Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg

(AG. Floristik . . . von 1922)

Herausgegeben von K. Dierßen

Heft 44

Untersuchungen zur Wirkung stickstoffhaltiger Niederschläge auf die Vegetation von Hochmooren

von

Friedrich Lütke Twenhöven

Kiel 1992

Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg

(AG. Floristik . . . von 1922)

Herausgegeben von K. Dierßen

Heft 44

Untersuchungen zur Wirkung stickstoffhaltiger Niederschläge auf die Vegetation von Hochmooren

von

Friedrich Lütke Twenhöven

Kiel 1992

Danksagung

An dieser Stelle sei allen herzlich gedankt, die mich bei der Durchführung dieser Arbeit unterstützt haben.
Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. K. Dierßen für die Vergabe des Themas, für die fachliche Unterstützung und die anregenden Diskussionen. Herrn Prof. Dr. B. Sattelmacher und Herrn Prof. Dr. H.-P. Blume möchte ich für die großzügig gewährten Möglichkeiten danken, in ihrem Institut die chemischen Analysen durchzuführen. Die Mitarbeiter des Instituts für Bodenkunde und Pflanzenernährung haben mich vorbildlich bei der Bedienung der Analysegeräte unterstützt - hierfür sei auch ihnen herzlichen gedankt.
Für die statistische Beratung, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre, bin ich Herrn Dr. U. Rempe zu besonderem Dank verpflichtet.
Den Mitarbeitern des Botanischen Instituts, Abteilung Vegetationskunde, die mich freundlich in ihre Mitte aufgenommen haben, möchte ich ebenfalls herzlich danken, insbesondere Herrn Reimert Neuhaus für die fruchtbaren Diskussionen und seine geduldige Beratung in Computerfragen und Frau Silke Lütt für das Korrekturlesen der Arbeit. Die beiden letztgenannten haben mich auch beim Endausdruck tatkräftig unterstützt. Frau Sigrid Bürner danke ich für die Unterstützung bei den Labortätigkeiten und der graphischen Gestaltung der Arbeit sowie für die täglichen erfrischenden und ernüchternden Seitenhiebe.
Frau Helga Plähn möchte ich für die freundliche und zuverlässige Verwaltung des Forschungsprojekts danken. Herrn Willi Wesslowski sei an dieser Stelle für das Sammeln der Regenproben und die Betreuung der Depositionsmeßstelle gedankt, wie auch allen wissenschaftlichen Hilfskräften für die Hilfe bei Aufbau und Wartung der experimentellen Anlage sowie für die Hilfe bei der Probenverarbeitung.

Hervorheben möchte ich zudem die Wohngemeinschaft in Stampe, die mir oft Quartier gewährt hat.
Schließlich geht mein herzlicher Dank an meine Frau Gisela, für die große Hilfe und Unterstützung sowie für die Ermutigung, die Arbeit zu Ende zu führen.

Die Arbeit wurde durch die finanzielle Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Inhaltsverzeichnis

I	Einleitung	1
II.1	Untersuchungsgebiet	6
II.2	Material und Methoden	9
II.3	Witterungsverlauf während der Untersuchungsperioden	29
III.	Ergebnisse und Diskussion der Einzelergebnisse	
III.1	Auswirkungen der Folienüberdachung auf das Mikroklima	31
III.2	Auswirkungen der Folienüberdachung auf das Wachstum der Torfmoose	38
III.3	Auswirkungen der Beregnungsvarianten auf das Wachstum der Torfmoose	
III.3.1	Wachstum der Einzelpflanzen	42
III.3.2	Flächenbezogene Produktion der Torfmoose	58
III.3.3	Auswertung der Dauerbeobachtungsflächen	65
III.4	Oberirdische Phytomasse der Phanerogamen	67
III.5	Chlorophyllgehalte der Torfmoose	72
III.6	Gesamtstickstoffgehalte in den Torfmoosen und in den Phanerogamen	76
III.7	Atmosphärische Nitrat- und Ammoniumeinträge während der Untersuchungsperioden	80
III.8	Nitrat- und Ammoniumgehalte im Bodenwasser der Beregnungsflächen	85
III.9	Physikalische und chemische Parameter des Bodenwassers	88
III.10	Ammoniumkonzentrationen im Haftwasser der Torfmoose	98
III.11	Nettomineralisation in den akrotelmatischen Sphagnumtorfen	104
III.12	Nitrat- und Ammoniumaufnahme der Torfmoose	108
III.13	Nitratreduktaseaktivität in den Torfmoosen	118
IV	Abschließende Diskussion	130
V	Zusammenfassung / Summary	145
VI	Literaturverzeichnis	148
VII	Anhang	165

