

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 25, 37-47. Hannover 2013

Atmogene Stickstoffeinträge als Ursache für Artenwandel und Artenschwund – Mechanismen und Interaktionen mit Klimawandel am Beispiel von Heideökosystemen

– Werner Härdtle, Maren Meyer-Grünefeldt & Goddert von Oheimb, Lüneburg –

Abstract

Nitrogen deposition and climate change are among the most important drivers for biodiversity loss and shifts in ecosystem functions. In the present study we analysed (at the example of heathland ecosystems) the impact of N deposition on ecosystems functions and species composition by means of three experiments: (i) Impact of N deposition on N allocation patterns and N retention in heaths based on a two-year ^{15}N tracer field experiment, (ii) the impact of N deposition on the competition between *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* (greenhouse experiment), and (iii) interaction effects of N deposition and drought events on the growth performance of *Calluna vulgaris* (greenhouse experiment). ^{15}N tracer recovery was 90% and 76% in the first and second year, respectively. More than 99% of the tracer recovered was sequestered in the biomass and soil, while leaching losses were $< 0.05\%$ after 2 years. Mosses were the most important short-term sink for ^{15}N (64% recovery in the first year), followed by the organic layer. In the second year, the moss layer developed from a sink to a source (23% losses), and soil compartments were the most important sink (gains of 11.2% in 2008). Our results suggest that the investigated heaths still have conservative N cycling, even after several decades of high N loads. This finding was attributable to the high immobilisation capacities for N in the podzol-A- and B-horizons. Podzols thus have a high potential to withdraw airborne N from the system's N cycle. In the first greenhouse experiment (competition experiment), *Molinia caerulea* sequestered about 65% of the N applied, while *Calluna vulgaris* suffered from N shortage (halving of the total biomass in mixtures). Thus, in mixtures only *Molinia* will benefit from airborne N loads, and competition will become increasingly asymmetric with increasing N availability. Since seedlings of both species were analysed, our findings demonstrate that the heath's pioneer phase might be the crucial tipping point at which the competitive vigour of *Molinia* will induce a shift to dominance of grasses under increased N availability. In the second greenhouse experiment, N fertilisation and drought showed significant interaction effects. N-fertilised *Calluna*-plants were more susceptible to drought events (in terms of the formation of necrotic tissue) compared to non-fertilised plants. We hypothesise that increasing drought susceptibility of fertilised plants was attributable to increasing shoot-root ratios and decreasing mycorrhizal colonisation, resulting in higher evaporative demands and lowered water supply, respectively.

1. Einleitung

Atmogene Stickstoffeinträge und Klimawandel zählen heute zu den wichtigsten Ursachen für einen weltweit beobachtbaren Artenwandel und Artenschwund (SALA et al. 2000). Stickstoffeinträge (u.a. aus der Atmosphäre) haben sich während der vergangenen 150 Jahre ver-

dreifach, und es ist davon auszugehen, dass diese in vielen Ländern in Europa, in Nord- und Südamerika und in Asien auch während des 21. Jahrhunderts weiter ansteigen (GALLOWAY et al. 2004). Stickstoffeinträge beeinflussen wichtige Ökosystemfunktionen wie Primärproduktion und Nährstoffkreisläufe, und somit auch die zwischen Pflanzenarten wirksamen Konkurrenzmechanismen (PHOENIX et al. 2012). Eine durch Stickstoffeinträge verursachte Verschiebung der Konkurrenz um Licht wird heute als wesentliche Ursache für Veränderungen im Artengefüge wie auch den Ausfall konkurrenzschwacher Sippen in vielen Pflanzengesellschaften angesehen (BOBBINK et al. 2010, DUPRÈ et al. 2010, FRIEDRICH et al. 2011a).

Neben der Wirkung von Stickstoffeinträgen ist davon auszugehen, dass die gegenwärtig prognostizierten Klimaveränderungen im Verlaufe des 21. Jahrhunderts gleichermaßen Einfluss auf das Artengefüge von Pflanzengesellschaften haben werden. Gegenwärtige Szenarien für Mitteleuropa gehen davon aus, dass mittlere Jahrestemperaturen ansteigen (um ca. 2°C), Sommerniederschläge abnehmen (um ca. 20 %) und Extremwetterereignisse (z.B. Trockenperioden) im Verlauf der kommenden fünf Jahrzehnte häufiger werden (IPCC 2007). Solche Veränderungen werden Auswirkungen auf Ökosystemfunktionen wie Nährstoffkreisläufe und -speicherung (z.B. von Kohlen- oder Stickstoff), aber auch auf die Vitalität und Konkurrenz von Pflanzenarten haben (GORISSEN et al. 2004, ALBERT et al. 2011).

Ogleich bislang verschiedene Arbeiten die Wirkung von Stickstoff-(N-)Einträgen auf den Wuchs und die Konkurrenz von Pflanzenarten untersuchten (vgl. Übersichten bei BOBBINK et al. 2010), ist wenig darüber bekannt, ob und in welchem Zeitraum (atmogene) N-Einträge zu einer „N-Sättigung“ vormals N-limitierter Systeme führen können (ABER et al. 1998). Denkbar wäre, dass atmogene N-Einträge oberhalb der durch die sogenannten „critical loads“ vorgegebenen Schwellenwerte (BOBBINK et al. 2002) die N-Verfügbarkeit an einem Standort so erhöht haben, dass Pflanzenwuchs nicht mehr nur durch N, sondern vielmehr N-P-co-limitiert (N-Phosphor-co-limitiert) oder sogar rein P-limitiert ist. In solchen Fällen zeigen die betroffenen Systeme oftmals Merkmale einer N-Sättigung (z.B. sogenanntes N-Leaching, also die Auswaschung von N, meist Nitrat, mit dem Sickerwasser in das Grundwasser; ABER et al. 1998). Zudem ist wenig darüber bekannt, wie langjährige N-Einträge die Klimasensibilität von Pflanzen verändern, mithin N-Einträge und Klimawandel in Bezug auf Pflanzenwuchs und -konkurrenz interagieren (ZAVALETA et al. 2003). Grundsätzlich ist denkbar, dass Interaktionen zwischen N-Eintrag und Klimawandel (z.B. Trockenereignissen) additiv sind, d.h., die Reaktion einer Pflanzenart (bspw. ihr Wuchs) lässt sich aus der Summe der Einzeleffekte erklären. Denkbar ist aber auch, dass Reaktionen nicht-additiv sind (d.h. antagonistisch oder synergistisch), womit sich Einzeleffekte aufheben oder verstärken würden. So konnten FRIEDRICH et al. (2012) am Beispiel von *Molinia careulea* in Gewächshausexperimenten zeigen, dass geringer Trockenstress die Produktivität des Grases nicht signifikant beeinflusste, N-gedüngte Pflanzen aber gegenüber geringem Trockenstress hoch sensibel reagierten, indem ein Teil der im Frühjahr gebildeten Phytomasse abstarb. Dieses Beispiel zeigt, dass N-Einträge nicht nur über eine Veränderung der Trophieverhältnisse, sondern auch über (nicht-additive) Interaktionen mit Klimawandel den Wuchs und die zwischenartliche Konkurrenz von Pflanzenarten mitunter erheblich beeinflussen können.

