

**Auswirkung erhöhter
Stickstoffbelastung auf die Stabilität des
Waldes**
Synthesebericht im Auftrag des BAFU



INSTITUT FÜR ANGEWANDTE PFLANZENBIOLOGIE
21.02.2011

Impressum

Auftraggeber

Bundesamt für Umwelt (BAFU), Abt. Wald, 3003 Bern

Unter Einbezug von Ergebnissen des interkantonalen Walddauerbeobachtungsprogramms, das durch die Kantone AG, BE, BL, BS, FR, SO, TG, ZG und ZH finanziert wird, sowie von Zusatzprojekten im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt.

Auftragnehmer

Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Sandgrubenstrasse 25, CH-4124 Schönenbuch,

+41 61 481 32 24

www.iap.ch

Autorinnen und Autoren

Walter Flückiger

Sabine Braun

Raphael Mainiero

Kirsten Schütz

Vera Thomas

Begleitung BAFU

Richard Volz, Sabine Augustin, Abteilung Wald

Beat Achermann, Abteilung Luftreinhalteung + NIS

Hinweis

Dieser Bericht wurde im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt (BAFU) verfasst. Für den Inhalt ist allein der Auftragnehmer verantwortlich.

Freigabe BAFU

28.02.2011 GOA

Download

Dieser Bericht kann heruntergeladen werden unter

<http://www.bafu.admin.ch/wald/>

Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung	4
2	Ausgangslage: Die Stickstoffbelastung des Schweizer Waldes	5
3	Material und Methoden	8
3.1	N-Versuchsflächen	8
3.2	Waldbeobachtungsflächen	8
3.3	Zuwachsmessungen und Phänologie.....	9
3.3.1	Stickstoffdüngungsversuch	9
3.3.2	Walddauerbeobachtungsflächen.....	10
3.4	Physiologische Untersuchungen	10
3.4.1	Wasserhaushalt.....	10
3.4.2	Wurzeluntersuchungen.....	11
3.4.3	Aminosäuren	11
3.4.4	Nährstoffleaching aus Sprossorganen	11
3.5	Nährstoffgehalte im Laub.....	11
3.6	Bodenuntersuchungen	12
3.6.1	Bodenchemie der Festphase	12
3.6.2	Bodenlösung.....	12
3.6.3	Bodenmikrobiologie.....	13
3.7	Vegetationsaufnahmen	13
3.8	Statistik.....	13
3.8.1	N-Versuche.....	13
3.8.2	Walddauerbeobachtungsflächen.....	14
4	Ergebnisse aus den Stickstoffdüngungsversuchen	15
4.1	Nährstoffstatus und Einfluss der N-Düngung	15
4.2	Triebwachstum	23
4.3	Leaching aus Sprossorganen	27
5	Auswirkung des Stickstoffeintrages auf Wachstum und Nährstoffversorgung der Waldbäume	29
5.1	Stammzuwachs in Waldbeobachtungsflächen	29
5.2	Triebwachstum und Nährstoffversorgung.....	32
5.3	Nährstoffversorgung in den Waldbeobachtungsflächen	34
6	Auswirkung auf Wurzeln und Mykorrhizen.....	38
6.1	Wurzeln	38
6.2	Mykorrhizapilze	41
6.3	Wurzelbefall durch Pathogene	43
7	Befall der Sprossorgane durch Krankheiten und Schädlinge	46
8	Wechselwirkungen von Stickstoff mit Standort und Witterung.....	59
8.1	Bodenversauerung.....	59

8.2	Bodenmikrobiologie.....	64
8.3	Eutrophierung.....	67
8.4	Witterung.....	69
8.4.1	Trockenheit.....	69
8.4.2	Sturmanfälligkeit.....	74
9	Synthese und Diskussion.....	76
9.1	Beobachtete Wirkungen.....	76
9.1.1	Wachstum.....	76
9.1.2	Nährstoffstatus.....	77
9.1.3	Wurzeln, Mykorrhiza.....	77
9.1.4	Wasserhaushalt, Trockenschaden/Verfärbung.....	77
9.1.5	Bodenvegetation.....	78
9.1.6	Bodenversauerung.....	78
9.2	Diskussion.....	78
9.3	Fazit.....	81
10	Verdankung.....	82
11	Literatur.....	83

Auswirkung erhöhter Stickstoffbelastung auf die Stabilität des Waldes – Synthesebericht

1 Zusammenfassung

Die vor 18 Jahren (1992) angelegten Stickstoffdüngungsversuche an 8 verschiedenen Standorten sowie die epidemiologische Auswertung von 135 Walddauerbeobachtungsflächen (25 Jahre, von 1984 bis 2009) ergaben weitgehend übereinstimmende Erkenntnisse:

- Eine erhöhte Stickstoffbelastung kann bei Buchen und Fichten eine Wachstumshemmung verursachen, wenn sie einen Nährstoffmangel (Phosphor, Kalium) oder ein Nährstoffungleichgewicht induziert. Eine Abnahme der Phosphor-Gehalte in Blättern und Nadeln und eine Zunahme des N/P-Verhältnisses kann in allen Versuchsflächen seit dem dritten Versuchsjahr beobachtet werden. Die Abnahme von Kalium- und Magnesium-Konzentrationen in Blättern und Nadeln ist dagegen standortsspezifisch, d.h. sie hängt von der Verfügbarkeit in den Böden ab. Zwischen den Nährstoffungleichgewichten und einem gehemmten Wachstum besteht eine direkte Beziehung.
- Zuviel Stickstoff hemmt sowohl die Feinwurzelbildung als auch das Myzelwachstum von Mykorrhizapilzen, mit möglichen negativen Auswirkungen auf die Nährstoff- und Wasserversorgung der Bäume.
- Durch Stickstoff wird einerseits die Bildung von phenolischen Verbindungen gehemmt, die für die Pathogenabwehr Bedeutung haben. Andererseits wird die Konzentration von Aminosäuren erhöht, die für die Entwicklung von pathogenen Pilzen und saugenden Insekten wichtig sind. Die Bäume werden dadurch anfälliger gegenüber Parasitenbefall.
- Infolge einer Hemmung der Feinwurzelbildung und der Myzelbildung von Mykorrhizapilzen einerseits und des K-Mangels andererseits, beides als Folge des N-Eintrags, wird der Wasserhaushalt der Bäume beeinträchtigt. Die Wasseraufnahme ist verringert und die Transpiration erhöht. Die Trockenheitsresistenz der Bäume ist in der Folge reduziert, mit möglichen negativen Auswirkungen vor allem auf flachgründigen Standorten mit geringer Wasserspeicherkapazität. Es gibt Hinweise darauf, dass durch die hohe N-Belastung und abnehmende P-Versorgung die Emboliebildung im Xylem gefördert wird. Das heisst, dass Lufteinschlüsse in den Leitgefässen der Pflanzen den Wassertransport unterbrechen und dadurch die Wasserversorgung der Bäume zusätzlich beeinträchtigt wird.
- Die aktuell sehr hohen N-Einträge führen zur Eutrophierung der Wälder. Dies zeigt sich insbesondere in Veränderungen der Zusammensetzung der Bodenvegetation. So ist der Deckungsgrad von Brombeeren (*Rubus fruticosus*) bei hoher N-Belastung stark erhöht. Dies kann vor allem das Aufkommen von Jungwuchs behindern.
- Zu hohe N-Einträge, d.h. solche die nicht mehr gespeichert werden können, werden mit dem Sickerwasser als Nitrat ausgetragen. Damit verbunden ist der Austrag von Nährstoffkationen wie Calcium, Magnesium und Kalium. Der Boden verarmt und wird saurer. Damit beschleunigen die N-Einträge die Versauerung der Waldböden. In der Schweiz stellen die Stickstoffeinträge drei Viertel an den versauernden Einträgen insgesamt.
- Bei einer zunehmenden Versauerung des mineralischen Unterbodens findet im Extremfall eine Verlagerung der Wurzelbildung in den kohlenstoffreichen Oberboden statt, was die Bäume wiederum anfälliger gegenüber Trockenstress und Windwurf macht. Epidemiologische Untersuchungen ergaben denn auch eine deutliche Beziehung zwischen der Basensättigung im Boden und dem Ausmass des Windwurfs bei Buchen und Fichten. Bei stark versauerten Waldböden verschwinden zudem die für die Bodenfruchtbarkeit wichtigen tiefgrabenden Regenwürmer, welche durch ihre Grab- und Durchmischungstätigkeit erhebliche Mengen von Kohlenstoff und Nährstoffen im Boden stabilisieren können.

2 Ausgangslage: Die Stickstoffbelastung des Schweizer Waldes

Seit den fünfziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts werden über die Luft erhebliche Mengen an Stickstoffverbindungen, vornehmlich als oxidiertes Stickstoff (N_{ox}) aus dem Verkehr und als reduzierter Stickstoff (N_{red}) aus der Landwirtschaft, in unsere Wälder eingetragen (EKL 2005, Abb. 1). Der kritische Eintragswert für den Wald (Critical Load), 10-20 $kg N ha^{-1} a^{-1}$ gemäss UNECE (2003), wird laut Modellrechnungen seit Mitte der 70er Jahre in 90% des Schweizer Waldes überschritten (Kurz und Rihm 1997). Dies gilt auch für die Beobachtungsflächen des Kantonalen Dauerbeobachtungsprogramms (Abb. 2).

Waldökosysteme gelten als stickstoffbelastet, wenn im Tiefland mehr als 4 (Nadelwälder) bis 5 $kg N ha^{-1} a^{-1}$ (Laubwälder) bzw. mehr als 1-2 $kg N ha^{-1} a^{-1}$ im Gebirge das Ökosystem mit dem Sickerwasser verlassen (UNECE 1992). Vor 2003 wiesen von 15 Beobachtungsflächen des Instituts für Angewandte Pflanzenbiologie (IAP, Abb. 3) 10 einen überhöhten Stickstoffaustrag auf (Abb. 4). Nach 2003, bei reduzierten Sickerwassermengen, waren es 14 von 33. Die geringeren Niederschläge ab 2003 hatten direkt eine reduzierte Nitratauswaschung zur Folge (Abb. 5).

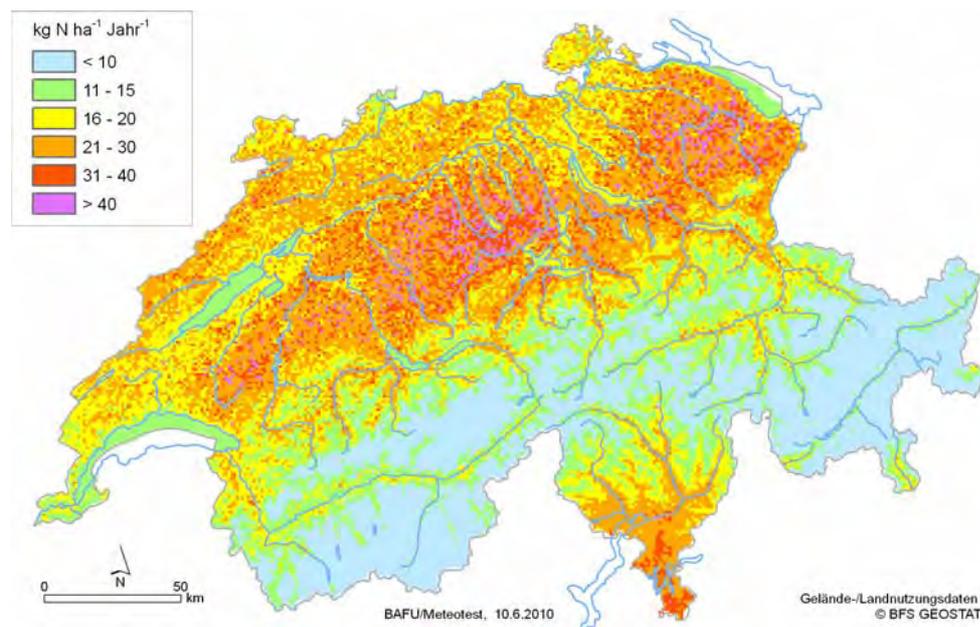


Abb. 1: Modellierter Stickstoffeintrag für Schweizer Waldökosysteme für das Bezugsjahr 2007 (Quelle: BAFU/Meteotest).

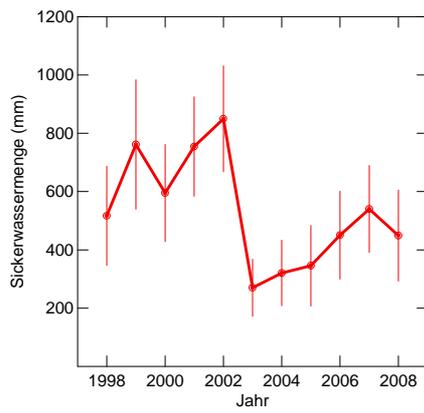


Abb. 5: Mittlere Sickerwassermenge der Standorte mit gemessener Bodenlösung ($N = 15$), gerechnet mit dem hydrologischen Modell Wasim-ETH (Schulla und Jasper 2007). Balken=95%-Vertrauensbereich.

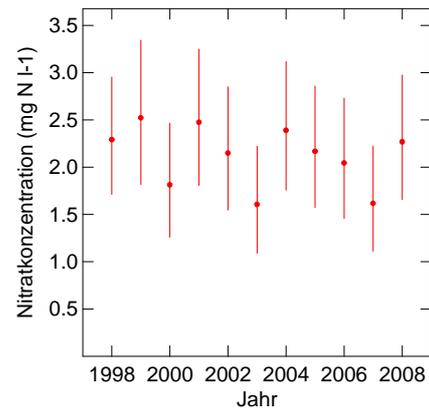


Abb. 6: Nitratkonzentration in der untersten gemessenen Bodentiefe des gleichen Datensets wie in Abb. 5. Balken=95%-Vertrauensbereich.

3 Material und Methoden

3.1 N-Versuchsflächen

1992 wurden 5 Versuchsflächen angelegt, in denen Aufforstungen mit unterschiedlichen Stickstoffmengen behandelt wurden (jeweils 0, 10, 20, 40, 80 und 160 kg N ha⁻¹ a⁻¹, in 12facher Blockwiederholung). 1994 folgten weitere 2 Flächen, und 1998 wurde zudem der seit 1988 laufende N-Topfpflanzenversuch in Schönenbuch in einer Waldfläche in Allschwil ausgepflanzt. Dieser wird mit jährlichen Stickstoffmengen von 0, 25, 50, 100, 200 und 400 kg N ha⁻¹ a⁻¹ behandelt, mit 9facher Blockwiederholung. Eine Beschreibung der Standorte findet sich in Tabelle 1.

Tabelle 1: Standortsbeschreibung N-Versuche

Jahr Anlage	Standort	Höhe ü.M.	Bodentyp	N-Eintrag kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	pH (CaCl ₂)	min. Basensättigung (%)	Niederschlag (mm)
1992	Möhlin	290	Parabraunerde	14	3.8	12	1045
1992	Hochwald	670	Braunerde-Rendzina	15	6.9	100	1130
1992	Zugerberg	1000	Saure Braunerde	20	4.0	2	1573
1994	Rötiboden	1580	Sand-Eisenhumus-Podsol mit Ortserde	12	3.3	6	1584
1992	Lurengo	1600	Podsol-Braunerde	11	4.1	3	1763
1992	Axalp	1700	Hangschutt-Rendzina	14	6.8	100	1876
1994	Wengernalp	1880	Hanglehm-Podsol-Braunerde	9	3.7	12	1268
1988	Allschwil	400	Pseudogley-Parabraunerde	15	5.0	23	888

Düngestufen: 0, 10, 20, 40, 80, 160 kg N ha⁻¹ a⁻¹

Ausnahme Allschwil: 0, 25, 50, 100, 200, 400 kg N ha⁻¹ a⁻¹

Die Pflanzen wurden als zweijährige Sämlinge aus einer Baumschule bezogen. Es wurden standortsgerechte Provenienzen verwendet.

Die Düngung erfolgte mit trockenem Ammoniumnitrat (NH₄NO₃). Vor 2003 und nach 2008 wurde sofortlösliches Ammoniumnitrat auf 3 Gaben über den Sommer verteilt ausgebracht, zwischen 2003 und 2008 langsam lösliches Ammoniumnitrat (Hauert Osmocote® 23.00.00) in einer Gabe pro Jahr. Auf der Wengernalp wurde eine zusätzliche Versuchsvariante geprüft: die Gabe eines Volldüngers mit gleichem Stickstoffgehalt (Variante 'Hauert No 9'). Dieser Dünger ist in Flückiger und Braun (1995) näher beschrieben.

3.2 Waldbeobachtungsflächen

Seit 1984 führt das Institut für Angewandte Pflanzenbiologie im Auftrag der Kantone Aargau (AG), Bern (BE), Basellandschaft (BL), Basel-Stadt (BS), Solothurn (SO), Zug (ZG) und Zürich (ZH) sowie des Bundesamtes für Umwelt (BAFU) und seit 2006 zusätzlich in den Kantonen Freiburg (FR) und Thurgau (TG) Untersuchungen in Walddauerbeobachtungsflächen durch (Abb. 7). Die Walddauerbeobachtung umfasst unter anderem Kronenzustand, Wachstum, Fruktifikation, Nährstoffstatus, Parasitenbefall, Zustand und Dynamik der Bodenversauerung, Schadstoffein- und -austräge, Bodenfauna, Verjüngung und Krautschicht. Die Vielzahl der Flächen ermöglicht eine epidemiologische Auswertung der Ergebnisse. Das Programm ist ausführlich beschrieben in Flückiger und Braun (2009).

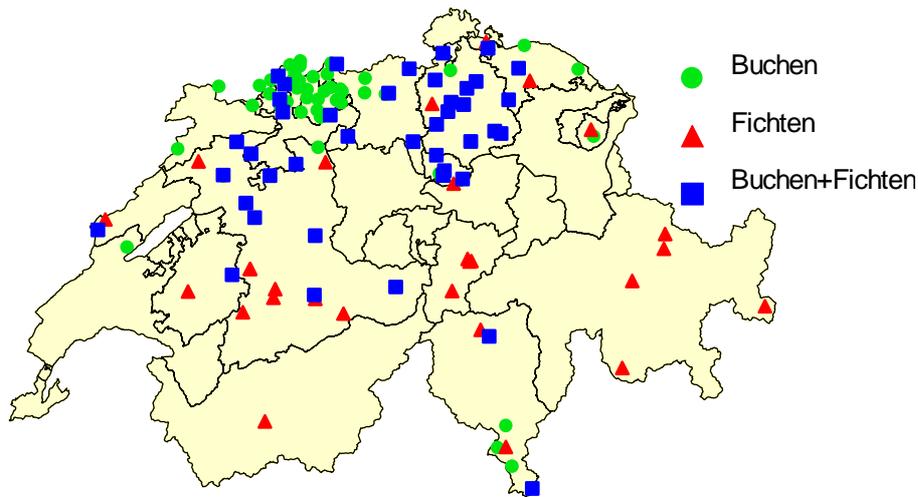


Abb. 7: Lage der Wald-Dauerbeobachtungsflächen (Stand 2010, ohne Eichenflächen)

3.3 Zuwachsmessungen und Phänologie

3.3.1 Stickstoffdüngungsversuch

Im August wurden die Längen der diesjährigen Triebe gemessen, jeweils inklusive eines all-fälligen Johannistriebs. Die Phänologieparameter wurden, soweit nichts anderes angegeben, im Feld in Stufen 0 bis 9 einklassiert. Die aufgenommenen Parameter sind in Tabelle 2 aufgelistet. Pilzliche Pathogene wurden durch Frau Dr. L. Petrini, Comano, isoliert und identifiziert.

Tabelle 2: In den N-Versuchsflächen aufgenommene Parameter

Buchen	Verfärbungen (Gesamtverfärbung, Bronzeverfärbung, Blattfarbe mit Farbtafel) Nekrosen: Punkt-, Interkostal-, Rand-, andere Nekrosen, Trockenschäden (inkl. Pathogenisolation) Parasitenbefall (Blattläuse, Buchenspringrüssler, bekannte pathogene Pilze) Totäste (inkl. Pathogenisolation) Blattfläche und Trockengewicht pro Fläche (Scannen einer Anzahl Blätter und Bestimmen des Trockengewichtes)
Fichten	Verfärbungen (Gesamtverfärbung und Nadelfarbe mit Farbtafel) Totäste Verlichtung Anzahl Nadeljahrgänge Anzahl Gallen Pilzbefall (<i>Chrysomyxa</i> , <i>Botrytis cinerea</i>) Bestimmung des Trockengewichtes pro Nadel im Labor (Wägen einjährige Nadeln)
Föhren	Verfärbungen (Gesamtverfärbung) Anzahl Nadeljahrgänge Zapfen Verlichtung
Lärchen	Verfärbungen (Gesamtverfärbung) Parasitenbefall (Nekrosen) Verlichtung Totäste

3.3.2 Walddauerbeobachtungsflächen

Der Stammdurchmesser der Bäume wurde alle 4 Jahre an markierten Stellen gemessen. Aus der Differenz wurde einerseits ein Grundflächenzuwachs pro Baum ausgerechnet, andererseits der Zuwachs der Bestandesgrundfläche (d.h. pro Hektar Waldfläche). Die flächenmässige Ausdehnung wurde mittels GPS bestimmt. Bei Präsenz anderer Baumarten wurde ihr Grundflächenanteil ausgerechnet und die gemessene Waldfläche proportional verringert.

Der Triebzuwachs wurde rückwirkend an Trieben ermittelt, die ab 1984 alle 4 Jahre Ende Juli für die Nährstoffanalyse geerntet wurden. Bei den Buchen wurde gleichzeitig ab 1987 eine rückwirkende Bestimmung des Fruchtbehangs vorgenommen.

3.4 Physiologische Untersuchungen

3.4.1 Wasserhaushalt

Pre-dawn Wasserpotential: Das Wasserpotential im Laub vor Beginn der Transpiration ist ein Mass für das Wasserpotential im Boden, da sich die Pflanzen zu diesem Zeitpunkt im Gleichgewicht mit dem Boden befinden. Die Blätter wurden spätestens um 6 Uhr morgens geerntet und in Alusäckchen eingeschweisst. Das Wasserpotential wurde am gleichen Tag mit der Druckbombe nach Scholander bestimmt.

Water Use Efficiency: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) geben einen Hinweis auf die stomatäre Leitfähigkeit und die Photosynthese während der Bildung des Gewebes. Sie wurden in getrockneten Laubproben durch Rolf Siegwolf, Paul-Scherrer-Institut (PSI, Villigen) analysiert. Die Berechnung der Water Use Efficiency erfolgte nach Guerrieri et al. (2010).

Stammflussmessungen: Die Geschwindigkeit des Wasserflusses im Stamm wurde mittels Stammflusssonden nach Green et al. (2003) gemessen (ICT International). Die Messung wurde bei elf Bäumen des Standorts Hochwald (4x N0, 4x N40, 3x N160) über einen Zeitraum von 20 Tagen durchgeführt, mit einer Zeitauflösung von 10 Minuten. Parallel dazu wurden Meteodaten erhoben (Temperatur, Luftfeuchte, Strahlung). Diese Daten wurden zu einer Berechnung des gesamten Wasserflusses pro Baum verwendet.

3.4.2 Wurzeluntersuchungen

Wurzellänge: Wurzelproben an Versuchspflanzen wurden entnommen, indem ganze Wurzelstränge freigelegt und geerntet wurden. Im Wald wurden junge Buchen ganz ausgegraben und ihre Wurzeln durch Waschen freigelegt (Braun et al. 2005). Die Durchmesser- und Längeverteilung der gewaschenen Wurzeln wurde mit dem Scanner analysiert (Software Winrhizo Version 3).

Stärke: Wurzeln wurden geerntet, gewaschen, in Durchmesser- und Längsklassen zerlegt, gefriergetrocknet und gemahlen. Die Stärkekonzentration wurde mit dem Enzymtest für Stärke in Lebensmitteln von Boehringer nach Herstellervorschrift bestimmt.

Mykorrhizapilze: Das extramateriale Myzel von Ektomykorrhizapilzen wurde mittels Ingrowth-mesh-bags nach Wallander et al. (2001) quantifiziert. Diese Säckchen sind mit säuregewaschenem Quarzsand gefüllt und haben eine Maschenweite, die Pilzfäden, aber keine Wurzeln durchlässt (50 µm). Die Säckchen wurden in Hochwald 2005 in einer Bodentiefe von ca. 5 cm eingegraben und während zweier Jahre dort belassen. Zur Analyse wurde der Quarzsand aufgeschlämmt, die aufschwimmenden Myzefäden abdekantiert und abfiltriert. Die Quantifizierung erfolgte durch optische Einstufung.

Phenolkonzentration und in-vitro-Test mit pathogenen Wurzelpilzen: die verwendeten Methoden sind in Tomova et al. (2005) beschrieben.

3.4.3 Aminosäuren

Buchenlaub und diesjährige Fichtennadeln (im Wald auch einjährige Fichtennadeln) wurden in flüssigem N₂ schockgefroren, gefriergetrocknet und mit der Kugelschlagmühle gemahlen. Die Extraktion erfolgte nach Vance und Zaerr (1990), die Bestimmung mittels HPLC mit einem Fertigkit von Waters (AccQ Tag) (Fluoreszenzdetektion).

3.4.4 Nährstoffleaching aus Sprossorganen

Die für das Nährstoffleaching aus Sprossorganen verwendeten Methoden sind in Leonardi und Flückiger 1989b (1989) beschrieben.

3.5 Nährstoffgehalte im Laub

Im Wald wurden Astproben Ende Juli mit dem Helikopter geerntet. Buchenlaub und einjährige Fichtennadeln wurden bei 80°C getrocknet.

Im N-Versuch wurden Proben für die Nährstoffanalyse jeweils in der zweiten Hälfte August geerntet. Bei den Buchen wurde darauf geachtet, dass kein Laub von Johannistrieben geerntet wurde. Bei den Fichten wurden, um die Pflanzen zu schonen, in der Regel diesjährige Nadeln entnommen. Erst gegen Ende des Versuchs wurden zwei Nadeljahrgänge geerntet. Auch bei den Föhren wurden diesjährige Nadeln entnommen, bei den Lärchen Nadeln von Kurztrieben.

Die Proben wurden bei 80°C getrocknet, gemahlen und mit einem modifizierten Kjeldahlabschluss nach Allen (1989) aufgeschlossen. Die Analyse von Stickstoff und Phosphor in der aufgeschlossenen Probe erfolgte photometrisch nach Walinga et al. (1995). Kalzium, Magnesium, Kalium und Mangan wurden mittels AAS gemessen. Die Qualitätskontrolle erfolgte durch Teilnahme an Ringversuchen (WEPAL, Universität Wageningen) sowie durch gleichzeitige Analyse von Referenzproben (NIST, apple leaves).

Die Beurteilung der Nährstoffkonzentration wurde nach Stefan et al. (1997) vorgenommen, diejenige der Verhältnisse nach Flückiger und Braun (2003).

3.6 Bodenuntersuchungen

3.6.1 Bodenchemie der Festphase

Bodenproben wurden bei jeder Versuchspflanze mit dem Spiralbohrer entnommen und nach Horizonten getrennt. Die Proben wurden bei 40°C getrocknet, zerkleinert und durch ein 2 mm-Sieb gesiebt. In der getrockneten Bodenprobe wurden folgende Parameter bestimmt:

- pH(CaCl₂): pH-Wert in einer 1:2.5 Suspension von 0.01M CaCl₂.
- Austauschbare Kationen, Basensättigung: Zweimalige Extraktion mit 0.5M NH₄Cl im Verhältnis 1:20 (Trüby und Aldinger 1984). Messung von Ca, Mg, Al und Mn mit Atomabsorptionsspektrophotometrie, von K und Na mit Flammenphotometrie. Titration der Gesamtsäure mit 0.01N NaOH. Die Basensättigung wird berechnet als Anteil von Na, K, Ca, Mg an den austauschbaren Kationen.
- Phosphor: Extraktion des „Reserve“-Phosphors mit 2% Citronensäure im Verhältnis 1:10 (FAL Liebfeld, pers. Mitt.; Prietzel und Stetter 2010) über Nacht, Messung mittels Photometrie.

Die Qualitätskontrolle erfolgte durch Teilnahme an Ringversuchen (Wageningen Evaluating programs for Analytical Laboratories, WEPAL, Universität Wageningen, NL).

3.6.2 Bodenlösung

In 36 Waldbeobachtungsflächen wurden Saugkerzen aus Keramik (Soilmoisture 0653X01-B01M3) in 2-3 Tiefen installiert (in der Regel 20, 50 und 80 cm). Nach einer Einlaufzeit von etwa 6 Monaten wurde die Bodenlösung einmal pro Monat gesammelt, wobei neues Vakuum jeweils nach dem Sammeln angelegt wurde. Die Proben wurden pro Sammeltermin, Standort und Tiefe zusammengemischt.

Auf dem Zugerberg und in Lurengo wurden in den Düngungsvarianten 0, 20, 40 und 80 kg N ha⁻¹ yr⁻¹ Saugkerzen vergraben, in 50 bzw. 20 cm Tiefe. Weitere Saugkerzen wurden bei den Kontrollen in geringerer und in grösserer Tiefe installiert. Auf dem Zugerberg wurde das ganze Jahr gesammelt, in Lurengo nur im Sommer. Die Proben wurden pro Sammeltermin, Versuchsvariante und Tiefe zusammengemischt und auf folgende Parameter untersucht:

- pH, Leitfähigkeit
- Kationen mittels AAS/FES
- Anionen mittels Ionenchromatographie (Dionex GP50, mit Leitfähigkeitsdetektion).

Die Qualitätskontrolle erfolgte durch Vergleich der Leitfähigkeitsmessung mit einer aus den Ionenkonzentrationen berechneten Leitfähigkeit sowie durch Teilnahme an Ringanalysen (Norwegian Institut for Air Research, NILU, NO).

Die für die Berechnung einer Fracht benötigte Sickerwassermenge wurde mit einem hydrologischen Modell berechnet (Wasim-ETH, Schulla und Jasper 2007). Zur Validierung wurde der

Modelloutput mit gemessenen Bodenwassergehalten und mit Sickerwasser-Werten aus dem Hydrologischen Atlas der Schweiz (Landeshydrologie 1992) verglichen.

3.6.3 Bodenmikrobiologie

Die mikrobielle Biomasse und die Bodenrespiration wurden in Bodenproben des A-Horizontes bei 20°C anhand der O₂-Verbrauchsrate gemessen. Hierzu wurde ein Respirationssystem nach Scheu (1992) benutzt. Für die Bestimmung der mikrobiellen Biomasse wurden die Bodenproben mit Glucose versetzt (substratinduzierte Respiration – SIR). Die mikrobielle Biomasse ($\mu\text{g C}_{\text{mic}} \text{g}^{-1} \text{DW}$) wurde nach Beck et al. (1997) berechnet. Der Quotient aus O₂-Verbrauch und mikrobieller Biomasse ($\text{O}_2 / \text{C}_{\text{mic}}$) ergibt die spezifische Respiration.

Die gesamte mikrobielle Biomasse, die Struktur der mikrobiellen Gemeinschaft und ihr physiologischer Zustand wurden anhand von Phospholipidfettsäuren (PLFAs) untersucht. Phospholipide sind Bestandteile von Zellmembranen aller lebenden Organismen und erlauben somit eine Charakterisierung der vorhandenen mikrobiellen Gemeinschaft. Die PLFAs wurden aus 2 gTG Boden des A-Horizontes extrahiert und bestimmt. Die Lipide wurden mit einer Einphasenmischung aus Chloroform, Methanol und wässrigen Citratpuffer (Bligh and Dyer-Reagenz) aus dem Proben extrahiert und durch eine darauf folgende Phasentrennung isoliert. Über eine Festphasenextraktion erfolgte die Trennung in Neutralfette, Glyco-, und Phospholipide. Die Phospholipide wurden aufgefangen und dann durch eine alkalische Methanolyse in Fettsäuremethylester überführt, welche wiederum mittels GC/FID (Gaschromatograph mit Flammenionisationsdetektor) bestimmt wurden. Anhand eines intern zugesetzten Standards mit bekannter Konzentration liessen sich die PLFAs nicht nur qualitativ sondern auch quantitativ bestimmen (Frostegard et al. 1993a, 1993b, Zelles und Bay 1994). Die Fettsäuremuster wurden multivariat mit einer Similaritätsanalyse (ANOSIM) und nichtparametrischer multidimensionaler Skalierung (mMDS) ausgewertet, um auf Unterschiede der mikrobiellen Gemeinschaften zwischen den Behandlungen zu testen. Vor der Analyse wurde ein Similaritätsindex nach Bray Curtis berechnet. Diese Auswertungen wurden mit dem Softwarepaket PRIMER durchgeführt (Clarke und Warwick 2001).

3.7 Vegetationsaufnahmen

In den Waldflächen wurden Vegetationsaufnahmen auf ausgewählten, durch nummerierte Bäume begrenzten Teilflächen durchgeführt. Die vorhandenen Arten und ihr Deckungsgrad nach Braun-Blanquet wurden notiert. In der Nordwestschweiz und im Kanton Zürich wurden die Erstaufnahmen 1984 durchgeführt und 2004 wiederholt. Vergleiche konnten durchgeführt werden, wenn die Fläche der Erstaufnahme noch klar erkennbar und einigermaßen ungestört war. Die Zeigerwerte wurden nach Ellenberg et al. (1991) berechnet, ohne Berücksichtigung des Deckungsgrades.

3.8 Statistik

3.8.1 N-Versuche

Die Auswertungen der N-Versuche wurden unter Berücksichtigung der räumlichen Gruppierung (Blockanlage) durchgeführt. Die Wachstums- und Nährstoffgrafiken in Abb. 8 bis Abb. 14 wurden zudem unter Berücksichtigung der zeitlichen Wiederholung erstellt. Tests auf signifikante Unterschiede zur Kontrolle wurden mittels gemischter Regression (SYSTAT oder SPLUS) durchgeführt, falls nötig nach Transformation (Zuwachsdaten wurden in der Regel wurzeltransformiert). Je nach Datenstruktur wurde auch ein nichtparametrischer oder ein exakter Test (STATXACT) verwendet.

3.8.2 Walddauerbeobachtungsflächen

Die Auswertungen in den Waldbeobachtungsflächen wurden mittels multivariater gemischter Regression durchgeführt, mit Standorten und Jahren als Gruppen (SPLUS). Die Auswahl der signifikanten Parameter erfolgte rückwärts (backwards selection), wobei für den Start nicht mehr als ca. 10 unabhängige Parameter gleichzeitig ausgewählt wurden, um Übersättigung zu vermeiden. Der Einfluss von Störvariablen wurde durch Vergleich von Modellen mit und ohne Einbezug dieser Variablen geprüft.

Für die Wachstumsgrafiken wurde der Koeffizient der signifikanten Regression mit dem Alter für eine Alterskorrektur der Daten benutzt.

4 Ergebnisse aus den Stickstoffdüngungsversuchen

4.1 Nährstoffstatus und Einfluss der N-Düngung

In den Abb. 8 bis Abb. 11 sind die mittleren Nährstoffkonzentrationen sowie ihre Beeinflussung durch die Stickstoffdüngung dargestellt, in Abb. 12 bis Abb. 14 die Nährstoffverhältnisse. Auffallend ist die sehr geringe Versorgung der Buchen in Hochwald mit Kalium und Phosphor. Die Phosphorversorgung in den anderen Flächen ist ausreichend, die Kaliumversorgung ausser auf dem Rötiboden und der Wengernalp eher knapp. Die N:K-Verhältnisse liegen im Buchenlaub über der Norm, in Hochwald auch das N:P-Verhältnis.

Eine einseitige N-Düngung bewirkte schon nach vier Jahren deutlich veränderte Nährstoffverhältnisse bei Buchen und Fichten. Die N-Konzentration stieg teilweise leicht an (Abb. 8). Gleichzeitig wurde generell, in allen Versuchen, eine deutliche Abnahme der P-Konzentrationen beobachtet (Abb. 9). Bei der Buche verringerten sich die Kaliumkonzentrationen auf dem Kalkstandort Hochwald (Abb. 10), auf dem basenarmen Standort Zugerberg die Magnesiumkonzentrationen (Abb. 11). Bei der Fichte wurde eine K-Reduktion mit zunehmender N-Düngung an drei von vier Standorten beobachtet, also auch auf basenarmen Böden. In einzelnen Jahren wie 1997 kam es auf dem Zugerberg zu akutem Mg-Mangel (Foto 1). Die Fläche Hochwald ist insofern bemerkenswert, als sich die K-Versorgung im Laufe des Versuches stark verschlechterte, vor allem bei den hohen Stickstoffgaben (Abb. 18), und in den letzten Jahren des Versuchs akute Mangelerscheinungen auftraten (Foto 2). Auch die P-Konzentration liegt unter dem Normbereich. Die K-Konzentration im Laub war mit der im Feld aufgenommenen Vergilbung deutlich korreliert (Abb. 17). Entsprechend der Veränderung der absoluten Nährstoffkonzentrationen fand auch eine Verschiebung der Verhältnisse statt. Auf basenarmem Standort waren bei den Buchen die N/P und die N/Mg-Verhältnisse schon ab 20 bzw. 40 kg N ha⁻¹ a⁻¹ signifikant erhöht (Abb. 12, Abb. 14). Auch bei der Fichte waren die gleichen Nährstoffverhältnisse teilweise ab 20 und 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ signifikant erhöht. Bei den höchsten N-Gaben wurde teilweise der Normbereich überschritten.

Die Mangankonzentration reagierte nicht einheitlich auf die N-Düngung. In Möhlin und auf dem Zugerberg wurden sehr hohe Konzentrationen gemessen (>2500 mg kg⁻¹), die als toxisch eingestuft werden müssen. In Möhlin führte die N-Düngung jedoch zu einer signifikanten Abnahme, auf dem Zugerberg zu einer trendmässigen Zunahme. Die Manganverfügbarkeit im Boden ist in einem relativ schmalen pH-Fenster von pH ca. 5-4.2 am höchsten (Augustin et al. 2005, Lindsay 1979), und die Reaktion auf die Düngung hängt wohl davon ab, ob sich der pH-Wert durch die Behandlung ins Fenster der maximalen Verfügbarkeit hinein oder davon weg verschoben hat. Bemerkenswert ist die Erhöhung der Mangankonzentration bei der höchsten Düngergabe in den beiden Kalkflächen Hochwald und Axalp, die mit der in diesen Flächen beobachteten pH-Senkung übereinstimmt (Abb. 83).

