziel der Entscheidungsträger darin besteht, das Bewirtschaftungsregime zu maximieren und anzuwenden, welches den höchsten wirtschaftlichen Nutzen erbringt. Dieses schließt die Option der Nichtbewirtschaftung von Wäldern ein, um Zahlungen für die biologische Vielfalt zu generieren. Zu den optimalen Lösungen gehörten eine längere Umtriebszeit (130 Jahre) und eine intensive Holzentnahme (40 % der Grundfläche alle 15 Jahre) sowie eine Waldbewirtschaftung zur Erhaltung des Waldes, die in Gebieten, in denen die Holzproduktion wirtschaftlich nicht machbar ist, oder in Ländern mit niedrigen Zinssätzen durchgeführt werden sollte.

Ein weiterer Ansatz wurde von Topanotti et al. (2024) verfolgt. Sie schlugen vor die wirtschaftliche Multifunktionalität, die holzproduktionsorientierte Ziele und die Widerstandsfähigkeit gegen Störungen mit der Multidiversität und der Ökosystem-Multifunktionalität in mit Nadelbäumen angereicherten europäischen Buchenwaldbeständen zu verbindet. Ihre Ergebnisse zeigten, dass die Anreicherung von ~80-jährigen Buchenwäldern mit Douglasien die wirtschaftliche Multifunktionalität erhöht, ohne die Multidiversität und die Multifunktionalität des Ökosystems zu beeinträchtigen.

Mit dem Ziel, Anpassungsstrategien der Waldbewirtschaftung an natürliche Störungen zu ermitteln, wendeten Fuchs et al. (2022) eine ökonometrische Zeitreihenanalyse mit strukturellen vektorautoregressiven (SVAR) Modellen auf Ernte- und Verkaufsdaten aus Hessen (Deutschland) an und schätzten den Rückgang der Holzerlöse. Sie stellten fest, dass die Einbußen bei den Holzerlösen für Fichte nach Störungen hauptsächlich auf ein Überangebot auf den Märkten und nicht auf einen Verlust an Holzqualität zurückzuführen sind, und dass diese Einbußen in der Vergangenheit bei Buche hauptsächlich auf eine geringere Holzqualität zurückzuführen waren.

Zuletzt ist zu das R-Paket „optimLanduse“ zu nennen, welches im Jahr 2022 veröffentlicht (Husmann et al., 2022) wurde. Dieses Paket beinhaltet Werkzeuge für die einfache und systematische Anwendung des vom Team Knoke (Knoke et al. 2016) entwickelten Optimierungsansatzes.

4. Veröffentlichungen, die im Rahmen des Projekts „C-turn“ erarbeitet wurden

In der Projektlaufzeit konnten bereits mehrere wissenschaftliche Publikationen in internationalen Journalen mit peer-review-Verfahren und angewandte Publikationen in Praxis-nahen Journalen veröffentlich werden. Eine weitere Publikation liegt aktuell bei einem Journal zur Begutachtung und zwei weitere sind konkret geplant und sollen noch im ersten Halbjahr 2025 eingereicht werden.

Bereits akzeptierte Veröffentlichungen

Cueva J, Jarisch I, Kindu M, Gang B, Fibich J, Knoke T (2023) Robuste Optimierung der Bewirtschaftung von Mischbeständen. AZF – Der Wald

Fibich J, Jarisch I, Bödeker K, Knoke T (2024) Zur zukünftigen Rolle naturnaher Bestandestypen in Waldlandschaften. In: Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge (17), S. 21–25.