Die vorliegende Studie will – am Beispiel von Heideökosystemen und des für sie charakteristischen Zwergstrauches *Calluna vulgaris* – untersuchen, wie (vormals) N-limitierte Systeme auf N-Einträge reagieren, welche ökosystemaren Allokationsmuster für eingetragenen N bestehen und wie dieser die zwischenartliche Konkurrenz bei Heidepflanzen beeinflusst (dargestellt am Beispiel von *Calluna vulgaris* und dem sich gegenwärtig in Heiden ausbreitenden Gras *Molinia caerulea*). Zudem soll untersucht werden, ob N-Einträge die Empfindlichkeit der Besenheide gegenüber Trockenstress erhöhen. Mit diesen Untersuchungen sollen die folgenden Hypothese überprüft werden:

1) N-limitierte Ökosysteme wie Heiden zeigen – nach langjährigen N-Eintragsraten über den critical-loads-Schwellen – Merkmale einer N-Sättigung (z.B. N-Leaching, Wechsel zu einer N-P-Co-Limitierung oder einer P-Limitierung).

2) Unterirdische und oberirdische Konkurrenz sind gleichermaßen wichtige Mechanismen des mit einer Vergrasung von Heiden einhergehenden Artenwandels.

3) Hohe N-Einträge erhöhen bei *Calluna vulgaris* die Sensibilität gegenüber Trockenstress. N-Einträge können daher mit Faktoren des Klimawandels interagieren und so mittelbar auf Pflanzenwuchs und -konkurrenz Einfluss nehmen.

2. Methoden

Die vorliegende Studie fußt auf Freiland- und Gewächshausexperimenten, mit denen die oben genannten Hypothesen geprüft werden sollten. Im Freilandexperiment wurde mit Hilfe einer Applikation von stabilen Tracern (^{15}N -Isotop) untersucht, welche Allokationsmuster für eingetragenen N in Heideökosystemen bestehen und ob diese – nachdem N-Eintragsraten für drei Jahrzehnte die durch critical-loads-Werte vorgegebenen Eintragungsschwellen überschritten – Merkmale einer N-Sättigung zeigen (Hypothese 1). In Gewächshausexperimenten wurde untersucht, wie N-Düngung Konkurrenzmechanismen zwischen Arten (*Calluna vulgaris* und *Molinia caerulea*) beeinflusst und ob N-Düngung die Sensibilität der Besenheide gegenüber Trockenstress erhöht (Hypothesen 2 und 3).

Design des Freilandexperimentes

Im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide (Niedersachsen, NW-Deutschland, $53^{\circ}15'N$, $9^{\circ}58'E$, 105 m über NN) wurden im Jahre 2007 insgesamt sieben Untersuchungsflächen (Plots, Größe 4 m x 4 m) in *Calluna*-dominierten Zwergstrauchheiden (Deckung > 80%) eingerichtet. Jeder Plot wurde in zwei Teilplots unterteilt (2 m x 4 m), von denen einer eine ^{15}N -Applikation erhielt („markierter Teilplot“), und ein weiterer als Kontrolle diente. Die Tracer-Applikation fand Anfang Juni 2007 statt, und Tracer wurde in Form von doppelt markiertem Ammoniumnitrat (100 mg 98 at.%, gelöst in 0,5 L dest. Wasser pro m^2) aufgebracht (unter Verwendung spezieller Sprayflaschen; vgl. detaillierte Beschreibung des Verfahrens bei TURNER & HENRY 2007, FRIEDRICH et al. 2011b). Zur Analyse von Sickerwasserverlusten wurden in fünf der sieben Plots jeweils zwei Lysimeter installiert (mit intaktem Bohrkern von 1 m Länge und 0,5 m Durchmesser), von denen jeweils eines mit ^{15}N -Ammoniumnitrat markiert wurde (gleiche Konzentrationen wie in den markierten Teilplots) bzw. eines als Kontrolle diente (vgl. detaillierte Beschreibung bei FRIEDRICH et al. 2011b).

Im August 2007 und 2008 wurden in folgenden Kompartimenten Proben entnommen, um die Menge an aufgenommenem ^{15}N zu bestimmen: Ein- und zweijährige Zweige von *Calluna vulgaris*, Moosschicht (dominiert von *Hypnum cupressiforme* und *Pleurozium schreberi*), organische Auflagen, A_e -Horizont und B_{hs} -Horizont des Podsol-Profiles (für den B-Horizont wurden zudem die Jahre 2009 und 2010 analysiert, um die mittelfristige Anreicherung von N im B-Horizont zu quantifizieren). Zur Messung der Sickerwasserverluste wurden ganzjährig (von 2007 – 2008) in zweiwöchigem Abstand die mit den Lysimetern verbundenen Sickerwasser-Sammelflaschen entleert und neben den Sickerwassermengen die in diesen enthaltenen ^{15}N -Mengen bestimmt.

Tracer-Gehalte in allen Proben wurden mit Hilfe eines Element-Analysers ermittelt, der an ein Massenspektrometer gekoppelt war (El-Cube, Elementar, Hanau, Deutschland und Iso-prime IRMS, Isoprime Ltd., Cheadle Hulme, England). Die Wiederfundraten an Tracer (bezogen auf die einzelnen Kompartimente) wurden in % der insgesamt applizierten Tracermengen errechnet.