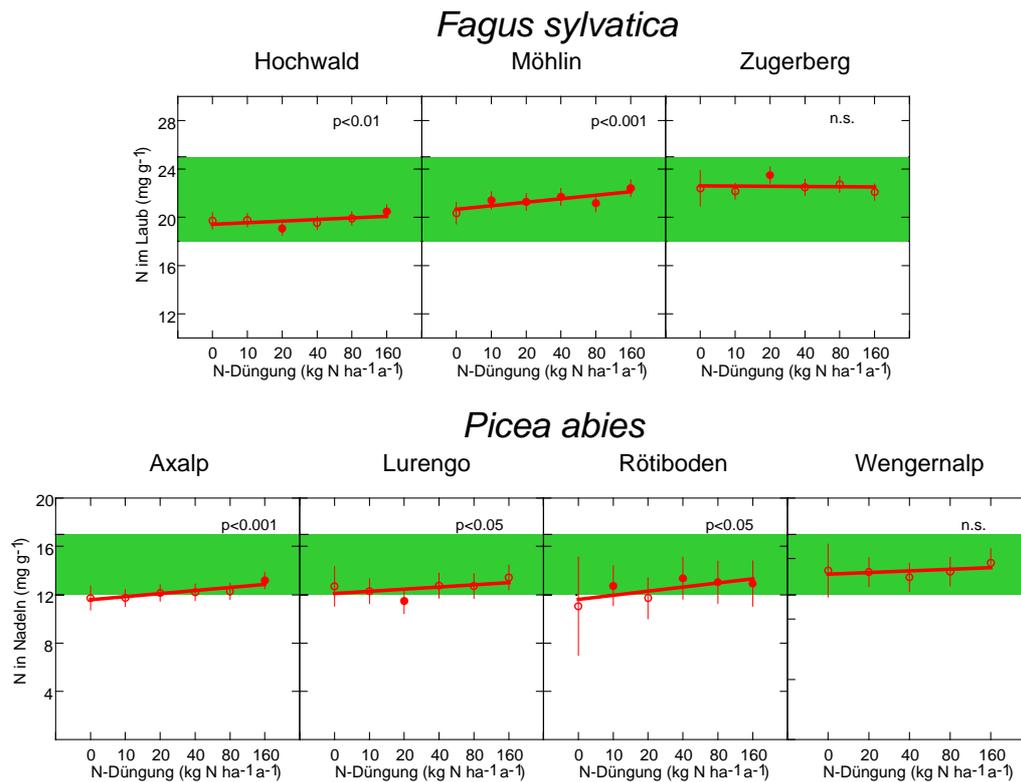


Abb. 8: N-Konzentration in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Ausgefüllte Punkte: Unterschied zur Kontrolle signifikant mit $p < 0.05$. P-Werte in rechter oberer Ecke: Signifikanz der linearen Beziehung. Balken: 95%-Vertrauensbereich. Mittelwert aller Ernten, unter Berücksichtigung der zeitlichen Wiederholung. Grünes Feld: Normalbereich nach Stefan et al. (1997).

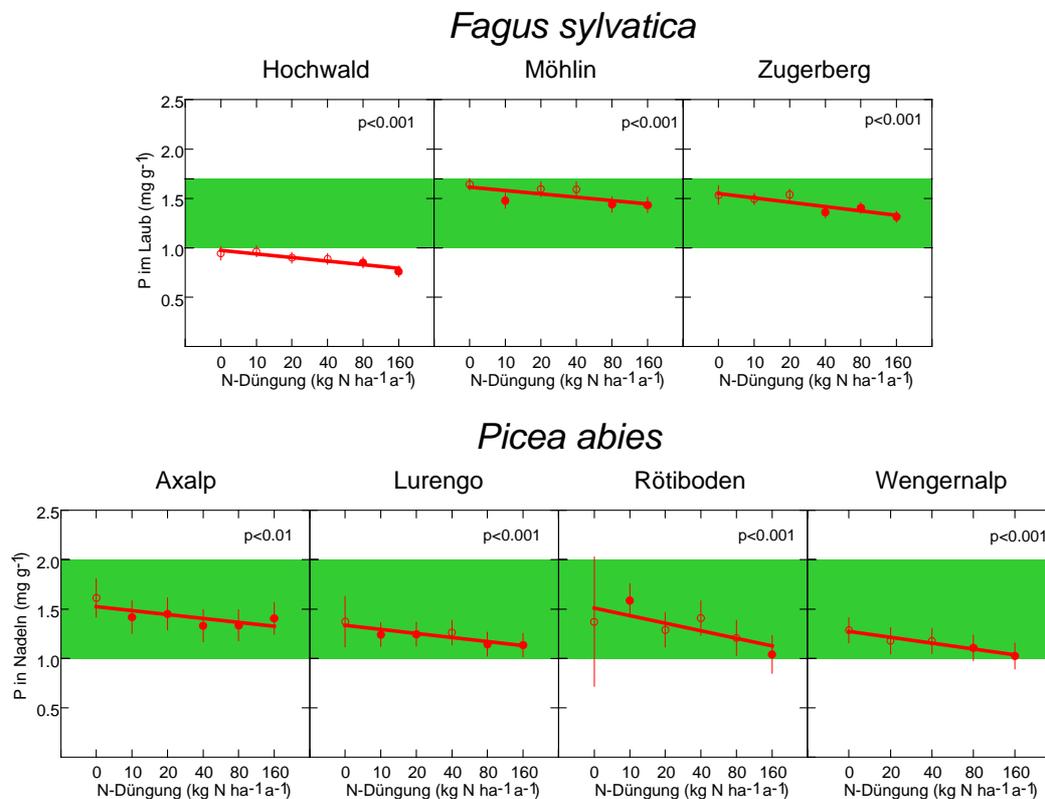


Abb. 9: P-Konzentration in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 8.

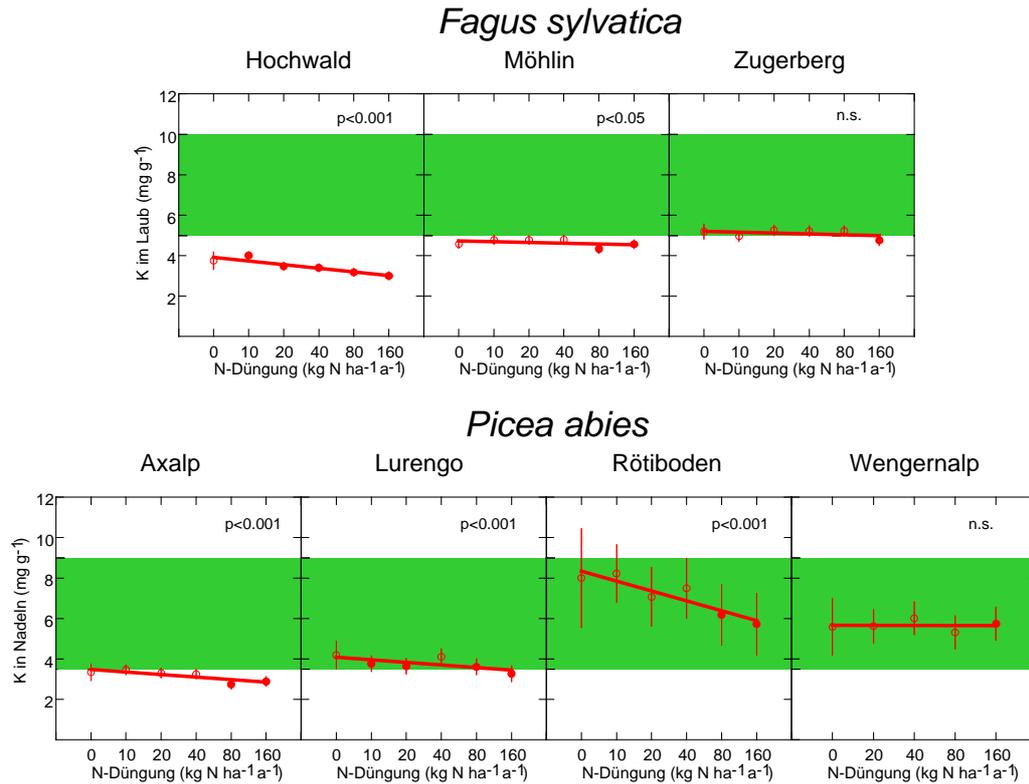


Abb. 10: K-Konzentration in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 8.

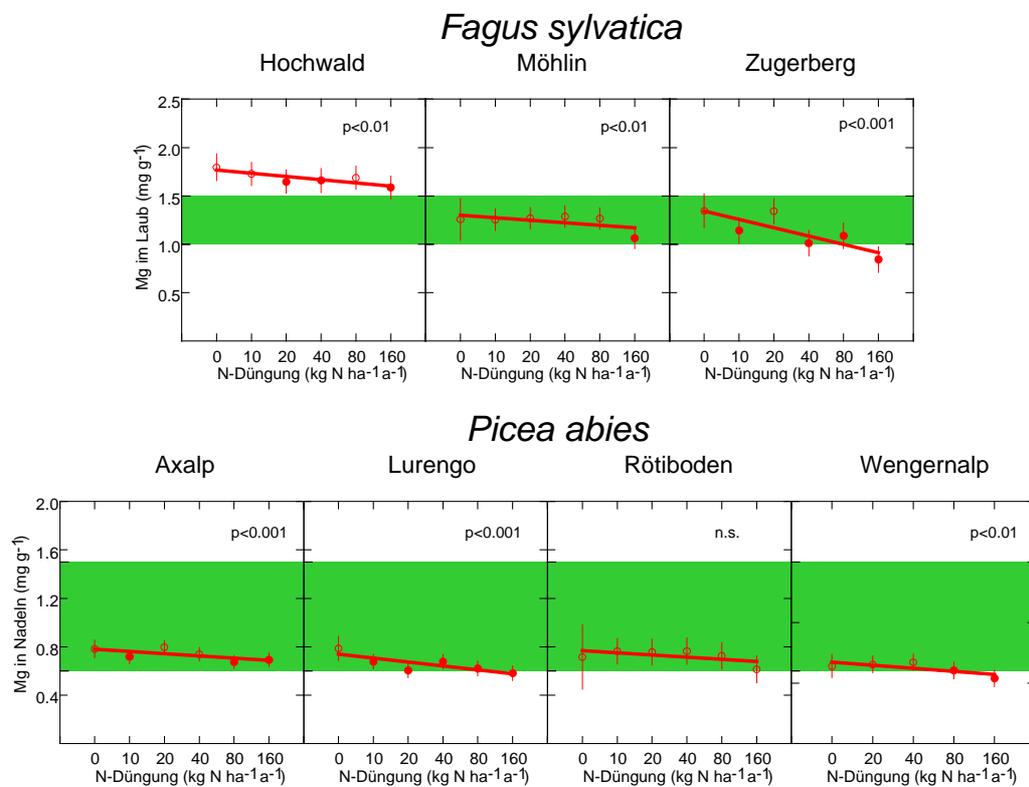


Abb. 11: Mg-Konzentration in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 8.

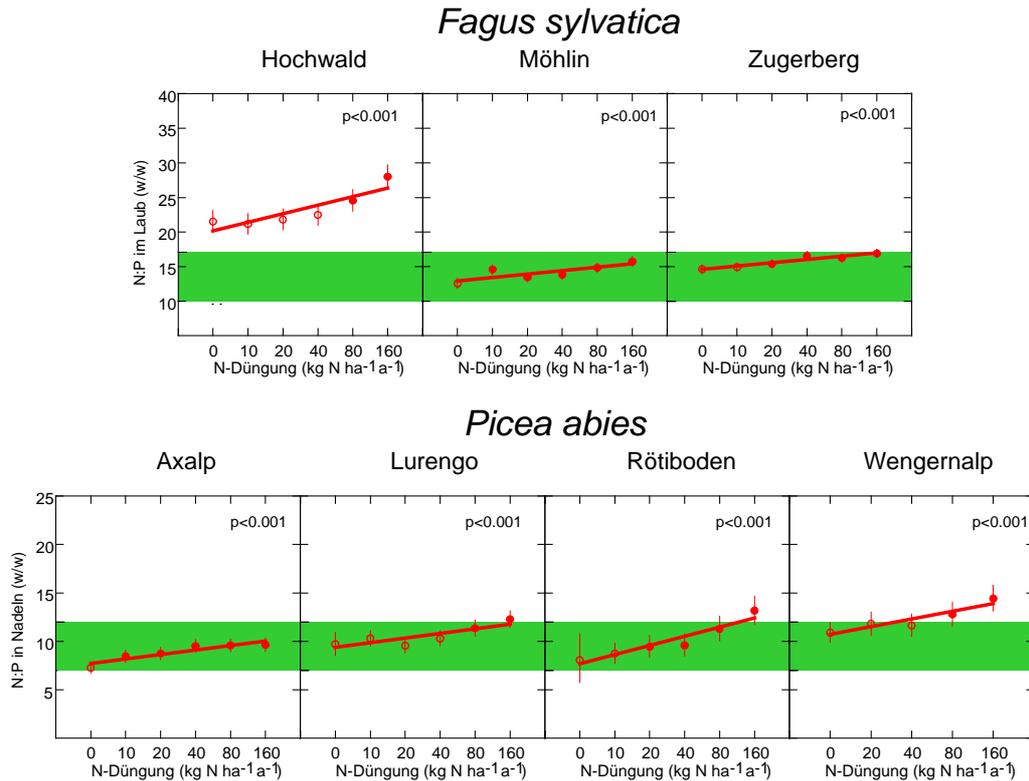


Abb. 12: N:P-Verhältnisse in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Die gestrichelten Linien geben die aus zahlreichen Literaturziten zusammengestellten Grenzen für harmonische Ernährung an (Flückiger und Braun 2003).

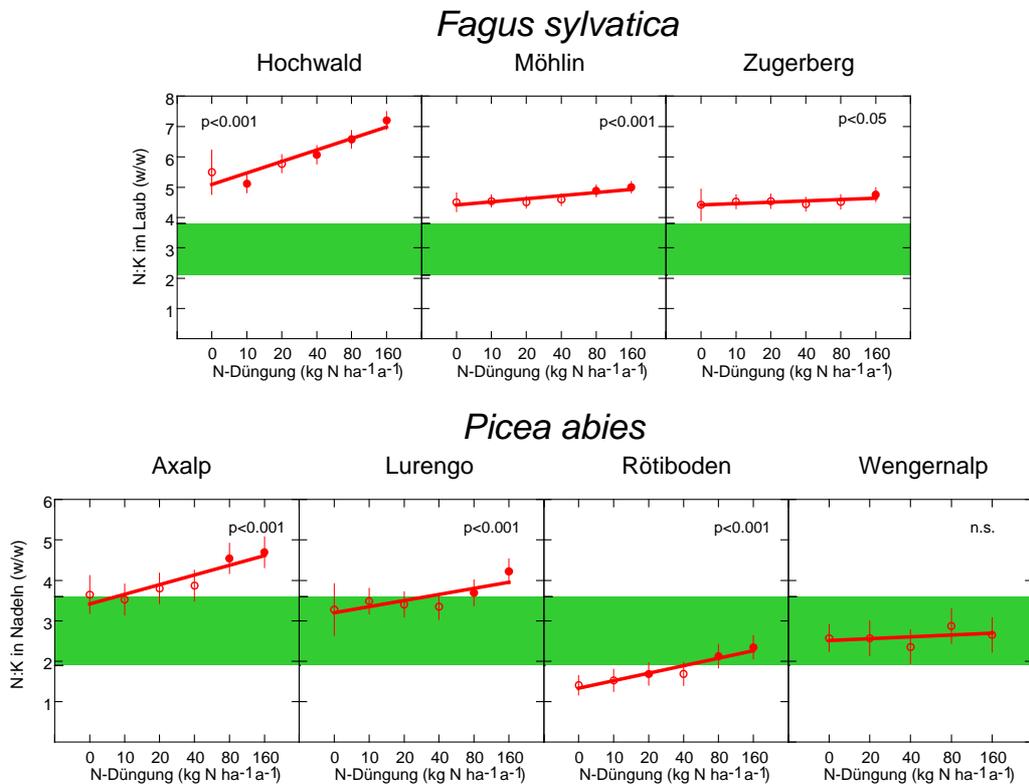


Abb. 13: N:K-Verhältnis in Buchenlaub und Fichtennadeln in Beziehung zur N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 12.

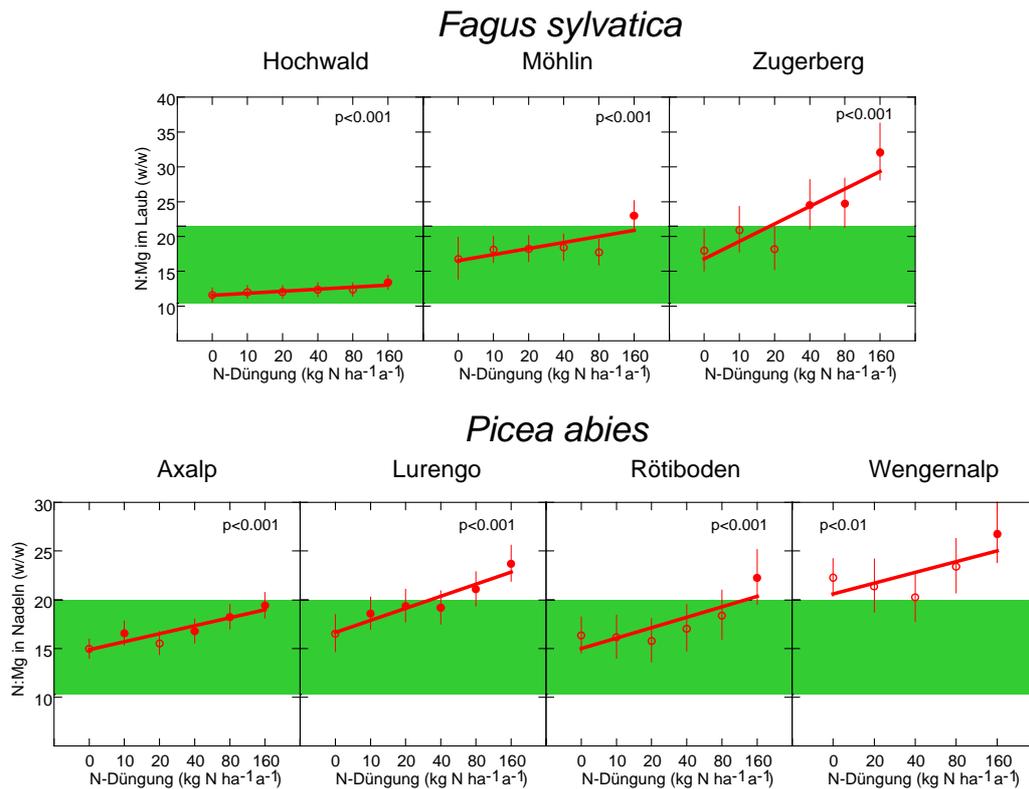


Abb. 14: N:Mg-Verhältnis in Buchenlaub und Fichtennadeln in Abhängigkeit von der N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 12.

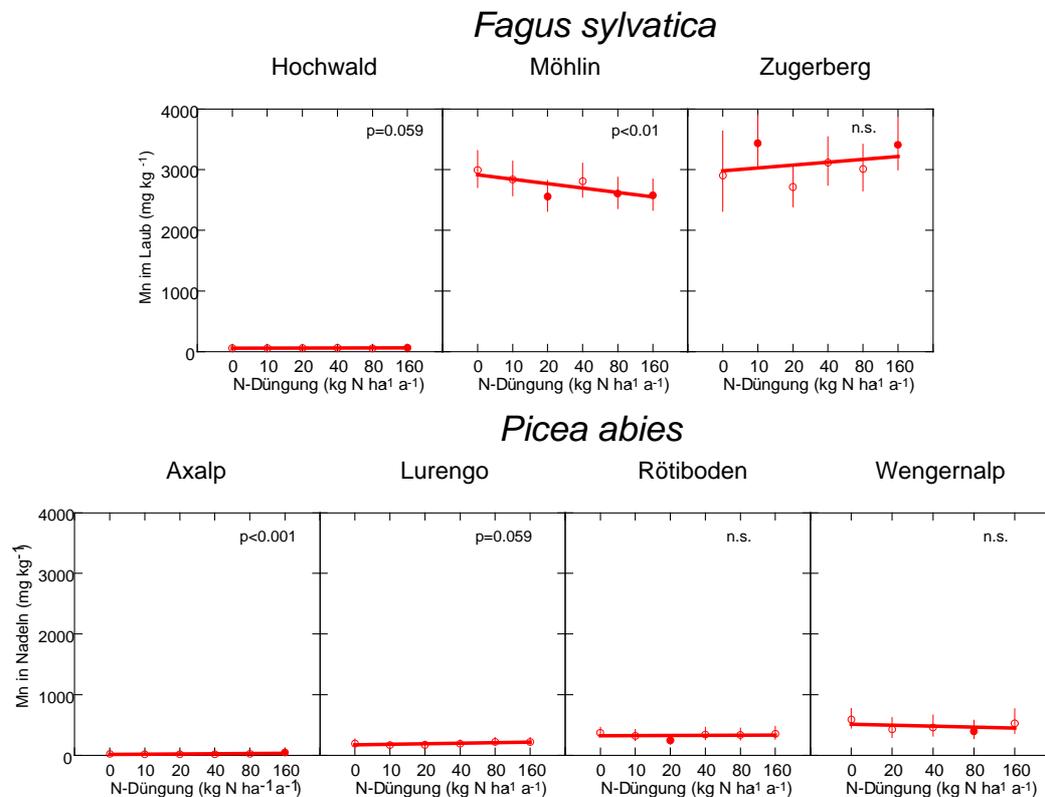


Abb. 15: Mangankonzentrationen in Buchenlaub und Fichtennadeln in Abhängigkeit von der N-Düngung. Zeichenerklärung vgl. Abb. 8. Die Toxizitätsschwelle für Buchen liegt bei etwa 1200-1500 mg kg⁻¹ (Flückiger und Braun 2009), für Fichten >5000 mg kg⁻¹ (Nebe 1967).

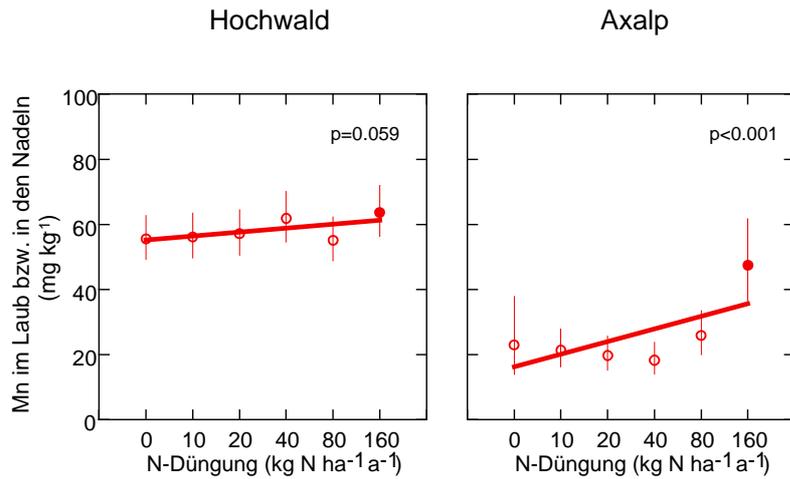


Abb. 16: Mangankonzentration im Buchenlaub von Hochwald (links) und in den Fichtennadeln von Axalp (rechts). Gleiche Darstellung wie Abb. 15, aber mit anderer Y-Achse.

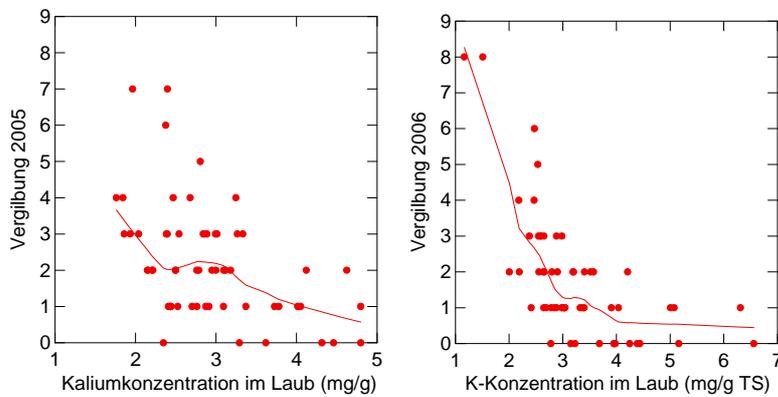


Abb. 17: Beziehung zwischen K-Konzentration im Buchenlaub und der Vergilbung in der N-Versuchsfläche Hochwald. $p < 0.001$ in beiden Jahren ($R_{sp} -0.479$ bzw. -0.687 , $n=57$).

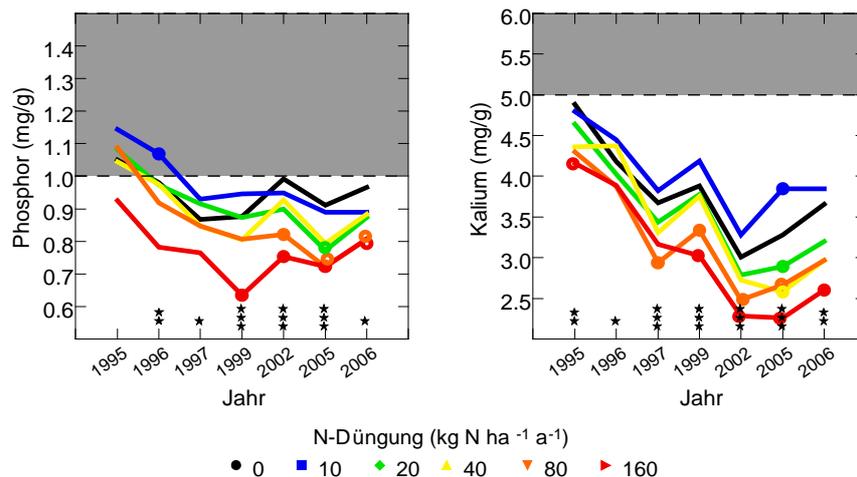


Abb. 18: Entwicklung der Phosphor- und der Kaliumkonzentration im Laub von jungen Buchen in der N-Fläche Hochwald von 1995 bis 2006. Graue Flächen: Normalversorgungsbereich nach Stefan et al. (1997). Signifikante Unterschiede zur Kontrolle sind mit dicken Punkten hervorgehoben, lineare Beziehung mit der N-Düngung innerhalb eines Jahres signifikant mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.



Foto 1: Mg-Mangelsymptome bei Buche (links) und Fichte (rechts) auf dem Zugerberg (1997).



Foto 2: K-Mangelsymptome bei Buche in Hochwald.

Die hohen K-Konzentrationen auf dem Rötiboden widerspiegeln sich auch in hohen Konzentrationen bzw. Gehalten an austauschbarem Kalium im Boden (Abb. 19, Abb. 20). Während die K-Konzentrationen im Laub der Buchen in Hochwald sehr tief sind, sind die K-Konzentrationen im Boden nicht besonders niedrig, die K-Gehalte (Summe über die obersten 40 cm) jedoch schon, wegen des hohen Skelettgehaltes und damit des geringen Feinerdeanteils. Beim Phosphor – soweit er überhaupt untersucht wurde – stimmen Bodenanalysen und Konzentrationen im Laub insofern überein, als in beiden Fällen in Hochwald tiefe Werte beobachtet werden.

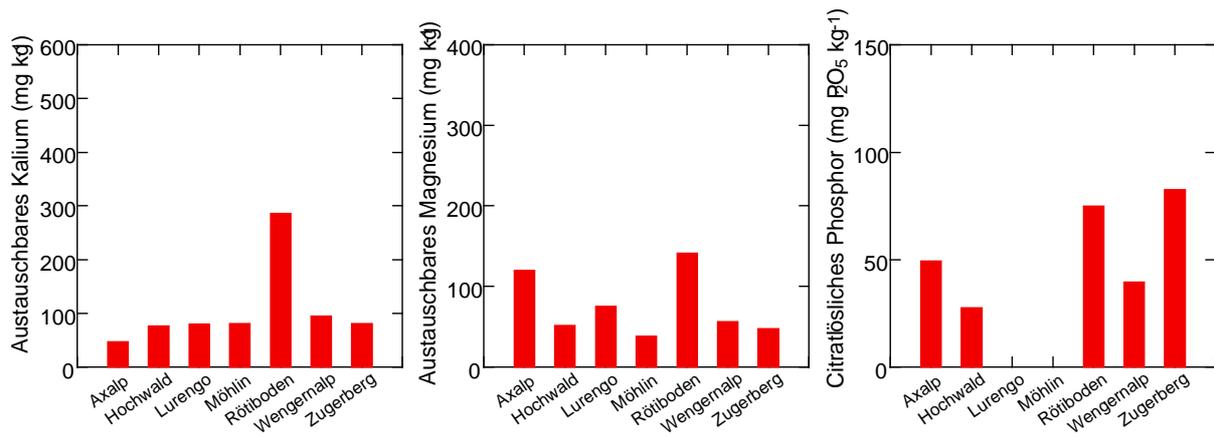


Abb. 19: Austauschbare Kationen (Kalium und Magnesium) und extrahierbares Phosphor im Boden der N-Versuchsflächen. Mittlere Konzentrationen über die obersten 40 cm des Bodens.

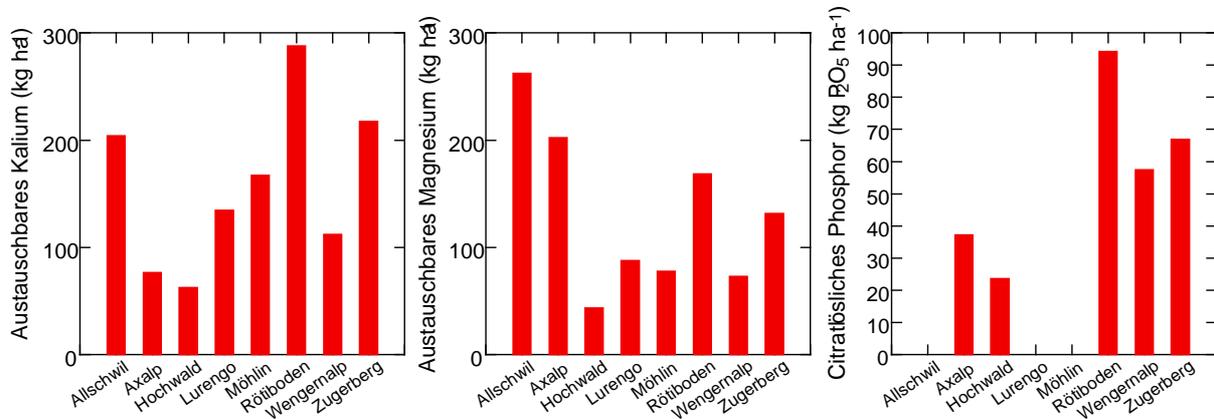


Abb. 20: Austauschbare Kationen (Kalium, Magnesium) und extrahierbares Phosphor im Boden der N-Versuchsflächen, aufsummiert über die obersten 40 cm des Bodens.

4.2 Triebwachstum

Die lange Trockenperiode von 2003 resultierte in der N-Versuchsfläche Hochwald in einer starken Wachstumsdepression im Jahre 2004, die durch die Trockenheit von 2005 noch verstärkt wurde (Abb. 21). Eine Triebwachstumsförderung durch Stickstoff wurde nur vereinzelt festgestellt, meist nur am Anfang des Versuchs (Abb. 21, Abb. 22). Oft resultierte gar eine Hemmung des Wachstums, so in zwei von drei Buchen- und in einer von vier Fichtenflächen (Abb. 23). Die Hemmung ist besonders gut in der Zeitreihe in Abb. 22 zu erkennen, wo anfänglich bei 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ noch eine Wachstumssteigerung durch N erfolgte. Diese Wachstumssteigerung verschwand aber nach wenigen Jahren. Bei hohen N-Gaben resultierte immer eine Wachstumshemmung. Die Föhre reagierte empfindlicher als die Fichte (Abb. 24), während die Lärche auf der Axalp als einziger Baumart signifikant durch Stickstoff noch gefördert wurde.

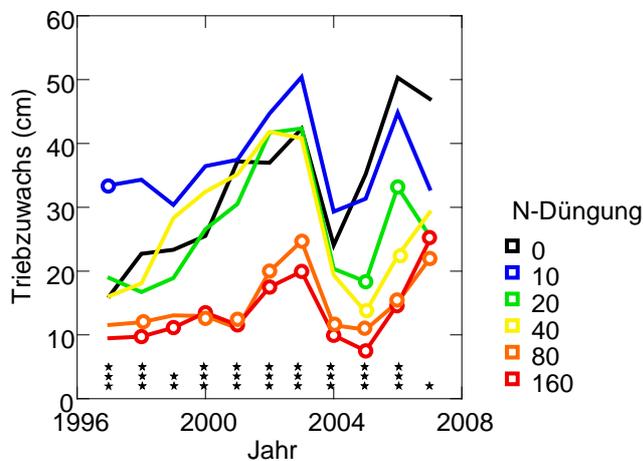


Abb. 21: Verlauf des Triebwachstums von Buchen in der N-Versuchsfläche Hochwald über die ganze Versuchszeit. Signifikante Unterschiede zur Kontrolle sind mit einem Kreis hervorgehoben, signifikante lineare Trends mit * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$.

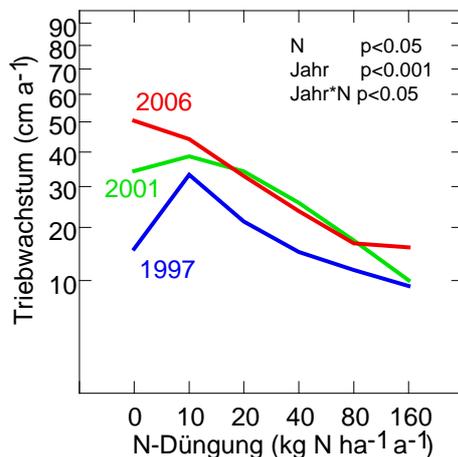


Abb. 22: Triebwachstum der Buchen in Hochwald in den Jahren 1997 bis 2001. Es besteht eine signifikante Interaktion zwischen N-Effekt und Jahr, d.h. der N-Effekt ist über die Zeit nicht konstant. Während die Erhöhung bei 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ im Jahre 1997 noch signifikant ist, kann sie 1998 statistisch bereits nicht mehr abgesichert werden, dafür die Hemmung bei 160 kg N ha⁻¹ a⁻¹. 2001 ist das Triebwachstum ab 80 kg N ha⁻¹ a⁻¹, 2006 gar ab 40 kg N ha⁻¹ a⁻¹ signifikant vermindert. Die Zunahme des Triebwachstums von 1997 auf 2001 ist ein Alterseffekt; die Buchen sind im exponentiellen Wachstum.

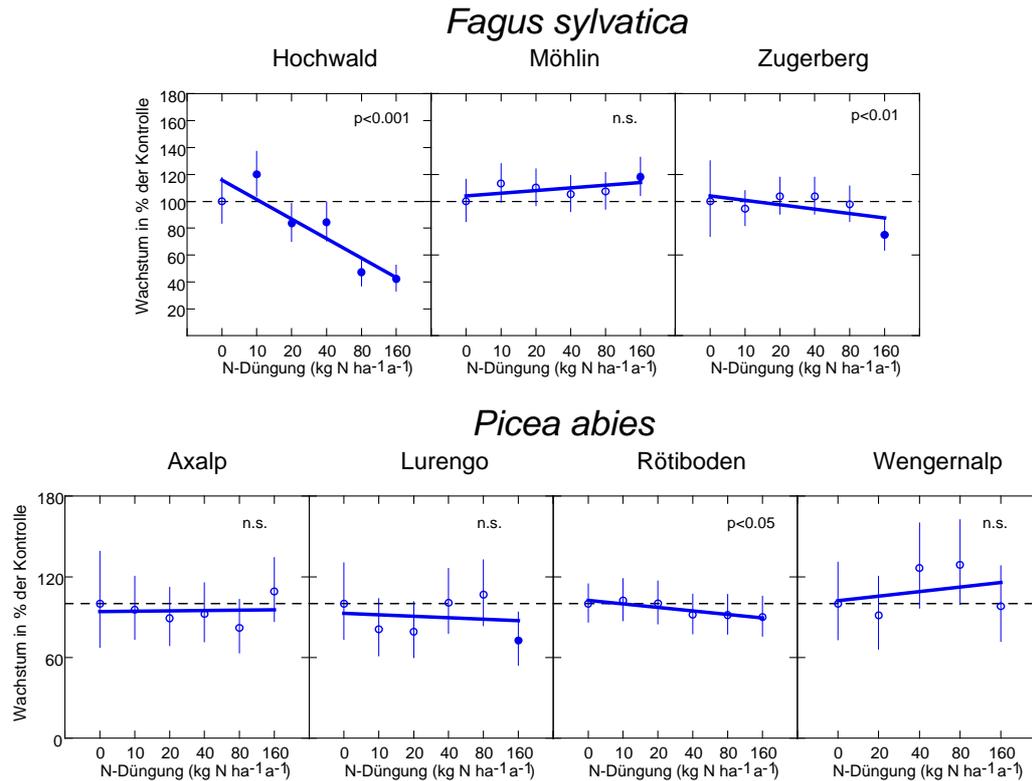


Abb. 23: Triebzuwachs von Buchen und Fichten in den N-Versuchsflächen relativ zur Kontrolle (gestrichelte Linie). Balken=95%-Vertrauensbereich (gemischte Auswertung, alle Daten kombiniert).