Kapitel I

Einleitung

Torfmoose sind in der Lage, die Entwicklung von Moorökosystemen zu steuern (BELLAMY & RIELEY 1967).
Durch die Produktion großer Mengen organischer Säuren und durch den Kationenaustausch an ihren Zellwänden tragen sie erheblich zur Versauerung der Standorte bei (z.B. HEMOND 1980, KILHAM 1982, URBAN et al. 1987, WIEWIORKA & GLIME 1989). Die pH-Erniedrigung hemmt die mikrobielle Aktivität und beschleunigt die Torfakkumulation (z.B. COLLINS et al. 1978, MARTIN & HOLDING 1978). Auf diese Weise wird die Konkurrenzkraft der Höheren Pflanzen am gleichen Standort verringert und ein für die Torfmoose günstiges externes Ionenmilieu stabilisiert.
Unter humiden Bedingungen führen diese Prozesse zur Ausbildung von Hochmoor-Ökosystemen mit einem grundwasserunabhängigen Moorwasserkörper, so daß die Nährstoffversorgung ausschließlich durch atmosphärische Einträge erfolgt (DAU 1823). Aufgrund dieser Ombrotrophie ist zu erwarten, daß die Hochmoor-Vegetation besonders empfindlich auf anthropogene Veränderungen der atmosphärischen Einträge reagiert.
Die Zusammensetzung der Depositionen hat sich im Laufe der Industrialisierung nach Art und Umfang der Schad- und Nährstoffe drastisch verändert (z.B. ERIKSSON 1952, VDI-KOMISSION, eds., 1983).
Im Mittelpunkt der ökologischen Schadstofforschung stand zunächst die versauernde Wirkung der Niederschläge. Der "Saure Regen", für den bis in die 80er Jahre hauptsächlich Schwefelemmissionen verantwortlich waren, bewirkte eine Basenverarmung und pH - Erniedrigung in Böden und Gewässern Europas und Nordamerikas (z.B. LAST et al. 1980, ULRICH & PANKRATH 1983, DE VRIES & BREEUWSMA 1987). Die Säureeinträge und die daraus resultierenden Standortveränderungen schädigten aquatische und terrestrische Lebensgemeinschaften nachhaltig (Zusammenfassungen z.B. in NILSSON & GRENNFELD, eds. 1988 und HUTCHINSON & MEEMA, eds. 1987).

Über die Wirkung des atmosphärischen Säureeintrags auf Moore ist vergleichsweise wenig bekannt. Nur in extrem stark belasteten Gebieten in der Nähe der britischen Industriezentren konnte eine Erniedrigung des pH-Wertes in Oberflächengewässern von ombrotrophen Mooren nachgewiesen werden (GORHAM 1958 zit. in GORHAM et al. 1984). Dort wurden derart große Mengen schwefelhaltiger Säuren eingetragen, daß sie in einigen Moorgewässern einen größeren Anteil an der Gesamtazidität ausmachten als die autochthonen organischen Säuren (GORHAM et al. 1985).
In der Regel ist jedoch durch Sulfat- und Nitrateinträge keine zusätzliche Versauerung im Bodenwasser der Hochmoore zu erwarten. Unter den im sogenannten Katotelm herrschenden anaeroben Bedingungen neutralisiert die mikrobielle Nitrat- und Sulfatreduktion einen erheblichen Teil der Säurefracht (HEMOND 1980, KILHAM 1982, GORHAM et al. 1987). Die Aufnahme des mit dem Regen eingetragenen

Nitrats durch die Torfmoose und die Denitrifikation stellen in der Protonenbilanz weitere "H^+-konsumierende" Prozesse dar, die einer Versauerung des Bodenwassers im Moor entgegenwirken.