Design der Gewächshausexperimente

Zur Analyse der Wirkung von N-Düngung auf die Konkurrenz zwischen *Calluna vulgaris* und *Molinia caerulea* sowie zur Wirkung von N auf die Trockenempfindlichkeit von *Calluna vulgaris* wurden zwei Gewächshausexperimente durchgeführt (vgl. FRIEDRICHS et al. 2011a). Im Konkurrenzexperiment (einjährige Laufzeit) wurden im Jahre 2008 in Töpfen (12 cm x 12 cm x 12 cm) in Reinkultur und in Mischung aus Saat (gesammelt im Spätherbst 2007 im NSG Lüneburger Heide) angezogene Keimlinge des Pfeifengrases und der Besenheide eingebracht (16 Individuen einer Art in den Reinkulturen (jeweils vier Individuen in vier Reihen mit 2 cm Pflanzabstand zur Simulation der Verjüngungsverhältnisse in Heiden), und jeweils 8 Individuen einer Art in den Mischungen mit dann jeweils alternierender Pflanzposition). Alle Pflanztöpfe waren – zur Simulation der Bodenbedingungen in Heiden – mit einem vier cm mächtigen organischen Oberboden und einem ca. sieben cm mächtigen Unterboden aus Sand ausgestattet (Herkunft des Bodenmaterials aus der Lüneburger Heide). Jede Behandlung wurde insgesamt zehn mal repiziert [Behandlungen: a) N-Düngung: Applikation von insgesamt 48 kg ha⁻¹ yr⁻¹ verteilt über insgesamt 12 Applikationstermine zwischen April und September; b) Kontrolle: Applikation entsprechender Mengen von entionisiertem Wasser im gleichen Zeitraum].

Zur Untersuchung der kombinierten Wirkung von N-Düngung und Trockenheit wurde in einem zweiten Gewächshausexperiment (zweijährige Laufzeit) dasselbe Pflanzmuster (mit *Calluna*-Keimlingen) und eine identische Topfgröße mit gleichem Bodenaufbau gewählt (vgl. oben). Folgende Behandlungen wurden in diesem Experiment durchgeführt: 1. Jahr: a) N-Düngung (Menge und Applikationszeiträume vgl. oben), b) Trockenbehandlungen: zwei zweiwöchige Trockenphasen pro Vegetationsperiode mit Reduktion des Bodenwassergehaltes um 30-40%, c) Kombination aus N-Düngung und Trockenbehandlung, d) Kontrolle (keine Behandlung, aber kontinuierliche Wässerung); 2. Jahr: a) N-Düngung wie im ersten Jahr (Menge und Applikationszeiträume vgl. oben), b) Trockenbehandlungen wie im ersten Jahr, c) Kombination aus N-Düngung und Trockenbehandlung wie im ersten Jahr, d) N-Düngung wie im 1. Jahr, aber Beginn der Trockenbehandlung im 2. Jahr, e) Kontrolle (keine Behandlung, aber kontinuierliche Wässerung wie im ersten Jahr). Als abhängige Variablen wurden die Biomasseproduktion (oberirdisch und unterirdisch) und die Menge an nekrotischem (d.h. abgestorbenem Gewebe) am Ende des Experimentes ermittelt.

3. Ergebnisse

Freilandexperiment

Von den applizierten ¹⁵N-Mengen wurden im ersten Jahr (2007) 90 %, und im zweiten Jahr (2008) 76 % wieder gefunden (Wiederfund in Prozent über alle untersuchten Kompartimente, einschließlich der Verluste mit dem Sickerwasser). Im ersten Jahr erwiesen sich die Mooschicht (64 %) und der O-Horizont (18 %) als stärkste Akkumulatoren für eingebrachten N, wobei im zweiten Jahr die wieder gefundene Menge an Tracer in der Mooschicht um 23 % abnahm, und im O- und A-Horizont um 7,9 bzw. 2,9 % zunahm (Abb. 1). Bemerkenswert ist, dass die mit dem Sickerwasser ausgetragenen ¹⁵N-Mengen vernachlässigbar gering waren. Sie betragen im ersten Jahr nur 0.03 %, und im zweiten Jahr 0.05 % der insgesamt applizierten ¹⁵N-Menge (Zahlen nicht in Abb. 1 dargestellt). Dies bedeutet, dass nahezu die komplette Menge an eingebrachtem ¹⁵N im Ökosystem verblieb, und nahezu keine N-Auswaschung stattfand (gasförmige Verluste sind in trockenen Heiden ebenfalls vernachlässigbar gering; FRIEDRICHS et al. 2011b). In den Jahren 2009 und 2010 erhöhte sich die im B-Horizont wieder gefundene N-Menge auf 0,9 % bzw. 1,9 % (Zahlen nicht in Abb. 1 gezeigt).

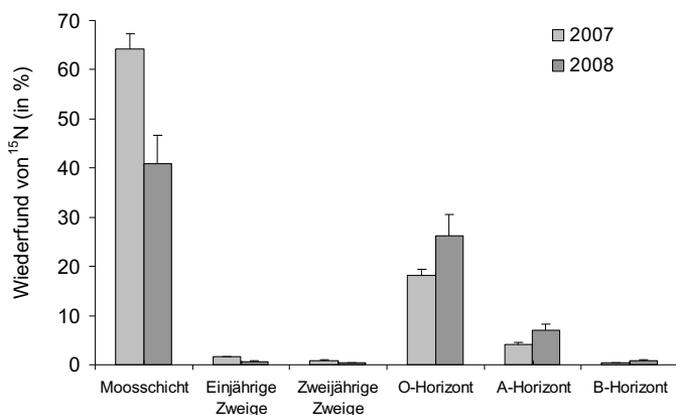


Abb. 1: Wiederfund an ¹⁵N in den untersuchten Kompartimenten (Moosschicht, ein- und zwei-jährige Zweige der Besenheide, O-, A- und B-Horizont) in % der zu der mit Versuchsbeginn insgesamt applizierten ¹⁵N-Menge (Untersuchungsjahre: 2007 und 2008).

Gewächshausexperiment 1: Konkurrenz *Calluna* - *Molinia*

N-Düngung erhöhte die Biomassenproduktion bei beiden Arten (oberirdisch und unterirdisch), wobei in den Monokulturen die Gesamtbiomasse von *Calluna vulgaris* nur um den Faktor 1,2, die von *Molinia caerulea* aber um den Faktor 4,8 zunahm (Tab. 1). Besonders auffällig ist die Zunahme der Biomasse unter N-Düngung beim Pfeifengras, wenn dieses in Mischung mit der Besenheide wuchs. Hier erreichte die Gesamtbiomasse Werte von 668,5 mg TG (pro Pflanze), gegenüber der ungedüngten Mischung eine Steigerung um den Faktor 3,2, und gegenüber der ungedüngten Monokultur eine Steigerung um den Faktor 8,6 (Tab. 1). Hervorzuheben ist ferner, dass sich unter N-Düngung das Spross-Wurzel-Verhältnis (Verhältnis von oberirdischer zu unterirdischer Biomasse) bei der Besenheide von 1,6 auf 4,3 vergrößerte, beim Pfeifengras sich dieses aber nur verdoppelte (von 0,5 auf 1,0).