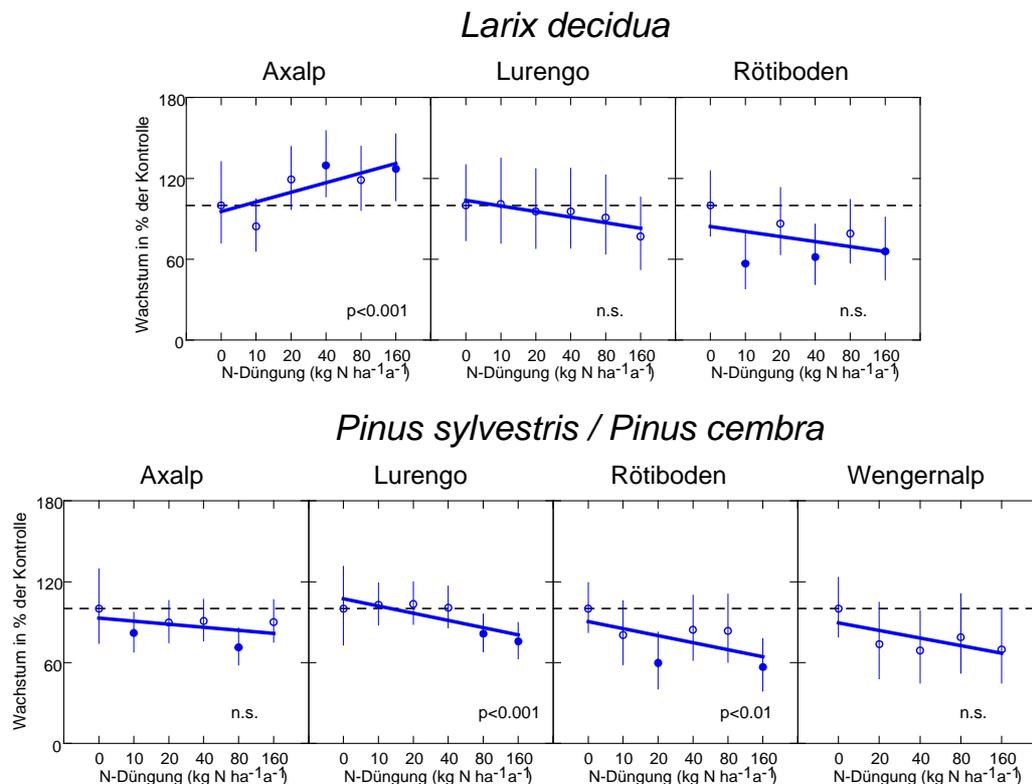


Abb. 24: Triebzuwachs von Lärchen und Föhren (Wengernalp Arven) in den N-Versuchsflächen relativ zur Kontrolle. Zeichenerklärung vgl. Abb. 23.

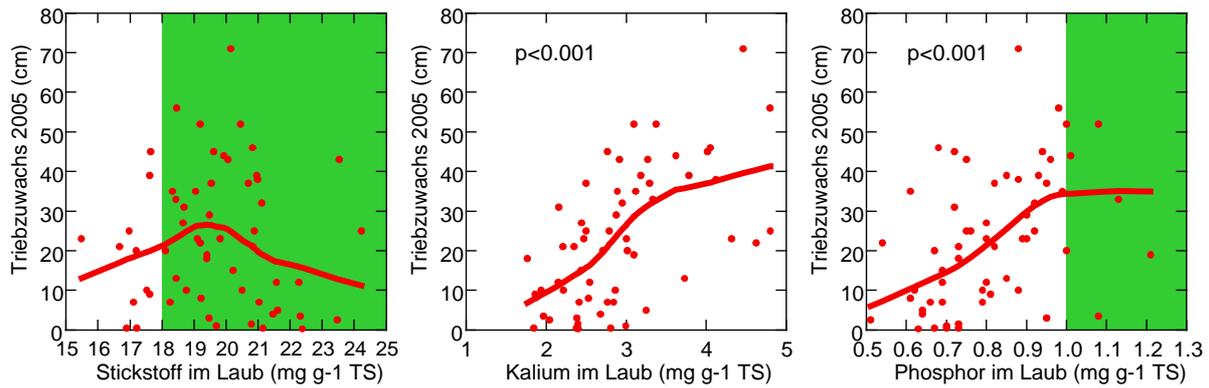


Abb. 25: Beziehung zwischen dem Triebwachstum von Buchen in der Fläche Hochwald und den Konzentrationen an Stickstoff, Kalium und Phosphor (von links nach rechts) im Buchenlaub. Grüne Fläche: optimaler Versorgungsbereich nach Stefan et al. (1997) (bei Kalium ist der optimale Versorgungsbereich $>5 \text{ mg g}^{-1} \text{ TS}$).

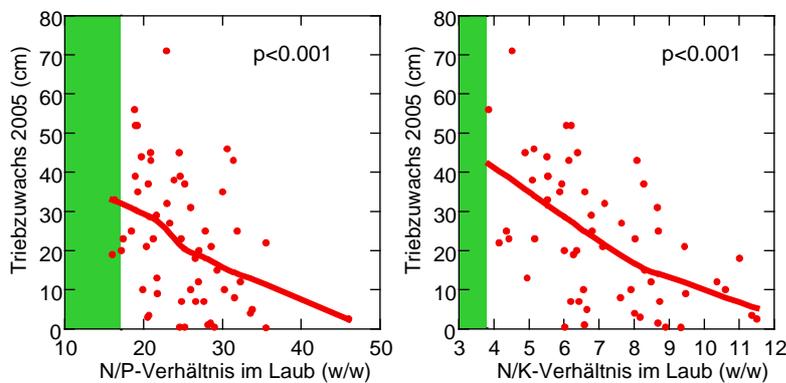


Abb. 26: Beziehung zwischen dem Triebwachstum von Buchen in der Fläche Hochwald und den Verhältnissen zwischen Stickstoff einerseits und Phosphor (links) sowie Kalium (rechts) im Buchenlaub. Grüne Fläche: optimales Verhältnis nach Flückiger und Braun (2003).

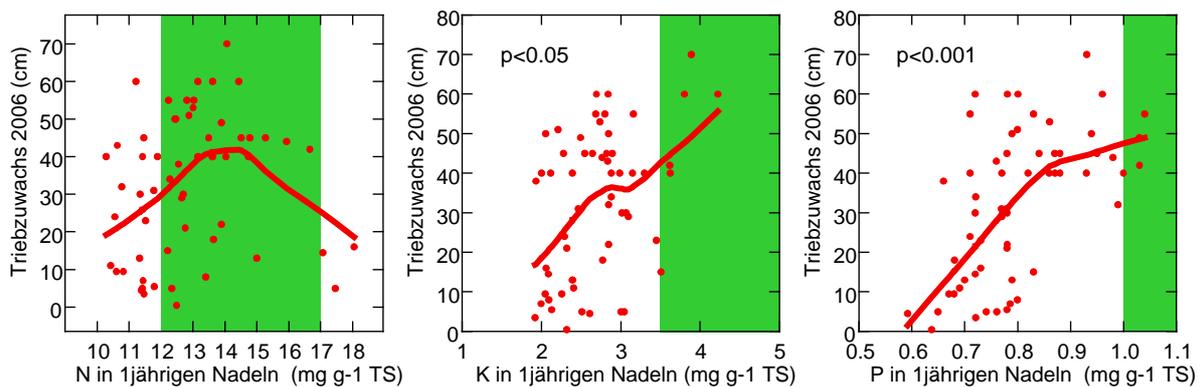


Abb. 27: Beziehung zwischen dem Triebwachstum von Fichten in der Fläche Lurengo und den Konzentrationen an Stickstoff, Kalium und Phosphor (von links nach rechts) in einjährigen Fichtennadeln. Grüne Fläche: optimaler Versorgungsbereich nach Stefan et al. (1997).

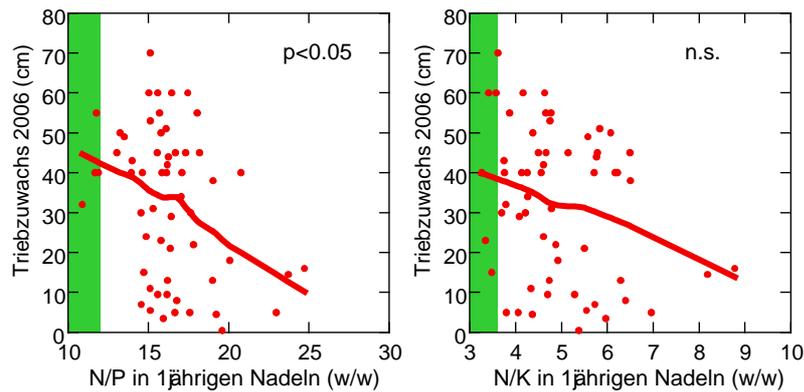


Abb. 28: Beziehung zwischen dem Triebwachstum von Fichten in der Fläche Lurengo und den Verhältnissen zwischen Stickstoff einerseits und Phosphor (links) sowie Kalium (rechts) in einjährigen Fichtennadeln. Grüne Fläche: optimales Verhältnis nach Flückiger und Braun (2003).

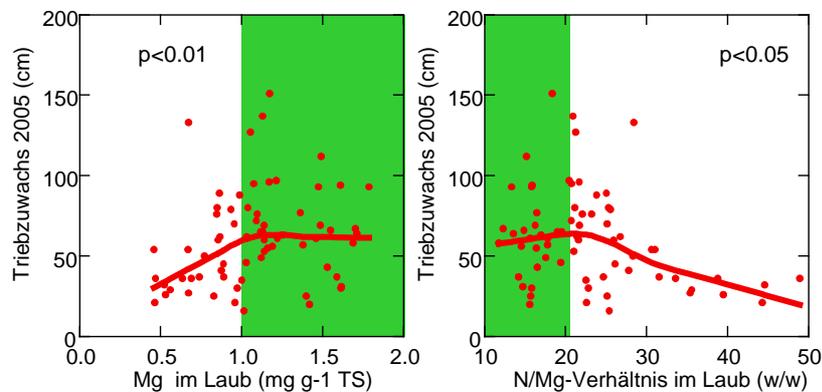


Abb. 29: Beziehung zwischen Triebzuwachs von Buchen und Magnesiumkonzentration (links) sowie dem N/Mg-Verhältnis im Laub (rechts) in der N-Versuchsfläche Zugerberg. Grüne Fläche: optimaler Versorgungsbereich nach Stefan et al. (1997) bzw. optimales Verhältnis nach Flückiger und Braun (2003).

Ein gehemmtes Triebwachstum kann beobachtet werden, wenn die N-Düngung einen Mangel an P, Mg und/oder K verursacht (Abb. 25- Abb. 29). Die Beziehung zwischen Zuwachs und Stickstoff ist weniger eng und zeigt ein Optimum bei 19-20 mg/g (Buchen) bzw. 14-15 mg/g (Fichten). Die genannten Beziehungen zwischen Triebwachstum und Nährstoffversorgung können auch in den Walddauerbeobachtungsflächen beobachtet werden (vgl. Kapitel 5.2).

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die beobachteten Wachstumseinbussen bei N-Düngung hauptsächlich auf einen Nährstoffmangel zurückgeführt werden können, der durch N induziert wurde.

4.3 Leaching aus Sprossorganen

Die Bedeutung von Protonen für die direkte Auswaschung von Nährstoffen aus Sprossorganen ist schon länger bekannt (Tamm und Cowling 1977, Ulrich 1983). Im Zusammenhang mit Stickstoff interessierte vor allem auch die Rolle von NH_4^+ im Vergleich zu H^+ beim Leaching von Kationen. Während H^+ die Auswaschung vor allem von Ca aus dem Laub fördert und die Transpiration erhöht, wirkt sich eine Benebelung mit NH_4^+ vor allem auf die Auswaschung von K aus (Abb. 30, Leonardi und Flückiger 1989b). Ist die Aufnahme aus dem Boden nicht eingeschränkt, so werden die ausgewaschenen Kationen ersetzt, was dann aber mit einer Protonenabgabe durch die Wurzeln verbunden ist (Ulrich 1983 und damit mit einer Versauerung der Rhizosphäre Leonardi und Flückiger 1989a). Auch im Winter, wenn der Stofftransport gering ist, findet ein erhebliches Leaching aus Zweigen und Ästen statt (Abb. 31, Flückiger und Braun 1989 Flückiger und Braun 1989). Hochrechnungen in einem Buchenbestand ergaben zudem, dass die K-Frachten in der Kronentraufe und im Stammabfluss rund 51% des in Laub und Früchten vorhandenen Kaliums ausmachen. Beim Mg sind dies 37% (Abb. 32).

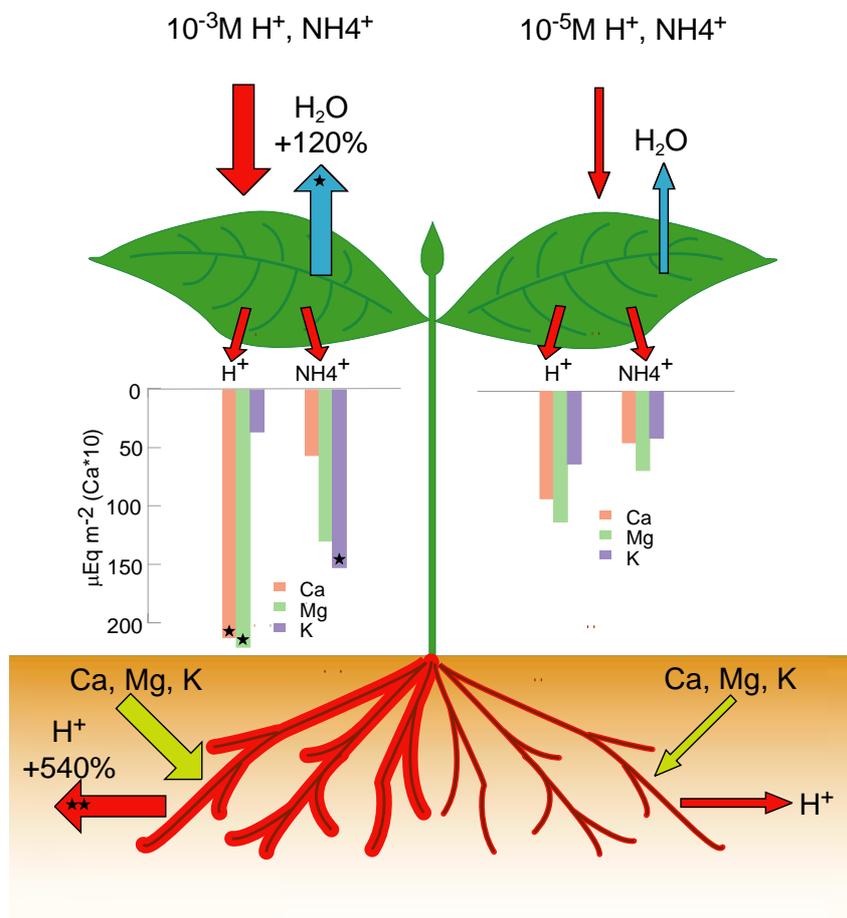


Abb. 30: Durch saure Benebelung induzierte signifikante Veränderungen: Erhöhung der Transpiration und der Kationenauswaschung sowie der daraus resultierende Einfluss auf die Bodenversauerung. Rechts: Kontrollen mit geringen Säurekonzentrationen (10^{-5} M , d.h. bei H^+ pH 5), links: Säurebehandlung (10^{-3} M , d.h. bei H^+ pH 3). Angaben der Auswaschung in Mikroäquivalenten pro Quadratmeter Blattfläche (beim Ca müssen die Skalenwerte mit 10 multipliziert werden).

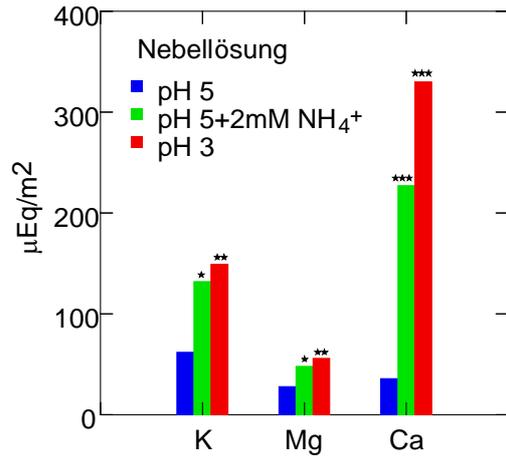


Abb. 31: Auswaschung von Kationen aus den Sprossorganen von jungen Buchen im Winterzustand. Signifikante Unterschiede zur Besprühung mit pH 5 (Kontrolle) sind angegeben mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ (Varianzanalyse, Tukey-Test). Nebel: H_2SO_4 : HNO_3 : HCl 1:1:1.

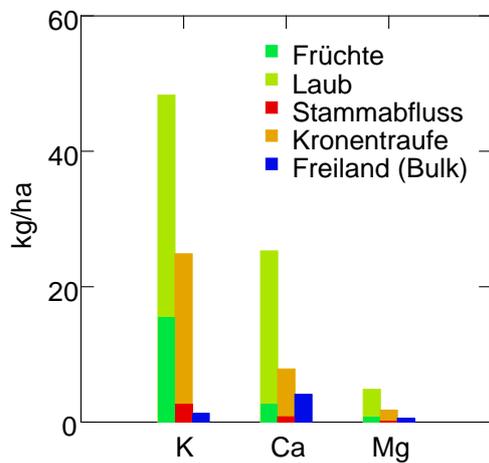


Abb. 32: Frachten von K, Ca und Mg in der Freilanddeposition (Bulk), im Bestandesniederschlag (Kronentraufe und Stammabfluss) eines Buchenbestandes (Biel-Benken) während eines Jahres (1.8.89-31.7.90) im Vergleich zum Nährstoffvorrat im Laub und in den Früchten (je 8 Messpunkte für Bestandesniederschlag und Streueintrag).

5 Auswirkung des Stickstoffeintrages auf Wachstum und Nährstoffversorgung der Waldbäume

5.1 Stammzuwachs in Waldbeobachtungsflächen

Seit Mitte der neunziger Jahre zeigen die Beobachtungsflächen mit einer längeren Zeitreihe, grösstenteils Buchenflächen, einen abnehmenden Stammzuwachs (Abb. 33).

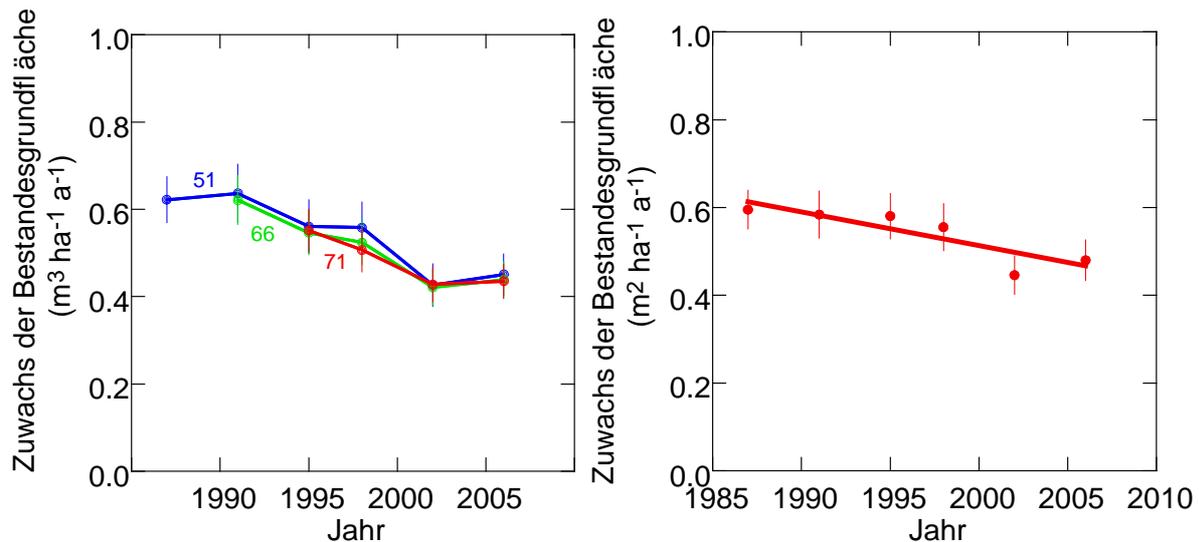


Abb. 33: Zuwachs der Bestandesgrundfläche in allen Beobachtungsflächen mit Daten bis 1984, 1987 bzw. 1991 (Zahlen: Anzahl Flächen, Balken=95%-Vertrauensbereich). In der Abbildung sind alle Bestände (Buchen-, Fichten- und Mischbestände) zusammengeführt. Flächen mit unterschiedlicher Beobachtungsdauer sind mit verschiedenen Farben markiert. In der rechten Grafik ist das Datenset 1984-2006 alterskorrigiert.

Bei den Buchen ist der Stammzuwachs positiv mit der modellierten N-Deposition korreliert (Abb. 34). Bei der Fichte besteht eine nichtlineare Beziehung, mit einem Maximum bei etwa $25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Von den Nährstoffkonzentrationen im Laub ist Stickstoff nicht (Abb. 35), Phosphor deutlich mit dem Stammzuwachs korreliert (Abb. 36). Bei P-Konzentrationen unterhalb von $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ TS}$, der Grenze zur Normalversorgung, wird der Zuwachs stark vermindert. Aufgrund der in Abb. 36 gezeigten Korrelation kann abgeschätzt werden, welche Konsequenzen die in Kap. 5.3 aufgezeigte Verminderung der Phosphorkonzentrationen im Laub von Waldbäumen auf das Wachstum hat (Tabelle 4).

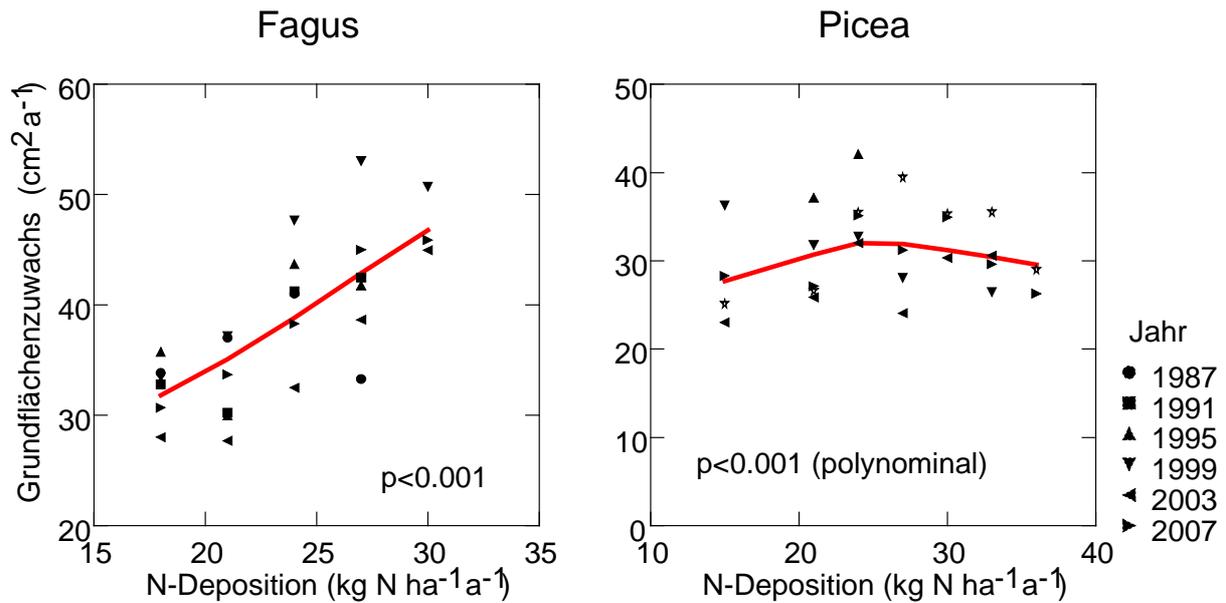


Abb. 34 Grundflächenzuwachs von Buchen (links) und Fichten (rechts) in Beziehung zur N-Deposition. Jeder Punkt ist der Mittelwert pro Klasse und Jahr und besteht aus 17-201 Einzelwerten. Einzelbaumauswertung, multivariat mit N-Deposition, N-Konzentration, P-Konzentration, Meereshöhe (vgl. Tabelle 3).

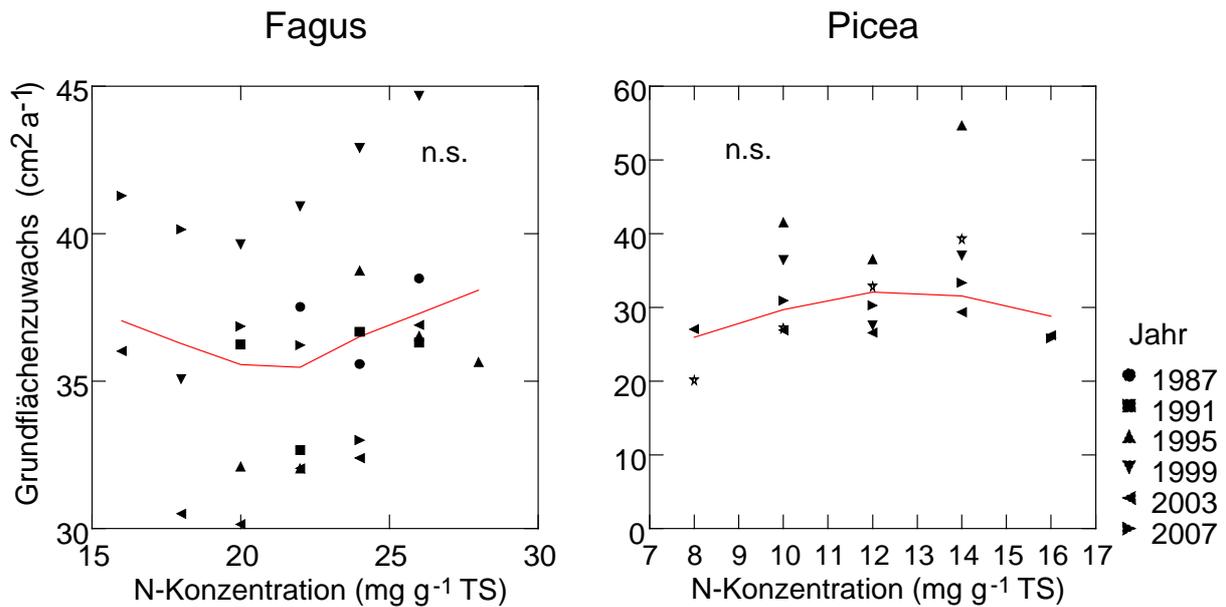


Abb. 35: Grundflächenzuwachs von Buchen (links) und Fichten (rechts) in Beziehung zur N-Konzentration in den Blättern bzw. Nadeln. Jeder Punkt ist der Mittelwert pro Klasse und Jahr und besteht aus 6-197 Einzelwerten. Einzelbaumauswertung, multivariat mit N-Deposition, N-Konzentration, P-Konzentration, Meereshöhe (vgl. Tabelle 3).

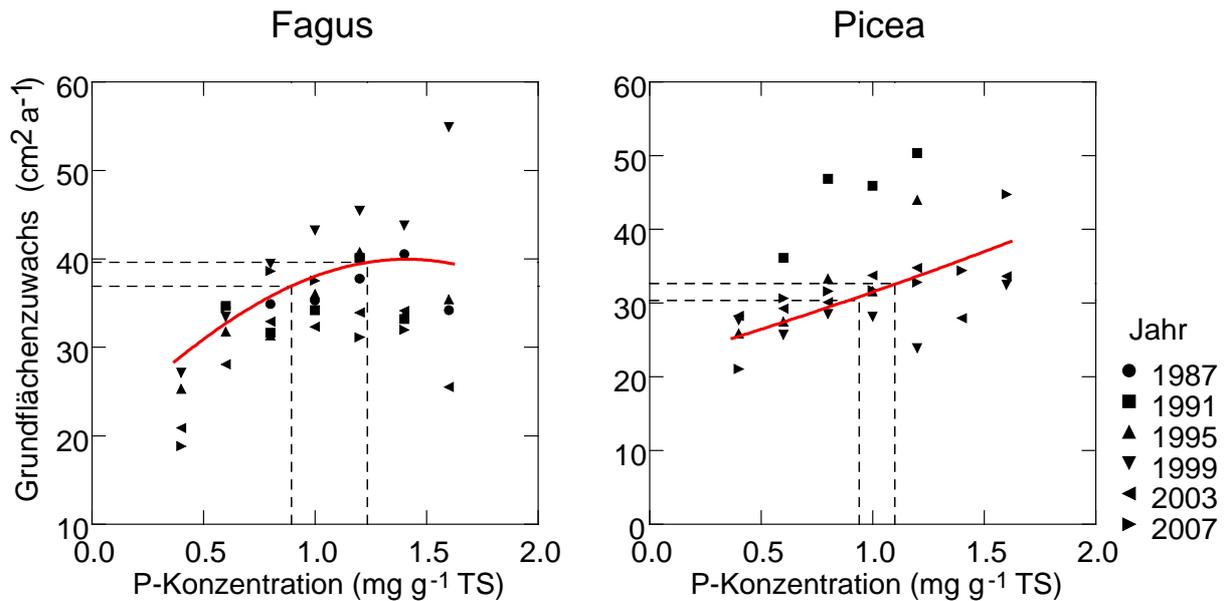


Abb. 36: Grundflächenzuwachs bei Buchen (links) und Fichten (rechts) in Beziehung zur P-Konzentration im Laub. Jeder Punkt ist der Mittelwert pro Klasse und Jahr. Gestrichelte Linien: mittlere P-Konzentrationen in Laub und Nadeln 1984 und 2007 und der zugeordnete Stammzuwachs. Einzelbaumauswertung, multivariat mit N-Deposition, N-Konzentration, P-Konzentration, Meereshöhe (vgl. Tabelle 3).

Tabelle 3: Koeffizienten und p-Werte für die Regressionen in Abb. 34 - Abb. 36 (Stammzuwachs wurzeltransformiert), SE = Standard error

	Buchen			Fichten		
	Koeffizient	SE	p-Wert	Koeffizient	SE	p-Wert
Intercept	0.634	0.819	0.4394	4.607	0.633	<.0001
Meereshöhe linear	4.946	1.533	0.0014	-0.805	0.251	0.0016
Meereshöhe quadratisch	-4.709	1.102	<.0001			
N-Deposition	0.117	0.017	<.0001	0.034	0.016	0.0337
N-Konzentration			n.s.			n.s.
P-Konzentration	2.505	0.949	0.0083	0.940	0.184	<.0001
P-Konzentration quadratisch	-0.920	0.416	0.0272			
Anzahl Beobachtungen	2296			1253		

Tabelle 4: Abschätzung der Konsequenzen der P-Verminderung in Buchenlaub und Fichtennadeln auf den Stammzuwachs gemäss der in Abb. 36 gezeigten Regression.

	Buchen	Fichten
P-Abnahme im Laub 1984-2007 (vgl. Kap. 5.3)	-27%	-15%
Wachstumsreduktion aufgrund P-Konzentration	-6.80%	-6.50%
Beobachtete Wachstumsreduktion (Buchen 1984-2006, Fichten 1987-2006)	-7.40%	-10.2%

Die Abnahme des Stammzuwachses von Fichten bei hoher Stickstoffdeposition steht in Übereinstimmung mit Beobachtungen von Nellemann und Thomsen (2001) in borealen Wäldern Norwegens, wo in Wäldern mit einer Nassdeposition von $>15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ in den achtziger Jahren eine deutliche Wachstumssteigerung beobachtet werden konnte. In den neunziger Jahren fiel das Wachstum gar unter die Werte der Bestände mit tiefer N-Deposition ($<7 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) ab. Die für das Wachstum „optimale“ Stickstoffdeposition ist demnach abhängig von der zeitlichen

Entwicklung (Abb. 22) und von der Limitierung durch andere Faktoren (Abb. 37). Die Lage des N-Optimums kann daher nicht zur Festlegung eines Critical Loads verwendet werden.

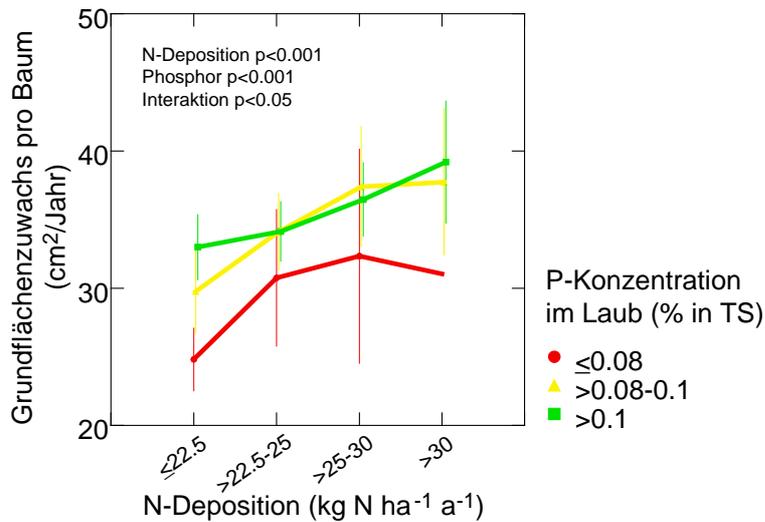


Abb. 37: Beziehung zwischen dem Grundflächenzuwachs von Buchen und der Stickstoffdeposition in Abhängigkeit von der Phosphorversorgung.

5.2 Triebwachstum und Nährstoffversorgung

Das Triebwachstum der ausgewachsenen Waldbäume zeigt mit Stickstoff und Phosphor ähnliche Beziehungen wie das Triebwachstum der Jungpflanzen im Stickstoff-Düngungsversuch. Im Gegensatz zum Stammzuwachs ist das Triebwachstum mit der Stickstoffkonzentration im Laub und in den Nadeln (Abb. 39) und nicht mit der N-Deposition korreliert (Abb. 38). Übereinstimmend mit den Daten des Stammzuwachses und den Triebwachstumsdaten aus dem Stickstoffversuch nimmt das Triebwachstum bei den Waldbäumen mit steigender Phosphorkonzentration zu, bis zu einer Konzentration von ca. $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ TS}$, was dem unteren Bereich der Normalversorgung nach Stefan et al. (1997) entspricht (Abb. 40).

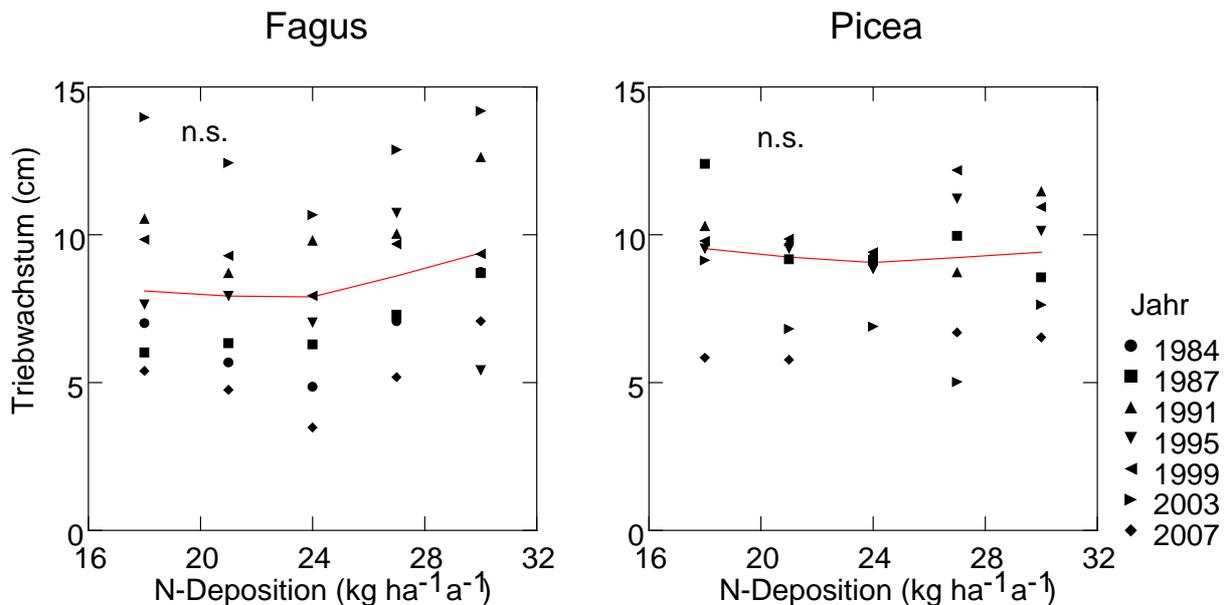


Abb. 38: Triebwachstum von Buchen und Fichten in Beziehung zur modellierten N-Deposition. Jeder Punkt ist der Mittelwert pro Klasse und Jahr und besteht aus 14-255 Einzelwerten. Multivariate Auswertung mit Einzelbaumdaten (vgl. Tabelle 5).

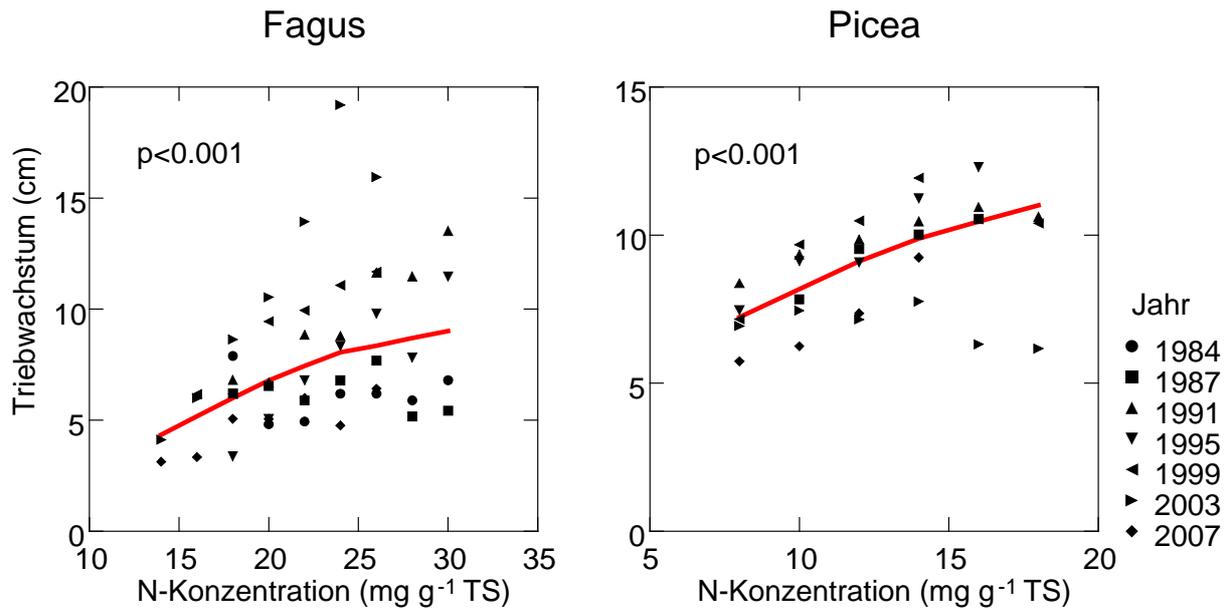


Abb. 39: Beziehung zwischen dem Triebwachstum ausgewachsener Bäume in den Beobachtungsflächen und der Stickstoffkonzentration im Laub bzw. in den Nadeln. Multivariate Auswertung mit Einzelbaumdaten (vgl. Tabelle 5).