Im Gegensatz dazu sind im Akrotelm, also jener Zone des Moor-Ökosystems, das die oberhalb des Moorwasserspiegels gelegene Torfschicht umfaßt, ökologisch bedeutsame Veränderungen durch die Säuredeposition zu erwarten, aber bisher kaum untersucht (GORHAM et al. 1984).
In solchen Witterungsperioden, in denen es in den Torfmoosrasen zu einem kapillaren Wasseraufstieg kommt, findet im Akrotelm durch den Ionenaustausch an den Zellwänden (z.B. CLYMO 1963, BREHM 1971) und die oxidative Umwandlung von Sulfid und Ammonium (GORHAM et al. 1984) ohnehin eine starke Versauerung statt. Der säurehaltige Regen kann diese Situation zusätzlich verschärfen, indem die geringen Basenvorräte von den Sorptionsplätzen gewaschen werden.
GORHAM et al. (1984) vermuten, daß in Übergangsmooren, die nur über eine geringe Alkalinität verfügen, die Entwicklung zu ombrotrophen Moortypen bereits durch relativ geringe Säureeinträge stark beschleunigt werden kann.
Für andere basenarme Ökosysteme ist eine Förderung des Torfmooswachstums durch den Eintrag von sauren Depositionen nachgewiesen. In oligotrophen Seen Europas und Nordamerikas ist es in den letzten Jahrzehnten zu einer explosionsartige Vermehrung von Torfmoosen gekommen (GRAHN 1977, HENDREY & VERTUCCI 1980, MELZER & ROTHMEYER 1983). Für niederländische Dünentalgesellschaften wird ein entsprechendes Phänomen von ROELOFS (1983) beschrieben.

Zu den Effekten der Versauerung treten spezifische Wirkungen einzelner atmosphärischer Schadstoffe auf Moorökosysteme hinzu, die ebenfalls zu einer Verschiebungen in der Artenzusammensetzung bis hin zur vollständigen Aussterben einzelner Arten geführt haben.

Aufgrund feinstratigrafischer Torfuntersuchungen vermutet TALLIS (1964), daß in den Southern Pennines (Nordengland) Emissionen aus den nahegelegenen Schwerindustriezentren zur Verarmung der Torfmoosvegetation geführt haben. In den Deckenmooren der Region ist ein Großteil der ehemals bestandsbildenden Torfmoosarten in einem Zeitraum von nur 150 Jahren ausgestorben.

Der von TALLIS formulierte Verdacht konnte inzwischen experimentell bestätigt werden: Schwefelhaltige Depositionen sind höchst wahrscheinlich für das Artensterben verantwortlich. Schwefeldioxid, Schweflige Säure und in geringerem Maße Schwefelsäure, appliziert in den vor Ort gemessenen Konzentrationen, vermindern die Vitalität der ehemals häufigen Torfmoosarten (FERGUSON et al. 1978, FERGUSON & LEE 1980).
Allerdings gehen mit der Deposition schwefelhaltiger Verbindungen in der Regel Metall- und Schwermetalleinträge einher, die ebenso für das Aussterben der Arten verantwortlich sein können.
Der eingetragenen Metallionen werden von den Torfmoosen akkumuliert (z.B. RÜHLING & TYLER 1971, PAKARINEN et al. 1981, PAKARINEN & TOLONEN

1976, FERGUSON et al. 1984, BREUER & MELZER 1990, KIRCHHOFF 1989). Über ihre Wirkungen auf das Wachstum der Torfmoose ist aber vergleichsweise wenig bekannt. Einerseits sind toxische Effekte zu erwarten (SIMOLA 1977), andererseits beschleunigen an die Zellwand sorbierte Metallionen die Oxidation von SO_2 und H_2SO_3 zu weniger toxischer Schwefelsäure und erhöhen damit die Toleranz gegenüber diesen Immissionen (BAXTER et al. 1990).