Tab. 1: Mittelwerte und Standardfehler (in Klammern) der oberirdischen, unterirdischen und gesamten Biomasse (in mg Trockengewicht (TG)) sowie das Verhältnis aus der oberirdischen und unterirdischen Biomasse für Einzelpflanzen (in einem Versuchstopf) von *Calluna vulgaris* und *Molinia caerulea* für die Behandlungen „Kontrolle“ und „N-Düngung“ in Monokulturen und in Mischungen. Signifikante Unterschiede und Interaktionen (N-Düngung x Konkurrenztyp) wurden mit Hilfe von General Linear Models (SPSS 20.0) ermittelt: ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

	<i>Calluna</i> -Monokultur		<i>Calluna-Molinia</i> -Mischung		Signifikanz
	Kontrolle	N-Düngung	Kontrolle	N-Düngung	
<i>Calluna vulgaris</i>					
Biomasse oberirdisch (mg TG)	32,5 (3,1)	52,2 (4,7)	8,9 (0,8)	16,1 (0,9)	N***, N x K**
Biomasse unterirdisch (mg TG)	20,2 (1,4)	12,4 (1,1)	4,7 (0,4)	7,1 (0,8)	N***, N x K**
Biomasse total (mg TG)	52,7 (4,3)	64,6 (5,5)	13,6 (1,1)	23,2 (1,7)	N***
Verhältnis ober-/unterirdisch	1,6 (0,1)	4,3 (0,3)	2,0 (0,2)	2,4 (0,2)	N**, N x K**
<i>Molinia caerulea</i>					
	<i>Molinia</i> -Monokultur		<i>Calluna-Molinia</i> -Mischung		
Biomasse oberirdisch (mg TG)	27,4 (1,2)	177,1(4,5)	70,8 (4,9)	334,4 (8,9)	N***, N x K**
Biomasse unterirdisch (mg TG)	50,7 (2,6)	190,6(11,2)	142,0 (11,1)	334,2 (15,0)	N***, N x K**
Biomasse total (mg TG)	78,1 (3,6)	374,2(14,8)	212,8 (15,3)	668,5 (18,0)	N***
Verhältnis ober-/unterirdisch	0,5 (0,0)	1,0 (0,1)	1,0 (0,1)	1,0 (0,1)	N**

Gewächshausexperiment 2: Interaktion von N-Düngung und Trockenheit bei *Calluna*

Auch im zweijährigen Gewächshausversuch, in dem die Wirkung von N-Düngung und Trockenheit einschließlich möglicher Interaktionen untersucht wurde, reagierte die Besenheide positiv auf N-Düngung, zeigte aber gegenüber den simulierten Trockenereignissen keine signifikante Reaktion (sowohl in Bezug auf ihre oberirdische wie auch unterirdische Biomassenproduktion; Tab. 2). Gleichwohl aber waren die Interaktionen aus N-Düngung und Trockenereignissen hoch signifikant in Bezug auf die oberirdische Biomasse (negative Interaktion in der N + T-Behandlung; $P < 0.001$). Nur bei solchen Pflanzen, welche im ersten und zweiten Versuchsjahr gedüngt, aber erst im zweiten Jahr einer Trockenbehandlung ausgesetzt wurden, starb ein geringer, aber signifikanter Anteil der gebildeten Biomasse ab. Dies ist insofern bemerkenswert, als dass die Trockenbehandlung an sich weder zu einer signifikanten Veränderung der Biomasse noch zur Bildung von nekrotischem Gewebe führte (Tab. 2).

Tab. 2: Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) der oberirdischen und unterirdischen Biomasse (in mg Trockengewicht (TG) beerntet nach dem 2. Versuchsjahr) für Einzelpflanzen (in einem Versuchstopf) von *Calluna vulgaris* für die Behandlungen: a) Kontrolle, b) N-Düngung (= N; 1.+ 2. Versuchsjahr), c) Trockenbehandlung (= T, 1.+ 2. Versuchsjahr), d) N-Düngung und Trockenbehandlung (= N + T, 1.+ 2. Versuchsjahr) und e) N-Düngung (1.+ 2. Versuchsjahr) mit Trockenbehandlung (beginnend im 2. Versuchsjahr). Signifikante Unterschiede wurden mit Hilfe einer ANOVA (SPSS 20.0) mit Tukey's post-hoc Test ermittelt (hochgestellte Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede auf dem Niveau $P < 0.05$). Interaktionen zwischen N und T sind signifikant für die oberirdische Biomasse ($P < 0.001$), aber nicht für die unterirdische Biomasse (ermittelt mittels GLM, SPSS 20.0).

Behandlungen	Biomasse oberirdisch (mg TG)	Biomasse unterirdisch (mg TG)	Biomasse oberirdisch (tot; %)
Kontrolle	280 (25,9) ^a	204 (37,8) ^a	0,0 ^a
N (1. und 2. Jahr)	593 (53,6) ^c	242 (22,2) ^c	0,0 ^a
T (1. und 2. Jahr)	312 (18,3) ^a	195 (26,2) ^a	0,0 ^a
N + T (1. und 2. Jahr)	480 (36,9) ^b	228 (19,8) ^{ab}	0,0 ^a
N (1 u. 2 Jahr), T (2. Jahr)	621 (45,1) ^c	247 (25,7) ^a	2,0 (0,23) ^b

4. Diskussion

Aufnahme und ökosystemare Allokation atmogener N-Einträge

Die Annahme, dass Heideökosysteme (wie das NSG Lüneburger Heide) nach über drei Jahrzehnten hoher N-Einträge (vgl. MATZNER 1980, STEUBING et al. 1992, NIEMEYER et al. 2005) Merkmale einer N-Sättigung zeigen, wird durch die vorliegenden Befunde nicht bestätigt. Gegen eine N-Sättigung sprechen einerseits die hohen N-Aufnahmeraten in der Vegetation und im Boden, und andererseits die vernachlässigbar geringen Auswaschungsverluste. Das untersuchte Heideökosystem weist somit nach wie vor Merkmale eines konservativen N-Kreislaufes auf (TYE et al. 2005).