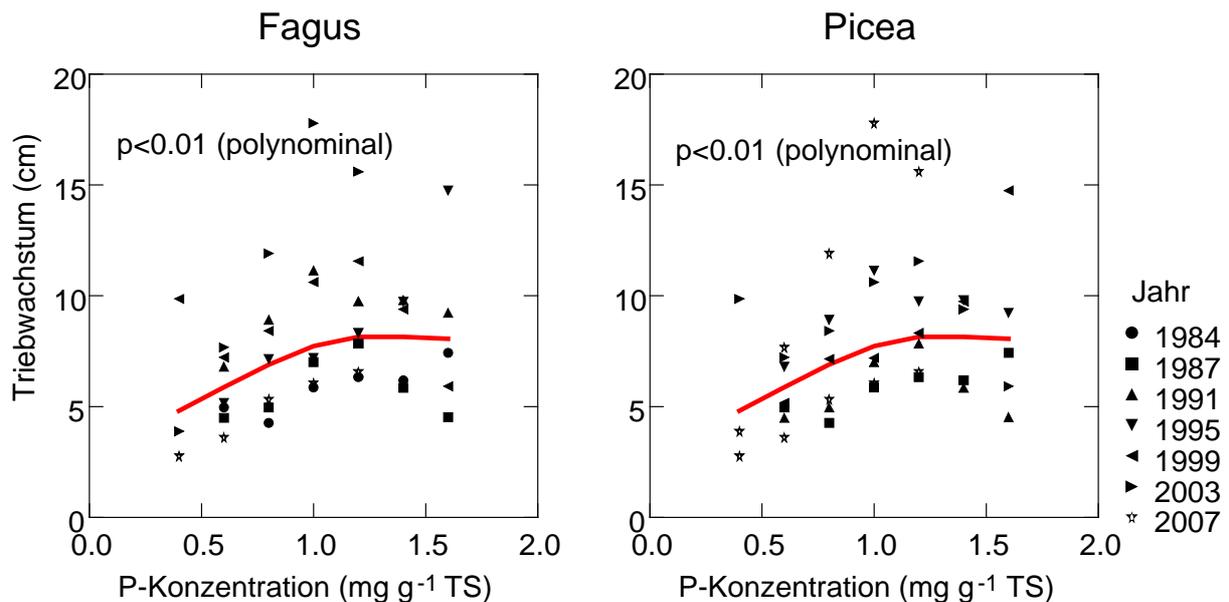


Abb. 40: Beziehung zwischen dem Triebwachstum ausgewachsener Bäume in den Beobachtungsflächen und der Phosphorkonzentration im Laub bzw. in den Nadeln. Multivariate Auswertung mit Einzelbaumdaten (vgl. Tabelle 5).

Tabelle 5: Koeffizienten und p-Werte für die Regressionen in Abb. 38- Abb. 40. Nichtsignifikante Parameter wurden schrittweise entfernt.

	Buchen			Fichten		
	Koeffizient	SE	p-Wert	Koeffizient	SE	p-Wert
Intercept	3.478	1.055	0.001	4.443	0.544	<.0001
Meereshöhe linear			n.s.	-0.425	0.108	0.0001
Alter logarithmiert	-1.191	0.187	<.0001	-0.562	0.104	<.0001
N-Deposition			n.s.			n.s.
P-Konzentration	1.540	0.535	0.004	0.877	0.251	0.0005
P-Konzentration quadratisch	-0.681	0.215	0.0016	-0.345	0.103	0.0008
N-Konzentration wurzeltransf.	0.856	0.094	<.0001	0.315	0.070	<.0001
Anzahl Beobachtungen	3464			1835		

5.3 Nährstoffversorgung in den Waldbeobachtungsflächen

In Übereinstimmung mit den Nährstoffergebnissen von den Stickstoffversuchsflächen kann auch in Walddauerbeobachtungsflächen eine zunehmende Verarmung der Bäume an P und Mg beobachtet werden (Abb. 41). 1984, zu Beginn der Untersuchungen, wiesen 12% der Buchenflächen und 6% der Fichtenflächen im Mittel eine P-Unterversorgung auf (Abb. 42). 2007 waren es 71% bzw. 66%. Die mittlere P-Konzentration im Buchenlaub nahm zwischen 1984 und 2007 von 1.25 mg g⁻¹ auf 0.91 mg g⁻¹ ab. Dies entspricht einer Reduktion um 27%. Bei Fichten verminderte sie sich im gleichen Zeitraum von 1.11 mg g⁻¹ auf 0.94 mg g⁻¹ (-15%). Auch beim Magnesium weist eine zunehmende Anzahl von Buchenflächen eine Unterversorgung auf (Abb. 43). 1984 war dies in 10% und 2007 in 50% der Flächen der Fall. Die mittlere Mg-Versorgung betrug 1984 1.42 und 2007 1.06 mg g⁻¹ (-25%). Zwischen der K-Konzentration in Buchenlaub und Fichtennadeln und der modellierten N-Deposition bestand im Trockenjahr 2003 eine negative Korrelation, nicht jedoch in den übrigen Jahren (Abb. 44). Trockenheit hemmt die Kaliumaufnahme durch die Wurzeln infolge abnehmender Kaliumdiffusion im Boden (Barber 1995). Durch Kaliummangel wird der Trockenstress bei den Bäumen nochmals erhöht. Trockenheit kann auch Mykorrhizen hemmen, wie dies am Beispiel von VAM-Mykorrhizen bei Citrus gezeigt wurde (Wu und Zou 2009). Eine solche Interaktion könnte der Grund sein für den Kombinationseffekt von Trockenheit und Stickstoff. Es ist jedoch nicht geklärt, weshalb im N-Düngungsversuch die Abnahme der K-Konzentration mit zunehmender Stickstoffdüngung nicht witterungsabhängig war, während sie im Wald nur im Trockenjahr beobachtet werden konnte.

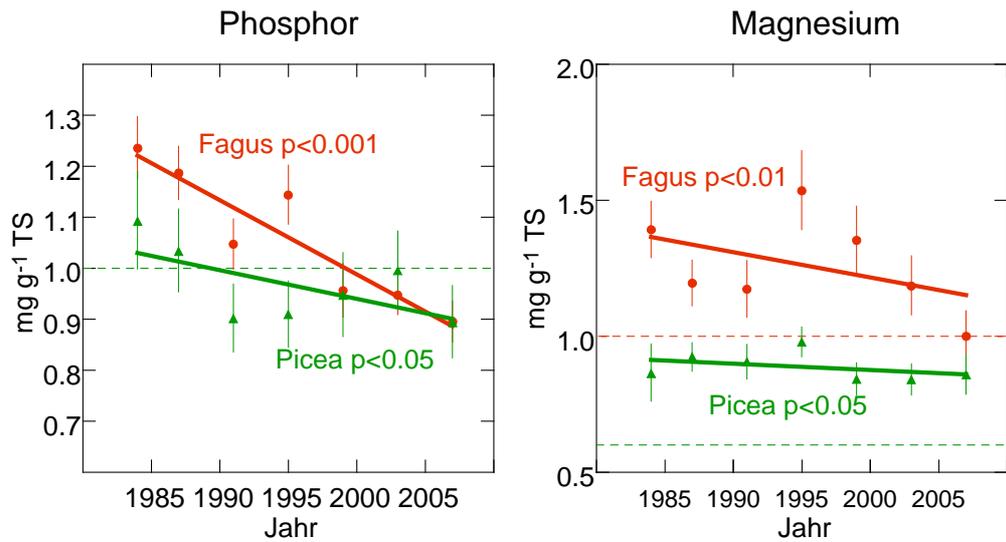


Abb. 41: Phosphor- und Magnesiumkonzentrationen in Buchen und Fichten aus Walddauerbeobachtungsflächen. Die gestrichelten Linien geben die untere Grenze des Normalversorgungsbereichs nach Stefan et al. (1997) an (bei Phosphor ist er für beide Baumarten gleich, bei Magnesium verschieden).

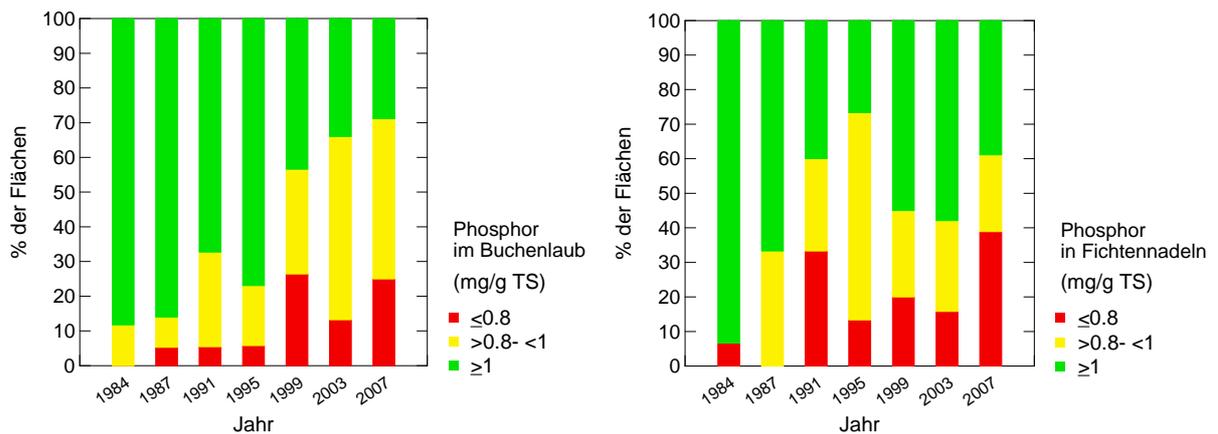


Abb. 42: Entwicklung des Anteils Buchen- (links) und Fichtenflächen (rechts) mit Phosphor-Unterversorgung und –Mangel.

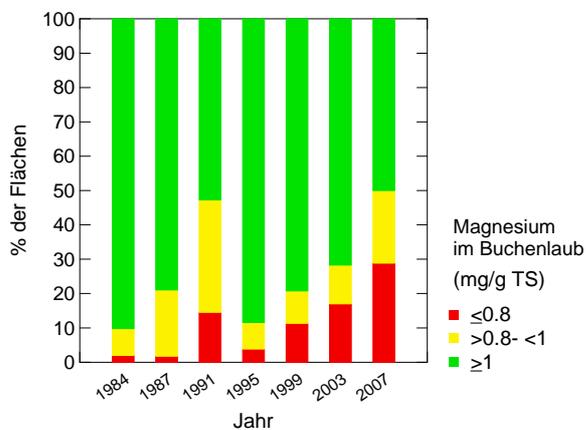


Abb. 43: Entwicklung des Anteils Buchenflächen mit Magnesium-Unterversorgung und –Mangel.

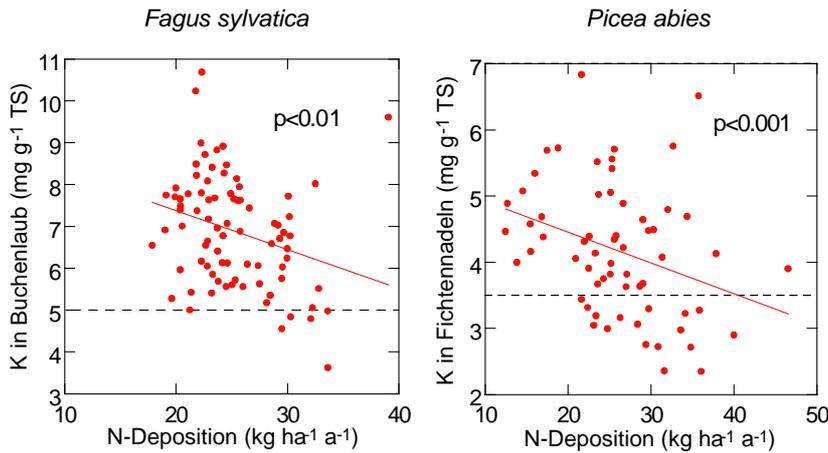


Abb. 44: Beziehung zwischen K-Konzentration in Buchenlaub (links, $p < 0.01$) und Fichtennadeln (rechts, $p < 0.001$) und der Stickstoffdeposition im Jahre 2003.

Die Stickstoffkonzentration im Laub bzw. in den Nadeln ist weder bei der Buche noch bei der Fichte signifikant mit der Stickstoffdeposition korreliert, wenn als Kovariablen Meereshöhe und Alter einbezogen werden (Abb. 45). Dagegen nimmt die Argininkonzentration, als Indikator von N-Überschuss, in den Nadeln auch bei gleichzeitiger Berücksichtigung dieser beiden Störvariablen mit zunehmender N-Deposition zu (Abb. 46).

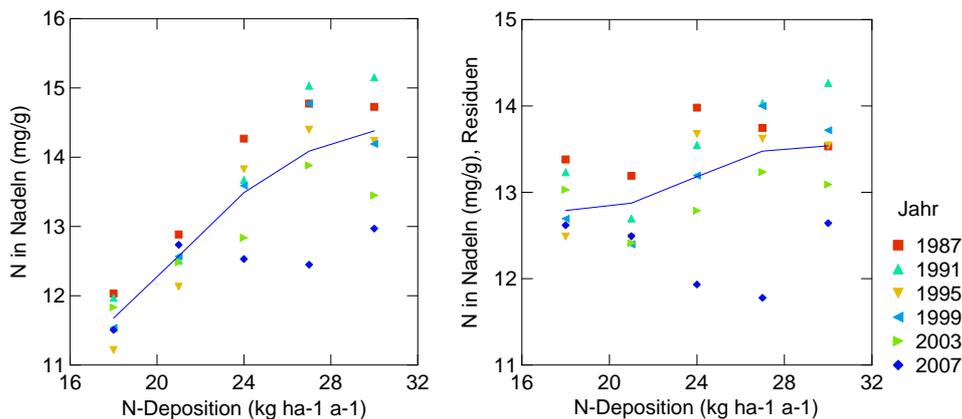


Abb. 45: Stickstoffkonzentration (mg g⁻¹ TS) in Fichtennadeln in Beziehung zur modellierten Stickstoffdeposition. Links: unkorrigiert, rechts mit Korrektur für Meereshöhe und Alter. Die Beziehung ist in der multivariaten Auswertung mit Meereshöhe und Bestandesalter nicht signifikant ($p = 0.083$).

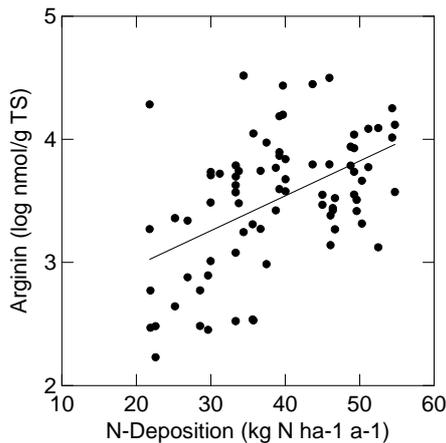


Abb. 46: Argininkonzentration in einjährigen Fichtennadeln in Beziehung zu modellierter N-Deposition. $p < 0.001$, $r^2 = 0.34$, $n = 74$.

Veränderungen des Nährstoffstatus bei Waldbäumen in den vergangenen 40 Jahren sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden. So nahmen in Nordostfrankreich die Stickstoffkonzentration (N) im Laub von Buchenbeständen zwischen 1969/71 und 1996/97 um 12% zu. Gleichzeitig verminderte sich die Konzentration von Phosphor (P) um 23%, von Magnesium (Mg) um 38%, von Kalium (K) um 6% und von Kalzium (Ca) um 16%. Entsprechend stieg das Verhältnis von N/P um 42%, von N/K um 19%, von N/Mg um 77% und von N/Ca um 30% (Duquesnay et al. 2000). Hippeli und Branse (1992) und Houdijk und Roelofs (1993) berichten von zunehmendem Mangel an Phosphor, Kalium oder Magnesium bei Koniferen, gemäss den Autoren als Folge des einseitig hohen N-Eintrages.

Auch bei den vorliegenden Nährstoffveränderungen in den Walddauerbeobachtungsflächen des IAP dürften aufgrund der vorliegenden experimentellen Befunde eine Hauptursache die hohen N-Einträge sein. Ihre möglichen Auswirkungen sind jedoch vielfältig und hängen von weiteren Faktoren ab.

6 Auswirkung auf Wurzeln und Mykorrhizen

6.1 Wurzeln

Erhöhte Stickstoffdeposition hemmt das Wachstum von Feinwurzeln. Dies konnte sowohl im Experiment bei jungen Buchen als auch entlang eines N-Gradienten in den IAP-Waldbeobachtungsflächen festgestellt werden. Mit zunehmender N-Belastung nahm der Längenanteil an Feinstwurzeln und die Anzahl der Wurzelspitzen signifikant ab (Abb. 47, Abb. 48, Flückiger und Braun 2004, Braun et al. 2005). Matzner und Murach (1995) konnten bei jungen Fichten bereits bei einer N-Konzentration von >2 mg N/l in der Bodenlösung eine deutliche Hemmung der Feinwurzelsbiomasse feststellen (Abb. 49). Gemäss der von De Vries et al. (2001) ermittelten Beziehung zwischen Kronentraufe und NO_3^- -Konzentration in der Bodenlösung werden solche Konzentrationen im Mittel bei einer N-Fracht in der Kronentraufe von $25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ beobachtet. Die mittlere Nitratkonzentration aller Bodenlösungsdaten des IAP von 1997-2009 beträgt 2.2 mg N l^{-1} . Es ist somit wahrscheinlich, dass in Schweizer Wäldern infolge der hohen N-Deposition von bis zu $40\text{-}50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ die Bildung von Feinwurzeln weiträumig gehemmt wird.

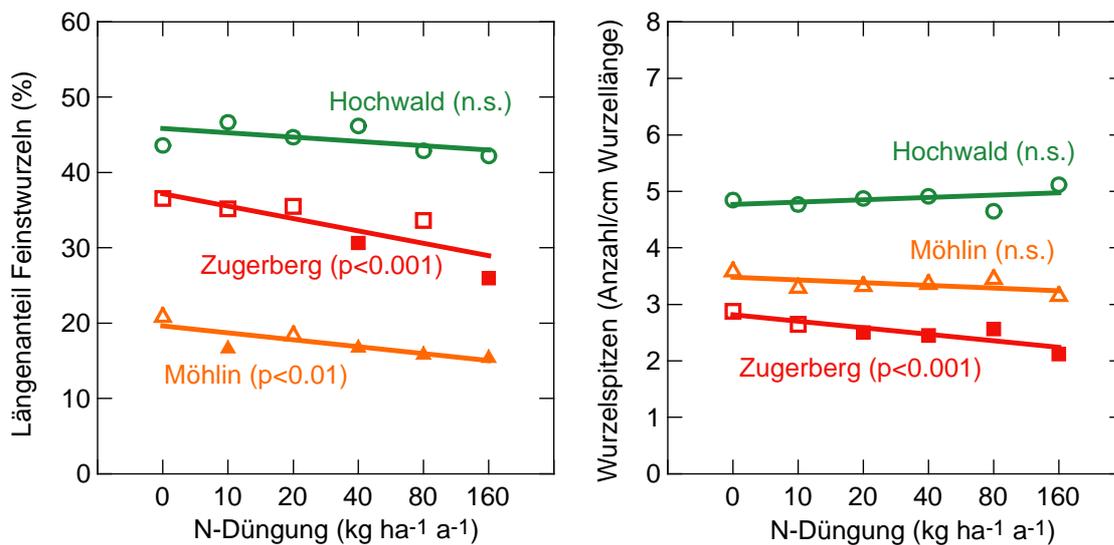


Abb. 47: Längenanteil von Feinstwurzeln in Prozent der Gesamtwurzellänge ($<0.25 \text{ mm } \varnothing$, links) und Wurzelspitzendichte (rechts) von Buchen in Beziehung zur Stickstoffdüngung nach 10jähriger Versuchsdauer. Ausgefüllte Symbole= signifikanter Unterschied zur Kontrolle.

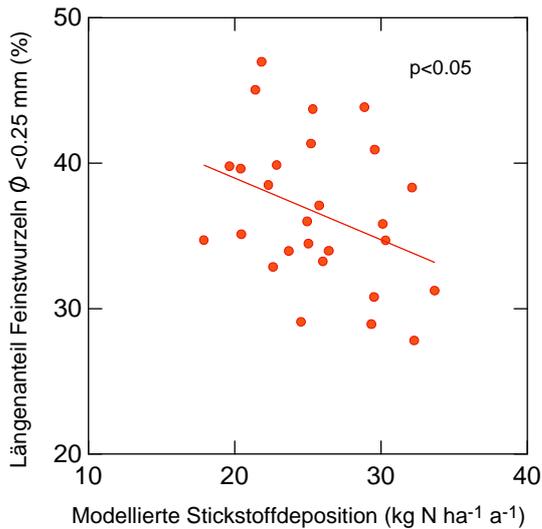


Abb. 48: Längenanteil an Feinstwurzeln ($\varnothing < 0.25 \text{ mm}$) in % der gesamten Wurzellänge (inkl. Grobwurzeln) bei 6-20 Jahre alten Buchen in Waldbeobachtungsflächen in Abhängigkeit von der N-Deposition (Braun et al. 2005).

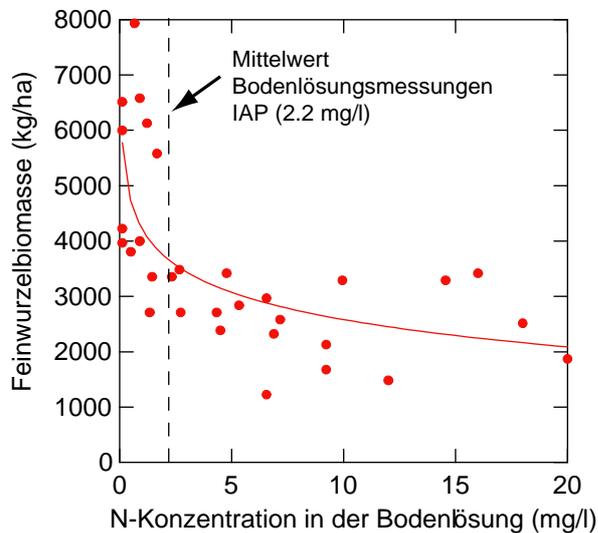


Abb. 49: Beziehung zwischen der N-Konzentration in der Bodenlösung und der Feinwurzelbiomasse von Fichten. Grafik aus Matzner und Murach (1995), mit Angabe der mittleren N-Konzentration aller Bodenlösungsproben (ausser N-Versuchen) als gestrichelte Linie.

Da die Sprossorgane in ihrem Wachstum durch Stickstoff gefördert werden, solange nicht andere Nährstoffe limitierend sind, kann es zu einem erhöhten Spross-Wurzelverhältnis kommen (Abb. 50, Marschner 1995, Flückiger und Braun 1998), d.h. eine geringere Wurzelmasse muss eine grössere Sprossmasse mit Wasser und Nährstoffen versorgen. Zudem kann die Bodenverankerung abnehmen (vgl. Kap. 8.4.2).

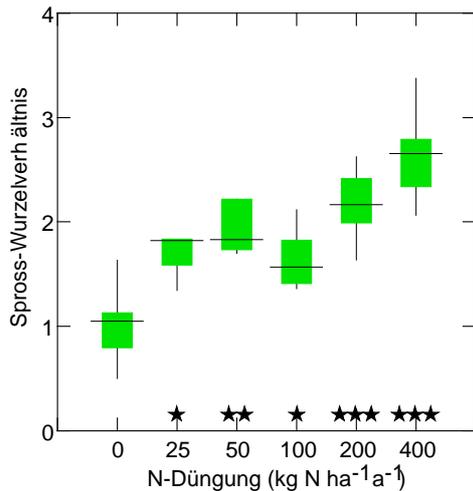


Abb. 50: Verhältnis zwischen Spross- und Wurzelbiomasse bei jungen Buchen mit steigender N-Düngung (Braun und Flückiger 1998).

Untersuchungen der Stärkekonzentration bei jungen Buchen im Februar, also zu einem Zeitpunkt, wo eine möglichst grosse Energiereserve zur Neubildung vorhanden sein sollte, ergaben eine abnehmende Stärkekonzentration mit zunehmender N-Düngung (Abb. 51). Gemäss Literaturangaben haben Jungbuchen in den Feinwurzeln (1-5 mm \varnothing) Stärkekonzentrationen von 100-120 mg g⁻¹ TS, was den bei den Kontrollen und bei einer Düngung von 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ gefundenen Gehalten nahe kommt. Bei der Düngung mit 20-60 kg N ha⁻¹ a⁻¹ sind die Wurzeln mit lediglich 60 mg g⁻¹ deutlich unterversorgt, was sich insbesondere auf die Neubildung von Wurzeln im Frühjahr auswirken kann.

Die Abnahme der Stärkekonzentration steht in Übereinstimmung der Befunden von Wallenda et al. (1996), dass erhöhte N-Versorgung durch den Einbau von NH₄⁺ und NO₃⁻ mehr Kohlehydrate in den Sprossorganen bindet, was auf Kosten der Wurzeln geht. Die Aufnahme von NH₄⁺ und NO₃⁻ ist mit Energieaufwand verbunden, welches eine erhöhte Atmung der Feinwurzeln (Pregitzer et al. 1998) und der Mykorrhizapilze (Ek 1997) unter Stickstoffbelastung nach sich zieht, bei gleichzeitiger Verminderung des Kohlehydratgehaltes in den Wurzeln.

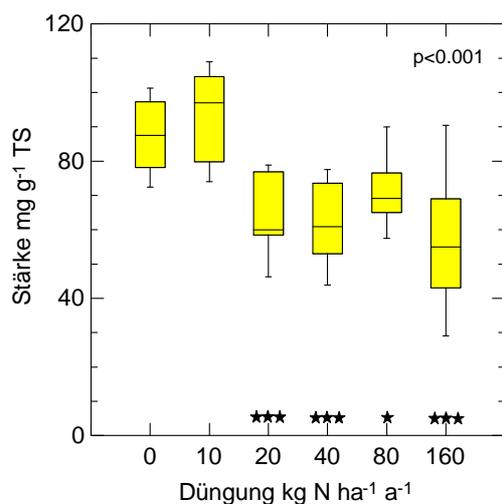


Abb. 51: Stärkekonzentration in Feinwurzeln (>1-2.5 mm \varnothing) von Buchen aus der N-Versuchsanlage Möhlin. Unterschied zur Kontrolle signifikant mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.



Foto 3: Fruchtkörper eines Mykorrhizapilzes.

6.2 Mykorrhizapilze

Mykorrhizapilze sind im allgemeinen gegenüber hoher N-Belastung empfindlich. Nach Wallenda und Kottke (1998) sollen vor allem die „Spezialisten“, die hauptsächlich mit unseren Waldbäumen vergesellschaftet sind, gegenüber N empfindlich sein, während die „Generalisten“ dies weniger sind. Insbesondere werden durch N die Fruchtkörperbildung (Rühling und Tyler 1991; Tabelle 6) und die Artenhäufigkeit beeinträchtigt. In N-belasteten Gebieten Hollands reduzierte sich die Artenhäufigkeit im Zeitraum 1912-1954 und 1973-1982 in Laubwäldern um 50% und in Koniferenwäldern gar um 75% (Arnolds 1991). Schon bei verhältnismässig geringer N-Belastung von 24-29 kg N ha⁻¹ a⁻¹ wurden an den Wurzeln von Fichten lediglich halb so viele Arten gefunden wie an Standorten mit einer N-Deposition von 14-15 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (Erland et al. 1999). Felduntersuchungen zeigen auch, dass die Ausbildung des Pilzmycels bei Ektomykorrhizen bei einer Düngung mit 100 kg N ha⁻¹ a⁻¹ über 10 Jahre in Fichtenwaldflächen signifikant geringer war (Nilsson und Wallander 2003). Wie van Diepen et al. (2007) zeigen konnten, bewirkte eine Düngung von 30 kg N ha⁻¹ a⁻¹ über 12 Jahre bei einer N-Deposition von 5-8 kg N ha⁻¹ a⁻¹ eine signifikante Einbusse der Pilzbiomasse von Endomykorrhizen bei Acer. Diese N-Belastung ist vergleichbar mit weiten Teilen des Schweizer Waldes.

In der N-Versuchsfläche Hochwald wurde mit zunehmender N-Düngung bei jungen Buchen eine abnehmende Dichte von Myzel von Ektomykorrhizapilzen beobachtet (Abb. 52). Ab 40 kg N ha⁻¹ a⁻¹ ist die Verringerung signifikant. Augenfällig ist andererseits die erneute Zunahme bei 160 kg N ha⁻¹ a⁻¹. Möglicherweise ist das auf eine Besiedlung mit N-toleranten Mykorrhizapilzen zurückzuführen (Wallander und Nylund 1992). Zudem wurde in den N-Versuchsflächen Hochwald, Axalp, Zugerberg und Lurengo anhand von Fettsäureanalysen die gesamte mikrobielle Zusammensetzung untersucht und hieraus der prozentuale Anteil der Fettsäure 16:1 ω 5, welche als Marker für Endomykorrhiza gilt (Olsson 1999), berechnet (Abb. 53). Die basischen N-Versuchsflächen Hochwald und Axalp zeigen im Vergleich zu den sauren Standorten Zugerberg und Lurengo einen etwa doppelt so hohen Anteil an Endomykorrhizapilzen. In allen Flächen ähnlich ist eine signifikante Abnahme der Endomykorrhiza bei zunehmender N-Düngung; der Standort Zugerberg ist hier der empfindlichste mit einem signifikanten Unterschied zur Kontrolle bei 40 kg N ha⁻¹ a⁻¹. Die unmittelbare ökologische Bedeutung dieses Resultats für die Waldbäume ist unklar, da die meisten wichtigen Waldbaumarten der Schweiz mit Ekto-, nicht mit Endomykorrhizen zusammenleben. Aber das Ergebnis ist ein Hinweis auf eine Störung des Bodenlebens.

Neben einer Hemmung der Myzelbildung wird auch direkt die Mykorrhizabildung, also die Besiedlung der Wirtspflanzen mit den Mykorrhizapilzen, durch Stickstoff gehemmt. Bei Versuchen von Termorshuizen und Ket (1991) war dies bereits ab $\geq 50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ der Fall. Wie bei den Wurzeln dürfte auch für die Mykorrhizapilze die Tatsache Gültigkeit haben, dass durch eine erhöhte N-Versorgung der Sprossorgane mehr Kohlenstoff im Kronenbereich gebunden wird, und damit eine verringerte Energieversorgung der Wurzeln und in der Folge der Mykorrhizapilze verursacht wird (Wallenda und Kottke 1998). Zudem bewirkt eine N-Düngung ein starkes Ansteigen der Pilzatemung und damit einen erhöhten Verbrauch von Kohlehydraten (Ek 1997). Die Folgen einer verminderten Mykorrhizierung sind neben einer verringerten Nährstoffversorgung der Bäume auch eine schlechtere Wasserversorgung (Walker et al. 1989, Boyle und Hellenbrand 1991) sowie, infolge des geringeren Pilzmantels, ein verminderter Schutzeffekt gegenüber toxischen Metallionen wie Aluminium und Cadmium (Egerton-Warburton et al. 1993, Jentschke et al. 1999) sowie Wurzelpathogenen (Marx 1969, Perrin 1990).

Tabelle 6: Mittlere Anzahl von Pilzfruchtkörpern pro Aufnahme und Beobachtungsfläche (400 m^2) bei unterschiedlichen N-Düngungsvarianten (verteilt über 4 Jahre, 5 Gaben pro Jahr) (Rühling und Tyler 1991)

Fläche Nr	Behandlung								
	Kontrolle			60 kg N ha^{-1}			180 kg N ha^{-1}		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1985-86	49	20	122	53	10	114	70	55	62
1988-89	15	17	55	1	3	3	<1	<1	<1

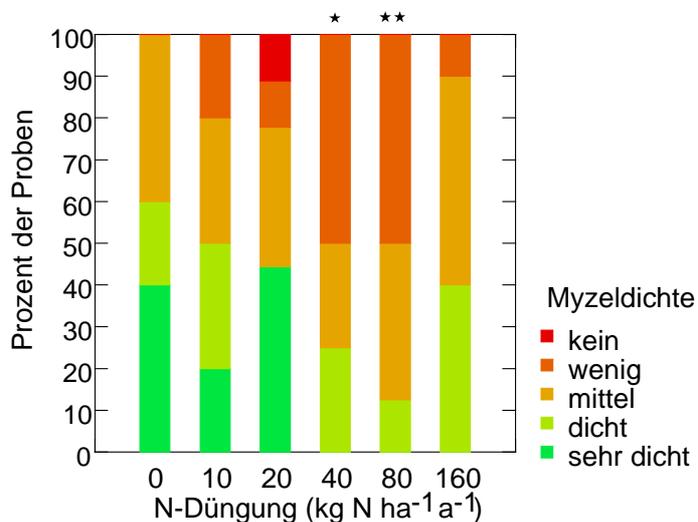


Abb. 52: Myzel von Ektomykorrhizapilzen in In-growth-bags in der N-Versuchsfläche Hochwald nach 16jähriger N-Düngung mit NH_4NO_3 . Signifikante Unterschiede zu den Kontrollen sind angegeben mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

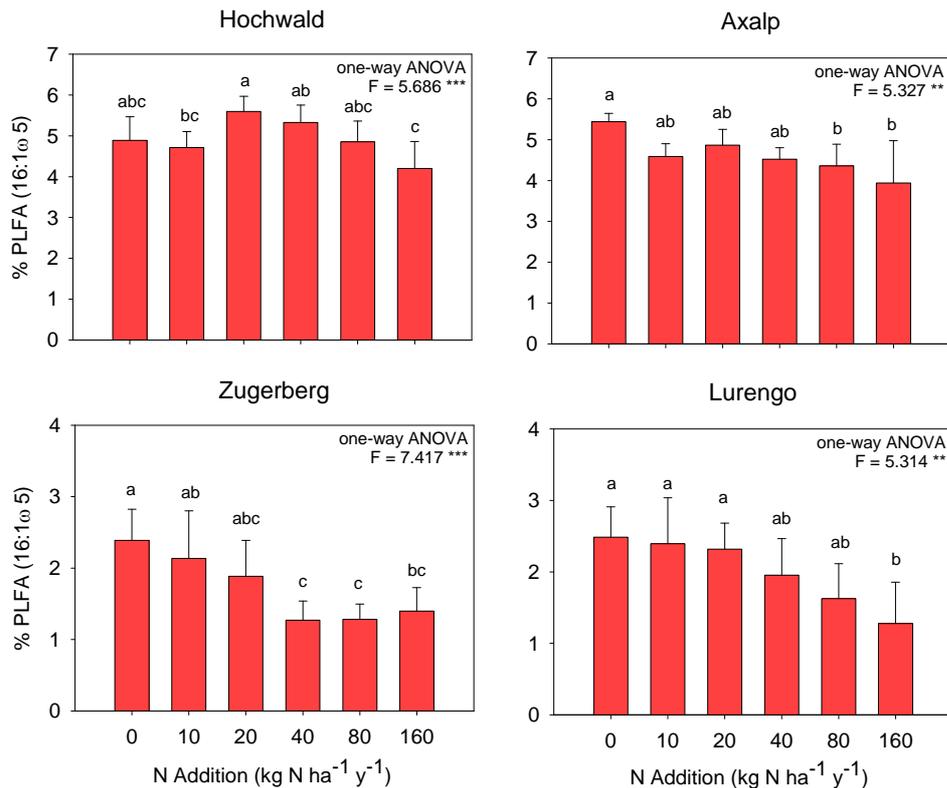


Abb. 53: Prozentualer Anteil von Endomykorrhiza (Fettsäure 16:1ω5) an der gesamten mikrobiellen Biomasse in den N-Versuchsflächen Hochwald, Axalp, Zugerberg und Lurengo. Balken mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Tukey's HSD, $P < 0.05$). N-Effekt: **, *** entspricht $P < 0.01$ und $P < 0.001$.

Mykorrhizapilze sind erheblich für die Nährstoffversorgung der Bäume mitverantwortlich. Sie sind hauptsächlich an der Versorgung mit Phosphor (Hatch 1937; Berthelin et al. 1991), aber auch Magnesium (Jentschke et al. 2000) sowie Kalium (Hatch 1937) in bedeutendem Mass mitbeteiligt. Ist die Mykorrhizierung stark reduziert oder gar fehlend, ist die Nährstoffversorgung ebenfalls reduziert.

6.3 Wurzelbefall durch Pathogene

Die drei wirtschaftlich bedeutendsten Wurzelpathogene im Forstbereich sind *Armillaria* sp., *Phytophthora* sp. und *Heterobasidion annosum*. Daneben gibt es aber auch zahlreiche Wurzelpathogene, die vor allem die Feinwurzeln befallen, wie *Fusarium* sp. und *Cylindrocarpon destructans* (Brayford 1992). Eine Abwehrstrategie der Pflanzen besteht in der Bildung von Phenolverbindungen (Alcubilla et al. 1987, Korolewski und Giertych 1995, Julkunen-Tiitto et al. 1996), die fungistatischen Charakter aufweisen. Erhöhte Stickstoffkonzentrationen bewirken eine Hemmung dieser pflanzlichen Abwehrstoffe (Baule 1975, Balsberg Pålsson 1989, Waterman und Mole 1994). Untersuchungen in Feinwurzeln bei Buchen und Fichten aus den N-Flächen Möhlin und Zugerberg ergaben für gewisse phenolische Verbindungen eine deutliche Hemmung, z.T. bereits ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Bei Buchenfeinwurzeln waren dies (-)-Epicatechin und Piceatannol, bei Fichtenfeinwurzeln Piceatannol und 4-Hydroxyacetophenon. Andere Phenole wurden aber z.T. deutlich erhöht (Abb. 54, Abb. 55, Tomova et al. 2005). In-vitro Tests ergaben, dass durch gewisse aus den Wurzeln isolierte Phenole das Myzelwachstum sowohl von *Heterobasidion annosum* als auch von *Cylindrocarpon destructans* gehemmt wird. Allerdings scheinen bestimmte Pilzstämme empfindlicher zu sein als andere (Abb. 56, Tomova et al. 2005).