Seit dem Beginn der achtziger Jahre wurden stickstoffhaltige Depositionen zum vielbeachteten Forschungsgegenstand. Zu diesem Zeitpunkt setzten einerseits Umweltschutzmaßnahmen ein, die die schwefelhaltigen Depositionen verringerten, andererseits hatten Stickstoff-Emissionen aus der Landwirtschaft (NH_4^+) und aus Verbrennungsvorgängen (NO_3^-) stark zugenommen (BRIMBLECOMBE & STEDMAN 1982, SCHRÖDER et al. 1985, GEORGII et al. 1986, BUIJSMAN et al. 1987) .
Zur Zeit betragen die jährlichen Stickstoffeinträge aus der Atmosphäre in Mitteleuropa meist über 20 kg N/ha; oft werden bereits 30 bis 40 kg N/ha eingetragen (GRENNFELD & HULTBERG 1986, ISERMANN 1987). In Gebieten ohne nennenswerten atmosphärischen Schadstoffeintrag ist demgegenüber mit jährlichen Stickstoffdepositionen in der Größenordnung von 1 kg N/ha zu rechnen (HUSAR & HOLLOWAY 1983). In stark belasteten Gebieten Hollands werden hingegen bereits mehr als 60 kg N/ha gemessen (BREEMEN & JORDENS 1983).
In zahlreichen Ökosystemen Mittel- und Nordeuropas sind inzwischen schädigende Effekte der zugeführten Stickstoffmengen auf die Biocoenosen nachgewiesen (z.B. MATZNER 1980, NIHLGARD 1985, GLATZEL et al. 1987, ELLENBERG 1988, SCHUURKES et al. 1987, AERTS & BERENDSE 1988, ROELOFS et al. 1988). In Waldökosystemen ist zum Teil bereits eine Stickstoffsättigung feststellbar, so daß die N-Austräge in Grund- und Oberflächengewässer ansteigen (GRENNFELD & HULTBERG 1986, BÜTTNER 1990).

Seit Mitte der achziger Jahre mehren sich auch die Hinweise auf eine Veränderung der Hochmoorvegetation durch die atmosphärischen Stickstoffeinträge.
In den bereits erwähnten Southern Pennines schlagen Wiederansiedlungsversuche der ehemals dort vorhandenen ombrotraphenten Torfarten immer noch fehl, obwohl die schwefelhaltigen Depositionen mittlerweile stark reduziert worden sind (FERGUSON & Lee 1983). Die explantierten Torfmoose weisen erhöhte Stickstoffgehalte auf und verlieren die Fähigkeit, auf Nitratgaben mit der sonst üblichen Induktion der Nitratreduktaseaktivität zu reagieren (PRESS et al. 1986). Ergänzende Laboruntersuchungen von LEE (zit. in FERGUSON et al. 1984) verstärken den Verdacht, daß heute insbesondere die Nitrat- und Ammoniumeinträge das Wachstum der Torfmoose schädigen.

Die aktuelle Diskussion über die Wirkungen stickstoffhaltiger Depositionen auf Hochmoor-Ökosysteme knüpft an eine bereits zu Beginn des Jahrhunderts intensiv geführte Diskussion um die Stickstofflimitierung der Hochmoorpflanzen an. Die Frage entzündete sich damals in der Auseinandersetzung mit SCHIMPERs Theorie der physiologischen Trockenheit (SCHIMPER 1898). Es konnte nachgewiesen werden, daß es sich bei den sogenannten Xeromorphosen der Hochmoorericaceen tatsächlich um N-Mangelsymtome (Peinomorphosen) handelt (FIRBAS 1931, MARTHALER 1939, MÜLLER-STOLL 1947 und SIMONIS 1948, SIMONIS & HIRSCH 1962).

Auf eine Veränderung der Stickstoffgehalte in Hochmoortorfen aufgrund anthropogener Einträge wiesen MATTSON & KOUTLER-ANDERSON bereits 1956 hin. Aus der Analyse der C/N - Verhältnisse in Torfprofilen folgern sie, daß die N-Versorgung der Hochmoore bereits seit mehreren Jahrzehnten zugenommen haben muß. Neuere stratigrafische Untersuchungen bestätigen dies - für schwedische Moore ist eine kontinuierliche Zunahme der Stickstoffversorgung seit mindestens 300 Jahren anzunehmen (MALMER & HOLM 1984).
Durch einen Vergleich mit älteren Untersuchungen kann MALMER (1990) darüber hinaus zeigen, daß sich die Stickstoffgehalte von Sphagnum magellanicum Brid. im Zeitraum von 1955 bis 1985 tatsächlich um 12 - 22 % erhöht haben.
Auch regionale Unterschiede in den aktuellen N-Depositionsraten spiegeln sich in den N-Gehalten einiger Torfmoose wieder. MALMER (1988) konnte dies in schwedischen Hochmooren und VOIGT & JOHNSEN (1987) im europäischen Vergleich zeigen.