Als kurzfristiger Speicher für atmogene N-Einträge fungiert ganz offensichtlich die Moosschicht, welche im ersten Jahr zunächst die größten Mengen an eingebrachtem Tracer aufnahm, einen erheblichen Teil hiervon aber im zweiten Jahr an die organische Auflage abgab (Abb. 1). Die Funktion der Kryptogamenschicht als Kurzzeitspeicher für atmogene N-Einträge wurde auch für Tundren und arktische Heiden nachgewiesen (GORDON et al. 2001, TYE et al. 2005) und von CURTIS et al. (2005) als Indikation einer N-Mangelsituation gewertet.

Die hohe Festlegung von N in den organischen Auflagen ist sehr wahrscheinlich einer N-Immobilisierung durch Boden-Mikroorganismen zuzuschreiben. Mikroorganismen sind in der

Lage, sowohl anorganische wie auch organische N-Verbindungen kurzzeitig aufzunehmen und in ihrer Biomasse festzulegen (NORDIN et al. 2004). Hohe Sequestrationsraten für N in organischen Auflagehorizonten wurden auch von KRISTENSEN et al. (2001) und PILKINGTON et al. (2005) beobachtet, aber in Heideökosystemen bislang nicht mittels Traceranalysen quantifiziert. Für Wälder konnten NADELHOFFER et al. (2004) und PROVIDOLI et al. (2006) zeigen, dass auch diese über hohe N-Speicherkapazitäten in den organischen Auflagen verfügen.

Die geringen Wiederfundraten von ^{15}N in den ein- und zweijährigen *Calluna*-Zweigen legen nahe, dass die Menge an pflanzenverfügbarem N im Wurzelhorizont der Besenheide (überwiegend O-Horizont) gering war. Hierfür bieten sich zwei Interpretationsmöglichkeiten an: ^{15}N war im O-Horizont bereits in relativ stabilen organischen Verbindungen gebunden, welche von den *Calluna*-Wurzeln bzw. ihrer Mykorrhiza nicht aufgenommen werden konnten (COMPTON & BOONE 2002, CURRIE et al. 2004), oder *Calluna vulgaris* war im Wettbewerb um die Aufnahme anorganischer N-Verbindungen den Boden-Mikroorganismen unterlegen (SCHIMMEL & BENNETT 2004).

Die Zunahme der ^{15}N -Wiederfundraten in den A- und B-Horizonten in 2008 legt nahe, dass Podsole in diesen Horizonten erhebliche N-Mengen (mittel- bis langfristig) festlegen können (NIELSEN et al. 2000). So konnten FRIEDRICH et al. (2011b) für die Lüneburger Heide zeigen, dass A-Horizonte etwa 190 g N m^{-2} und B-Horizonte ca. 90 g N m^{-2} zu speichern vermögen. Der dieser Anreicherung zugrunde liegende Prozess ist die für Podsole typische Formierung und im Bodenprofil abwärtsgerichtete Verlagerung von Eisen-Humus-Komplexen („Podsolierung“), mit der innerhalb eines Podsolprofils erhebliche Mengen an organischer Substanz um- bzw. Profil-abwärts verlagert werden können (BRADY & WEIL 2001, FAO 2006). Da Eisen-Humus-Komplexe weitgehend unlöslich und somit für Mikroorganismen wie auch Pflanzen in nur begrenztem Maße verfügbar sind (HAGEDORN et al. 2005), sind im A- und B-Horizont eingelagerte N-Mengen dem systeminternen Kreislauf (zumindest teilweise) entzogen (FRIEDRICH et al. 2011b). Podsole haben somit die Fähigkeit, beachtliche Mengen an eingebrachtem N in den A- und B-Horizonten mittel- bis langfristig zu immobilisieren, auch wenn, wie im untersuchten Beispiel, atmogene N-Einträge für mehrere Jahrzehnte kritische Depositionsraten überschritten haben. Dies mag zu einer Unterschätzung der Resilienz von Heiden gegenüber atmogenen N-Einträgen führen. In Bezug auf die geringen Leaching-Verluste bestätigen die Befunde die N-Sättigungs-Hypothese von ABER et al. (1998), wonach N-Auswaschung mit dem Sickerwasser als ökosystemare Reaktion gegenüber einer N-Sättigung zu interpretieren ist. Dies ist in der Lüneburger Heide (zumindest derzeit) nicht der Fall.

Wirkung von N-Einträgen auf zwischenartliche Konkurrenz und Biomassenallokation

Die Ergebnisse des *Calluna-Molinia*-Konkurrenzversuches zeigen, dass im Experiment der Wuchs beider Arten N-limitiert war. Dieser Befund lässt sich offensichtlich auch auf Freilandbedingungen übertragen, da sich auch in Freilandexperimenten beide Arten als N-limitiert erweisen (FALK et al. 2009, VON OHEIMB et al. 2010). Gleichwohl ist das Pfeifengras in der Lage, eine hohe N-Verfügbarkeit besser in Biomassenzuwachs umzusetzen als die Besenheide. So nahm in den Monokulturen die Gesamtbiomasse von *Calluna vulgaris* nur um den Faktor 1,2, der von *Molinia caerulea* hingegen um 4,8 zu, und in N-gedüngten Mischungen mit der Besenheide steigerte das Pfeifengras seine Biomasse (im Vergleich zur ungedüngten Monokultur) sogar um den Faktor 8,6. Folgende Mechanismen mögen die Konkurrenzüberlegenheit des Pfeifengrases erklären:

(i) *Molinia*-Keimlinge zeigen zunächst eine deutlich höhere Wurzel-Biomassenallokation. Dies ist daran ersichtlich, dass sich unter N-Düngung das Spross-Wurzel-Verhältnis von 0,5

auf 1,0 vergrößert, während *Calluna vulgaris* bei N-Düngung eine deutlich stärkere Spross-Biomassenallokation zeigt (Erhöhung des Verhältnisses von 1,6 auf 4,3). Dadurch können *Molinia*-Keimlinge unter N-Düngung im Wurzelraum die Entwicklung von *Calluna*-Wurzeln hemmen, denn unter N-Düngung ist die entwickelte *Calluna*-Wurzelmasse in Mischungen nur gut halb so groß wie in der gedüngten *Calluna*-Monokultur (7,1 mg zu 12,4 mg; Tab. 1). Demgegenüber erhöht sich die Wurzelmasse der *Molinia*-Pflanzen von 190,6 mg auf 334,2 mg.