Die vorliegenden Ergebnisse weisen darauf hin, dass Stickstoff in übermässigen Konzentrationen die Anfälligkeit von Baumwurzeln gegenüber Wurzelpathogenen erhöhen kann.

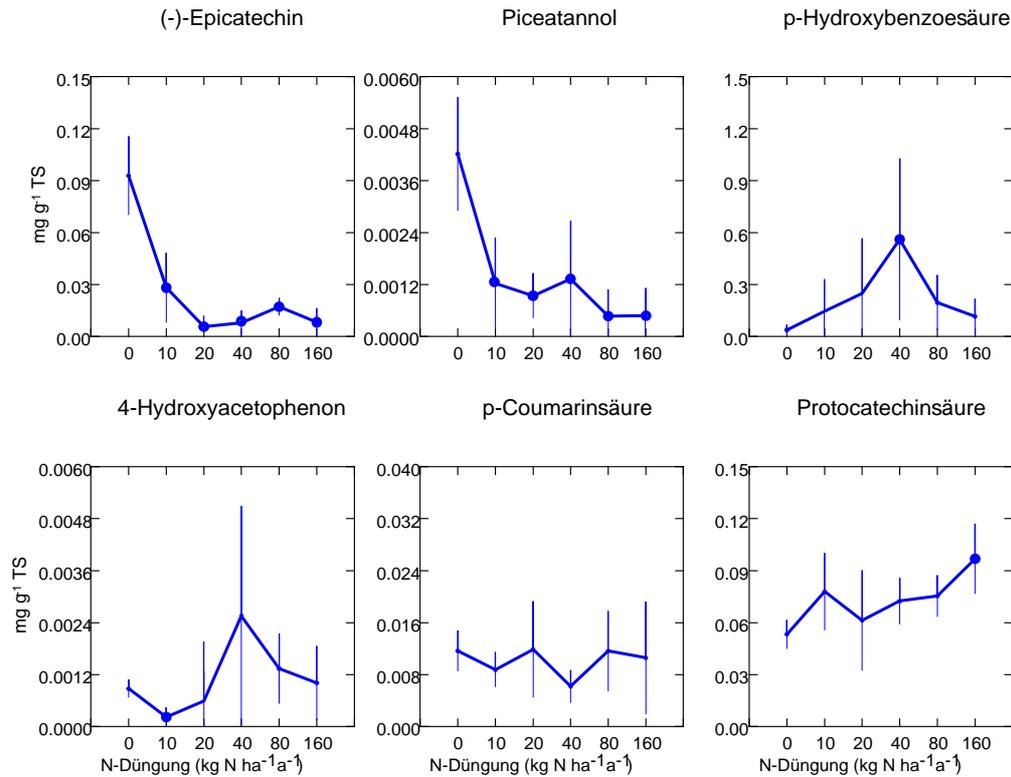


Abb. 54: Phenolische Verbindungen in Buchenwurzeln aus der N-Versuchsfläche Möhlin. Balken=95%-Vertrauensbereich. Vergrösserte Punkte: Unterschied zur Kontrolle signifikant mit $p < 0.05$.

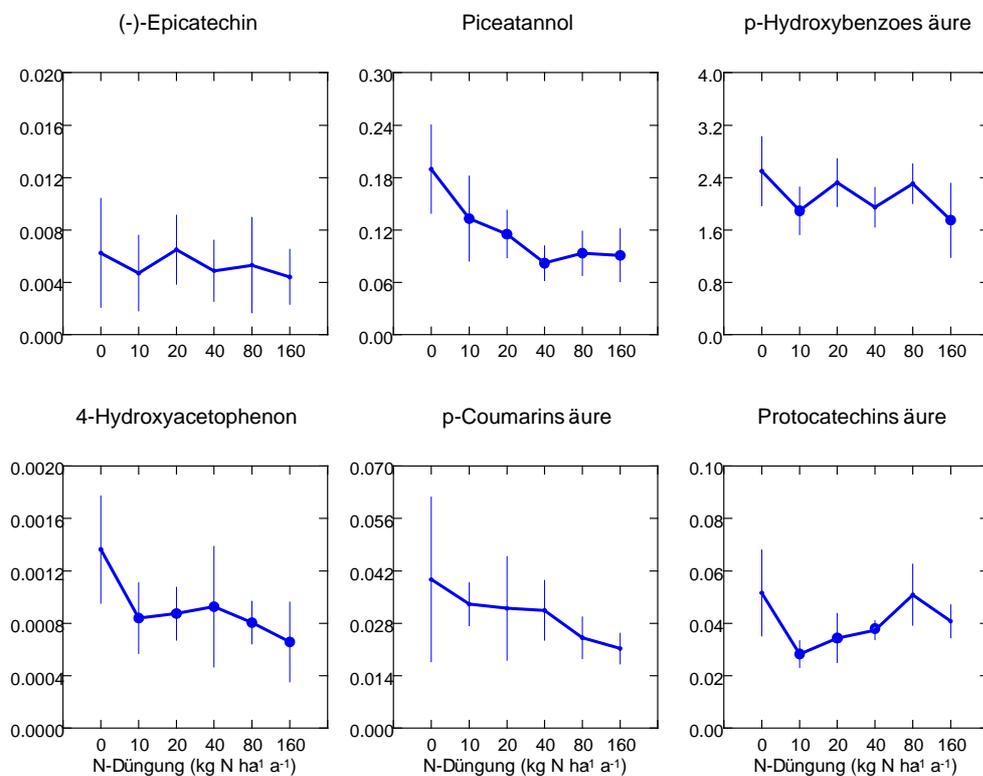


Abb. 55: Phenolische Verbindungen in Fichtenwurzeln aus der N-Versuchsfläche Möhlin. Balken=95%-Vertrauensbereich. Vergrösserte Punkte: Unterschied zur Kontrolle signifikant mit $p < 0.05$.

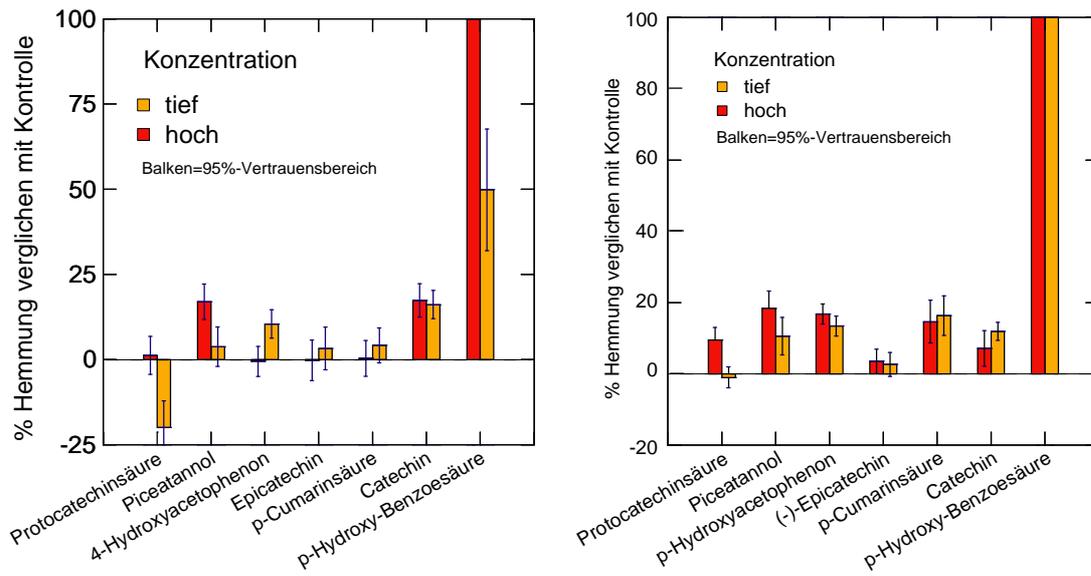


Abb. 56: Wirkung der in den Wurzeln gefundenen phenolischen Verbindungen auf das In-vitro Myzelwachstum von *Cylindrocarpon destructans* (links) und *Heterobasidion annosum* (rechts).

7 Befall der Sprossorgane durch Krankheiten und Schädlinge

Übermäßige Stickstoffversorgung kann bei Bäumen die Anfälligkeit für pilzliche Krankheiten (Teachman et al. 1980, Jung und Blaschke 1996) erhöhen. So zeigten Schwarzföhren nur bei erhöhten Stickstoffkonzentrationen in den Nadeln einen Befall mit den phytopathogenen Pilzen *Brunchorstia pinea* und/oder *Sphaeropsis sapinea* (Roelofs et al. 1985); vgl. Foto 4 und Foto 5. Lambert (1986) beobachtete den grössten Befall mit *Dothistroma pini* bei mit N gedüngten *Pinus radiata*. In den Stickstoffversuchen des IAP konnte nach 5 Jahren Behandlung von Buchen und Fichten mit 0-160 kg N ha⁻¹ a⁻¹ in den Versuchsfeldern Möhlin, Hochwald und Zugerberg ein signifikant erhöhter Befall mit pathogenen Pilzen und saugenden Insekten festgestellt werden, und dies bereits ab 10 kg N ha⁻¹ a⁻¹ bei einer atmosphärischen N-Deposition von 15-20 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (Tabelle 7, Flückiger und Braun 1999). Stickstoff scheint vor allem bei der Buche in der N-Fläche Zugerberg den Zweigdürre verursachenden Pilz *Apiognomonium errabunda* zu fördern (Abb. 57, Foto 6), während in der N-Fläche Hochwald dies der Blatt- und Zweigdürre verursachende Pilz *Phomopsis* sp. (*P. fagicola*?) ist (Abb. 58).



Foto 4: Mit *Sphaeropsis sapinea* befallene Schwarzföhren oberhalb von Biel.



Foto 5: Infolge Befalls mit *Sphaeropsis* abgestorbene Waldföhre bei Lyss.

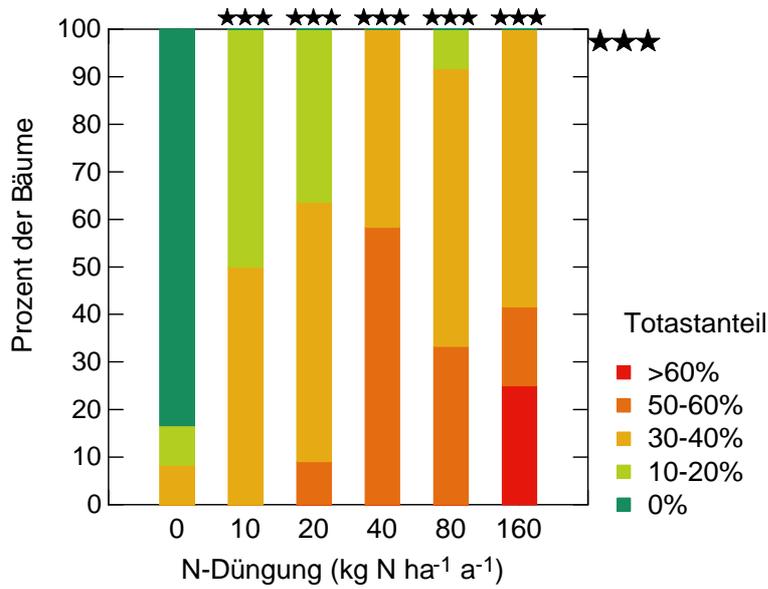


Abb. 57: Totastanteil bei Buchen in der N-Versuchsfläche Zugerberg im Sommer 1997, verursacht durch den Pilz *Apiognomonia errabunda* nach einer fünfjährigen Behandlung mit NH_4NO_3 . Unterschied zur Kontrolle signifikant mit *** $p < 0.001$, linearer Trend signifikant mit *** $p < 0.001$.



Foto 6: Infolge Befalls mit dem Pilz *Apiognomonia errabunda* abgestorbener Buchenzweig.

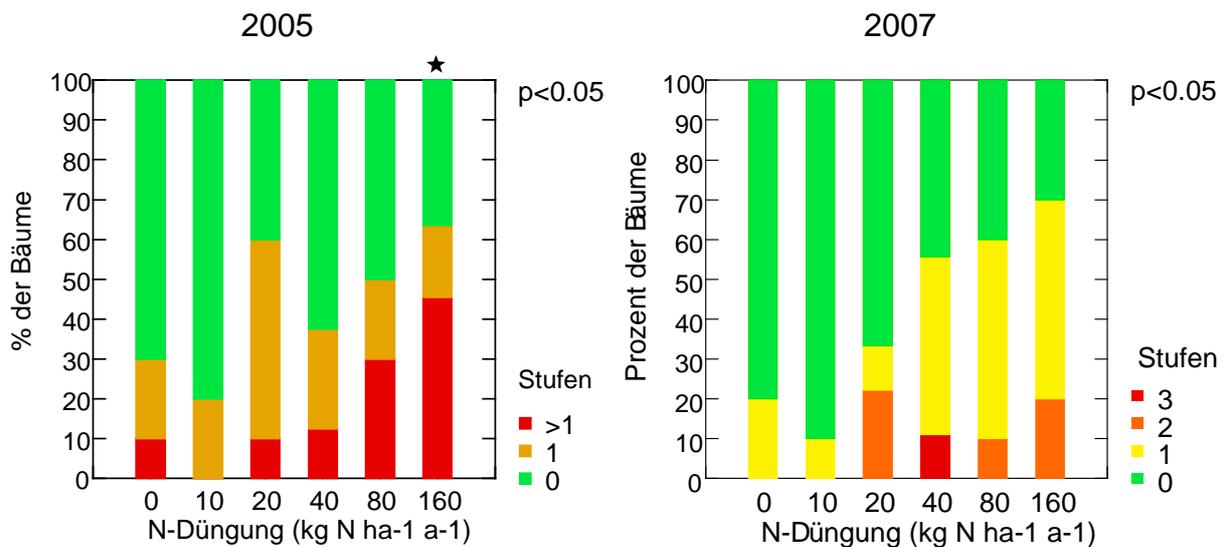


Abb. 58: Beziehung zwischen Punktnekrosen im Laub von jungen Buchen, verursacht durch *Phomopsis* sp., und der N-Düngung in der N-Versuchsfläche Hochwald 2005 (links) und 2007 (rechts). Beide Beziehungen sind mit $p < 0.05$ signifikant.

In der N-Versuchsfläche Axalp wurde bei der Lärche mit steigender N-Düngung eine zunehmende Befallsstärke mit dem Lärchenschüttepilz *Meria laricis* festgestellt (Abb. 59, Foto 7). Eine vergleichbare Beobachtung kann auch bei der Fichte in der N-Versuchsfläche Lurengo gemacht werden, wo bei höheren N-Gaben ein signifikant erhöhter Befall mit dem Fichtennadelrost *Chrysomyxa rhododendri* zu verzeichnen ist (Abb. 60, Foto 8). Allerdings konnte in der N-Fläche Rötiboden, wo generell ein hoher Befallsgrad mit diesem Pathogen besteht, keine N-bedingte Erhöhung festgestellt werden. Möglicherweise hängt dies mit der unterschiedlichen Magnesiumkonzentration zusammen, da der Befall mit *Chrysomyxa rhododendri* auch mit der Mg-Konzentration in den Nadeln korreliert (Abb. 64) und Magnesium auf dem Rötiboden, im Gegensatz zu Lurengo, durch die Düngung nicht vermindert wurde und die Konzentrationen dort im Mittel ausreichend sind (Abb. 11).

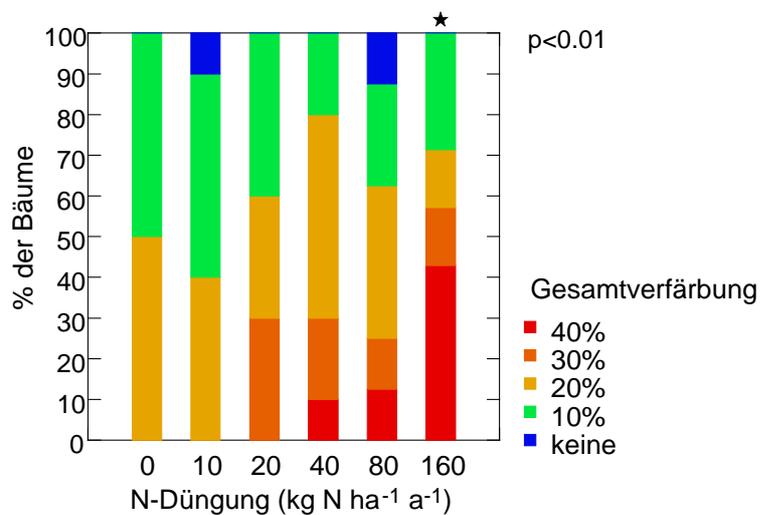


Abb. 59: Verfärbung von Lärchen auf der Axalp im Sommer 2002 infolge Befalls mit der Lärchenschütte *Meria laricis*.



Foto 7: Mit *Meria laricis* befallene Lärchennadeln auf der Axalp.

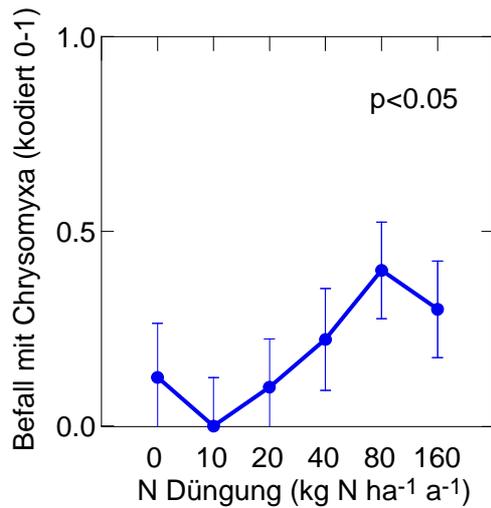


Abb. 60: Beziehung zwischen dem Chrysomyxabefall und der N-Düngung bei jungen Fichten in der N-Versuchsfläche Lurengo. Balken=Standardfehler.



Foto 8: Fruchtkörper des Fichtennadelrostes *Chrysomyxa rhododendri*

Neben dem direkten Einfluss von Stickstoff auf die Befallsintensität ist insbesondere der durch hohe N-Belastung verursachte Mangel an P, K und/oder Mg und die weiten Verhältnisse von Stickstoff zu Phosphor, Kalium und Magnesium als mögliche Ursache für einen erhöhten Befall zu erwähnen (Abb. 61, Abb. 62, Abb. 63, Abb. 64). In den IAP-Walddauerbeobachtungsflächen kann eine Beziehung zwischen dem Befall der Buche mit dem Buchenkrebs *Nectria ditissima* und der Phosphorkonzentration im Laub beobachtet werden (Abb. 65).

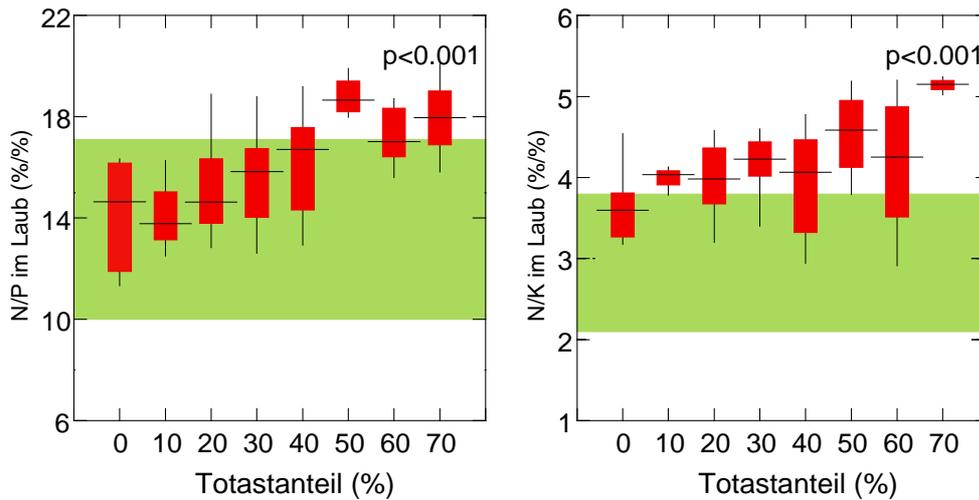


Abb. 61: Nährstoffverhältnisse (links N/P, rechts N/K) in Beziehung zum Totastanteil, verursacht durch den Pilz *Apiognomonia errabunda*, bei den Buchen in der N-Versuchsfläche Zugerberg im Sommer 1997.

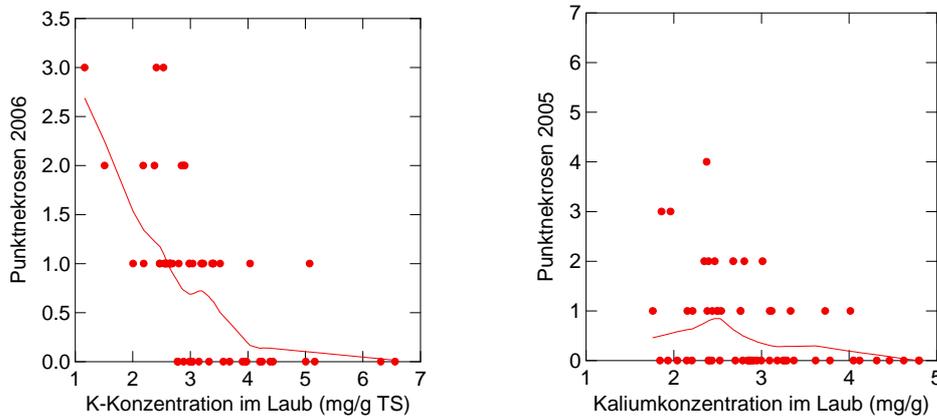


Abb. 62: Beziehung zwischen der K-Konzentration im Laub von jungen Buchen und Punktnekrosen auf dem Laub, verursacht durch *Phomopsis* sp. (Stufen 0-9) in der N-Versuchsfläche Hochwald. 2006: $p < 0.001$, 2005: $p < 0.01$.

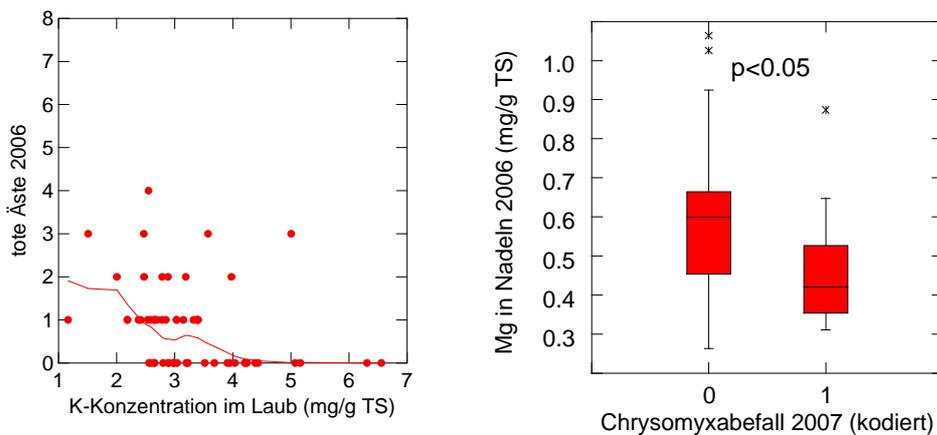


Abb. 63: Beziehung zwischen der K-Konzentration im Laub von jungen Buchen und Totastanteil, verursacht durch *Phomopsis* sp. (Stufen 0-9), in der N-Versuchsfläche Hochwald ($p < 0.001$).

Abb. 64: Beziehung zwischen Chrysomyxabefall und der Mg-Konzentration in einjährigen Nadeln von Fichten in der N-Versuchsfläche Lurengo.

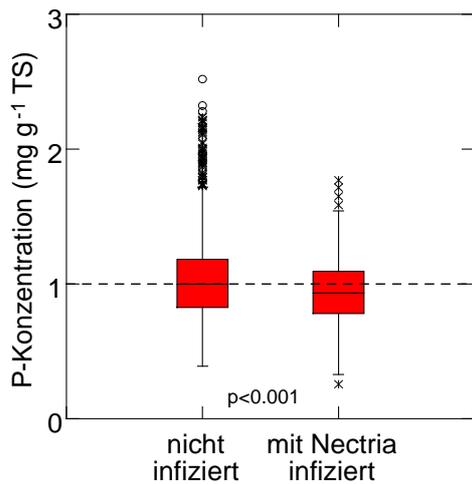


Abb. 65: Phosphorkonzentration im Laub von Buchengipfeltrieben, die mit Buchenkrebs (*Nectria ditissima*) infiziert waren. Der Unterschied ist signifikant mit $p < 0.001$.

Eine übermäßige Stickstoffversorgung von Bäumen kann aber auch die Anfälligkeit gegenüber saugenden Schädlingen fördern (McClure 1983, Watt et al. 1998). McClure 1980 (1980) fand eine positive Beziehung zwischen der N-Konzentration in den Nadeln verschiedener Arten von *Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Pseudotsuga* und der Befallsstärke bzw. der Überlebensrate von Nymphen, Weibchen mit Eiern und Anzahl Eier pro Weibchen der Schildlaus *Fiorina externa*. In Begasungsversuchen mit gefilterter Luft und Umgebungsluft entlang der Autobahn A2 mit einer mittleren N-Belastung von 500-1200 ppb NO_2 resultierte eine signifikant erhöhte N-Konzentration im Laub von *Crataegus* (Umgebungsluft 22.7 mg N g⁻¹ TS, Filterluft 19.5 mg g⁻¹ TS) und deutlich erhöhte Aminosäurekonzentrationen in den Siebröhren, verbunden mit einer signifikant erhöhten Populationsentwicklung von *Aphis pomi* (Braun und Flückiger 1985) (Abb. 66, Tabelle 8). In der N-Versuchsfläche Schönenbuch entwickelte sich eine stärkere Population der Buchenblattbaumlaus *Phyllaphis fagi* auf jungen Buchen, die mit erhöhten Stickstoffgaben behandelt wurden (Abb. 67).

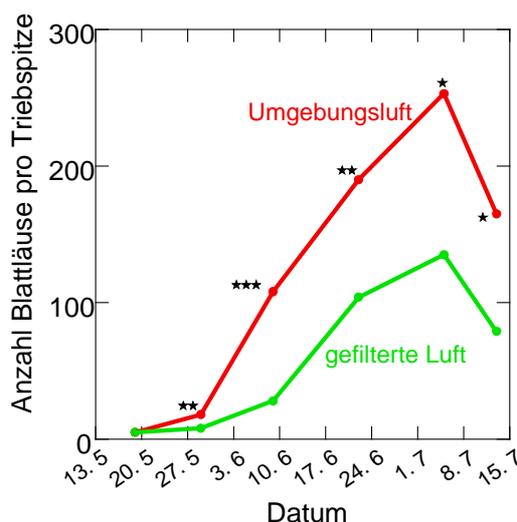


Abb. 66: Entwicklung einer Population der Blattlaus *Aphis pomi* auf vertopften *Crataegus* in Begasungskammern entlang der Autobahn A2. Unterschied zwischen den beiden Bedingungen signifikant mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Tabelle 7: Parasitenbefall von Buchen und Fichten in Stickstoffdüngungsexperimenten (0-160 kg N ha⁻¹ a⁻¹). Zahlen sind mittlere Bonitierungsstufen (0-9) ± Standardfehler

Baumart	Fläche	Jahr	Parasit	Linearer Trend	0 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	10 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	20 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	40 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	80 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	160 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹
Fagus sylvatica	Hochwald	1997	Phomopsis sp.	*	0.25 ± 0.25	0.5 ± 0.36	1.33 ± 0.36**	0.83 ± 0.37	1.33 ± 0.51*	1.33 ± 0.51*
Fagus sylvatica	Hochwald	1998	Phomopsis sp.	*	0.08 ± 0.08	0.31 ± 0.13	2.50 ± 0.69***	4.27 ± 0.57***	3.25 ± 0.54***	1.83 ± 0.41***
Fagus sylvatica	Möhlin	1997	Apiognomonias errabunda	***	0.33 ± 0.26	0.85 ± 0.27	0.75 ± 0.28	1.92 ± 0.56*	1.50 ± 0.36	3.33 ± 0.57***
Fagus sylvatica	Zugerberg	1997	Apiognomonias errabunda	***	0.33 ± 0.26	2.62 ± 0.24***	3.27 ± 0.38***	4.67 ± 0.36***	4.00 ± 0.44***	5.00 ± 0.49***
Fagus sylvatica	Zugerberg	1998	Apiognomonias errabunda	***	0.12 ± 0.12	0.23 ± 0.16	0.88 ± 0.34	1.00 ± 0.34	1.00 ± 0.46	2.50 ± 0.65**
Fagus sylvatica	Zugerberg	1997	Phyllaphis fagi	*	2.83 ± 0.41	2.23 ± 0.38	2.55 ± 0.31	2.50 ± 0.19	2.92 ± 0.38	3.82 ± 0.60
Picea abies	Zugerberg	1996	Botrytis cinerea	***	0.0 ± 0.0	0.29 ± 0.17	0.49 ± 0.18	0.08 ± 0.05	2.09 ± 0.53***	4.72 ± 1.15***
Picea abies	Zugerberg	1998	Cinara pilicornis	**	5.65 ± 0.63	7.20 ± 0.42	5.93 ± 0.34	6.22 ± 0.70	7.45 ± 0.50*	7.80 ± 0.52*
Picea abies	Zugerberg	1998	Sacchiphantes abietis	**	2.62 ± 0.45	2.29 ± 0.49	3.45 ± 0.52	3.45 ± 0.52	4.09 ± 0.77	4.80 ± 0.68*

Tabelle 8: Zucker und Aminosäuren im Phloemexudat von *Crataegus* aus dem Begasungsversuch and der Autobahn A2 im Verhältnis zur Sorbitkonzentration. *: signifikanter Unterschied zwischen Umgebungsluft und gefilterter Luft.

	Umgebungsluft	gefilterte Luft
Sorbit ($\mu\text{g ml}^{-1}$)	114	151
Zucker ($\text{ng } \mu\text{g}^{-1}$ Sorbit)		
Glucose	36.9	37.5
Fructose	55.0*	128
Aminosäuren ($\text{ng } \mu\text{g}^{-1}$ Sorbit)		
Asparagin	28.1	22.1
Glutamin	42.6*	26.2
Serin	4.2	4.7
Asparaginsäure	6.4	7.4
Glutaminsäure	12.2	15.9
Glycin	1.1	1.1
Arginin	2.6	2.3
Alanin	1.7	1.8
γ -Aminobuttersäure	1.0	0.9
Prolin	0.6	0.7
Valin	1.5	1.1
Isoleucin und Leucin	1.3	0.9
Lysin	1.3	1.3
Tyrosin	0.9	0.8

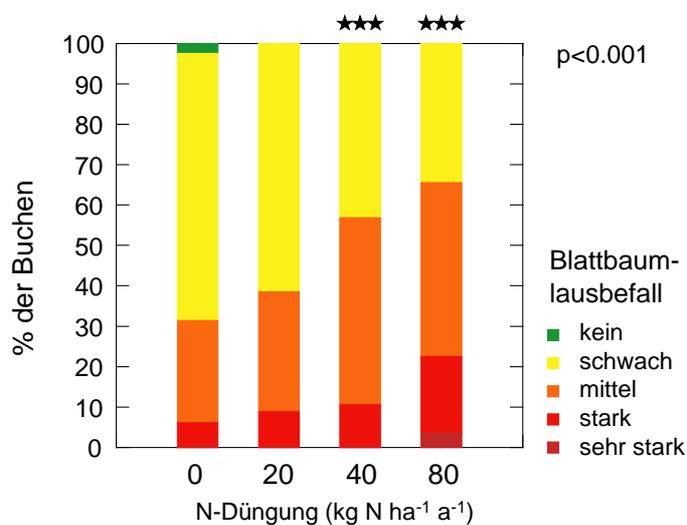


Abb. 67: Befallsgrad von Buchen mit der Buchenblattbaumlaus *Phyllaphis fagi* bei steigender N-Düngung.

Bei den Fichten im Glattal (Wangen, Volketswil), an denen 2005 ein ausserordentlicher Befall mit der grossen Fichtenquirlschildlaus *Physokermes piceae* beobachtet worden war, wurde ein hohes N/K-Verhältnis bzw. ein akuter K-Mangel in den Nadeln gemessen (Abb. 68, Foto 9, Foto 10). Eine gute K-Versorgung erhöht die Resistenz von Pflanzen gegenüber Parasiten, sowohl pilzlichen Krankheitserregern als auch saugenden Insekten sowie Milben (Perrenoud 1976, Marschner 1995). Das gilt auch weitgehend für eine ausreichende P-Versorgung (Prabhu et al. 2007) und teils auch Mg-Versorgung (Jones und Huber 2007). Sowohl für Pathogene als auch für saugende Insekten sind freie Aminosäuren für ihre Entwicklung erforderlich (Huber und Keeler 1977, Braun und Flückiger 1985, Braun und Flückiger 1989, Bolsinger und Flückiger 1989). Untersuchungen des IAP bei N-gedüngten Buchen und Fichten zeigen, dass mit steigenden N-Gaben die Konzentration von freien Aminosäuren in den Blättern und Nadeln deutlich zunimmt (Abb. 69, Abb. 70), insbesondere die für das Pilzwachstum und Sporulation

wichtige Glutaminsäure und Asparaginsäure, die bei Buche bereits ab $25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ signifikant erhöht sind (Garraway und Evans 1984). Sowohl im Experiment mit N-gedüngten Buchen und Fichten als auch bei Waldbäumen nehmen mit steigender N-Konzentration im Laub bzw. in den Nadeln Aminosäuren wie Arginin, Asparaginsäure, Glutamin, die für das Wachstum und die Sporulation von Pilzen wichtig sind, signifikant zu (Abb. 71- Abb. 76). Andererseits sinkt die Glutaminsäurekonzentration in Fichtennadeln mit zunehmender K-Konzentration in den Nadeln (Abb. 77).



Foto 9: Infolge starken Befalls mit der Fichtenquirlschildlaus vergilbte Fichten in Wangen/Volketswil.



Foto 10: Fichtenquirlschildlaus *Physokermes piceae*.

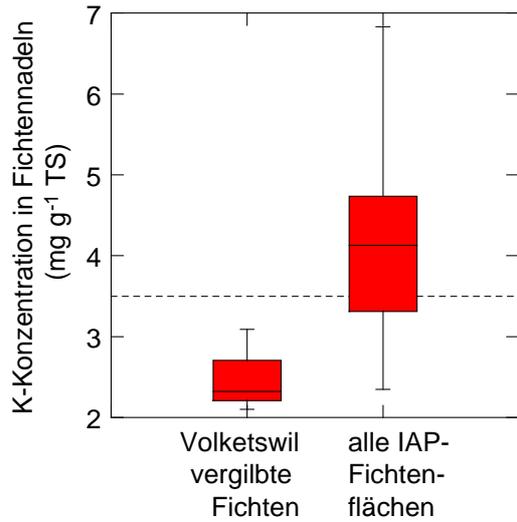


Abb. 68: K-Konzentration in Fichtennadeln von Volketswil im Vergleich zu den IAP-Dauerbeobachtungsflächen.

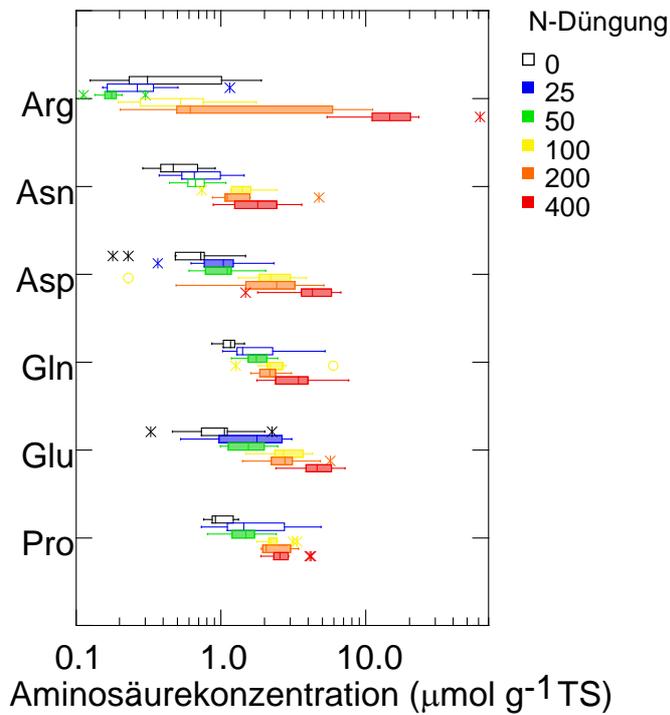


Abb. 69: Mittlere Konzentration der wichtigsten freien Aminosäuren in Buchenlaub nach achtjähriger Behandlung mit sechs verschiedenen N-Düngestufen. Signifikante Unterschiede zur Kontrolle sind angegeben mit gefüllten Boxen

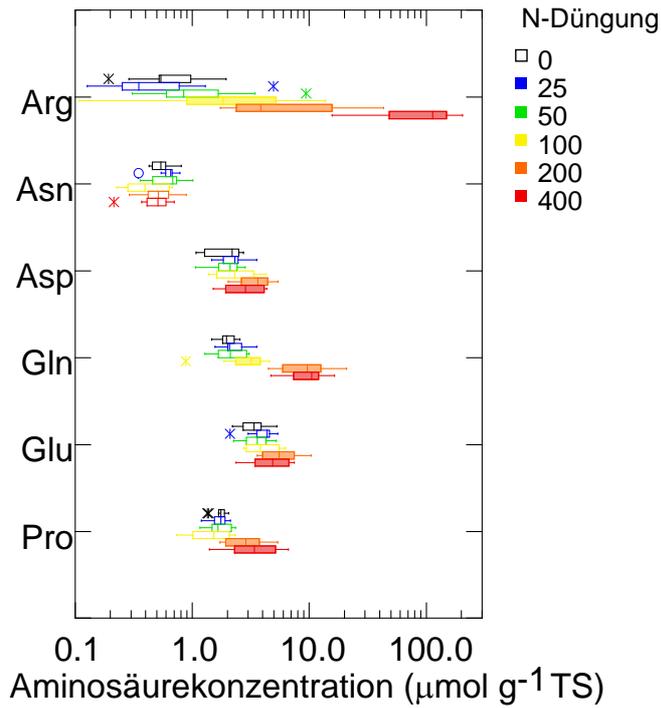


Abb. 70: Mittlere Konzentration der wichtigsten freien Aminosäuren in diesjährigen Fichtennadeln nach achtjähriger Behandlung mit sechs verschiedenen N-Düngestufen. Signifikante Unterschiede zur Kontrolle sind angegeben mit gefüllten Boxen.