Hikino K, Danzberger J, Riedel VP, Hesse BD, Hafner BD, Gebhardt T, Rehschuh R, Ruehr NK, Brunn M, Bauerle TL, Landhäusser SM, Lehmann MM, Rötzer T, Pretzsch H, Buegger F, Weikl F, Pritsch K, Grams TEE (2022a) Dynamics of initial C allocation after drought release in mature Norway spruce - Increased belowground allocation of current photoassimilates covers only half of the C used for fine-root growth. Global Change Biology 28:6889-6905. https://doi.org/10.1111/gcb.1638810.1002/ecs2.3399

Hikino K, Danzberger J, Riedel VP, Rehschuh R, Ruehr NK, Hesse BD, Lehmann MM, Buegger F, Weikl F, Pritsch K, Grams TEE (2022b) High resilience of carbon transport in long-term drought-stressed mature Norway spruce trees within 2 weeks after drought release. Global Change Biology 28:2095-2110. https://doi.org/10.1111/gcb.16051

Knoke T, Biber P, Schula T, Fibich J, Gang B (2025) Minimising the relative regret of future forest landscape compositions: The role of close-to-nature stand types. In: Forest Policy and Economics 171, S. 103410. https://doi.org/10.1016/j.forpol.2024.103410.

Witzgall K, D. HB, Seguel O, Oses R, Grams TEE, Mueller CW (2023) Tracing low-CO_2 fluxes in soil incubation and ^{13}C labeling experiments: a simplified gas sampling system for respiration and photosynthesis measurements. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 128:e2023JG007410. https://doi.org/10.1029/2023JG007410

Eingereichte Veröffentlichung

Gu Q-L, Hesse BD, Baumgarten M, Jakli B, Reppke M, Benz JP, Rammig A, Grams, TEE Carbon dynamics in European tree saplings under present and future climate change scenarios. Submitted to Environmental and Experimental Botany (April 21st, 2025; manuscript number: EEB-D-25-00372, siehe IV. Anhang)

In Vorbereitung

Cueva J, Fibich J, Bingham L, Knoke T. Optimisation of carbon sequestration and timber production in German mixed forests. An essay with a perspective on the conditions of global warming. In preparation

Gu Q-L, Hesse BD, Baumgarten M, Jakli B, Reppke M, Benz JP, Rammig A, Grams, TEE Unraveling plant carbon dynamics with ^{13}C tracer and compartmental modeling. In preparation

III. References

Albrich K, Seidl, R, Rammer, W, Thom, D (2022) From sink to source: changing climate and disturbance regimes could tip the 21st century carbon balance of an unmanaged mountain forest landscape. Forestry: An International Journal of Forest Research. Advance online publication. https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPAC022

Assefa S, Ventura, M, Bravo, F, Giberti, G. S, Olivar, J, Bielak, K, Tonon, G, Wellstein, C (2024) Pure and mixed Scots pine forests showed divergent responses to climate variation and increased intrinsic water use efficiency across a European-wide climate gradient. European Journal of Forest Research. Advance online publication. https://doi.org/10.1007/s10342-024-01731-8

Assmuth, A, Rämö, J, Tahvonen, O (2021) Optimal Carbon Storage in Mixed-Species Size-Structured Forests. Environmental and Resource Economics, 79(2), 249–275. https://doi.org/10.1007/s10640-021-00559-9

Augustynczik A, Asbeck T, Basile M, Jonker M, Knuff A, Yousefpour R, Hanewinkel M (2020): Reconciling forest profitability and biodiversity conservation under disturbance risk. The role of forest management and salvage logging. In: Environ. Res. Lett. DOI: 10.1088/1748-9326/abad5a.

Augustynczik A, Yousefpour R (2021): Assessing the synergistic value of ecosystem services in European beech forests. In: Ecosystem Services 49, S. 101264. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101264.