(ii) Aufgrund einer deutlich höheren Wurzel-Biomasse ist das Pfeifengras im Wettbewerb um Nährstoffe („belowground competition“) der Besenheide überlegen (vgl. GOLDBERG 1990). So konnten FRIEDRICH et al. (2011a) zeigen, dass *Molinia caerulea* im Wettbewerb mit *Calluna vulgaris* von der insgesamt applizierten N-Menge etwa 65 %, die Besenheide aber nur ca. 2 % aufnehmen konnte.

(iii) Die Konkurrenzüberlegenheit um Ressourcen im Wurzelraum führte beim Pfeifengras schließlich auch zu einer deutlichen Steigerung der oberirdischen Biomassenproduktion. So ist im Versuch die oberirdische Biomassenproduktion in N-gedüngten Mischungen beim Pfeifengras etwa 21 mal größer als bei der Besenheide (vgl. Tab. 1). Damit ist das Pfeifengras schließlich auch im Wettbewerb um Licht („aboveground competition“) der Besenheide konkurrenzüberlegen. Während sich *Calluna*-Heiden in der Optimalphase aufgrund eines dann geschlossenen Bestandes gegenüber einer Ausbreitung von *Molinia caerulea* (auch unter N-Düngung) als sehr resistent erweisen (AERTS et al. 1993a, b), zeigt sich gerade die Pionierphase (mit einer sich dann verjüngenden Besenheide) als kritische Etappe im Kreislauf der Heideentwicklung, da hier bei guter N-Verfügbarkeit und ausreichendem Samendruck des Pfeifengrases in sehr kurzer Zeit eine „Heidevergrasung“ eingeleitet werden kann (FRIEDRICH et al. 2011a). Die Ergebnisse des geschilderten Konkurrenzversuches legen nahe, dass die gegenwärtig in (vorwiegend atlantisch geprägten) Heiden beobachtbare Zunahme von *Molinia caerulea* und ein damit einhergehender Umbau und Artenschwund in der Vegetation in erster Linie auf atmogene N-Einträge zurückzuführen sind, wobei die Verjüngungsphase in Heiden (d.h., wenn junge *Calluna*- und *Molinia*-Pflanzen miteinander konkurrieren) als besonders anfällig für eine invasive Ausbreitung des Pfeifengrases anzusehen ist (sog. „Tipping Point“). Zudem könnte der mit Gräsern assoziierte Mykorrhiza-Typ deren Ausbreitung (nicht nur in Heiden; vgl. STEVENS et al. 2006) unter hohen N-Einträgen begünstigen. Während Gräser vielfach mit arbuskulärer Mykorrhiza assoziiert sind, zeichnet sich *Calluna vulgaris* (wie alle Ericaceen) durch eine ericoide Mykorrhiza aus. Letztere verschafft Pflanzen an N-limitierten Standorten Konkurrenzvorteile (u.a. durch Aufnahme organischer N-Verbindungen), während arbuskuläre Mykorrhiza entsprechenden Wirtspflanzen auf P-limitierten Standorten Konkurrenzvorteile verschafft (vgl. FRIEDRICH et al. 2011a). Bei hohen N-Einträgen und einer damit verbundenen Verschiebung einer (vormals gegebenen) N- zu einer P-Limitierung würden dann Arten mit arbuskulärer Mykorrhizierung begünstigt.

Interaktionen von N-Einträgen und Trockenereignissen

Im zweiten Gewächshausexperiment wurde untersucht, welche Auswirkungen N-Düngung und Trockenheitsereignisse auf den Wuchs und die Vitalität von *Calluna*-Pflanzen haben. Dabei wurde bewusst eine Trockenbehandlung gewählt, die den Wuchs der (nicht gedüngten) Versuchspflanzen nicht oder wenig beeinflusst. So hatten zwei Trockenbehandlungen, in denen der Bodenwassergehalt um 30-40 % reduziert wurde, keine signifikante Auswirkung auf die (oberirdisch und unterirdisch) produzierte Biomasse. Bemerkenswert aber ist, dass bei solchen Pflanzen, die in beiden Versuchsjahren gedüngt, aber erst im zweiten Jahr eine Trockenbehandlung erfuhren, ein zwar geringer aber doch signifikanter Teil der Biomasse abstarb. Dieser Befund legt die Schlussfolgerung nahe, dass N-gedüngte Pflanzen gegenüber (den bei nicht gedüngten Pflanzen unwirksamen) Trockenereignissen deutlich sensibler reagieren und somit N-Einträge und Klimawandel (hier: eine Zunahme von Trockenereignissen) interagieren können.

Für die durch N-Düngung bewirkte Sensibilisierung gegenüber Trockenheit (die auch von FRIEDRICH et al. 2011a für das Pfeifengras beobachtet wurde) könnten folgende Mechanismen verantwortlich sein:

(i) N-Düngung erhöht das Spross-Wurzel-Verhältnis bei *Calluna vulgaris* (von 1,6 auf 4,3; vgl. Tab. 1), so dass betroffene Individuen einer stärkeren Transpirationsbeanspruchung unterliegen (d.h. höhere Wasserdampfabgabe durch größere oberirdische Biomasse bei gleichzeitig kleinerem Wurzelwerk). Somit erhöht sich der Wasserstress einer N-gedüngten Pflanze bei gegebenem Trockenereignis.

(ii) N-Düngung führt zu einer Abnahme der Mykorrhizierung der Besenheide. So konnten HOFLAND-ZIJLSTRA & BERENDSE (2009) zeigen, dass sich unter den gegenwärtig in Mitteleuropa bestehenden N-Einträgen (20-30 kg ha⁻¹ yr⁻¹) die Mykorrhizierungsrate der Besenheide um bis zu 50 % reduzieren kann (im Vergleich zu nicht N-gedüngter Besenheide). Da Mykorrhiza die Nährstoff- und Wasserversorgung einer Pflanze gleichermaßen positiv beeinflusst, kann ein abnehmender Mykorrhizierungsgrad die Empfindlichkeit gegenüber Trockenphasen erhöhen.