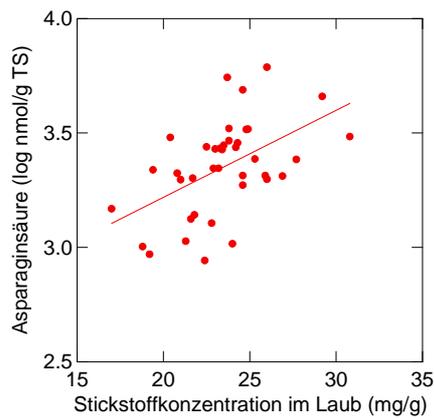


Abb. 71: Beziehung zwischen der Asparaginsäure- und der Stickstoffkonzentration im Buchenlaub. $p < 0.01$, $r^2 = 0.26$, $n = 39$.

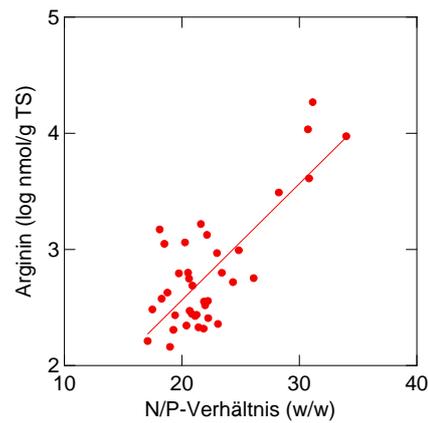


Abb. 72: Beziehung zwischen der Argininkonzentration in Buchenlaub und dem N/P-Verhältnis. $p < 0.001$, $r^2 = 0.60$, $n = 38$.

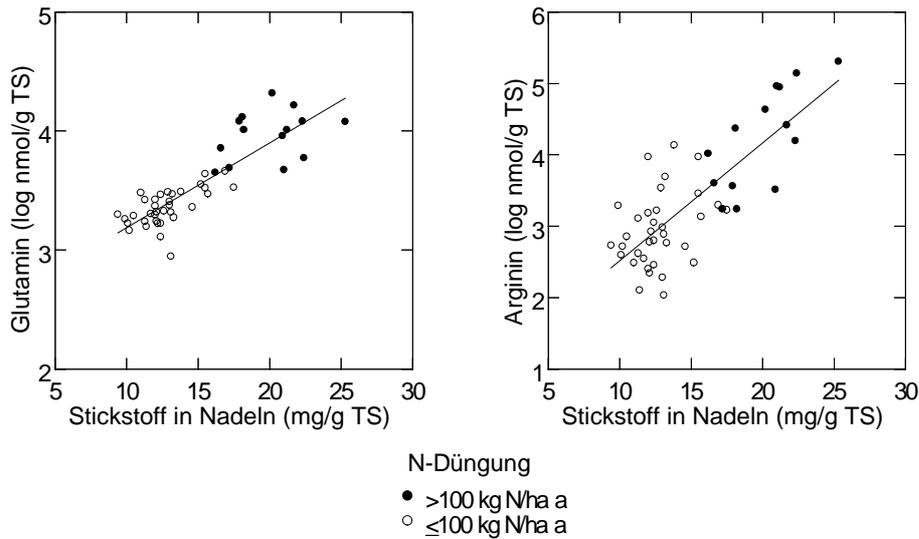


Abb. 73: Beziehung zwischen der Glutamin- ($p < 0.001$, $r^2 = 0.74$) und der Argininkonzentration ($p < 0.001$, $r^2 = 0.62$) in diesjährigen Fichtennadeln mit der Stickstoffkonzentration in den Nadeln.

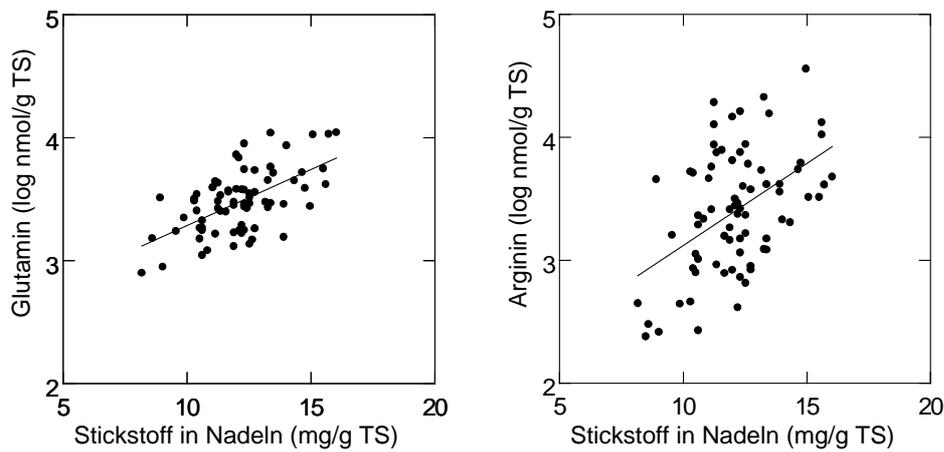


Abb. 74: Beziehung zwischen der Glutamin- ($p < 0.001$, $r^2 = 0.36$) und der Argininkonzentration ($p < 0.001$, $r^2 = 0.23$) in diesjährigen Fichtennadeln mit der Stickstoffkonzentration in einjährigen Nadeln.

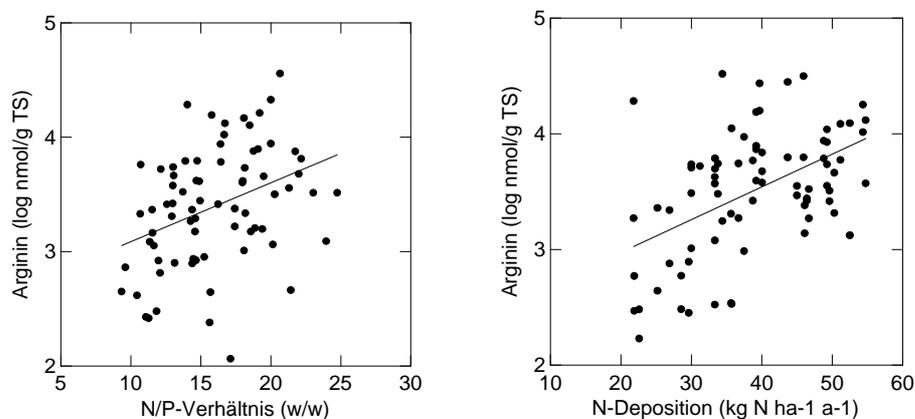


Abb. 75: Beziehung zwischen Argininkonzentration und N/P-Verhältnis in einjährigen Fichtennadeln. Regression $p < 0.001$, $r^2 = 0.28$, $n = 73$.

Abb. 76: Beziehung zwischen der Argininkonzentration in einjährigen Nadeln und der modellierten N-Deposition. $p < 0.001$, $r^2 = 0.34$, $n = 74$.

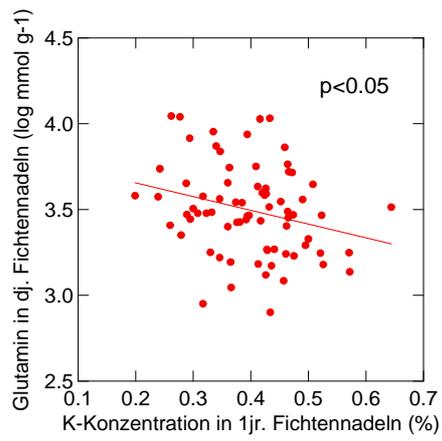


Abb. 77: Glutaminkonzentration in diesjährigen und Kaliumkonzentration in 1jährigen Fichtennadeln von Walddauerbeobachtungsflächen (1995).

8 Wechselwirkungen von Stickstoff mit Standort und Witterung

8.1 Bodenversauerung

Je nach mineralogischer Zusammensetzung des Bodens bewirkt Stickstoff eine erhebliche Beschleunigung der Bodenversauerung (Abb. 78). So bewirkte die Stickstoffdüngung auf dem basenarmen Standort der N-Versuchsfläche Zugerberg (saure Braunerde, $\text{pH}(\text{CaCl}_2)$ 4.01, Basensättigung 8.5%) eine deutliche Zunahme der Nitratauswaschung (Abb. 79, Abb. 80) und eine starke Abnahme des BC/Al-Verhältnisses in der Bodenlösung (Abb. 81) bei gleichzeitigem Anstieg von Al. BC/Al-Verhältnisse von weniger als 1 gelten als kritisch. Unterhalb dieses Verhältnisses steigt das Risiko einer Wachstumshemmung stark an (Sverdrup und Warfvinge 1993). In den Bodenlösungsproben besteht generell eine positive Korrelation zwischen Al und NO_3^- (Abb. 84). Eine Al-Konzentration von ≥ 2 meq/l gilt als kritisch (Posch et al. 2003). Durch die zunehmende Acidität verliert der Boden an Fruchtbarkeit bzw. wertvolle Nährstoffe, die basischen Kationen Ca, Mg und K. Eine Basensättigung (BS) $\leq 15\%$ gilt als kritisch, bei einer BS $\leq 5\%$ ist der Boden gar als irreversibel geschädigt zu bezeichnen (Ulrich und Sumner 1991). Allein zwischen 1996 und 2005 hat die Basensättigung in den Walddauerbeobachtungsflächen in kalkfreien Horizonten (51% der Proben in 60% der Flächen) im Mittel um 5.3% abgenommen, der pH-Wert ($\text{pH}(\text{CaCl}_2)$) um 0.11 Einheiten. Diese Veränderungen sind vornehmlich der hohen N-Belastung der Wälder zuzuschreiben (Kurz und Rihm 1997). Eine Folge dieser zunehmenden Acidität ist auch das Verschwinden von Regenwürmern. Unterhalb von $\text{pH}(\text{CaCl}_2) \leq 4.5$ nimmt die Population stark ab, unterhalb von $\text{pH} \leq 3.5$ verschwinden sie ganz (Abb. 85) (Curry 1998).

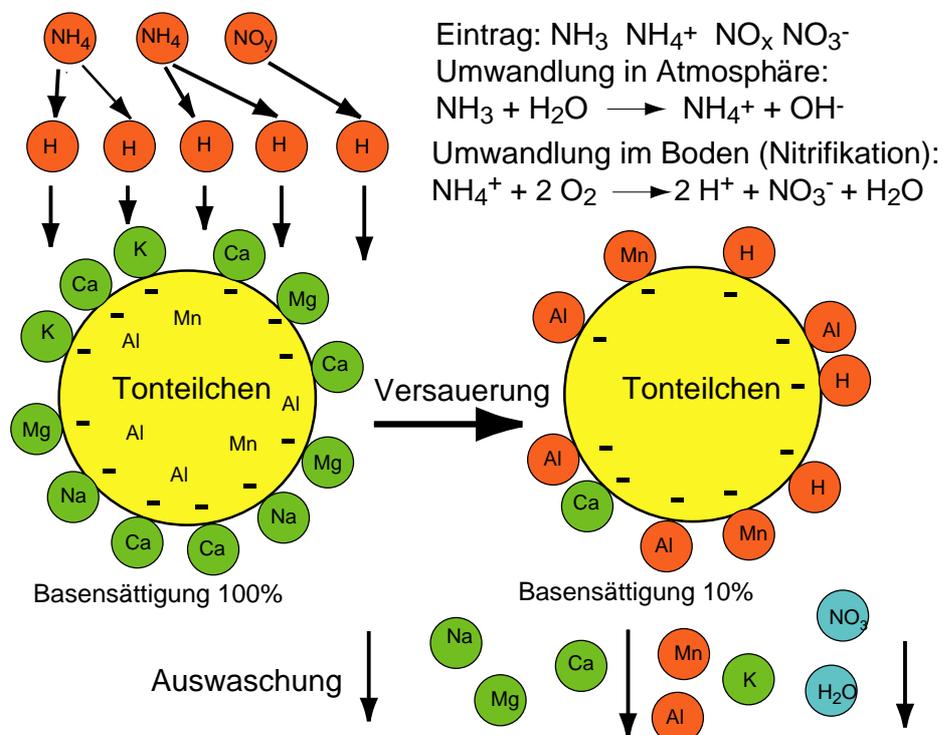


Abb. 78: Schema der Vorgänge bei der Bodenversauerung durch Stickstoff.

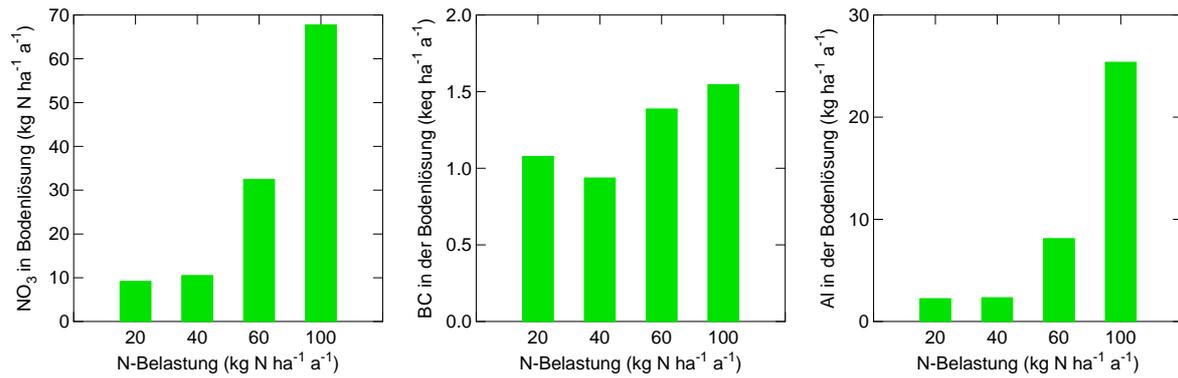


Abb. 79: Frachten von Stickstoff (links), basischen Kationen (Mitte) und Aluminium (rechts) in der Bodenlösung der N-Versuchsfläche Zugerberg (Mittelwert 1998-2007).

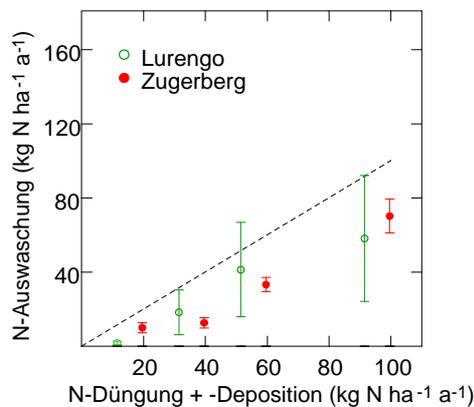


Abb. 80: N-Auswaschung in Lurengo (9 Jahre) und auf dem Zugerberg (11 Jahre). Balken: Standardfehler zwischen verschiedenen Jahren. Die gestrichelte Linie ist die 1:1 Linie. Im Schnitt werden 81% des ausgebrachten Stickstoffs auf dem Zugerberg und 78% in Lurengo ausgewaschen (Lurengo Hochrechnung von Sommermonaten).

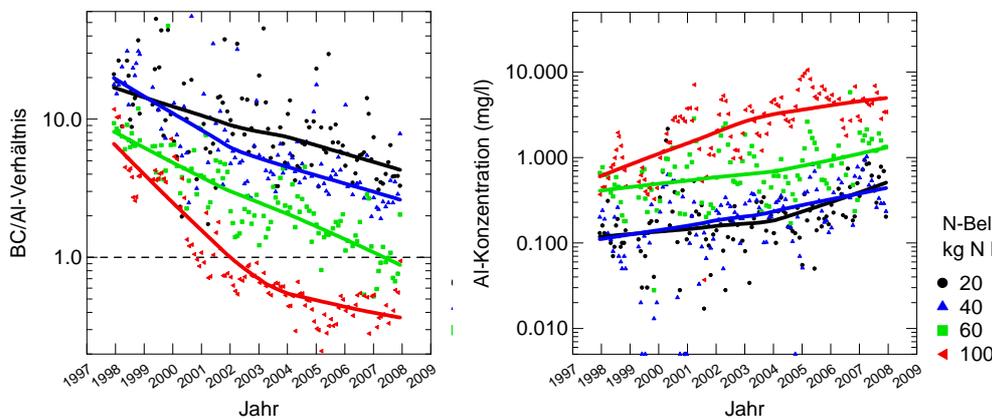


Abb. 81: Verhältnis zwischen basischen Kationen und Aluminium (links) und Aluminiumkonzentration (rechts) in der Bodenlösung der N-Versuchsfläche Zugerberg in 50 cm Tiefe. N-Deposition $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ entspricht der Kontrolle (atmosphärische N-Deposition am Standort).

Auf den basenarmen N-Versuchsflächen Zugerberg und Lurengo wurde die Basensättigung in verschiedenen Tiefen nach 13 Jahren N-Düngung bestimmt. Ab einer Düngung von $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ nahm in der Fläche Zugerberg die Basensättigung bis in eine Tiefe von 10 cm signifikant ab (Abb. 82). In tieferen Bodenschichten betrug die Basensättigung im Mittel noch 10% und liegt somit deutlich im kritischen Bereich von unter 15%. In der N-Versuchsfläche Lurengo ist die Basensättigung im obersten Horizont erst bei $160 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ signifikant vermindert. In den tiefer gelegenen Horizonten lassen sich lediglich Trends beobachten.

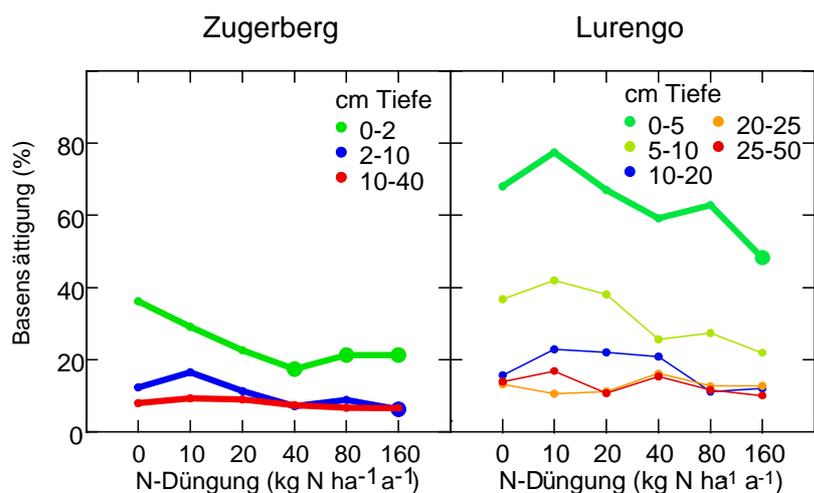


Abb. 82: Nach 13 Jahren N-Behandlung hat in der Versuchsfläche Zugerberg die Basensättigung in allen drei beprobten Bodenschichten abgenommen, in Lurengo nur im obersten Horizont. Dicke Linien: signifikante Abnahme mit zunehmender N-Düngung, dicke Punkte: signifikanter Unterschied zur Kontrolle ($p < 0.05$).

Die pH-Werte änderten sich ebenfalls, überraschenderweise auch in den beiden Kalkflächen Hochwald und Axalp (Abb. 83). In Lurengo ist lediglich ein Trend zu beobachten.

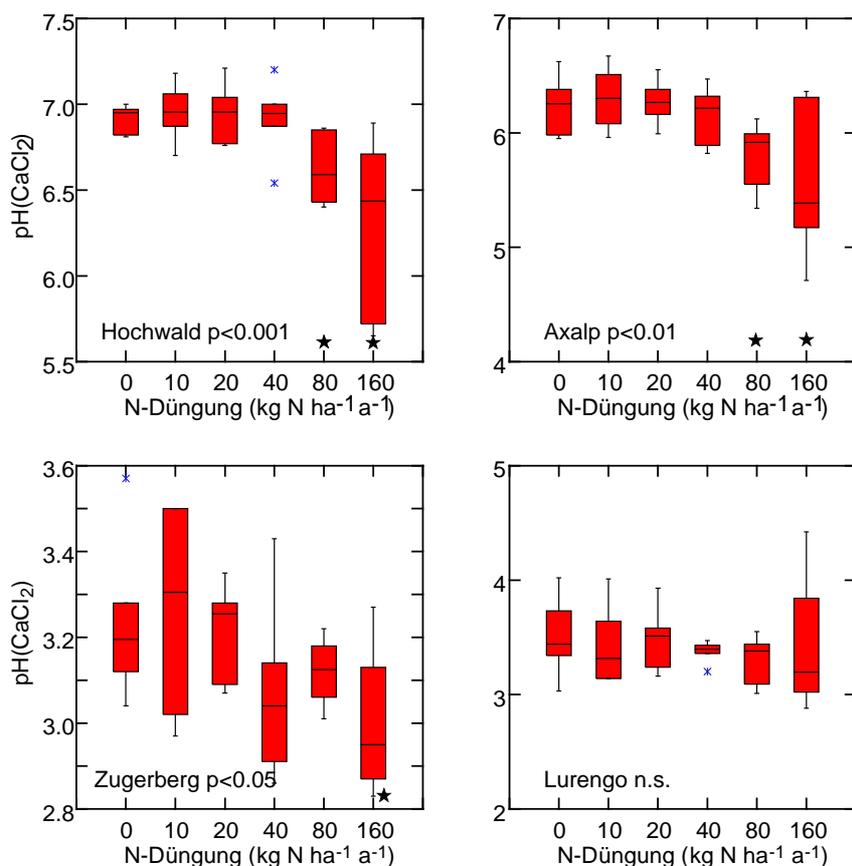


Abb. 83: pH-Werte ($\text{pH}(\text{CaCl}_2)$) im Oberboden der Versuchsflächen im Sommer 2009

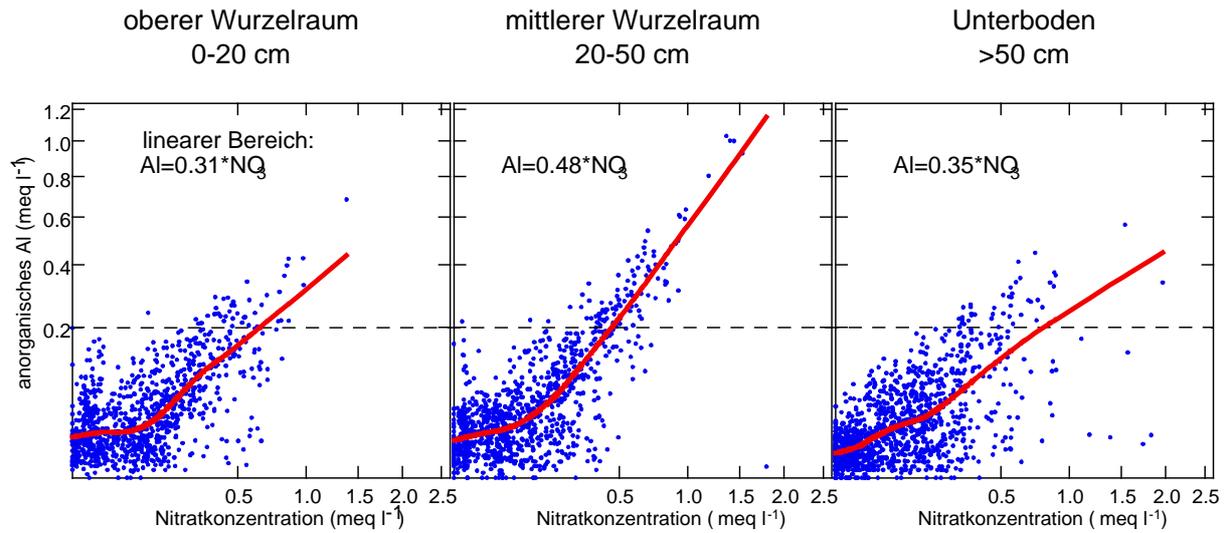


Abb. 84: Hohe Konzentrationen von Nitrat in der Bodenlösung werden von hohen Aluminiumkonzentrationen begleitet. Gestrichelte Linie: kritische Aluminiumkonzentration nach UNECE (1996)

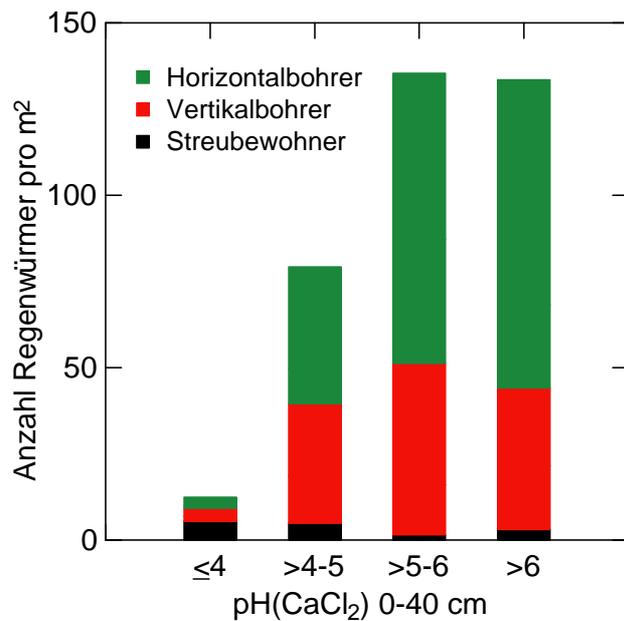


Abb. 85: Anzahl Regenwürmer in Abhängigkeit vom Boden-pH-Wert.



Foto 11: Regenwürmer

8.2 Bodenmikrobiologie

Stickstoff beeinflusst auch die Bodenmikrobiologie. Wallenstein et al. (2006) konnten zeigen, dass sowohl die mikrobielle Biomasse als auch die mikrobielle Aktivität bei erhöhter N-Belastung in Waldböden erheblich abnimmt. Untersuchungen des A-Horizontes der N-Versuchsflächen Hochwald, Axalp, Zugerberg und Lurengo bestätigen grösstenteils diesen Befund. Mit zunehmender N-Düngung nahm die *gesamte* mikrobielle Biomasse in Hochwald und Lurengo signifikant ab (Abb. 86). Gleiches fand sich für die *aktive* mikrobielle Biomasse in Hochwald und Zugerberg (Abb. 87). Einzig die Fläche Axalp zeigt eine Zunahme der gesamten mikrobiellen Biomasse bei steigender N-Düngung (Abb. 86). Eine abnehmende mikrobielle Biomasse kann sich auf die Stoffumsetzung im Boden negativ auswirken. Gleichzeitig zeigen verschiedene Stress- und Nährstoffindikatoren (Tabelle 9) fast durchgängig negative Effekte, d.h. zunehmenden Stress und vorhandene Nährstofflimitierungen, durch steigende N-Düngung an. Ursächlich hierfür sind die entweder bereits von vorneherein sehr niedrigen pH-Werte in Zugerberg und Lurengo oder sinkende pH-Werte mit zunehmender N-Düngung in Hochwald und Axalp. Hinzu kommen die durch die Stickstoffdüngung hervorgerufenen Nährstoffungleichgewichte bzw. -limitierungen (Braun et al. 2010).

Eine Verschiebung der gesamten mikrobiellen Gemeinschaft auf Grund von Stickstoff konnte ebenfalls anhand von Fettsäureanalysen nachgewiesen werden (Abb. 88). Gleiches stellten auch Frey et al. (2004) anhand von Bodenenzym-Mustern (*funktionelle* Diversität der mikrobiellen Gemeinschaft) und Waldrop et al. (2004) anhand von Fettsäuremustern (*strukturelle* Diversität der mikrobiellen Gemeinschaft) fest. Signifikant unterschiedliche mikrobielle Gemeinschaften im Vergleich zur Kontrolle fanden sich deutlich in Hochwald ab einer N- Zugabe von $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und auf dem Zugerberg ab $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Vage Verschiebungen liessen sich in Axalp ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und in Lurengo ab $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ feststellen, eindeutig wurden diese dann bei der höchsten Düngerstufe von $160 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Verantwortlich hierfür dürften die signifikante Abnahme von Pilzen, insbesondere von Endomykorrhiza, und eine Veränderung des Verhältnisses von Pilzen zu Bakterien sein (Tabelle 9). Vor allem der Rückgang von Pilzen stellt einen gravierenden Einschnitt in die Nährstoffversorgung der Wurzeln, respektive der Bäume dar und führt u.a. zu verringertem Wachstum und Nährstoffungleichgewichten.

Zusammengefasst stellen Hochwald und Zugerberg die zwei sensibelsten Standorte dar, die Flächen Axalp und Lurengo zeigen entweder keine, uneinheitliche oder sehr späte Reaktionen auf Stickstoff. Es sind aber nicht alle Reaktionen negativ, in den beiden Kalkflächen zeigen sich sogar vereinzelt positive Reaktionen auf Stickstoff so z.B. auf die gesamte mikrobielle Biomasse (Axalp) und zwei Stress-Indikatoren (Hochwald). Einheitlich verhalten sich alle Flächen in Bezug auf die Verschiebung der mikrobiellen Gemeinschaft, Endo- und Ektomykorrhiza, das Verhältnis von Pilzen zu Bakterien und zwei weiteren Stress- bzw. Nährstoffindikatoren. Es bleibt festzuhalten, dass durch die Zugabe von Stickstoff erhebliche Veränderungen der Bodenmikrobiologie hervorgerufen werden. Diese fallen in den untersuchten Flächen z.T. ähnlich aus, aber es kommen auch standortspezifische Unterschiede zum Tragen.

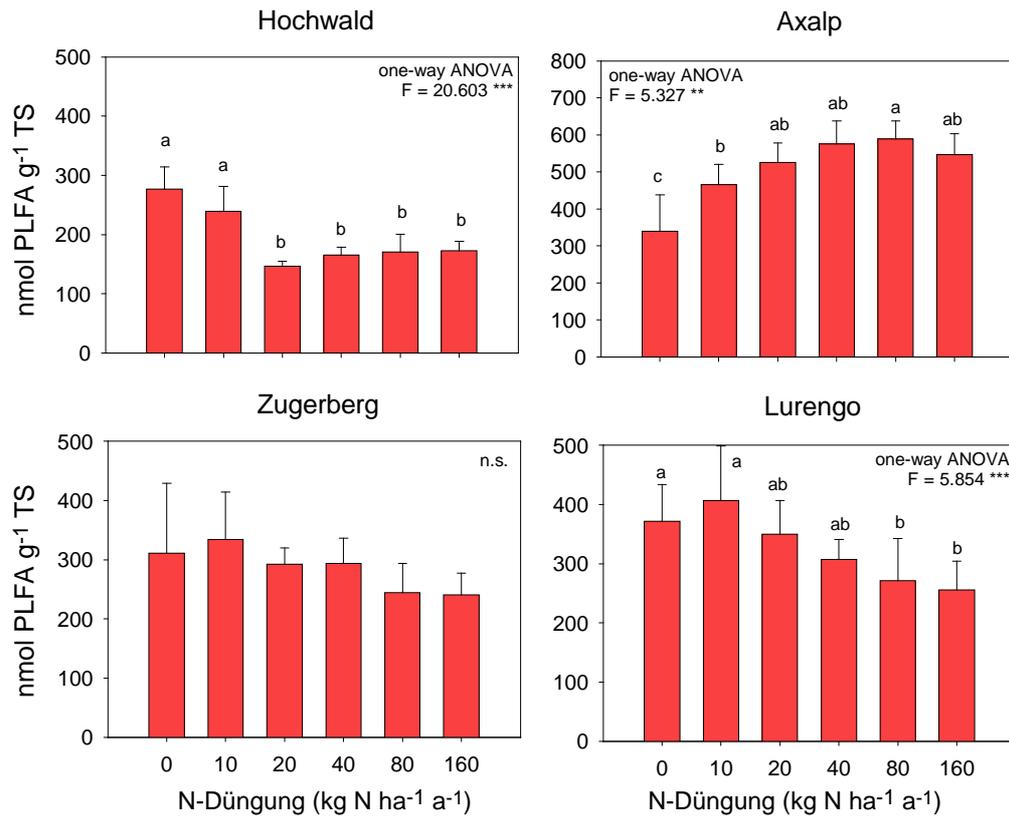


Abb. 86: Gesamte mikrobielle Biomasse, als Summe der Phospholipide (PLFA). Balken mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Tukey`s HSD, $P < 0.05$). N-Effekt: *** entspricht $P < 0.001$.

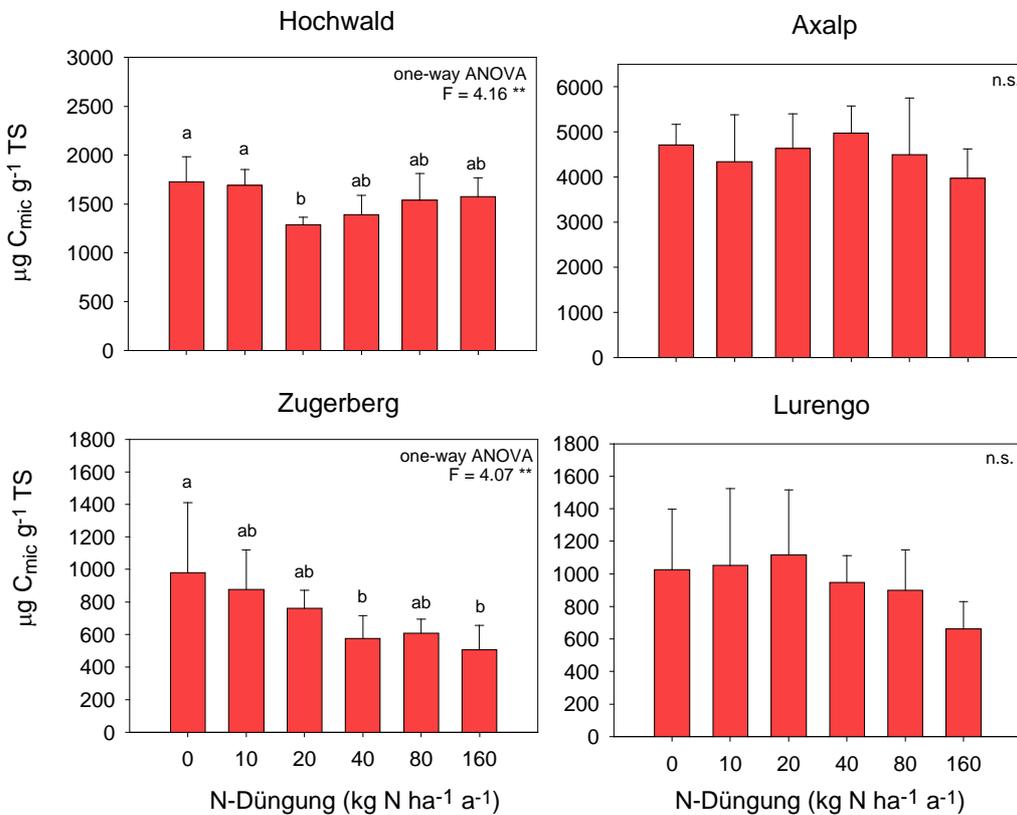


Abb. 87: Aktive mikrobielle Biomasse, aus substratinduzierter Respiration. Balken mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Tukey`s HSD, $P < 0.05$). N-Effekt: ** entspricht $P < 0.01$.

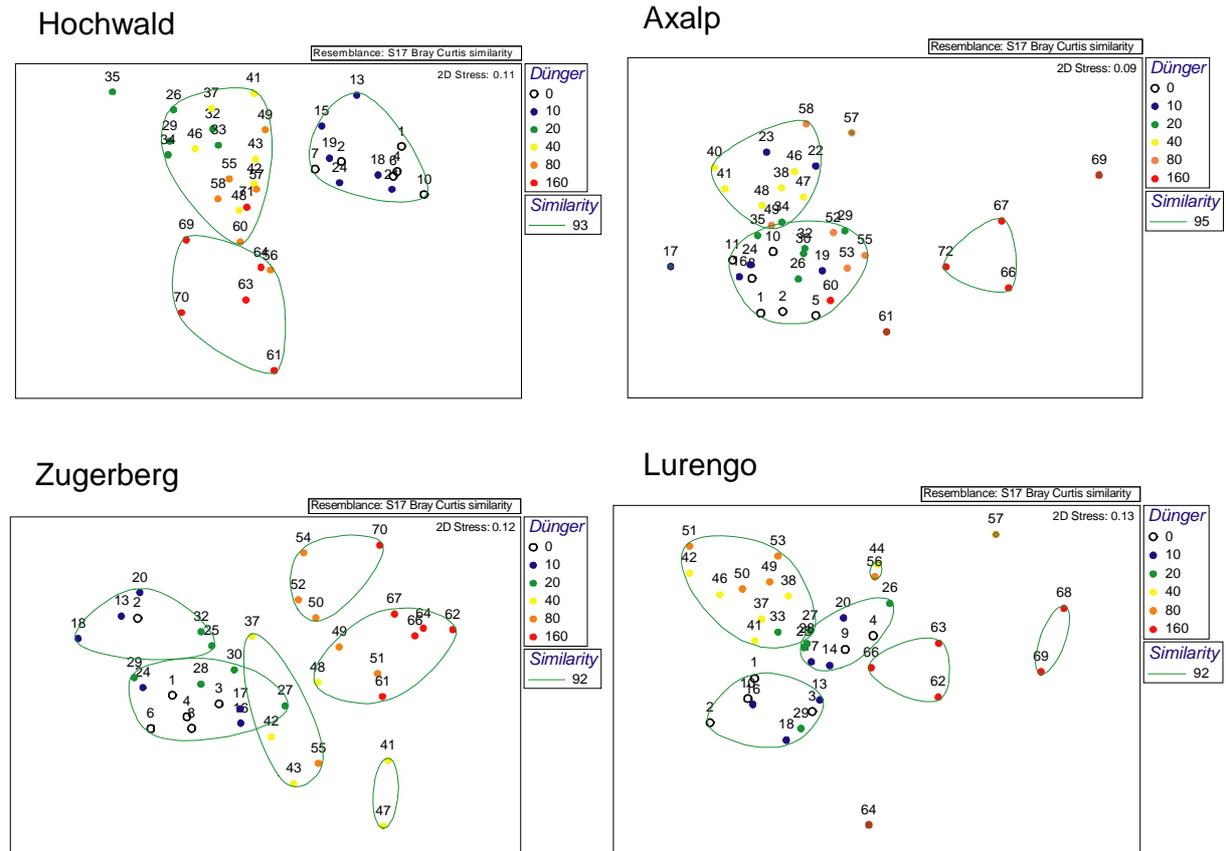


Abb. 88: Multidimensionale Skalierung (MDS) des Fettsäuremuster der mikrobiellen Gemeinschaft im Boden der vier N-Versuchsflächen. N-Düngerunterschiede: ** entspricht $P < 0.01$. Die Punkte sind Einzelbäume, mit N-Behandlungen in unterschiedlichen Farben gekennzeichnet, die grünen Linien umfassen ähnliche Muster.