Inzwischen liegen auch einige Beobachtungen über Veränderungen in der Artenzusammensetzung der Hochmoorvegetation vor, die auf die zunehmenden N-Einträge zurückgeführt werden. Sowohl in England als auch in Niedersachsen wird eine starke Ausbreitung des Torfmooses Sphagnum fallax Klinggr. bzw. der Sammelart S. recurvum P. Beauv. auf Kosten artenreicherer Torfmoosgesellschaften festgestellt (TÜXEN 1983, LEE & WOODIN 1988, BAXTER et al. 1990). Auch VOIGT & JOHNSEN (1987) vermuten, daß Sphagnum fallax in den nordwesteuropäischen ombrotrophen Mooren andere Torfmoosarten (S. rubellum und S. subnitens) verdrängt.
In den Southern Pennines ist Sphagnum fallax heute die häufigste Torfmoosart (TALLIS 1964, DIERSSEN 1982) und kann dort sogar höhere Zuwächse erreichen als in weniger belasteten Mooren Großbritanniens (FERGUSON & LEE 1983).
Von den zitierten Autoren wird übereinstimmend vermutet, daß diese Art ihre heutige Bedeutung in ombrotrophen Mooren Nord- und Westeuropas nur aufgrund der gestiegenen atmosphärischen Stoffeinträge erreichen konnte .
Angesichts des oben skizzierten raschen Wandels in der Zusammensetzung der atmosphärischen Einträge lassen die beobachteten Veränderung der Vegetationszusammensetzung jedoch viele Erklärungsmöglichkeiten offen. So ist beispielsweise Sphagnum recurvum auch gegenüber schwefelhaltigen Immissionen besonders resistent

(FERGUSON et al. 1978) und die von MALMER (1988) beobachtete Stickstoff-Akkumulation geht mit einem gleichzeitigen Anstieg der Schwermetallgehalte einher. Zur Klärung der spezifischen Wirkungen von Stickstoffeinträgen auf Hochmoor-Ökosysteme bedarf es daher des Experiments.

In der vorliegenden Arbeit sollen diese Wirkungen mittels künstlicher Beregnung von Moorflächen im Freiland untersucht werden. Um die stickstoffhaltigen Depositionen zu standorteigenen N-Quellen und N-Vorräten in Beziehung setzen zu können, werden letztere begleitend untersucht.
Im Mittelpunkt der Untersuchung stehen die Konkurrenzverhältnisse zwischen den bereits erwähnten Torfmoosarten Sphagnum magellanicum und Sphagnum fallax.
Da zu vermuten ist, daß die aktuelle Hochmoorvegetation bereits durch Stickstoff-einträge verändert ist, ist es das besondere Anliegen dieser Arbeit, die Konkurrenz-verhältnisse zwischen den beiden Torfmoosarten nicht nur unter dem Einfluß zusätzlicher Stickstoffgaben, sondern auch bei niedrigeren als den heute üblichen Depositionsraten zu untersuchen. Diese Fragestellung erfordert einen außergewöhnlichen experimentellen Ansatz, wie er bisher in der Moorforschung noch nicht angewandt wurde.

Kapitel II.1

Das Untersuchungsgebiet

Die Versuchsflächen wurden im Felmer Moor eingerichtet, einem kleinen, nur wenige Hektar großen Verlandungsmoor ca. 10 km nordwestlich von Kiel, .
Das Moor liegt im weichseleiszeitlichen Grundmoränengürtel. Bei Probebohrungen wurde unter den Versuchsflächen eine Torfmächtigkeit von 4,0 - 4,5 m festgestellt.
Der Hochmoorkern ist durch Entwässerung und Torfabbau zerstört. Die Untersuchungsflächen wurden in einem ehemaligen Torfstich eingerichtet, der nach Auskunft einiger Anwohner zuletzt in den ersten Nachkriegsjahren zur Torfgewinnung genutzt wurde.
Die Vegetationdecke auf dieser weitgehend baumfreien Fläche weist deutliche Bult-Schlenkenkomplexe auf. Die Unterschiede im Mikrorelief sind vergleichsweise moderat und damit kennzeichnend für relativ wüchsige Entwicklungsstadien, wie sie in nativen Mooren für den Transgressionsbereich als 'Wachstumskomplexe' (OSVALD 1923) anzutreffen sind. Die aktuelle Vegetation ist überwiegend dem Erico-Sphagnetum magellanici zuzuordnen (DIERSSEN et al. 1988).
Auf den Bulten und im Rasen findet sich ein Erico - Sphagnetum magellanicum typicum, in den Schlenken hingegen die Subassoziation Erico-Sphagnetum magellanici sphagnetosum cuspidati.
Eriophorum angustifolium, das in den Versuchsflächen zum Teil hohe Dechunggrade erreicht, gilt in Norddeutschland als regional ombrotraphente Hochmoorart (ALETSEE 1967). Mineralbodenwasserzeiger fehlen in den Untersuchungsflächen.
Die Pflanzengesellschaft der Untersuchungsflächen steht in Kontakt zu Vegetationseinheiten, die einen Übergang zu einer Eriophorum angustifolium - Sphagnum fallax - Gesellschaft repräsentieren. In diesen fehlen die Klassencharakterarten der Oxycocco - Sphagnetea weitgehend. Auf den nicht abgetorften, trockeneren Flächen in der unmittelbaren Umgebung stockt ein sekundärer Moorbirkenwald.