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie zeigt, dass Heideökosysteme selbst dann noch N-limitiert sein können, wenn diese für mehrere Jahrzehnte N-Einträge oberhalb der sogenannten critical-loads-Schwelle erfahren haben. Ein beträchtlicher Anteil des atmosphärischen N kann in Podsolen im A- und B-Horizont gespeichert werden, wobei die im B-Horizont festgelegten N-Mengen kaum pflanzenverfügbar und damit dem N-Kreislauf (zumindest teilweise) entzogen sind. Gleichwohl ist ein Teil der N-Einträge pflanzenverfügbar und für eine Verschiebung der Konkurrenzbedingungen in Heiden zu Gunsten von Gräsern verantwortlich (bspw. für die derzeit vorwiegend in atlantischen Heiden beobachtbare Ausbreitung von *Molinia caerulea*). *Molinia caerulea* ist auf N-gedüngten Standorten Zwergsträuchern wie *Calluna vulgaris* deutlich konkurrenzüberlegen (sowohl in Bezug auf die unterirdisch wie auch oberirdisch produzierte Biomasse). Diese Konkurrenzüberlegenheit wirkt in erster Linie in der Verjüngungsphase von Heiden. N-Einträge interagieren zudem mit Parametern des Klimawandels (Zunahme von Trockenereignissen). So erweisen sich gedüngte *Calluna*-Pflanzen – wahrscheinlich aufgrund vergrößerter Spross-Wurzel-Verhältnisse wie auch abnehmenden Mykorrhizierungsraten – als Trockenheits-empfindlicher.

Literatur

- ABER, J., W. MCDOWELL, K. NADELHOFFER, A. MAGILL, G. BERNTSON, M. KAMAKEA, S. MCNULTY, W. CURRIE, L. RUSTAD & I. FERNANDEZ (1998): Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems - Hypotheses revisited. – *Bioscience* **48**: 921-934.
- AERTS, R. (1993a): Competition between dominant plant species in heathlands. In: AERTS, R. & G.W. HEIL (Eds.): *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 125-152.
- AERTS, R. (1993b): Biomass and nutrient dynamics of dominant plant species from heathlands. In: AERTS, R. & G.W. HEIL (Eds.): *Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 51-84.
- ALBERT, K.R., T.N. MIKKELSEN, A. MICHELSEN, H. RO-POULSEN & L. VAN DER LINDEN (2011): Interactive effects of drought, elevated CO₂ and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. – *Journal of Plant Physiology* **168**: 1550-1561.
- BOBBINK, R., M. ASHMORE, S. BRAUN, W. FLÜCKIGER & I.J.J. VAN DEN WYNGAERT (2002): Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. Background

- document of the expert workshop on empirical critical loads for nitrogen. UN ECE Convention on long-range transboundary air pollution, Swiss agency for the Environment, Forest and Landscape. Berne, Switzerland, 128pp.
- BOBBINK, R., K. HICKS, J. GALLOWAY, T. SPRANGER, R. ALKEMADE, M. ASHMORE, M. BUSTAMANTE, S. CINDERBY, E. DAVIDSON, F. DENTENER, B. EMMETT, J.M. ERISMAN, M. FENN, F. GILLIAM, A. NORDIN, L. PARDO & W. DE VRIES (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. – *Ecological Applications* **20**: 30-59.
- BRADY NC & R.R. WEIL (2001): The nature and properties of soils. Prentice-Hall, London.
- COMPTON, J.E. & R.D. BOONE (2002) Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. – *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 933-943.
- CURRIE, W.S., K.J. NADELHOFFER & J.D. ABER (2004): Redistributions of ¹⁵N highlight turnover and replenishment of mineral soil organic N as a long-term control on forest C balance. – *Forest Ecology and Management* **196**: 109-127.
- CURTIS, C.J., B.A. EMMETT, H. GRANT, M. KERNAN, B. REYNOLDS & E. SHILLAND (2005): Nitrogen saturation in UK moorlands: the critical role of bryophytes and lichens in determining retention of atmospheric N deposition. – *Journal of Applied Ecology* **42**: 507-517.
- DUPRE, C., C.J. STEVENS, T. RANKE, A. BLEEKER, C. PEPPLER-LISBACH, D.J.G. GOWING, N.B. DISE, E. DORLAND, R. BOBBINK & M. DIEKMANN (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. – *Global Change Biology* **16**: 344-357.
- FALK, K., U. FRIEDRICH, G. VON OHEIMB, K. MISCHKE, K. MERKLE, H. MEYER & W. HÄRDITL (2009): *Molinia caerulea* responses to N and P fertilisation in a dry heathland ecosystem (NW-Germany). – *Plant Ecology* **209**: 47-56.
- FAO – FOOD AND AGRICULTURE ORGANISATION OF THE UNITED NATIONS (2006): World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication, World Soil Resources Reports 103, Rome, Italy.
- FRIEDRICH, U., K. FALK, E. BAHLMANN, T. MARQUARDT, H. MEYER, T. NIEMEYER, S. SCHEMEL, G. VON OHEIMB, & W. HÄRDITL (2011a): Fate of airborne nitrogen in heathland ecosystems: a ¹⁵N tracer study. – *Global Change Biology* **17**: 1549-1559.
- FRIEDRICH, U., G. VON OHEIMB, C. DZIEDEK, W.U. KRIEBITZSCH, K. SELBMANN & W. HÄRDITL (2011b): Mechanisms of purple moor-grass (*Molinia caerulea*) encroachment in dry heathland ecosystems with chronic nitrogen inputs. – *Environmental Pollution* **159**: 3553-3559.
- FRIEDRICH, U., G. VON OHEIMB, W.U. KRIEBITZSCH, K., SCHLESSELMANN, M.S. WEBER & W. HÄRDITL (2012): Nitrogen deposition increases susceptibility to drought - experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench. – *Plant and Soil* **353**: 59-71.
- GALLOWAY, J.N., F.J. DENTENER, D.G. CAPONE, E.W. BOYER, R.W. HOWARTH, S.P. SEITZINGER, G.P. ASNER, C.C. CLEVELAND, P.A. GREEN, E.A. HOLLAND, D.M. KARL, A.F. MICHAELS, J.H. PORTER, A.R. TOWNSEND & C.J. VOROSMARTY (2004): Nitrogen cycles: past, present, and future. – *Biogeochemistry* **70**: 153-226.
- GOLDBERG, D.E. (1990): Components of resource competition in plant communities. In: GRACE, J. B. & D. TILMAN (Eds.): Perspectives on Plant Competition, Academic Press, San Diego, pp. 27-49.
- GORDON, C., J.M. WYNN & S.J. WOODIN, S.J. (2001): Impacts of increased nitrogen supply on high arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. – *New Phytologist* **149**: 461-471.
- GORISSEN, A., A. TIETEMA, N.N. JOOSTEN, M. ESTIARTE, J. PENUELAS, A. SOWERBY, B.A. EMMETT & C. BEIER (2004): Climate change affects carbon allocation to the soil in shrublands. – *Ecosystems* **7**: 650-661.
- HAGEDORN, F., S. MAURER, J.B. BUCHER & R.T.W. SIEGWOLF (2005): Immobilization, stabilization and remobilization of nitrogen in forest soils at elevated CO₂: a ¹⁵N and ¹³C tracer study. – *Global Change Biology* **11**: 1816-1827.
- HOFLAND-ZIJLSTRA, J.D. & F. BERENDSE (2009): The effect of nutrient supply and light intensity on tannins and mycorrhizal colonisation in Dutch heathland ecosystems. – *Plant Ecology* **201**: 661-675.
- IPCC (2007): Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- KRISTENSEN, H.L. (2001): High immobilization of NH₄⁺ in Danish heath soil related to succession, soil and nutrients: implications for critical loads of N. – *Water, Air and Soil Pollution* **1**: 211 - 230.