Tabelle 9: Zusammenfassung der Veränderungen der mikrobiellen Gemeinschaft durch N-Düngung in den vier N-Versuchsflächen (rot: negativer N-Effekt, grün: positiver N-Effekt, ~ vager N Effekt, √ deutlicher N-Effekt)

	Hochwald	Axalp	Zugerberg	Lurengo
Mikrobielle Gemeinschaftsverschiebung durch N	√ ab 20	~ ab 10	√ ab 40	~ ab 40
Gesamte mikrobielle Biomasse (Summe Fettsäuren)	↓ ab 20	↑ ab 10	-	↓ ab 160
Aktive mikrobielle Biomasse (SIR)	↓ nur 20	-	↓ nur 40, 160	-
Endomykorrhiza – 16:1ω5	↓ ab 160	↓ ab 80	↓ ab 40	↓ ab 160
Pilze – 18:2ω6c (Saprophyten, Ektomykorrhiza)	-	-	-	-
Pilze / Bakterien	↓ ab 20	↓ ab 160	↓ ab 160	↓ ab 160
Unsaturation Index (Nährstoffe, Stress)	↓ ab 160	↓ ab 160	↓ ab 40	↓ ab 160
Basal Respiration (O ₂ -Verbrauch)	↓ ab 20	↓ ab 160	-	-
Cyclo/Precursor: cy17:0/16:1ω7 (Bakterien-Stress)	↓ ab 20	~↑	↑ ab 40	↑ ab 40
Saturated/Monounsaturated (Nährstoffe, Stress)	↑ ab 80	↑ ab 160	↑ ab 40	↑ ab 160
Metabolischer Quotient (qO ₂ , Stress)	↓ ab 40	-	↑ ab 20	-

8.3 Eutrophierung

Zwischen 1984 und 2003 haben die Stickstoffzeigerpflanzen zugenommen, wie aus der Zunahme der N-Zahl nach Ellenberg ersichtlich ist (Abb. 89). Die Stickstoffdeposition war 1984 bereits hoch, deshalb muss von einer akkumulierenden Stickstoffwirkung ausgegangen werden. In der Literatur sind als sich verbreitende stickstoffliebende Arten vor allem schwarzer Holunder, Brennnessel und Himbeeren zu finden, aber auch Wurmfarne, Drahtschmiele, Vogelmiere und Efeu. Dies gilt für Untersuchungen in der Schweiz (Kuhn et al. 1987, Walther und Grundmann 2001), Deutschland (Rodenkirchen 1992), Frankreich (Thimonier et al. 1992) und Schweden (Falkengren-Grerup 1995).

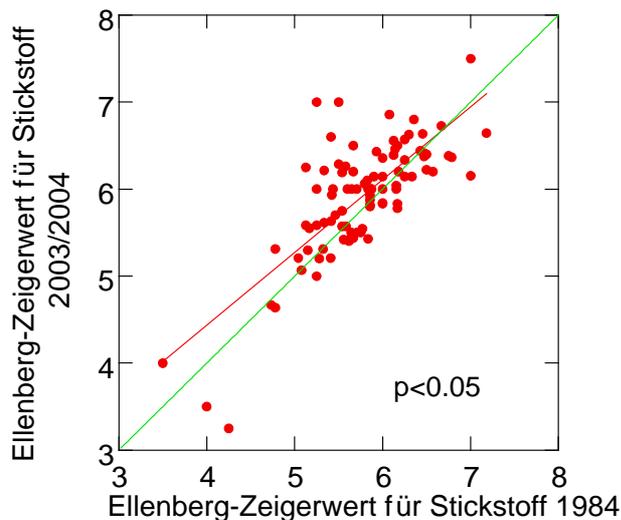
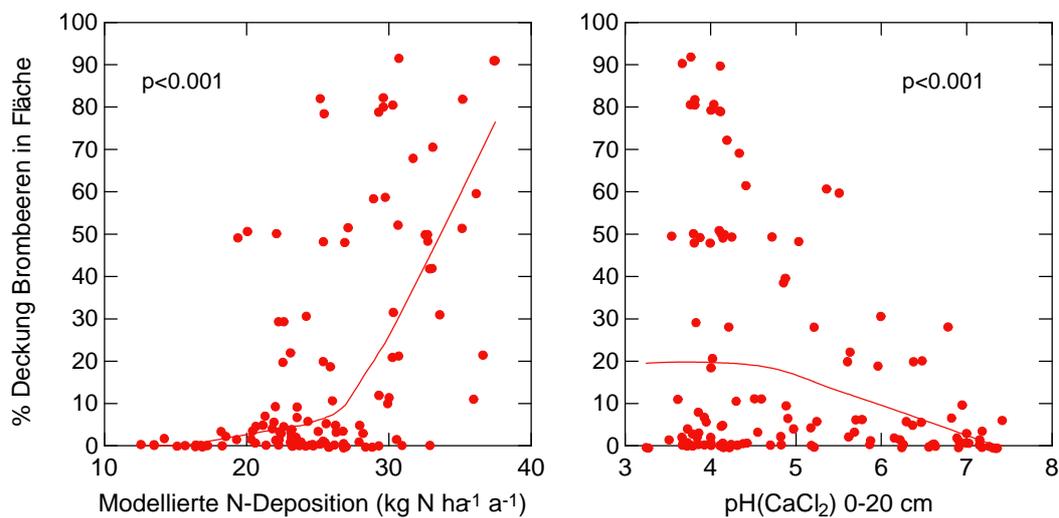
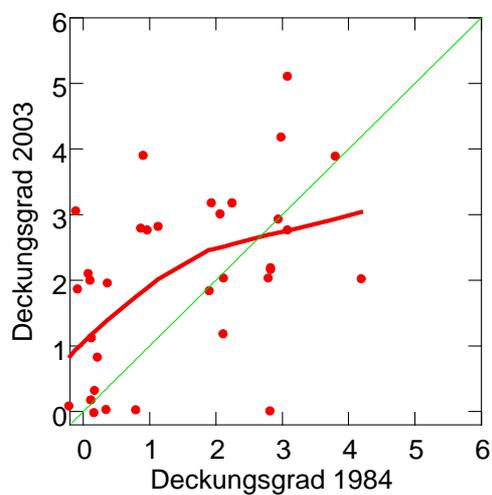


Abb. 89: Veränderung des Ellenberg-Zeigerwertes für Stickstoff in Waldbeobachtungsflächen des IAP zwischen 1984 und 2003/2004.

Ein besonderes Problem stellt der Bewuchs mit Brombeeren (*Rubus fruticosus* agg., Foto 12) dar, da er das Aufkommen von Jungwuchs hemmen kann (Schneider 1998, Schreiner und Gunert 1998) oder zumindest für die Verjüngung ungünstige Bodenverhältnisse anzeigt. Das Wachstum der Brombeere wird u.a. durch die Lichtverhältnisse und die Humusform beeinflusst (Walter et al. 1998). Aber auch die Bodenacidität spielt eine Rolle. Vom Zeigerwert nach Ellenberg et al. (1991) ist die Brombeere nicht als übermäßig nitrophil einzustufen (5 in der von 1 bis 9 reichenden Skala). Untersuchungen in den IAP-Walddauerbeobachtungsflächen ergaben aber eine deutliche Korrelation des Deckungsgrades von Brombeeren mit der Stickstoffdeposition und der Bodenacidität. Je höher die Deposition und die Bodenacidität, umso dichter war die Brombeerdecke (Abb. 90). Auch nahm der Deckungsgrad zwischen 1984 und 2003 signifikant zu (Abb. 91).



Foto 12: Dichter Unterwuchs mit Brombeeren in der IAP-Beobachtungsfläche Frienisberg.

Abb. 90: Beziehung zwischen dem Deckungsgrad von Brombeeren und der Stickstoffdeposition (links) und dem Boden-pH (rechts). Multivariate Auswertung mit N-Deposition ($p < 0.01$), Boden-pH ($p < 0.001$) und Meereshöhe ($p < 0.05$) ($r^2 = 0.46$).Abb. 91: Veränderung des Deckungsgrades von Brombeeren zwischen 1984 und 2003. Die Zunahme des Deckungsgrades ist signifikant mit $p < 0.05$.

8.4 Witterung

8.4.1 Trockenheit

Während der Trockenperioden in den Jahren 2003, 2005 und 2006 zeigten die Buchen in der N-Fläche Hochwald (flachgründige Rendzina-Braunerde) mit zunehmender N-Düngung erhöhte Dürreschäden am Laub (Abb. 92, Foto 13). Zwischen dem Ausmass der Dürreschäden und der K-Versorgung besteht eine enge Beziehung. Je geringer die K-Versorgung, desto ausgeprägter waren die Dürreschäden (Abb. 93). Das pre-dawn Wasserpotential, ein Mass für die Wasserversorgung, war bei den Buchen ab $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ signifikant erniedrigt (Abb. 94). Auch eine Analyse von stabilen Isotopen lässt darauf schliessen, dass bei den stärker mit Stickstoff gedüngten Bäumen in Hochwald die Water Use Efficiency (WUE), das Verhältnis zwischen assimiliertem Kohlenstoff und dem verbrauchten Wasser, abnimmt (Abb. 95, Abb. 96, Saurer und Siegwolf 2007). Eine Abnahme der Photosynthese mit zunehmender Stickstoffdüngung steht einer tendenziellen Erhöhung der stomatären Leitfähigkeit gegenüber. Zum einem ähnlichen Schluss kommt auch Nilsen (1995), der bei N-gedüngten Fichten ($5, 27$ und $82 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) bei künstlichen Trockenstressversuchen mit zunehmender N-Düngung einen erhöhten Wasserverbrauch und ein entsprechend signifikant tieferes pre-dawn Wasserpotential in den Fichtentrieben feststellte. Allerdings gibt es auch Arbeiten, die eine Erhöhung der WUE durch Stickstoff beschreiben. Auch hier dürfte, wie beim Wachstum, das Nährstoffgleichgewicht darüber entscheiden, ob die Photosynthese erhöht oder vermindert wird. Brueck (2008) zeigt den Zusammenhang zwischen Wachstumsreaktion und WUE auf: je geringer das Wachstum, umso geringer die WUE. Er fasst eine Reihe von Stickstoffdüngungsversuchen zusammen, von denen die meisten eine Erhöhung, einige aber auch eine Erniedrigung der WUE fanden. Elhani et al. 2005 fand eine Reduktion der WUE in einem alten Düngungsversuch mit Buchen 20 Jahre nach der Behandlung mit N allein (zweimal $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$), nicht aber zusammen mit anderen Nährstoffen (NPKCa). Diese Autoren weisen auch darauf hin, dass Trockenperioden während des Versuchs für das Ergebnis von Bedeutung sein können. Eine erhöhte WUE wurde von Harvey und van den Driessche (1999) bei Stecklingen von Populus-Klonen nach einer N-Behandlung in Sandkultur (ca. 200 kg ha^{-1} , 18 Wochen) beobachtet. Auch unter NO_x -Belastung nahm die WUE von *Quercus cerris* zu (Guerrieri et al. 2010).

Stammflussmessungen an den Buchen im Sommer 2009 zeigten, dass unter Wasserstress der nächtliche Fluss erhöht ist (Abb. 97). Dieser nächtliche Fluss dient entweder der Aufsättigung des Blattwasserpotentials oder er wird von den Blättern ohne CO_2 -Fixierung abgegeben und kann als Massstab für die Effizienz der Wassernutzung verwendet werden. Wie Abb. 98 zeigt, ist der Anteil des kumulierten Wasserflusses bei Schwachlicht am täglichen Gesamtverbrauch bei den mit Stickstoff gedüngten Pflanzen signifikant erhöht. Ausserdem zeigte die N40-Variante einen anderen Zeitverlauf als die Kontrollen, was aus einer signifikanten Interaktion zwischen N-Düngung und Zeit hervorgeht: die Erholung bei den Kontrollen war schneller. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass die Versuchsbäume 2009 eine sehr unterschiedliche Grösse und damit eine unterschiedliche Kronenstruktur aufwiesen, was das Ergebnis eventuell beeinflusst haben könnte. Die Ergebnisse sind in Übereinstimmung mit dem Befund von Hsiao und Lächli 1986, dass Kalimangel den kompletten nächtlichen Spaltenschluss verhindert.

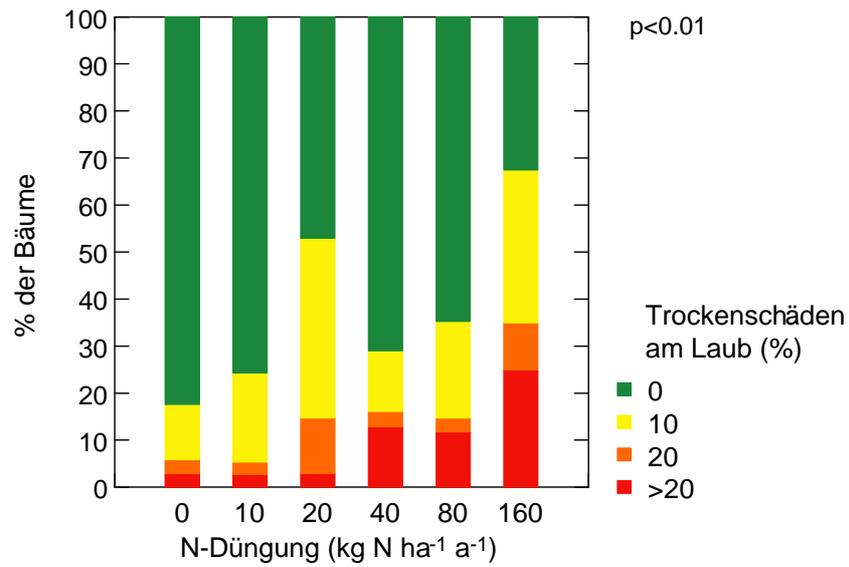


Abb. 92: Trockenschäden an jungen Buchen im Sommer 2003 im Stickstoffdüngungsversuch Hochwald.



Foto 13: Buchenjungpflanze in der Stickstoffversuchsfläche Hochwald mit Trockenschäden.

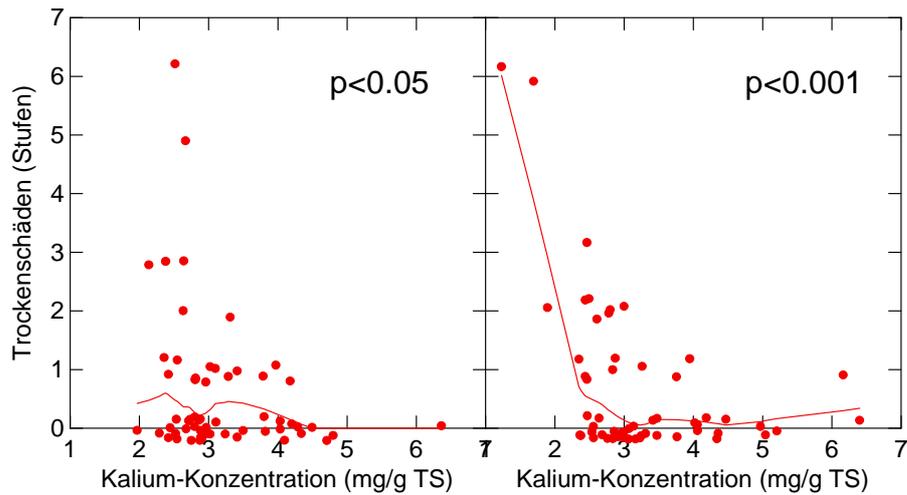


Abb. 93: Trockenschäden an Buchen in Hochwald und K-Versorgung im Laub in den Jahren 2003 (links) und 2006 (rechts).

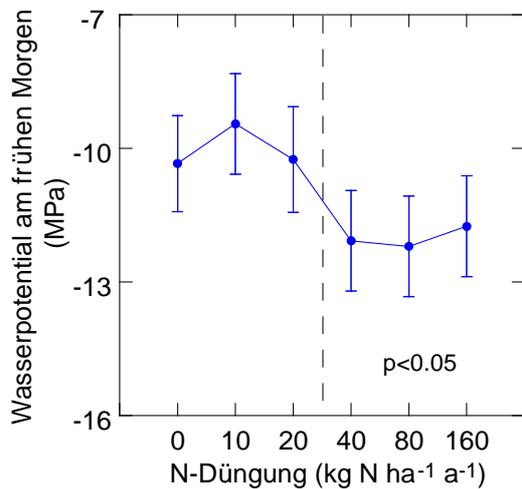


Abb. 94: Pre-dawn-Wasserpotential in der Stickstoffversuchsfläche Hochwald. Der Unterschied zwischen ≤ 20 und ≥ 40 kg N ha⁻¹ a⁻¹ ist signifikant mit $p < 0.05$.

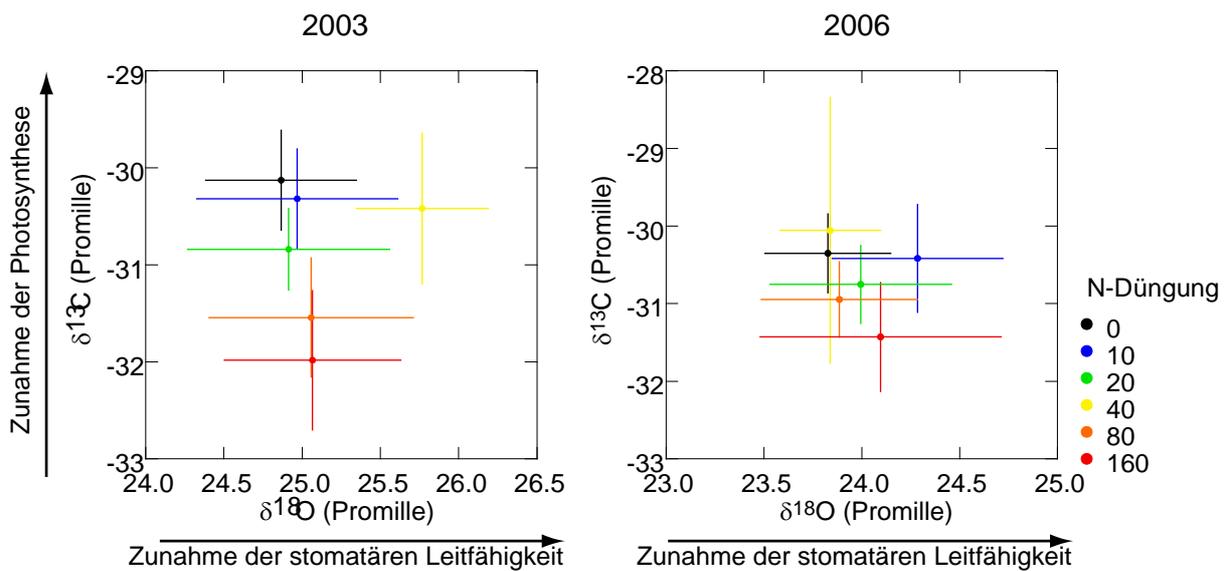


Abb. 95: Isotopenanalyse ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) in Buchenlaub aus der N-Versuchsfläche Hochwald 2003 und 2006. Balken=95%-Vertrauensbereich.

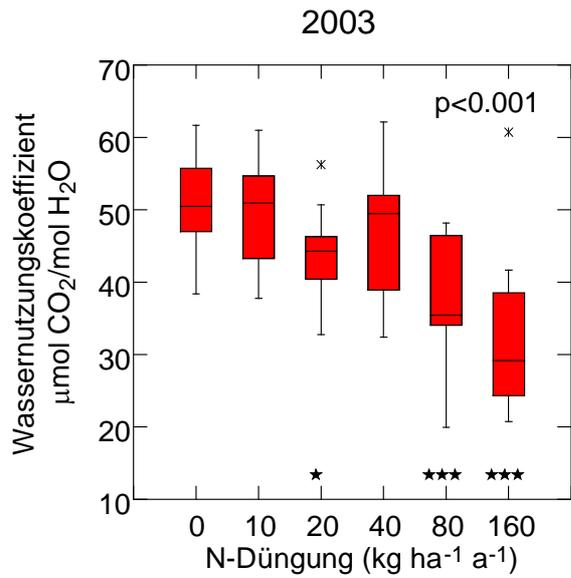


Abb. 96: Aus der Analyse von $\delta^{13}\text{C}$ hergeleiteter Wassernutzungskoeffizient (Water Use Efficiency, berechnet nach Guerrieri et al. 2010). Die Abnahme mit zunehmender N-Düngung ist signifikant mit $p < 0.001$, ein signifikanter Unterschied zur Kontrolle ist angegeben mit * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

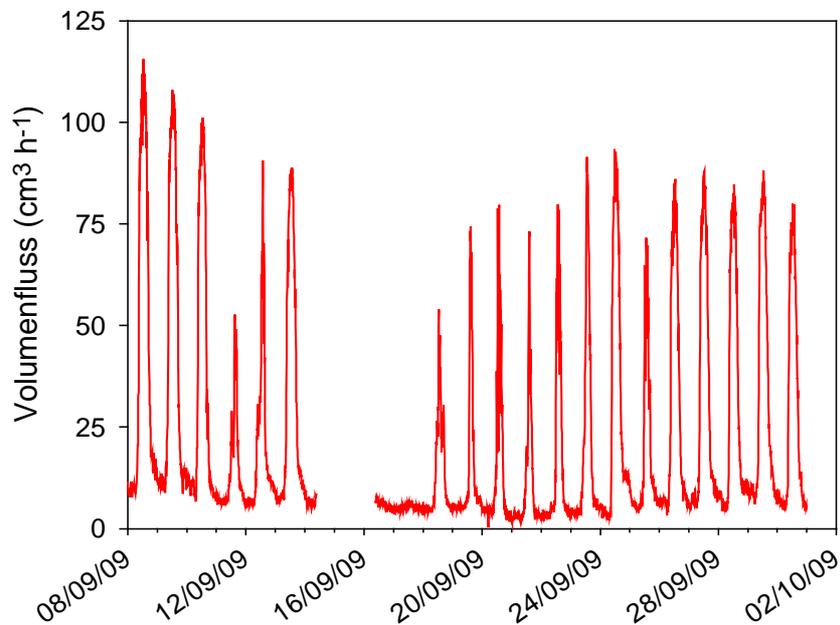


Abb. 97: Beispiel einer Saftflusskurve von Hochwald. Bei Ansteigen des Wasserstress (Bodenwasserpotential vgl. Abb. 98) steigt der nächtliche Wasserfluss.

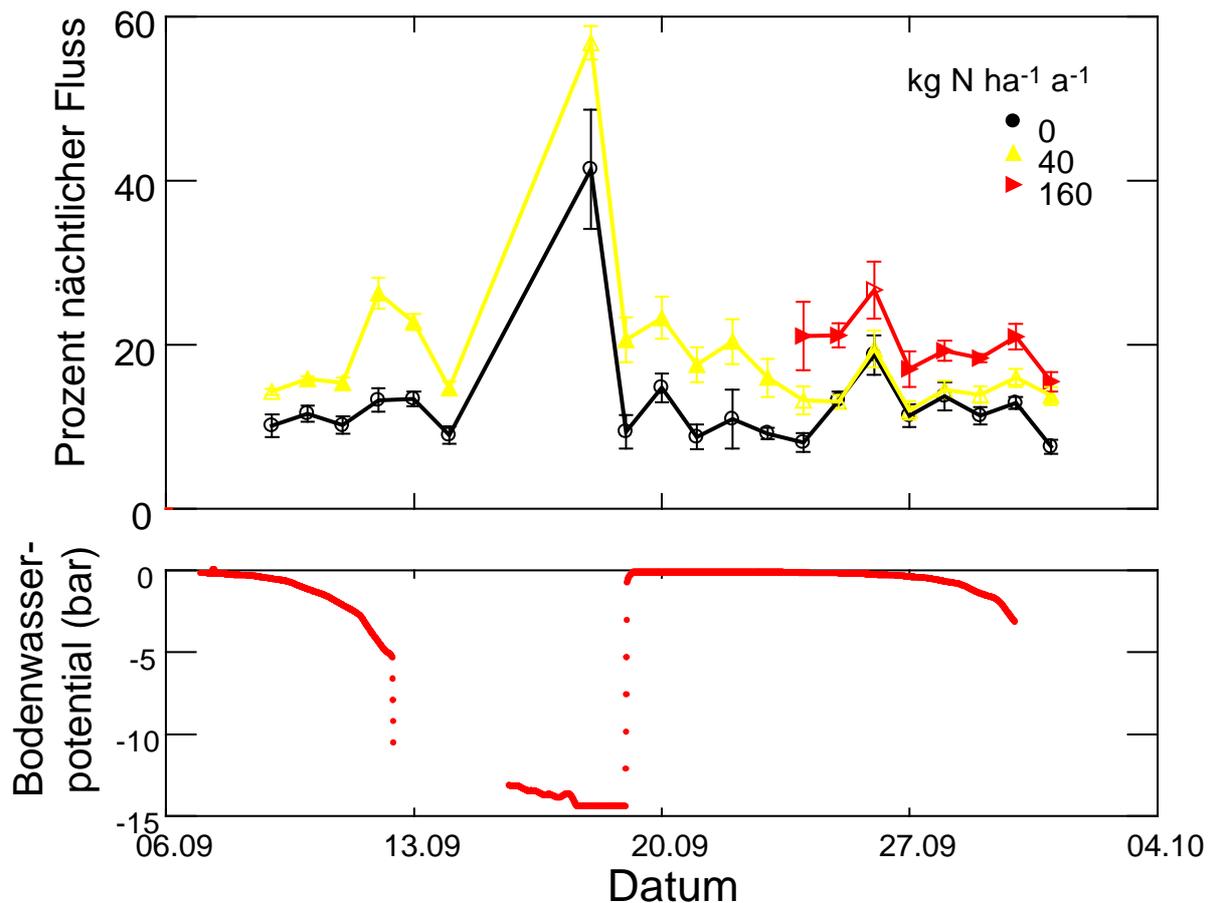


Abb. 98: Obere Grafik: Nächtlicher Saftfluss in Prozent des gesamten Wasserflusses in Hochwald. Ausgefüllte Symbole: Unterschied zur Kontrolle signifikant. Untere Grafik: Bodenwasserpotential in 20 cm Tiefe

Die erhöhte Empfindlichkeit gegenüber Trockenheit infolge N-Belastung dürfte auch die Feinwurzeln in Mitleidenschaft ziehen. Bereits bei geringen Trockenstressperioden konnten Gaul et al. (2008) eine erhöhte Mortalität der Feinwurzeln bei Fichten vor allem im Oberboden (organic layer) beobachten, die zwar in Felduntersuchungen durch Neubildung kompensiert wurde, jedoch nicht im Experiment mit Minirhizotronen.

Untersuchungen von Harvey und van den Driessche 1999 (1999) zeigen, dass bei erhöhten N-Gaben der Durchmesser der wasserführenden Gefäße (Xylem) bei Pappeln signifikant zunimmt und N die Emboliebildung förderte. Emboliebildung und Gefässbündeldurchmesser waren untereinander positiv korreliert und mit der Transpiration negativ korreliert. Eine erhöhte P-Versorgung verringerte andererseits die Emboliebildung (Harvey und van den Driessche 1997). Diese Untersuchungen legen nahe, dass die zunehmende N-Belastung und abnehmende P-Versorgung die Emboliebildung erhöht und damit die Wasserversorgung der Bäume insbesondere bei ringporigen Arten wie Eichen verringert wird, was zusätzlich zu Trockenstress führen kann.

8.4.2 Sturmanfälligkeit

Anlässlich des Sturmereignisses Lothar im Jahre 1999 war in den basenarmen Walddauerbeobachtungsflächen der Windwurf signifikant erhöht, bei der Buche auf das 4.8-fache und bei der Fichte auf das 3.6-fache (Abb. 99, Braun et al. 2003). Da Stickstoff an der Bodenversauerung erheblich beteiligt ist, muss dieser erhöhte Windwurf auf versauerten Standorten zumindest teilweise auch der hohen N-Belastung zugeschrieben werden. Zudem war die Windwurfhäufigkeit mit den im vorausgehenden Sommer analysierten Stickstoffkonzentrationen im Laub korreliert. Je höher die N-Konzentration im Laub, umso höher war der Windwurf (Abb. 100). Bei einem Dreiländervergleich Schweiz, Süddeutschland und Frankreich stellte die WSL (2004) ebenfalls einen erhöhten Windwurf auf Standorten mit erhöhter Acidität fest. Bei diesen Untersuchungen wurde allerdings nicht die Basensättigung, sondern die pH-Werte als Mass für die Bodenversauerung herangezogen.

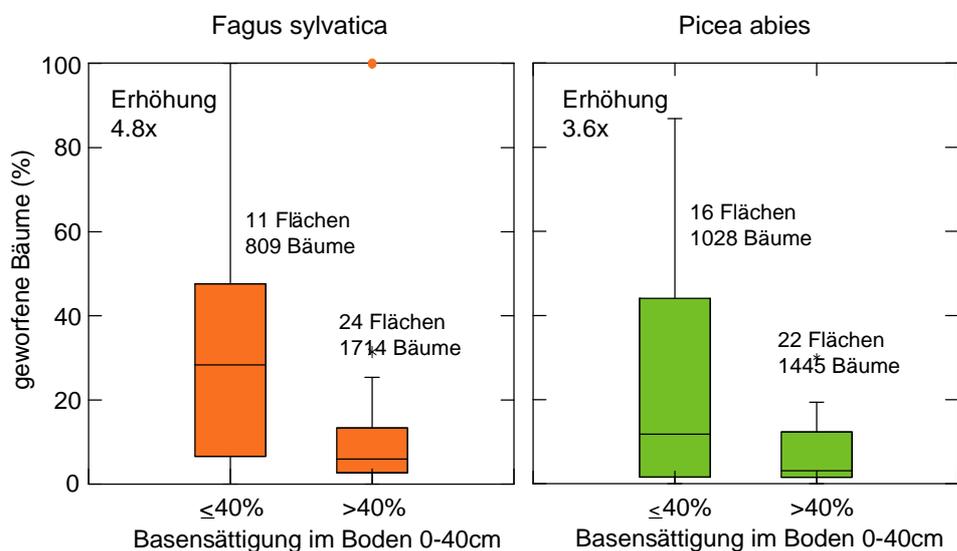


Abb. 99: Windwurf in Beobachtungsflächen durch Lothar. Buchen $p < 0.001$, Fichten $p < 0.01$.



Foto 14: Windwurf in der Beobachtungsfläche Frienisberg.

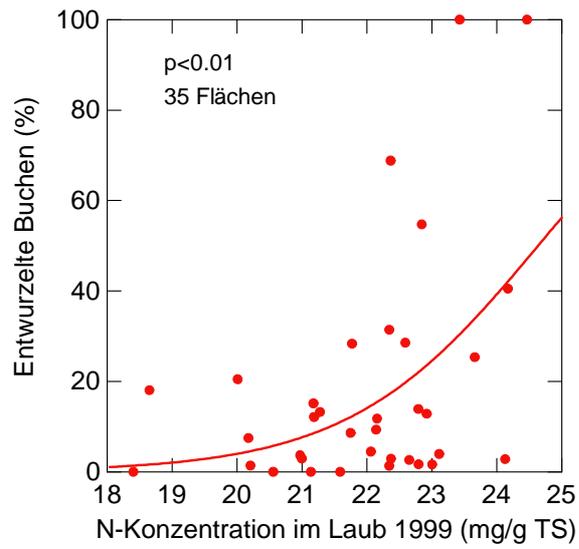


Abb. 100: Anteil durch Lothar geworfene Buchen und N-Konzentration im Buchenlaub.

9 Synthese und Diskussion

Die Auswertungen von 25 Jahren Dauerbeobachtung im Wald und eines 18-jährigen Stickstoffversuchs erbrachten weitgehend gleichsinnige Ergebnisse. Stickstoff greift in alle Stoffkreisläufe und Prozesse in Wäldern ein. Dem entsprechend müssen Messgrößen auf allen Prozessebenen so gewählt werden, dass Aussagen möglich sind und Fehlinterpretationen vermieden werden. Dies konnte durch die Anlage der Monitoringflächen und die Parameterauswahl gewährleistet werden, so dass nun ein konsistenter Datensatz ausgewertet werden konnte.

Die Ergebnisse bestätigen einerseits bekannte Zusammenhänge über die Wirkungsweise des Stickstoffs in Wäldern. Darüber hinaus erlauben sie Schlussfolgerungen über den derzeitigen Stand des Problems in der Schweiz. Da sie aber auf der Auswertung der Flächen des Kantonalen Dauerbeobachtungsprogramms beruhen, sind keine flächenhaften Aussagen für die ganze Schweiz möglich, wohl aber für Teilregionen.

Das Langzeitmonitoring von 18 Jahren in den N-Versuchsflächen sowie das 25jährige Waldmonitoring ermöglichte es, Grundlagen zu erarbeiten für die Festlegung von kritischen Eintragsraten für Stickstoff (Critical Loads). Die hier vorgestellten Ergebnisse wurden auf den UNECE-Workshops 2002 und 2010 (Achermann und Bobbink 2003, Bobbink und Hettelingh 2011) vorgestellt und flossen in die Festlegung der Critical Loads ein. In den nachstehenden Zusammenfassungen ist, gemäss den Empfehlungen des UNECE-Workshops für empirische Critical Loads für Stickstoff (Achermann und Bobbink 2003), die modellierte atmosphärische Deposition am Versuchsstandort jeweils zusätzlich angegeben.

9.1 Beobachtete Wirkungen

9.1.1 Wachstum

In den Walddauerbeobachtungsflächen kann sowohl bei der Buche als auch bei der Fichte eine signifikante positive Korrelation zwischen der N-Deposition und dem Stammzuwachs bzw. zwischen der N-Konzentration in Laub/Nadeln und dem Triebwachstum beobachtet werden, vorausgesetzt, dass die anderen Nährstoffe in einem ausgeglichenen Verhältnis zueinander vorliegen. Die Triebwachstumssteigerung mit zunehmender N-Konzentration flacht bei der Buche bei $24 \text{ mg N g}^{-1} \text{ TS}$ in den Blättern, bei der Fichte bei $16 \text{ mg N g}^{-1} \text{ TS}$ in den Nadeln ab (Flückiger und Braun 2004). Im N-Düngungsversuch kann bei mässigen N-Gaben von $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ anfänglich eine Wachstumssteigerung beobachtet werden. Diese verschwindet nach wenigen Jahren. Insgesamt kann in vier N-Flächen kein Effekt (Möhlin, Axalp, Lurengo und Wengernalp) und in drei Flächen (Hochwald, Zugerberg, Rötiboden) über alles gesehen ein hemmender Effekt auf das Wachstum mit steigenden N-Gaben festgestellt werden.

Bei der Beurteilung und Interpretation der verschiedenen Auswirkungen erhöhter Stickstoffbelastung auf Wälder kommt der Veränderung des Nährstoffstatus der Bäume eine zentrale Rolle zu. Der durch Stickstoff verursachte Mangel an Phosphor, Kalium und/oder Magnesium vermag die beobachteten Wachstumshemmungen zu erklären. Bei den ausgewachsenen Waldbäumen in den Walddauerbeobachtungsflächen kann im Beobachtungszeitraum (1984-2007) allerdings nur zwischen dem - wahrscheinlich infolge der N-Belastung - zunehmenden P-Mangel und dem Wachstum eine Korrelation gefunden werden. Die Ursachen für die unterschiedlichen Befunde im N-Versuch und in den Beobachtungsflächen dürften vor allem im stärker ausgeprägten Mangel an K und Mg im Experiment liegen. Nur beim Phosphor werden bei den Bäumen in den Flächen vergleichbare Versorgungsgrade erreicht wie im Versuch (IAP 2009).

Der anfänglich durch Stickstoff induzierten Wachstumssteigerung wird durch den Mangel der anderen Elemente Grenzen gesetzt.

9.1.2 Nährstoffstatus

Phosphor: In den Walddauerbeobachtungsflächen wurde seit Beobachtungsbeginn 1984 eine signifikante Abnahme der P-Versorgung bei Buche und Fichte beobachtet. Stickstoff hat im Experiment einen ähnlichen Effekt: schon ab einer N-Belastung über mehrere Jahre von $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ wurde bei Buchen und Fichten eine signifikante Abnahme der P-Konzentration im Laub und in den Nadeln beobachtet. Dies gilt auch für ein signifikant erhöhtes N/P-Verhältnis.

Magnesium: In den Dauerbeobachtungsflächen kann sowohl bei Buchen als auch bei Fichten eine signifikante Abnahme der Mg-Konzentration im Laub und in den Nadeln festgestellt werden, sowohl auf sauren als auch basenreichen Standorten. Nach mehrjähriger N-Behandlung weist die Buche auf saurem Standort ab einer Düngung mit $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und basischem Standort ab $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ signifikant verminderte Mg-Blattspiegelwerte auf. Bei der Fichte ist dies sowohl auf saurem als auch basischen Standorten bereits ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ der Fall, gleichzeitig wurde das N/Mg-Verhältnis signifikant erhöht.

Kalium: In den Dauerbeobachtungsflächen nahm im Trockenjahr 2003 die K-Konzentration im Buchenlaub und in den Fichtennadeln mit zunehmender N-Deposition deutlich ab. K-Mangel in einzelnen Flächen wird bei der Fichte ab einer N-Deposition von $>20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, bei der Buche ab $>30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ beobachtet. In den N-Versuchen kann nach mehrjähriger N-Düngung bei der Buche auf basischem Standort ab $\geq 20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und bei der Fichte auf saurem Standort ab $\geq 10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ eine signifikante Abnahme der K-Versorgung festgestellt werden.