Die Auswahlkriterien für die Festlegung der 5 Versuchsflächen im Bereich der oben beschriebenen Vegetation waren folgende:
- keine Beschattung durch Bäume
- möglichst zentral im oben beschriebenen Bestand gelegen
- Mindestabstand untereinander von mindestens 2 Metern
- gleiches Arteninventar an Höheren Pflanzen
- Torfmoosdecken überwiegend auf Rasenniveau (Erläuterung folgt)
- hohe Deckungsanteile von S. magellanicum und S. fallax
- Vorhandensein eines Bult- Schlenken-Mikroreliefs

Aufnahmenummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gesamtdeckung	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Deckung Phanerogamen	45	50	35	30	25	20	30	25	25
Deckung Moose	75	65	95	95	95	95	95	95	90
D S. magellanicum	3	4	5	5	3	3	-	3	-
D Andromeda polifolia	1	1	2b	1	+	1	+	+	-
d S. cuspidatum	-	-	-	-	-	2b	3	2a	-
K Oxycocco - Sphagnetea									
Vaccinium oxycoccos	2b	2m	2a	2a	2a	1	2a	2a	1
Erica tetralix	3	3	2a	2a	1	-	-	-	-
Eriophorum vaginatum	-	2a	-	-	-	-	-	-	+
Aulacomnium palustre	-	+	+	+	-	-	-	-	-
S. rubellum	-	-	2a	-	-	-	-	-	-
Drosera rotundifolium	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Sonstige									
Eriophorum angustifolium	2a	1	2a	2a	2b	2b	2b	2a	3
S. fallax	3	2a	2b	+	3	2a	4	3	4
Calluna vulgaris	+	2b	1	2a	-	-	-	-	-
Empetrum nigrum	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Drepanocladus fluitans	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Tabelle 1: Vegetationstabelle Felmer Moor, Torfstich

Die Vegetationsaufnahmen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) unter Verwendung der verfeinerten Schätzskala von REICHELT & WILMANNS (1973); die Deckungsgrade in den Kopfzeilen sind in Prozent der Gesamtdeckung angegeben.

K: Klassencharakterarten, D: Differentialarten der Assoziation, d: Differentialart der Subassoziation.

Unter dem im folgenden so bezeichneten Bult-, Rasen- und Schlenkenniveau ist ein Abstand vom Winterwasserstand 1986/87 von 6 bzw. 12 bzw. 18 cm zu verstehen. Die untersuchten Höhenniveaus decken somit einen mittleren Bereich der im Felmer Moor auftretenden, insgesamt noch größeren Reliefamplitude ab. Nur in dem ausgewählten Teilbereich treten beide genannten Torfmoosarten als Konkurrenten mit höheren Deckungsanteilen auf.

Die Bezeichnung der Höhenstufen als "Bult", "Rasen" und "Schlenke" wurde aus Gründen der einfacheren sprachlichen Vermittlung der Ergebnisse gewählt. Das als Schlenke bezeichnete Höhenniveau müßte nach der Gliederung von SJÖRS (1948, 1983) eher dem unteren Teppichniveau zugeordnet werden (vgl. auch DIERSSEN &

REICHELT 1988), da es sich nicht um einen zeitweise völlig überstauten Standort handelt (siehe Tabelle "Bodenwasserparameter" im Anhang) und die Vegetation, wie Tabelle 1 zeigt, der Klasse der Oxycocco - Sphagnetea zuzuordnen ist. Die beiden höheren Stufen entsprechen nach dieser Einteilung am ehesten einem unteren und oberen Rasenniveau.

Kapitel II.2

Material und Methoden

Im Frühjahr 1987 wurden im Felmer Moor vier Versuchsflächen mit Folienüberdachungen überspannt. Unter diesen Folienüberdachungen wurde der Niederschlag mittels Beregnungsanlagen durch verschiedene Regenlösungen bekannter Zusammensetzung ersetzt.