Baumgarten, M., Jákli, B., & LudgerGrünhage, G. (2023). *Validierung des phytotoxischen Ozonflusses in Nadeln und Blättern als Voraussetzung einer realitätsnahen, integrierten Risikobewertung für die Ökosystemleistungen von Wäldern in Deutschland*. http://www.umweltbundesamt.de/publikationen

Coppola E, Nogherotto R, Ciarlo' JM, Giorgi F, van Meijgaard E, Kadygrov N, Iles C, Corre L, Sandstad M, Somot S, Nabat P, Vautard R, Levavasseur G, Schwingshackl C, Sillmann J, Kjellström E, Nikulin G, Aalbers E, Lenderink G, . . . Wulfmeyer V. (2020) Assessment of the European Climate Projections as Simulated by the Large EURO-CORDEX Regional and Global Climate Model Ensemble. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 126, e2019JD032356. https://doi.org/10.1029/2019JD032356

Cueva J, Jarisch I, Kindu M, Gang B, Fibich J, Knoke T (2023) Robuste Optimierung der Bewirtschaftung von Mischbeständen. AZF – Der Wald

Dannoura, M. et al. (2011) In situ assessment of the velocity of carbon transfer by tracing 13 C in trunk CO 2 efflux after pulse labelling: variations among tree species and seasons, New Phytologist, 190, pp. 181–192. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03599.x

Danzberger J, Werner R, Mucha J, Pritsch K, Weikl F (2023) Drought legacy effects on fine-root-associated fungal communities are modulated by root interactions between tree species. Frontiers in Forests and Global Change 6:1197731. https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1197791

de Wergifosse L, André F, Goosse H, Boczon A, Cecchini S, Ciceu A, Collalti A, Cools N, D'Andrea E, de Vos B, Hamdi R, Ingerslev M, Knudsen MA, Kowalska A, Leca S, Matteucci G, Nord-Larsen T, Sanders TG, Schmitz A, . . . Jonard M (2022) Simulating tree growth response to climate change in structurally diverse oak and beech forests. Science of the Total Environment, 806(Pt 2), 150422. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150422

Epron, D., Bahn, M., Derrien, D., Lattanzi, F. A., Pumpanen, J., Gessler, A., Hogberg, P., Maillard, P., Dannoura, M., Gerant, D., & Buchmann, N. (2012). Pulse-labelling trees to study carbon allocation dynamics: A review of methods, current knowledge and future prospects. *Tree Physiology*, *32*(6), 776–798. https://doi.org/10.1093/treephys/tps057

Fan, N., Koirala, S., Reichstein, M., Thurner, M., Avitabile, V., Santoro, M., Ahrens, B., Weber, U., & Carvalhais, N. (2020). Apparent ecosystem carbon turnover time: Uncertainties and robust features. *Earth System Science Data*, *12*(4), 2517–2536. https://doi.org/10.5194/essd-12-2517-2020

Fatichi, S., Leuzinger, S., & Körner, C. (2014). Moving beyond photosynthesis: From carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist*, *201*(4), 1086–1095. https://doi.org/10.1111/nph.12614

Fibich J, Jarisch I, Bödeker K, Knoke T (2024) Zur zukünftigen Rolle naturnaher Bestandestypen in Waldlandschaften. In: Allg. Forst Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge (17), S. 21–25.

Friend, A. D., Lucht, W., Rademacher, T. T., Keribin, R., Betts, R., Cadule, P., Ciais, P., Clark, D. B., Dankers, R., Falloon, P. D., Ito, A., Kahana, R., Kleidon, A., Lomas, M. R., Nishina, K., Ostberg, S., Pavlick, R., Peylin, P., Schaphoff, S., … Woodward, F. I. (2014). Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO ₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(9), 3280–3285. https://doi.org/10.1073/pnas.1222477110

Fuchs JM, Hittenbeck A, Brandl S, Schmidt M, Paul C (2022) Adaptation strategies for spruce forests—economic potential of bark beetle management and Douglas fir cultivation in future tree species portfolios. In: Forestry: An International Journal of Forest Research 95 (2), S. 229–246. DOI: 10.1093/forestry/cpab040.

Fuchs JM, Husmann K, Schick J, Albert M, Lintunen J, Paul C (2024) Severe and frequent extreme weather events undermine economic adaptation gains of tree-species diversification. In: Sci Rep 14 (1), S. 2140. DOI: 10.1038/s41598-024-52290-2.