- MATZNER, E. (1980) Untersuchungen zum Elementhaushalt eines Heide-Ökosystems (*Calluna vulgaris*) in Nordwestdeutschland. – Göttinger Bodenkundliche Berichte **63**: 1-120.
- NADELHOFFER, K.J., B.P. COLMAN, W.S. CURRIE, A. MAGILL & J.D. ABER (2004): Decadal-scale fates of ¹⁵N tracers added to oak and pine stands under ambient and elevated N inputs at the Harvard Forest (USA). – Forest Ecology and Management **196**: 89-107.
- NIELSEN, K.E., B. HANSEN, U.L. LADEKARL & P. NØRNBERG (2000): Effects of N-deposition on ion trapping by B-horizons of Danish heathlands. – Plant and Soil **223**: 265-276.
- NIEMEYER, T., M. NIEMEYER, A. MOHAMED, S. FOTTNER & W. HÄRDTLE (2005): Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. – Applied Vegetation Science **8**: 183-192.
- NORDIN A, I.K. SCHMIDT IK & G.R. SHAVER (2004): Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. – Ecology **85**: 955-962.
- PHOENIX, G.K., B.A. EMMETT, A.J. BRITTON, S.J.M. CAPORN, N.B. DISE, R. HELLIWELL, L. JONES, J.R. LEAKE, I.D. LEITH, L.J. SHEPPARD, A. SOWERBY, M.G. PILKINGTON, E.C. ROWE, M.R. ASHMOREK & S.A. POWER (2012): Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. – Global Change Biology **18**: 1197-1215.
- PILKINGTON, M.G., S. CAPORN, J.A. CARROLL, N. CRESSWELL, J.A. LEE, T.W. ASHENDEN, S.A. BRITAIN, B. REYNOLDS & B.A. EMMETT (2005): Effects of increased deposition of atmospheric nitrogen on an upland moor: leaching of N species and soil solution chemistry. – Environmental Pollution **135**: 29-40.
- PROVIDOLI, I., H. BUGMANN, R. SIEGWOLF, N. BUCHMANN & P. SCHLEPPI (2006): Pathways and dynamics of ¹⁵NO₃⁻ and ¹⁵NH₄⁺ applied in a mountain *Picea abies* forest and in a nearby meadow in central Switzerland. – Soil Biology and Biochemistry **38**: 1645-1657.
- SALA, O.E., F.S. CHAPIN, J.J. ARMESTO, E. BERLOW, J. BLOOMFIELD, R. DIRZO, E. HUBER-SANWALD, L.F. HUENNEKE, R.B. JACKSON, A. KINZIG, R. LEEMANS, D.M. LODGE, H.A. MOONEY, M. OESTERHELD, N.L. POFF, M.T. SYKES, B.H. WALKER, M. WALKER & D.H. WALL (2000): Global biodiversity scenarios for the year 2100. – Science **287**: 1770-1774.
- SCHIMEL, J.P. & J. BENNETT (2004): Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. – Ecology **85**: 591-602.
- STUEBING, L., A. FANGMEIER, K.O. LINDEMANN & D. MÜCK (1992): Populationsökologische Veränderungen in Heidegesellschaften durch Stickstoffeinträge aus der Luft. FE-Vorhaben durchgeführt am Institut für Pflanzenökologie der Justus-Liebig-Universität Gießen, UBA, Berlin.
- STEVENS, C.J., N.B. DISE, D.J.G. GOWING & J.O. MOUNTFORD (2006): Loss of forb diversity in relation to nitrogen deposition in the UK: regional trends and potential controls. – Global Change Biology **12**: 1823-1833.
- TURNER, M.M. & H.A.L. HENRY (2009): Interactive effects of warming and increased nitrogen deposition on ¹⁵N tracer retention in a temperate old field: seasonal trends. – Global Change Biology **15**: 2885-2893.
- TYE, A.M., S.D. YOUNG, N.M.J. CROUT, H.M. WEST, L.M. STAPLETON, P.R. POULTON & J. LAYBOURN-PARRY (2005): The fate of ¹⁵N added to high Arctic tundra to mimic increased inputs of atmospheric nitrogen released from a melting snowpack. – Global Change Biology **11**: 1640-1654.
- VON OHEIMB, G., S.A. POWER, K. FALK, U. FRIEDRICH, A. MOHAMED, A. KRUG, N. BOSCHATZKE & W. HÄRDTLE (2010): N:P Ratio and the Nature of Nutrient Limitation in *Calluna*-Dominated Heathlands. – Ecosystems **13**: 317-327.
- ZAVALETA, E.S., B.D. THOMAS, N.R. CHIARIELLO, G.P. ASNER, M.R. SHAW & C.B. FIELD (2003): Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. – Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America **100**: 9892-9893.

Anschrift der Verfasser:

Werner Härdtle, Maren Meyer-Grünefeldt, Goddert von Oheimb, Universität Lüneburg, Institut für Ökologie, Scharnhorststr. 1, 21335 Lüneburg

e-mail: haerdtle@uni-lueneburg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Härdtle Werner, Meyer-Grünefeldt Maren, Oheimb
Goddert von

Artikel/Article: [Atmogene Stickstoffeinträge als Ursache für Artenwandel und
Artenschwund – Mechanismen und Interaktionen mit Klimawandel am Beispiel
von Heideökosystemen 37-47](#)