Die Folienüberdachung mußte zwei gegensätzlichen Konstruktionsanforderungen genügen - einer möglichst vollständigen Abschirmung der Flächen vor Niederschlägen und einer möglichst geringen Veränderung des Mikroklimas. Die zur Ausführung gekommene Konstruktion stellt einen Kompromiß zwischen diesen Funktionen dar.

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen Einzelheiten der Konstruktion. Die von der Folie überspannte runde Fläche betrug 4,08 m^2. Davon wurde ein Randstreifen von 11 cm nicht zur Untersuchungsfläche gerechnet, so daß für die durchgeführten Experimente eine Fläche von 3,33 m^2 zur Verfügung stand. Der äußere Rand der Dachfolie befand sich in 1,30 m Höhe über dem Winterwasserstand im Moor.

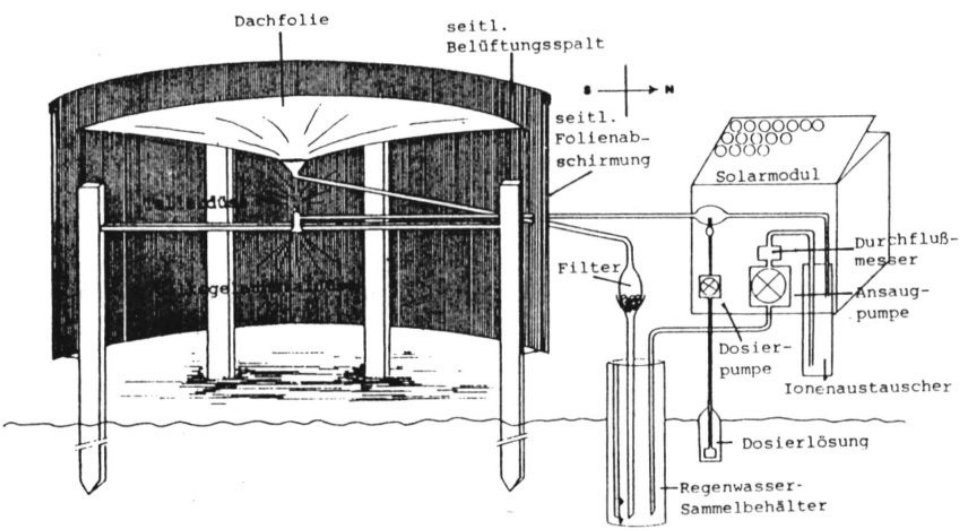


Abbildung 1: Schemazeichnung der Folienüberdachung samt der Beregnungsanlage

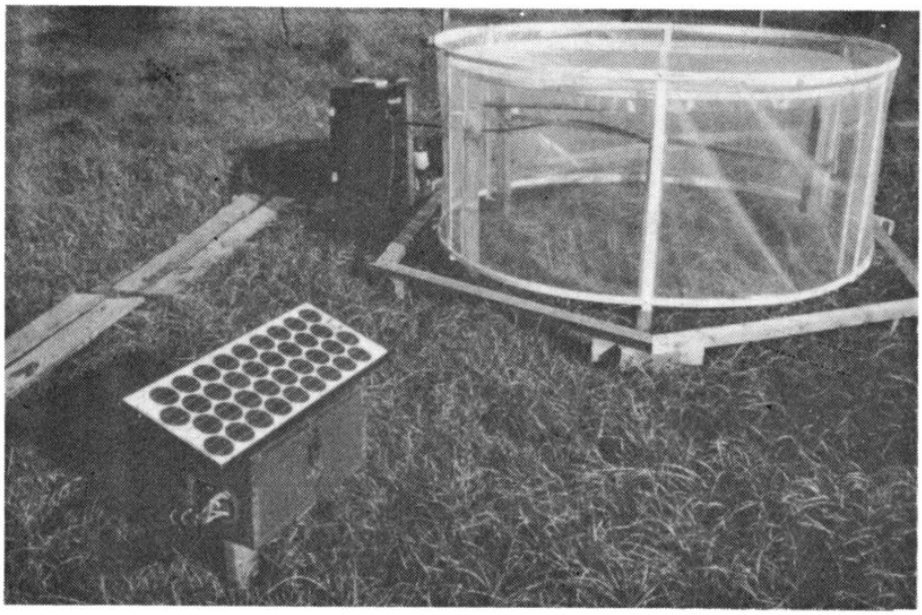


Abbildung 2: Fotographie der Versuchsanlage
Außer der Folienüberdachung ist die zu- und abführende Installation, der Installationskasten für die technische Ausrüstung sowie die Zuwegung zu den Versuchsflächen zu erkennen.