Fuchs JM, v. Bodelschwingh H, Lange A, Paul C, Husmann K (2022) Quantifying the consequences of disturbances on wood revenues with Impulse Response Functions. In: Forest Policy and Economics 140, S. 102738. DOI: 10.1016/j.forpol.2022.102738.

Ge, R., He, H., Zhang, L., Ren, X., Williams, M., Yu, G., Luke Smallman, T., Zhou, T., Li, P., Xie, Z., Wang, S., Wang, H., Zhou, G., Zhang, Q., Wang, A., Fan, Z., Zhang, Y., Shen, W., Yin, H., & Lin, L. (2022). Climate Sensitivities of Carbon Turnover Times in Soil and Vegetation: Understanding Their Effects on Forest Carbon Sequestration. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *127*(3), e2020JG005880. https://doi.org/10.1029/2020JG005880

Gottschall F, Cesarz S, Auge H, Kovach KR, Nock CA, Eisenhauer N (2023) Tree community composition stabilizes ecosystem functions in response to drought. Ecosphere, 14(4), Article e4486. https://doi.org/10.1002/ecs2.4486

Grossiord C (2018) Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. The New Phytologist, 228, 42–49. https://doi.org/10.1111/nph.15667

Grams TEE, Werner H, Kuptz D, Ritter W, Fleischmann F, Andersen C, Matyssek M (2011) A free-air system for long-term stable carbon isotope labeling of adult forest trees. Trees-Struct Funct 25:187-198. https://doi.org/10.1007/s00468-010-0497-7

Hart KM, Curioni G, Blaen P, Harper NJ, Miles P, Lewin KF, Nagy J, Bannister EJ, Cai XMM, Thomas RM, Krause S, Tausz M, MacKenzie AR (2019) Characteristics of free air carbon dioxide enrichment of a northern temperate mature forest. Global Change Biology. https://doi.org/10.1111/gcb.14786

Hesse BD, Goisser M, Hartmann H, Grams TEE (2019) Repeated summer drought delays sugar export from the leaf and impairs phloem transport in mature beech. Tree Physiology 39:192-200. https://doi.org/10.1093/treephys/tpy122

Hikino K, Danzberger J, Riedel VP, Hesse BD, Hafner BD, Gebhardt T, Rehschuh R, Ruehr NK, Brunn M, Bauerle TL, Landhäusser SM, Lehmann MM, Rötzer T, Pretzsch H, Buegger F, Weikl F, Pritsch K, Grams TEE (2022a) Dynamics of initial C allocation after drought release in mature Norway spruce - Increased belowground allocation of current photoassimilates covers only half of the C used for fine-root growth. Global Change Biology 28:6889-6905. https://doi.org/10.1111/gcb.1638810.1002/ecs2.3399

Hikino K, Danzberger J, Riedel VP, Rehschuh R, Ruehr NK, Hesse BD, Lehmann MM, Buegger F, Weikl F, Pritsch K, Grams TEE (2022b) High resilience of carbon transport in long-term drought-stressed mature Norway spruce trees within 2 weeks after drought release. Global Change Biology 28:2095-2110. https://doi.org/10.1111/gcb.16051

Hobbie EA, Macko SA, Shugart HH (1999) Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. Oecologia 118 (3):353-360

Husmann K, Groß V, Bödeker K, Fuchs JM, Paul C, Knoke T (2022) optimLanduse : A package for multiobjective land-cover composition optimization under uncertainty. In: Methods Ecol Evol, Artikel 2041-210X.14000. DOI: 10.1111/2041-210X.14000.