9.1.3 Wurzeln, Mykorrhiza

Ab $\geq 20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ nimmt bei der Buche die Stärkekonzentration in Feinwurzeln ab. In einer N-Gradientenstudie in Dauerbeobachtungsflächen war der Längenanteil von Feinstwurzeln ($<0.25 \text{ mm } \varnothing$) mit der modellierten N-Deposition negativ korreliert. Eine ähnliche Beziehung wurde auch im N-Versuch bei Buche auf saurem Standort beobachtet, wo ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bereits eine signifikante Reduktion des Längenanteils von Feinstwurzeln gemessen werden konnte. Zu einem vergleichbaren Befund kommen auch Matzner und Murach (1995) bezüglich der Feinwurzelbiomasse bei Fichten. Eine Düngung von $30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ über 12 Jahre bewirkte eine signifikante Einbusse der Pilzbiomasse von VAM-Mykorrhizen bei Acer (van Diepen et al. 2007).

9.1.4 Wasserhaushalt, Trockenschaden/Verfärbung

Wasserhaushalt: In der flachgründigen N-Versuchsfläche Hochwald war der Wassernutzungskoeffizient (Water Use Efficiency) bei Buchen im Jahr 2003 bei einer N-Belastung $\geq 20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ geringer. Das pre-dawn-Wasserpotential war 2006 ab $\geq 40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ vermindert. Zudem nahmen die Trockenschädigungen im Laub mit zunehmenden N-Gaben signifikant zu. Es konnte eine negative Korrelation zwischen N-bedingter K-Abnahme im Laub und dem Ausmass von Trockenschäden festgestellt werden. Bei K-Konzentrationen im Laub unterhalb einer kritischen Grenze von $<4 \text{ mg K g}^{-1} \text{ TS}$ nahmen sowohl die Vergilbungen als auch die Trockenschäden stark zu.

Parasitenbefall: In den N-Versuchen nahm der Befall mit pathogenen Pilzen und mit saugenden Insekten bei Buchen, Lärchen und Fichten mit zunehmender N-Belastung zu. Bei der Buche wurde schon ab einer N-Belastung ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ein signifikant erhöhter Befall mit dem

Blatt- und Zweigdürrepilz *Apiognomonia errabunda* sowie ab $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ mit *Phomopsis* sp. beobachtet, wobei in letzterem Fall insbesondere auch die ab $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ geringe K-Versorgung und das ab $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ weitere N/K-Verhältnis im Laub von Bedeutung sein dürften (Flückiger und Braun 2003).

9.1.5 Bodenvegetation

Epidemiologische Untersuchungen in den Dauerbeobachtungsflächen ergaben, dass mit steigender modellierter N-Deposition der Deckungsgrad von Brombeeren ab $>20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ exponentiell zunimmt, obwohl die Brombeere nach Ellenberg nicht zu den übermäßig nitrophilen Arten zählt (N-Zahl 5).

9.1.6 Bodenversauerung

In der basenarmen N-Versuchsfläche Zugerberg sank mit zunehmender N-Düngung das Verhältnis zwischen basischen Kationen und Aluminium (BC/Al) in der Bodenlösung stark, wobei auch bereits schon bei der atmosphärischen N-Deposition von $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ zwischen 1998 und 2008 eine Abnahme von 11 auf 3 zu beobachten war. Bei einer Düngung mit $80 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (Gesamtbelastung $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) wurde 2006 eine Verhältniszahl von 0.3 erreicht. Auch die Basensättigung wurde in den N-Flächen Zugerberg und Lurengo durch die N-Gaben deutlich vermindert, in ersterer Fläche ab $>40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ signifikant verschieden zur Kontrolle. Ab einem N-Eintrag von $15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ steigt das Risiko des N-Austrages mit dem Sickerwasser stark an und liegt meist über dem UNECE-Grenzwert für N-Auswaschung.

9.2 Diskussion

Bei der Beurteilung und Interpretation der verschiedenen Auswirkungen erhöhter Stickstoffbelastung auf Wälder kommt der Veränderung des *Nährstoffstatus* der Bäume eine zentrale Rolle zu.

Als mögliche Ursachen für Änderungen der Nährstoffgehalte in Blättern und Nadeln sind N-induzierte Hemmungen der Mykorrhizen, Beeinträchtigung der Wurzeln, erhöhtes Leaching aus Sprossorganen, beeinträchtigtes Nährstoffrecycling und N-induzierte Bodenversauerung zu nennen. Mykorrhizen spielen eine wichtige Rolle bei der Aufnahme von Phosphor (Berthelin et al. 1991, Hatch 1937), Kalium (Hatch 1937) und Magnesium (Jentschke et al. 2000). Ein verminderter Anteil an Feinstwurzeln infolge N-Belastung dürfte auch das Aufnahmepotential für Nährstoffe verringern. Nach Marschner (1995) wird Phosphor bei gutem Versorgungsgrad in der Wurzelapikalzone (0-3 cm von der Spitze), bei wenig P in der Wurzelbasalzone ($>3 \text{ cm}$) aufgenommen, während bei der Aufnahme von Ca und Mg vor allem die Wurzelapikalzone und bei K die Wurzelbasalzone von Bedeutung ist. Auch Aufnahmekonkurrenzen können eine Rolle spielen. Nach Heinze und Fiedler (1992) hemmt eine N-Düngung die P-Aufnahme. Dass der zunehmende P-Mangel die Folge einer infolge N erhöhten mikrobiellen P-Festlegung sein könnte, konnte mit Messungen des mikrobiellen P nicht belegt werden. Eine NH_4^+ -Ernährung führt zudem zu einer Beeinträchtigung der K- und Mg-Aufnahme (Marschner 1995).

Der hier gemessene P-Mangel, bzw. die Abnahme der P-Gehalte in den letzten Jahren, stimmt überein mit ähnlichen Befunden aus Deutschland (Föhren: Prietzel und Stetter 2010). In Baden-Württemberg nahmen die Phosphorkonzentrationen im Buchenlaub zwischen 2001 und 2007 ab, in den Fichtennadeln allerdings zu (Meining et al. 2008).

Die *Unterversorgung mit Kalium* hat Konsequenzen für den Wasserhaushalt und erhöht die Trockenheitsempfindlichkeit. Kalium spielt eine entscheidende Rolle beim Wasserhaushalt der

Pflanzen (Hsiao und Läuchli 1986), vor allem in der Aufrechterhaltung des osmotischen Potentials in Gewebe und Zellen. Es ist hauptverantwortlich für die Öffnungs- und Schliessbewegungen der Spaltöffnungen. K-Mangel verursacht einen Verlust des Turgors und in der Folge ein Welken und letztlich Verdorren des Gewebes (Marschner 1995). Bei K-Mangel liegt der Transpirationskoeffizient z.T. bis zu 25% höher als bei normal mit K versorgten Pflanzen (Ruge 1966). Der verschiedentlich festgestellte Kaliummangel in verschiedenen Beobachtungsflächen wie am Jurasüdfuss (Grenchenberg, Hauenstein) sowie im Glattal dürfte für die Praxis von erheblicher Bedeutung sein. Der durch den K-Mangel verursachte physiologische Trockenstress kann bei trockener Witterung zu Schäden führen.

Das **Wachstum der Bäume** auf den Beobachtungsflächen nahm in den letzten Jahren, ausgehend von einem hohem Niveau, ab. Die Beziehung zwischen Phosphorversorgung und Baumwachstum legt nahe, dass der – wohl durch Stickstoff induzierte – zunehmende P-Mangel der Waldbäume ursächlich beteiligt ist. In den N-Versuchen wurde ab einer bestimmten N-Zugabe das Wachstum reduziert, je nach Standort unterschiedlich. Dies entspricht zwar den gängigen Modellvorstellungen (Justus v. Liebig: Gesetz des Minimums, N-Sättigungstheorie: Aber et al. 1998), doch sind empirische Untersuchungen selten. Es gibt jedoch Hinweise darauf, dass die Steigerung des Baumwachstums nicht langfristig aufrechterhalten werden kann (für Norwegen: Nellemann und Thomsen 2001, für Baden-Württemberg: Meining et al. 2008, experimentell: Boxman et al. 1998, Jönsson et al. 2004). Für flächenhafte Aussagen ist die Datenlage nicht ausreichend; es besteht noch Forschungsbedarf hinsichtlich des Ausmasses und der Wirkungszusammenhänge.

In den N-Versuchsflächen zeigte sich wiederholt, dass mit zunehmender N-Düngung die Forstgehölze signifikant erhöht von **Parasiten** befallen werden, sowohl von pilzlichen Pathogenen wie Insekten (Flückiger und Braun 1999, Thomas et al. 2006, Flückiger und Braun 2009). Die Wirkungsmechanismen von Stickstoff auf den erhöhten Parasitenbefall sind komplex. Bei Pilzen kann die Wirkung rein mechanischer Natur sein. Eine hohe Stickstoffversorgung verursacht eine verminderte Zellulosebildung bzw. reduziert die mechanische Widerstandskraft der Zellwand gegenüber der Penetration von Pathogenen (Huber und Thompson 2007) oder gegenüber Windbruch (Meyer et al. 2008). Andererseits bewirkt K-Mangel die Bildung dünner Zellwände, was wiederum die Penetration von Pathogenen erleichtert (Bergmann 1993). Dann vermindert Stickstoff auch die Bildung von fungistatisch wirkenden phenolischen Verbindungen. Damit nimmt die Abwehrfähigkeit der Pflanzen ab (Balsberg Pahlsson 1989, Waterman und Mole 1994). Schliesslich fördern die vermehrt gebildeten freien Aminosäuren die Sporulation und das Wachstum von pathogenen Pilzen (Garraway und Evans 1984) und bedeutet für saugende Insekten eine verbesserte Nahrungsgrundlage (Braun und Flückiger 1985, Bolsinger und Flückiger 1989).

Bei der Wirkung von Stickstoff auf Wurzeln müssen verschiedene Wirkungsmechanismen in Betracht gezogen werden. Die vermehrte Bindung von Kohlehydraten im Spross (Wallenda et al. 1996) geht auf Kosten der Energieversorgung der Wurzeln. Eine erhöhte N-Belastung beschleunigt auch die Bodenversauerung mit der Folge, dass die Neubildung von Wurzeln sich zunehmend aus dem mineralischen Unterboden, in dem potenziell toxisches Al in ionarer Form vorliegt, in den C-reichen Oberboden verlagert, in dem Al komplexiert und damit nicht-toxisch vorliegt (Puhe 1994, Meyer 1967, Braun et al. 2005). Zudem muss eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber Wurzelparasiten in Betracht gezogen werden, infolge verminderter Synthese von phenolischen Verbindungen (Tomova et al. 2005) oder vermindertem Schutz durch Mykorrhizapilze (Marx 1969).

Mit dem verschlechterten Energiehaushalt der Wurzeln hängt vermutlich die negative Wirkung von Stickstoff auf Mykorrhizapilze zusammen, die sowohl in Experimenten als auch in Feldaufnahmen in der Literatur vielfach belegt ist (van Diepen et al. 2007, Rühling und Tyler 1991, Wallander und Nylund 1992, Arnolds 1991). Auch wenn in den hier vorgestellten Feldversuchen – vorwiegend aus methodischen Gründen – nur wenige Hinweise auf eine N-induzierte Hemmung der Mykorrhizen gefunden wurden, muss davon ausgegangen werden, dass sie für weite Teile des Schweizer Waldes von Bedeutung ist.

Die einseitige Stickstoffbelastung zeigt sich letztlich auch in einer Verschiebung der **Bodenvegetation** hin zu einer stärker nitrophilen Bodenflora. Die nitrophilen Pflanzen nehmen nicht nur an Zahl zu, auch der Deckungsgrad und ihr Wachstum allgemein steigen. Auf den Versuchsfeldern waren auch die als weniger nitrophil eingestuften Brombeeren mit der N-Deposition korreliert (Flückiger und Braun 2007). Dies kann das Aufkommen von Jungbäumen erschweren, andererseits werden in der Bodenvegetation auch erhebliche Mengen an Nährstoffen gespeichert (Muukkonen und Mäkipää 2006).

9.3 Fazit

Die vorliegenden Ergebnisse stützen den von der UNECE (2003, 2010) festgelegten Critical Load für den Stickstoffeintrag in Wälder von 10-20 kg N ha⁻¹ a⁻¹. Bei Überschreiten dieses Grenzwertes sind Auswirkungen auf das Ökosystem zu erwarten. Stickstoff im Übermass kann nicht aufgenommen werden und verlässt den Boden über das Sickerwasser. Dies führt zu Bodenversauerung. Je nach Ausgangszustand des Ökosystems (Nährstoffvorräte) sind die derzeit zu beobachtenden Wirkungen unterschiedlich, d.h. die Wälder befinden sich in unterschiedlichen Phasen.

Stickstoffverbindungen machen heute in der Schweiz zwei Drittel der versauernden Einträge aus. Die Baumgesundheit wird durch Ungleichgewichte in der Ernährung, Beeinträchtigung der Wurzeln und der Mykorrhizen, erhöhte Anfälligkeit gegenüber Parasiten und Windwurf sowie durch verminderte Trockenheitsresistenz beeinträchtigt. Bei der Bodenvegetation werden stickstoffliebende Arten gefördert, so auch die Brombeere. Die mikrobielle Gemeinschaft des Bodens weist ebenfalls Anzeichen von Stress auf. Das Baumwachstum kann, zumindest anfänglich, erhöht sein, bei Vorliegen von Nährstoffmangel kann es aber durch Stickstoff sogar vermindert werden. Die in weiten Teilen der Schweiz 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹ überschreitenden N-Depositionen müssen deshalb zwingend reduziert werden, sollen die vielfältigen Waldfunktionen nicht beeinträchtigt werden.

10 Verdankung

Das Langzeitmonitoring in den Stickstoffversuchsflächen konnte nur dank grosszügiger Unterstützung des BAFU durchgeführt werden, die Untersuchungen in den Waldbeobachtungsflächen dank den Forstämtern der Kantone AG, BE, BL, BS, FR, SO, TG, ZG und ZH. Für die Unterstützung, das rege Interesse sowie aktive Mithilfe danken wir ganz herzlich Beat Achermann, Dr. Sabine Augustin, Jürg Froelicher, Paul Gruber, Dr. Heinz Kasper, Adrian Lukas Meier, Ueli Meier, Alain Morier, Marcel Murri, Sylvia Nussbaum, Walter Schwab, Gerold Schwager, Jean-Marc Singy, Dr. Hans-Peter Stutz, Dr. Richard Volz, Hansruedi Walter und Dr. Martin Winkler sowie Frau Dr. Liliane Petrini für die Pilzbestimmung und Dr. Christian Schindler für die statistische Beratung.

11 Literatur

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. und Fernandez, I. (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience* 48, 921-934.
- Achermann, B. und Bobbink, R. (2003). Empirical Critical Loads for Nitrogen. Expert Workshop Berne, 11-13 November 2002, Proceedings. Environmental Documentation 164, 327 pp., Berne, Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape SAEFL.
- Alcubilla, M., von Aufsess, H., Cerny, G., Heibl, R. und Rehfuess, K. E. (1987). Stickstoffdüngungsversuche in einer Fichtenwuchsstockung (*Picea abies* Karst.) auf devastierter Kalkmergel-Rendzina. II Verlauf künstlicher Inokulationen mit *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. und Pilzhemmwirkung von Bast und Holz im Biotest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 106, 27-44.
- Allen, S. E. (1989). *Chemical Analysis of Ecological Material*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 368 pp.
- Arnolds, E. (1991). Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric.Ecosys.Environ.* 35, 209-244.
- Augustin, S., Stephanowitz, H., Wolff, B., Schröder, J. und Hoffmann, E. (2005). Manganese in tree rings of Norway spruce as an indicator for soil chemical changes in the past. *European Journal of Forest Research* 124, 313-318.
- Balsberg Pählsson, A.-M. (1989). Mineral nutrition, carbohydrates and phenolic compounds in leaves of beech (*Fagus sylvatica*) in southern Sweden as related to environmental factors. *Tree Physiology* 5, 485-495.
- Barber, S. A. (1995). *Soil Nutrient Bioavailability*. John Wiley & Sons, New York,
- Baule, H. (1975). Wie wirkt sich die Düngung auf die Widerstandskraft der Waldbäume aus. *Forstpflanzen Forstsaamen* 15, 2-12.
- Beck, T., Joergensen, R. G., Kandeler, E., Makeschin, F., Nuss, E., Oberholzer, H. R. und Scheu, S. (1997). An inter-laboratory comparison of ten different ways of measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1023-1032.
- Bergmann, W. (1993). *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 835 pp.
- Berthelin, J., Leyval, C., Laheurte, F. und DeGiudici, P. (1991). Involvement of roots and rhizosphere microflora in the chemical weathering of soil minerals. In: *Plant root growth, an ecological perspective*, ed. Atkinson, D., pp. 187-200. Blackwell Scientific Publications,
- Bobbink, R. und Hettelingh, J.-P. (2011). Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout, 23-25 June 2010. RIVM report 680359002, Coordination Centre for Effects, National Institute for Public Health and the Environment (RIVM).
- Bolsinger, M. und Flückiger, W. (1989). Ambient air-pollution induced changes in amino-acid pattern of the phloem sap in host plants - relevance to aphid infestation. *Environmental Pollution* 56, 209-216.
- Boxman, A. W., van der Ven, P. J. M. und Roelofs, J. G. M. (1998). Ecosystem recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselsteyn, The Netherlands. *Forest Ecology and Management* 101, 155-163.
- Boyle, C. D. und Hellenbrand, K. E. (1991). Assessment of the effect of mycorrhizal fungi on drought tolerance of conifer seedlings. *Canadian Journal of Botany* 69, 1764-1771.
- Braun, S., Cantaluppi, L. und Flückiger, W. (2005). Fine roots in stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* along a gradient of soil acidification. *Environmental Pollution* 137, 574-579.
- Braun, S. und Flückiger, W. (1985). Increased population of the aphid *Aphis pomi* at a motorway. 3. The effect of exhaust-gases. *Environ.Pollut.(Ser.A.)* 39, 183-192.
- Braun, S. und Flückiger, W. (1989). Effect of ambient ozone and acid mist on aphid development. *Environmental Pollution* 56, 177-187.
- Braun, S. und Flückiger, W. (1998). Soil amendments for plantings of urban trees. *Soil & Tillage Research* 49, 201-209.
- Braun, S., Schindler, C., Volz, R. und Flückiger, W. (2003). Forest damage by the storm "Lothar" in permanent observation plots in Switzerland: the significance of soil acidification and nitrogen deposition. *Water Air and Soil Pollution* 142, 327-340.
- Braun, S., Thomas, V. F. D., Quiring, R. und Flückiger, W. (2010). Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution* 158, 2043-2052.
- Brayford, D. (1992). *Cylindrocarpon*. In: *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*, eds. Singleton, L. L., Mihail, J. D. und Rush, C. M., pp. 103-110. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- Brueck, H. (2008). Effects of nitrogen supply on water-use efficiency of higher plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 210-219.
- Clarke, K. R. und Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities. PRIMER-E*, Plymouth,
- Curry, J. P. (1998). *Factors affecting earthworm abundance in soils*. ed. Edwards, C. A., St. Lucie Press, Boca Raton.

- De Vries, W., Reinds, G. J., van der Salm, C., Draaijers, G. P. J., Bleeker, A., Erisman, J. W., Auée, J., Gundersen, P., Kristensen, H. L., van Dobben, H. F., de Zwart, D., Derome, J., Voogd, J. C. H. und Vel, E. M. (2001). Intensive Monitoring of Forest Ecosystems in Europe. EC-UN/ECE, Brussels, Geneva, 177 pp.
- Duquesnay, A., Dupouey, J. L., Clement, A., Ulrich, E. und Le Tacon, F. (2000). Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in Beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. *Tree Physiology* 20, 13-22.
- Egerton-Warburton, L. M., Kuo, J., Griffin, B. J. und Lamont, B. B. (1993). The effect of aluminium on the distribution of calcium, magnesium and phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal seedlings of *Eucalyptus rudis*: a cryo-microanalytical study. *Plant and Soil* 155/156, 481-484.
- Ek, H. (1997). The influence of nitrogen fertilization on the carbon economy of *Paxillus involutus* in ectomycorrhizal association with *Betula pendula*. *New Phytologist* 135, 133-142.
- EKL (2005). Stickstoffhaltige Luftschadstoffe in der Schweiz. Statusbericht der Eidg. Kommission für Lufthygiene. BUWAL, Bern, 168 pp.
- Elhani, S., Guehl, J. M., Nys, C., Picard, J. F. und Dupouey, J. L. (2005). Impact of fertilization on tree-ring delta N-15 and delta C-13 in beech stands: a retrospective analysis. *Tree Physiology* 25, 1437-1446.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. und Paulissen, D. (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Erich Goltze, Göttingen,
- Erland, S., Jonsson, T., Mahmood, S. und Finlay, R. D. (1999). Below-ground ectomycorrhizal community structure in two *Picea abies* forests in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14, 209-217.
- Falkengren-Grerup, U. (1995). Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins* 44, 215-226.
- Flückiger, W. und Braun, S. (1989). Waldschadensbericht. Untersuchungen in Buchenbeobachtungsflächen 1984-1988. Liestal.
- Flückiger, W. und Braun, S. (1995). Revitalization of an alpine protective forest by fertilization. *Plant and Soil* 168-169 481-488.
- Flückiger, W. und Braun, S. (1998). Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification. *Environmental Pollution* 102, 69-76.
- Flückiger, W. und Braun, S. (1999). Nitrogen and its effects on growth, nutrient status and parasite attacks in beech and Norway Spruce. *Water Air and Soil Pollution* 116, 99-110.
- Flückiger, W. und Braun, S. (2003). Critical limits for nutrient concentrations and ratios for forest trees - a comment. *Environmental Documentation* 164, 280 pp., Berne, Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape SAEFL.
- Flückiger, W. und Braun, S. (2004). Wie geht es unserem Wald? Ergebnisse aus Dauerbeobachtungsflächen von 1984 bis 2004, Bericht 2. Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Schönenbuch, 67 pp.
- Flückiger, W. und Braun, S. (2007). Die Stickstoffbelastung der Schweizer Wälder und ihre Auswirkungen. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft beider Basel* 10, 3-21.
- Flückiger, W. und Braun, S. (2009). Wie geht es unserem Wald? Bericht 3. Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Schönenbuch,
- Frey, S. D., Knorr, M., Parrent, J. L. und Simpson, R. T. (2004). Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management* 196, 159-171.
- Frostegard, A., Baath, E. und Tunlid, A. (1993a). Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty-acid analysis. *Soil Biology & Biochemistry* 25, 723-730.
- Frostegard, A., Tunlid, A. und Baath, E. (1993b). Phospholipid Fatty-Acid Composition, Biomass, and Activity of Microbial Communities From 2 Soil Types Experimentally Exposed to Different Heavy-Metals. *Applied and Environmental Microbiology* 59, 3605-3617.
- Garraway, M. O. und Evans, R. C. (1984). *Fungal Nutrition and Physiology*. John Wiley + Sons, New York, 401 pp.
- Gaul, D., Hertel, D., Berker, W., Matzner, E. und Leuschner, Ch. (2008). Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 256, 1151-1159.
- Green, S. R., Clothier, B. E. und Jardine, B. J. (2003). Theory and practical application of heat-pulse to measure sap flow. *Agronomy Journal* 95, 1371-1379.
- Guerrieri, R., Siegwolf, R., Saurer, M., Ripullone, F., Mencuccini, M. und Borghetti, M. (2010). Anthropogenic NOx emissions alter the intrinsic water-use efficiency (WUEi) for *Quercus cerris* stands under Mediterranean climate conditions. *Environmental Pollution* 158, 2841-2847.
- Harvey, H. P. und van den Driessche, R. (1997). Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiology* 17, 647-654.
- Harvey, H. P. und van den Driessche, R. (1999). Nitrogen and potassium effect on xylem cavitation and water use efficiency in poplars. *Tree Physiology* 19, 943-950.
- Hatch, A. B. (1937). The physiological basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. *Black Rock Forest Bulletin* 6, 1-168.

- Heinze, M. und Fiedler, H. J. (1992). Ernährung der Gehölze. In: Physiologie und Ökologie der Gehölze, eds. Lyr, H., Fiedler, H. J. und Tranquillini, W., pp. 43-115. G. Fischer, Jena Stuttgart.
- Hippeli, P. und Branse, C. A. (1992). Veränderungen der Nährelementkonzentrationen in den Nadeln mittelalter Kiefernbestände auf pleistozänen Sandstandorten Brandenburgs in den Jahren 1964 bis 1988. Forstwissenschaftliches Centralblatt 111, 44-60.
- Houdijk, A. und Roelofs, J. G. M. (1993). The effects of atmospheric nitrogen deposition and soil chemistry on the nutritional status of *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris*. Environmental Pollution 80, 79-84.
- Hsiao, T. C. und Läuchli, A. (1986). Role of potassium in plant-water relations. Advances in Plant Nutrition 2, 312 pp., New York, Draeger Scientific.
- Huber, D. M. und Keeler, R. R. (1977). Alteration of wheat peptidase activity after infection with powdery mildew. Proc. Am. Phytopath. Soc. 4, 163.
- Huber, D. M. und Thompson, I. A. (2007). Nitrogen and plant disease. In: Mineral Nutrition and Plant Disease, eds. Datnoff, L. E., Elmer, W. H. und Huber, D. M., pp. 31-44. APS, Minnesota.
- Jentschke, G., Brandes, B., Kuhn, A. J., Schröder, W. H., Becker, J. S. und Godbold, D. L. (2000). The mycorrhiza fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. Plant and Soil 220, 243-246.
- Jentschke, G., Winter, S. und Godbold, D. L. (1999). Ectomycorrhizas and cadmium toxicity in Norway spruce seedlings. Tree Physiology 19, 23-30.
- Jones, J. B. und Huber, D. M. (2007). Magnesium and plant disease. In: Mineral Nutrition and Plant Disease, eds. Datnoff, L. E., Elmer, W. H. und Huber, D. M., pp. 95-100. APD Press, St. Paul, Minnesota.
- Jönsson, A. M., Rosengren, U. und Nihlgård, B. (2004). Excess nitrogen affects the frost sensitivity of the inner bark of Norway spruce. Annals of Forest Science 61, 293-298.
- Julkunen-Tiitto, R., Rousi, M., Bryant, J., Sorsa, S., Keinänen, M. und Sikanen, H. (1996). Chemical diversity of several Betulaceae species: comparison of phenolics and terpenoids in northern birch stems. Trees 11, 16-22.
- Jung, T. und Blaschke, H. (1996). Phytophthora root rot in declining forest trees. Phytion 36, 95-102.
- Korolewski, P. und Giertych, M. J. (1995). Change in the level of phenols during needle development in Scots pine populations in a control and polluted environment. European Journal of Forest Pathology 25, 297-306.
- Kuhn, N., Amiet, R. und Hufschmid, N. (1987). Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 158, 77-84.
- Kurz, D. und Rihm, B. (1997). Modellierung von Säure- und Stickstoffeinträgen: werden kritische Werte überschritten? Forum für Wissen 1997, 36 pp., Birmensdorf, Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft.
- Lambert, M. J. (1986). Sulphur and nitrogen nutrition and their interactive effects on *Dothistroma* infection in *Pinus radiata*. Canadian Journal of Forest Research 16, 1055-1062.
- Landeshydrologie (1992). Hydrologischer Atlas der Schweiz. Bundesamt für Wasser und Geologie, Bern.
- Leonardi, S. und Flückiger, W. (1989a). Effect of cation leaching on mineral cycling and transpiration: investigations with beech seedlings, *Fagus sylvatica* L. New Phytologist 111, 173-179.
- Leonardi, S. und Flückiger, W. (1989b). Physiologische Auswirkungen der durch sauren Nebel induzierten Kationenauswaschung an Buchenblättern. In: Proc. 15th Int. Meeting (IUFRO) "Air Pollution and Forest Decline", Interlaken, 2.-8. Oktober 1988, pp. 470-473.
- Lindsay, W. L. (1979). Chemical equilibria in soils. Wiley, Chichester, New York.
- Marschner, H. (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London, 889 pp.
- Marx, D. H. (1969). The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. Phytopathology 59, 153-163.
- Matzner, E. und Murach, D. (1995). Soil changes induced by air pollutant deposition and their implication for forests in Central Europe. Water, Air and Soil Pollution 85, 63-76.
- McClure, M. S. (1980). Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae). Ecology 61, 72-79.
- McClure, M. S. (1983). Competition between herbivores and increased resource heterogeneity. In: Variable plants and herbivores in natural and managed systems., eds. Denno, R. F. und McClure, M. S., pp. 125-153. Academic Press, London.
- Meining, S., v. Wilpert, K., Schäffer, J. und Schröter, H. (2008). Waldzustandsbericht der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. Freiburg.
- Meyer, F. D., Paulsen, J. und Korner, C. (2008). Windthrow damage in *Picea abies* is associated with physical and chemical stem wood properties. Trees-Structure and Function 22, 463-473.
- Meyer, F. H. (1967). Feinwurzelverteilung bei Waldbäumen in Abhängigkeit vom Substrat. Forstarchiv 38, 286-290.

- Muukkonen, P. und Mäkipää, R. (2006). Empirical biomass models of understorey vegetation in boreal forests according to stand and site attributes. *Boreal Environment Research* 11, 355-369.
- Nebe, W. (1967). Zur Manganernährung der Fichte. *Arch.Forstwes.* 16, 109-118.
- Nellemann, C. und Thomsen, M. G. (2001). Long-term changes in forest growth: Potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water, Air and Soil Pollution* 128, 197-205.
- Nilsen, P. (1995). Effect of nitrogen on drought strain and nutrient uptake in Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. trees. *Plant and Soil* 172, 73-85.
- Nilsson, L. O. und Wallander, H. (2003). Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization. *New Phytologist* 158, 409-418.
- Olsson, P. A. (1999). Signature Fatty Acids Provide Tools for Determination of the Distribution and Interactions of Mycorrhizal Fungi in Soil. *Fems Microbiology Ecology* 29, 303-310.
- Perrenoud, J. (1976). Contribution to the discussion: the effect of K on insect and mite development. In: *Fertilizer Use and Plant Health. Proc. 12th Colloq. Int. Potash Institute*, pp. 317. Worblaufen, Bern.
- Perrin, R. (1990). Interactions between mycorrhizae and diseases caused by soil-borne fungi. *Soil Use Management* 6, 189-195.
- Posch, M., Hettelingh, J.-P., Slootweg, J. und Downing, R. J. (2003). Modelling and Mapping of Critical Thresholds in Europe: CCE Status Report 2003. Working Group on Effects of the Convention on Long-range Transboundary Air Pollution, 132 pp.
- Prabhu, A. S., Fageria, N. K., Berni, R. F. und Rodrigues, F. A. (2007). Phosphorus and plant disease. In: *Mineral Nutrition and Plant Disease*, eds. Datnoff, L. E., Elmer, W. H. und Huber, D. M., pp. 45-55. APD Press, St. Paul, Minnesota.
- Pregitzer, K. S., Laskowski, M. J., Burton, A. J., Lessard, C. und Zak, D. R. (1998). Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology* 18, 665-670.
- Prietzl, J. und Stetter, U. (2010). Long-term trends of phosphorus nutrition and topsoil phosphorus stocks in unfertilized and fertilized Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands at two sites in Southern Germany. *Forest Ecology and Management* 259, 1141-1150.
- Puhe, J. (1994). Die Wurzelentwicklung der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) bei unterschiedlichen chemischen Bodenbedingungen. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe A* 108, 128 pp., Göttingen.
- Rodenkirchen, H. (1992). Effects of acidic precipitation, fertilization and liming on the ground vegetation in coniferous forests of southern Germany. *Water, Air and Soil Pollution* 61, 279-294.
- Roelofs, J. G., Kempers, A. J., Houdijk, A. L. und Jansen, J. (1985). The effects of air-borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherlands. *Plant and Soil* 84, 45-56.
- Ruge, U. (1966). *Angewandte Pflanzenphysiologie als Grundlage für den Gartenbau*. E. Ulmer-Verlag, Stuttgart, 414 pp.
- Rühling, A. und Tyler, G. (1991). Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on the macrofungal flora of a beech forest. *Ambio* 20, 261-263.
- Saurer, M. und Siegwolf, R. T. W. (2007). Human impacts on tree-ring growth reconstructed from stable isotopes. In: *Stable Isotopes as Indicators of Ecological Change*, eds. Dawson, T. E. und Siegwolf, R. T. W., pp. 49-62.
- Scheu, S. (1992). Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1113-1118.
- Schneider, F. (1998). Die Brombeere in Bayern. *Allgemeine Forstzeitschrift - Der Wald* 53, 832-834.
- Schreiner, M. und Gunert, U. (1998). Brombeeren in den Wäldern Baden-Württembergs. *Allgemeine Forstzeitschrift - Der Wald* 53, 223-227.
- Schulla, J. und Jasper, K. (2007). Model description Wasim-ETH. <http://homepage.hispeed.ch/wasim/> November 2007, Zürich, 181 pp.
- Stefan, K., Fürst, A., Hacker, R. und Bartels, U. (1997). Forest foliar condition in Europe. Results of large-scale foliar chemistry surveys. European Commission - United Nations/Economic Commission for Europe, Brussels, Geneva, Vienna, 207 pp.
- Sverdrup, H. und Warfvinge, P. (1993). The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio. Lund University, Department of Chemical Engineering II., Reports in ecology and environmental engineering. 2:1993, 1-108.
- Tamm, C. O. und Cowling, E. B. (1977). Acidic precipitation and forest vegetation. *Water Air and Soil Pollution* 7, 503-511.
- Teachman, G. E., Frederick, D. J., Perks, W. E. und Jargensen, M. F. (1980). Effects of fertilization on Hypoxylon canker of trembling aspen. *Plant Disease* 64, 284-286.
- Termorshuizen, A. J. und Ket, P. C. (1991). Effects of ammonium and nitrate on mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris*. *European Journal of Forest Pathology* 21, 404-413.
- Thimonier, A., Dupouey, J. und Timbal, T. (1992). Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55, 149-167.

- Thomas, V. F. D., Braun, S. und Flückiger, W. (2006). Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass, growth and nutrient concentrations of young beech trees (*Fagus sylvatica*). *Environmental Pollution* 143, 341-354.
- Tomova, L., Braun, S. und Flückiger, W. (2005). The effect of nitrogen fertilization on fungistatic phenolic compounds in roots of beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Pathology* 35, 262-276.
- Trüby, P. und Aldinger, E. (1984). Eine Methode zur schnellen Bestimmung der effektiv austauschbaren Kationen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 39, 1302-1304.
- Ulrich, B. (1983). A concept of forest ecosystem stability and of acid deposition as driving force for destabilization. In: *Effects of Accumulation of Air Pollutants in Forest Ecosystems*, eds. Ulrich, B. und Pankrath, S., pp. 1-29. Reidel Publ. Comp.,
- Ulrich, B. und Sumner, M. E. (1991). *Soil Acidity*. Springer-Verlag,
- UNECE (1992). *Critical Loads for Nitrogen*. UN-ECE-Workshop report Lökeberg, Sweden, 6.-10. April 1992. Grennfelt, P. und Thörnelöf, E. 1992:41 . Nord.
- UNECE (1996). *Manual on methodologies for mapping critical loads/levels and geographical areas where they are exceeded*, revised version June 1996. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution 142 pp., Berlin, Umweltbundesamt.
- UNECE (2003). *Empirical Critical Loads for Nitrogen*. Expert Workshop Berne, 11-13 November 2002, Proceedings. Environmental Documentation 164, 327 pp., Berne, Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape SAEFL.
- UNECE (2010). *Workshop on the Review and Revision of Empirical Critical Loads and Dose-response Relationships - Nordwijkerhout*, The Netherlands, 23-25 June 2010 , held under the UN/ECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution.
- van Diepen, L. T. A., Lilleskov, E. A., Pregitzer, K. S. und Miller, R. M. (2007). Decline of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests exposed to chronic nitrogen deposition. *New Phytologist* 176, 175-183.
- Vance, N. C. und Zaerr, J. B. (1990). Analysis by high-performance liquid chromatography of free amino acids extracted from needles of drought-stressed and shaded *Pinus ponderosa* seedlings. *Physiologia Plantarum* 79, 23-30.
- Waldrop, M. P., Zak, D. R., Sinsabaugh, R. L., Gallo, M. und Lauber, C. (2004). Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications* 14, 1172-1177.
- Walinga, I., van der Lee, J. J., Houba, V. J., van Vark, W. und Novozamsky, I. (1995). *Plant analysis manual*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht,
- Walker, R. F., West, D. C., McLaughlin, S. B. und Amundsen, C. C. (1989). Growth, xylem pressure potential, and nutrient absorption of loblolly pine on a reclaimed surface mine as affected by an induced *Pisolithus tinctorius* infection. *Forest Science* 35, 569-581.
- Wallander, H., Nilsson, L. O., Hagerberg, D. und Bååth, E. (2001). Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist* 151, 753-760.
- Wallander, H. und Nylund, J. E. (1992). Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist* 120, 495-503.
- Wallenda, T. und Kottke, I. (1998). Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist* 139, 169-187.
- Wallenda, T., Schaeffer, C., Einig, W., Wingler, A., Hampp, R., Seith, B., George, E. und Marschner, H. (1996). Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). II. Carbon metabolism in needles and mycorrhizal roots. *Plant and Soil* 186, 361-369.
- Wallenstein, M. D., McNulty, S., Fernandez, I. J., Boggs, J. und Schlesinger, W. H. (2006). Nitrogen fertilization decreases forest soil fungal and bacterial biomass in three long-term experiments. *Forest Ecology and Management* 222, 459-468.
- Walter, M., Krug, M., Schreiner, M. und Reif, A. (1998). Brombeeren auf oberem Buntsandstein. *AFZ-Der Wald* 53, 600-603.
- Walther, G. R. und Grundmann, A. (2001). Trend for vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. *Publications of the Geobotanical Institute ETHZ* 67, 3-12.
- Waterman, P. G. und Mole, S. (1994). *Analysis of phenolic plant metabolites*. Blackwell Scientific Publ., London, 238 pp.
- Watt, A. D., Flückiger, W., Leith, I. D. und Lindsay, E. (1998). Atmospheric pollution, elevated CO₂ and spruce aphids. *Forestry Commission T.P.* 24, 96 pp., Edinburgh.
- WSL (2004). Sturmschäden sind auf sauren Standorten häufiger. *Wald und Holz* 85, 9.
- Wu, Q. S. und Zou, Y. N. (2009). Mycorrhizal Influence on Nutrient Uptake of Citrus Exposed to Drought Stress. *Philippine Agricultural Scientist* 92, 33-38.
- Zelles, L. und Bay, Q. Y. (1994). Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharids in environmental samples. *Chemosphere* 28, 391-411.