IPBES (2019) The global assessment report of the intergovernmental science-policy platform on biodiversity and ecosystem services. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES)

IPCC (2022) Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781009325844

Jákli B, Meier R, Gelhardt U, Bliss M, Grünhage L, Baumgarten M (2021) Regionalized dynamic climate series for ecological climate impact research in modern controlled environment facilities. Ecol Evol 11:17364-17380. https://doi.org/10.1002/ece3.8371

Kaya A, Bettinger P, Boston K, Akbulut R, Ucar Z, Siry J, Merry K, Cieszewski C (2016) Optimisation in Forest Management. Current Forestry Reports, 2(1), 1–17. https://doi.org/10.1007/s40725-016-0027-y

Kindu M, Bingham LR, Borges JG, Marques S, Nahorna O, Eggers J, Knoke T (2022) Opportunity Costs of In Situ Carbon Storage Derived by Multiple-Objective Stand-Level Optimization—Results from Case Studies in Portugal and Germany. *Land*, *11*(11), 2085. https://doi.org/10.3390/land11112085

Knoke T (2008) Mixed forests and finance - Methodological approaches. Ecological Economics, 65(3), 590–601. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.08.009

Knoke T, Ammer C, Stimm B, Mosandl R (2008) Admixing broadleaved to coniferous tree species: A review on yield, ecological stability and economics. European Journal of Forest Research, 127(2), 89–101. https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2

Knoke T, Biber P, Schula T, Fibich J, Gang B (2025) Minimising the relative regret of future forest landscape compositions: The role of close-to-nature stand types. In: Forest Policy and Economics 171, S. 103410. https://doi.org/10.1016/j.forpol.2024.103410

Knoke T, Kindu M, Jarisch I, Gosling E, Friedrich S, Bödeker K, Paul C (2020) How considering multiple criteria, uncertainty scenarios and biological interactions may influence the optimal silvicultural strategy for a mixed forest. *Forest Policy and Economics*, *118.* https://doi.org/10.1016/j.forpol.2020.102239

Knoke T, Paul C, Hildebrandt P, Calvas B, Castro LM, Hartl F, Döllerer M, Hamer U, Windhorst D, Wiersma YF, Curatola Fernández GF, Obermeier WA, Adams J, Breuer L, Mosandl R, Beck E, Weber M, Stimm B, Haber W, . . . Bendix J (2016) Compositional diversity of rehabilitated tropical lands supports multiple ecosystem services and buffers uncertainties. Nature Communications, 7. https://doi.org/10.1038/ncomms11877

Knoke T, Weber M (2006) Expanding carbon stocks in existing forests - A methodological approach for cost appraisal at the enterprise level. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, *11*(3), 579–605. https://doi.org/10.1007/s11027-006-1051-1

Kohzu A, Yoshioka T, Ando T, Takahashi M, Koba K, Wada E (1999) Natural 13C and 15N abundance of field-collected fungi and their ecological implications. New Phytologist 144 (2):323-330. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00508.x

Kolo H, Kindu M, Knoke T (2020) Optimizing forest management for timber production, carbon sequestration and groundwater recharge. Ecosystem Services, 44. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101147

Körner, C. (2015). Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology*, *25*, 107–114. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.05.003

Kuptz D, Fleischmann F, Matyssek R, Grams TEE (2011) Seasonal patterns of carbon allocation to respiratory pools in 60–year-old deciduous (Fagus sylvatica) and evergreen (Picea abies) trees assessed via whole-tree stable carbon isotope labeling. New Phytologist 191 (1):160-172. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03676.x

Lamb WF, Wiedmann T, Pongratz J, Andrew R, Crippa M, Olivier JGJ, Wiedenhofer D, Mattioli G, Khourdajie AA, House J, Pachauri S, Figueroa M, Saheb Y, Slade R, Hubacek K, Sun L, Ribeiro SK, Khennas S, La Rue Can S de, . . . Minx J (2021) A review of trends and drivers of greenhouse gas emissions by sector from 1990 to 2018.

Lehmeier, C. A., Lattanzi, F. A., Gamnitzer, U., Schäufele, R., & Schnyder, H. (2010). Day-length effects on carbon stores for respiration of perennial ryegrass. *New Phytologist*, *188*(3), 719–725. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03457.x

Lehmeier, C. A., Lattanzi, F. A., Schäufele, R., Wild, M., & Schnyder, H. (2008). Root and Shoot Respiration of Perennial Ryegrass Are Supplied by the Same Substrate Pools: Assessment by Dynamic ^{13}C Labeling and Compartmental Analysis of Tracer Kinetics. *Plant Physiology*, *148*(2), 1148–1158. https://doi.org/10.1104/pp.108.127324

McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Aukema BH, Bond-Lamberty B, Chini L, Clark JS, Dietze M, Grossiord C, Hanbury-Brown A, Hurtt GC, Jackson RB, Johnson DJ, Kueppers L, Lichstein JW, Ogle K, Poulter B, Pugh TAM, Seidl R, . . . Xu C (2020) Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. Science, 368(6494) https://doi.org/10.1126/science.aaz9463

Meyer BF, Darela-Filho JP, Gu Q-L, Gregor K, Krause A, Papastefanou P, Buras A, Grams TEE, Zang CS, Rammig A (2025) Simulating the drought response of European tree species with the dynamic vegetation model LPJ-GUESS. Biogeosciences: accepted

Miller TW, Stangler DF, Larysch E, Honer H, Seifert T, Puhlmann H, Arx G von, Fonti P, Fonti MV, Rathgeber CB, Kahle H-P (2022) Longer and faster: Intra-annual growth dynamics of Douglas fir outperform Norway spruce and silver fir over wide climatic gradients. *Agricultural and Forest Meteorology*, *321*, 108970. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108970

Müller F, Augustynczik ALD, Hanewinke, Marc (2019): Quantifying the risk mitigation efficiency of changing silvicultural systems under storm risk throughout history. In: Annals of Forest Science 76 (4) DOI: 10.1007/s13595-019-0884-1.

Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi, PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science (New York, N.Y.), 333(6045), 988–993. https://doi.org/10.1126/science.1201609

Paul C, Brandl S, Friedrich S, Falk W, Härtl F, Knoke T (2019) Climate change and mixed forests: how do altered survival probabilities impact economically desirable species proportions of Norway spruce and European beech? Annals of Forest Science, 76(1) https://doi.org/10.1007/s13595-018-0793-8

Pretzsch H, Biber P, Ďurský J (2002) The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. Forest Ecology and Management 162 (1):3-21. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00047-6

Pretzsch H, Del Río M, Ammer C, Avdagic A, Barbeito I, Bielak K], Brazaitis G, Coll L, Dirnberger G, Drössler L, Fabrika M, Forrester DI, Godvod K, Heym M, Hurt V, Kurylyak V, Löf M, Lombardi F, Matović B, . . . Bravo-Oviedo A (2015) Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and European beech (Fagus sylvatica L.) analysed along a productivity gradient through Europe. European Journal of Forest Research, 134(5), 927–947. https://doi.org/10.1007/S10342-015-0900-4/FIGURES/6

Pretzsch H, Schütze C (2005) Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. Plant Biology, 7, 628–639. https://doi.org/10.1055/s-2005-865965

Pugh, T. A. M., Rademacher, T., Shafer, S. L., Steinkamp, J., Barichivich, J., Beckage, B., Haverd, V., Harper, A., Heinke, J., Nishina, K., Rammig, A., Sato, H., Arneth, A., Hantson, S., Hickler, T., Kautz, M., Quesada, B., Smith, B., & Thonicke, K. (2020). Understanding the uncertainty in global forest carbon turnover. *Biogeosciences*, *17*(15), 3961–3989. https://doi.org/10.5194/bg-17-3961-2020

Rehschuh, R., Rehschuh, S., Gast, A., Jakab, A., Lehmann, M. M., Saurer, M., Gessler, A., & Ruehr, N. K. (2022). Tree allocation dynamics beyond heat and hot drought stress reveal changes in carbon storage, belowground translocation and growth. *New Phytologist*, *233*(2), 687–704. https://doi.org/10.1111/nph.17815

Rog, I., Jakoby, G., & Klein, T. (2021). Carbon allocation dynamics in conifers and broadleaved tree species revealed by pulse labeling and mass balance. *Forest Ecology and Management*, *493*, 119258. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119258

Sáenz-Romero C, Lamy J-B, Ducousso A, Musch B, Ehrenmann F, Delzon S, Cavers S, Chałupka W, Dağdaş S, Hansen JK, Lee SJ, Liesebach M, Rau H-M, Psomas A, Schneck V, Steiner W, Zimmermann NE, Kremer A (2017) Adaptive and plastic responses of Quercus petraea populations to climate across Europe. *Global Change Biology*, *23*(7), 2831–2847. https://doi.org/10.1111/gcb.13576

Schnyder, H., Ostler, U., & Lehmeier, C. A. (2017). Respiratory Turn-Over and Metabolic Compartments: From the Design of Tracer Experiments to the Characterization of Respiratory Substrate-Supply Systems. In G. Tcherkez & J. Ghashghaie (Eds.), *Plant Respiration: Metabolic Fluxes and Carbon Balance* (Vol. 43, pp. 161–179). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68703-2_8

Seidl R, Schelhaas M-J, Rammer W, Verkerk PJ (2014) Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. Nature Climate Change, 4(9), 806–810. https://doi.org/10.1038/nclimate2318

Solly, E. F., Jaeger, A. C. H., Barthel, M., Werner, R. A., Zürcher, A., Hagedorn, F., Six, J., & Hartmann, M. (2023). Water limitation intensity shifts carbon allocation dynamics in Scots pine mesocosms. *Plant and Soil*, *490*(1–2), 499–519. https://doi.org/10.1007/s11104-023-06093-5

Steckel M, Del Río M, Heym M, Aldea J, Bielak K, Brazaitis G, Černý J, Coll L, Collet C, Ehbrecht M, Jansons A, Nothdurft A, Pach M, Pardos M, Ponette Q, Reventlow DO, Sitko R, Svoboda M, Vallet P, . . . Pretzsch H (2020) Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, *461*, 117908. https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2020.117908

Stojanović M, Sánchez-Salguero R, Levanič T, Szatniewska J, Pokorný R, Linares JC (2017) Forecasting tree growth in coppiced and high forests in the Czech Republic. The legacy of management drives the coming Quercus petraea climate responses. Forest Ecology and Management, 405, 56–68. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.021

Thurm EA, Uhl E, Pretzsch H (2016) Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. Forest Ecology and Management, 376, 205–220. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.020

Topanotti LR, Fuchs JM, Albert M, Schick J, Penanhoat A, Lu J-Z et al. (2024) Enhancing economic multifunctionality without compromising multidiversity and ecosystem multifunctionality via forest enrichment. In: Science advances 10 (43), eadp6566. https://doi.org/10.1126/sciadv.adp6566

Walker WE, Lempert RJ, Kwakkel JH (2013) Deep Uncertainty. In S. I. Gass & M. C. Fu (Eds.), Encyclopedia of Operations Research and Management Science (pp. 395–402) Springer US.

Witzgall K, D. HB, Seguel O, Oses R, Grams TEE, Mueller CW (2023) Tracing low-CO_2 fluxes in soil incubation and ^{13}C labeling experiments: a simplified gas sampling system for respiration and photosynthesis measurements. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 128:e2023JG007410. https://doi.org/10.1029/2023JG007410

Yu, K., Smith, W. K., Trugman, A. T., Condit, R., Hubbell, S. P., Sardans, J., Peng, C., Zhu, K., Peñuelas, J., Cailleret, M., Levanic, T., Gessler, A., Schaub, M., Ferretti, M., & Anderegg, W. R. L. (2019). Pervasive decreases in living vegetation carbon turnover time across forest climate zones. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(49), 24662–24667. https://doi.org/10.1073/pnas.1821387116