Im Abstand von 9 cm wurde das Dach von einer seitlichen Regenabschirmung aus der gleichen Folie umgeben, so daß die zentrale Untersuchungsfläche, von ihrem äußeren Rand bis zur seitlichen Abschirmung, insgesamt von einem 20 cm breiten Pufferstreifen umgeben war.

Die Oberkante der seitlichen Folie überragte das Dach um 10 cm, so daß schräg einfallender Regen, der in den zentralen Teil der Versuchsfläche gefallen wäre, weitgehend abgeschirmt wurde.
Die Unterkante wurde nicht bis zur Vegetationsdecke heruntergezogen, sondern ließ einen ca. 15 cm breiten Spalt offen, über den ein Luftaustausch möglich war. Die Breite dieses Spaltes variierte etwas - entsprechend dem Mikrorelief der Torfmoosoberfläche.
Die Dachfolie wurde in der Mitte nach unten abgespannt, so daß eine trichterförmige Ableitung des Regenwassers erfolgte.

Diese Konstruktion ermöglichte einen Luftaustausch über einen relativ großen Austrittsquerschnitt. An einer vor Versuchsbeginn aufgestellten Pilotanlage konnte beobachtet werden, daß die Überdachung einen Kamineffekt erzeugte: Luftmassen flossen unterhalb der seitlichen Folie ein und verwirbelten. Die erwärmte Luft konnte an der nach innen abgespannten Dachfolie aufsteigen und aus dem Luftspalt zwischen Dachfolie und seitlicher Folienabschirmung wieder austreten.

Die Dachfolie wurde mittels eines PVC-Spannringes (30 · 3 mm) auf einem verzinkten und mit Acryllack versiegelten Metallring (Bandeisen: 30 · 4 mm) gespannt und anschließend mit PE-Schrauben befestigt. Um ein Zerschneiden der Folien an dem Metallring zu verhindern, wurde zwischen Folie und Ring ein selbstklebender Moosgummistreifen gelegt. Die seitliche Folienabschirmung wurde ebenfalls unten und oben zwischen jeweils zwei PVC-Bänder gespannt und mit PE-Schrauben verschraubt. In die Dachfolie wurde 10 cm neben (nördlich) der Mitte ein Abfluß aus handelsüblichen PVC-Fittings dergestalt eingebaut, daß das von der Folie gesammelte Wasser vollständig in ein Abflußrohr abgeleitet wurde.

Die Zentralabspannung der Dachfolie ermöglichte es, die wasserableitende Konstruktion mit sehr geringem Materialeinsatz auszuführen, was wiederum zu einer Minimierung der Beschattung beitrug. Die Abflußinstallation diente zudem als Ansatzpunkt für die Abspannung der gesammten Dachfolie nach unten. Die Verankerung erfolgte an einem Vierkant-Holzbalken, der in nord-südlicher Richtung ca. 50 cm über der Vegetationsdecke installiert war. Dieser trug außerdem die Beregnungsdüsen samt Zuleitung. Da die Düsen in der Mitte dieses Balkens angebracht werden mußten, erfolgte die Abspannung des Daches nicht genau in der Mitte, sondern wie oben beschrieben, konzentrisch.

Die runde Form der Überdachung gestattet es, die Fläche mit nur einer zentral angebrachten Kombinationsdüse zu beregnen. Bei Anwendung mehrerer über die Fläche verteilter Düsen wäre es zwangsläufig zu einer Überschneidung der Beaufschlagungsflächen und damit zu einer inhomogenen Beregnung gekommen. Um eine gleichmäßige Beregnung zu gewährleisten, wurde die zentrale Düse aus zwei übereinander montierten Düsen unterschiedlichen Funktionsprinzips zusammengesetzt. Eine Vollkegeldüse beaufschlagte den zentralen Teil der Fläche, die daran angrenzenden Flächen wurden durch eine darüber installierte Rundsprüh-Tellerdüse mit einem kranzförmigen Spritzbild beregnet. Die Düsen wurden so eingerichtet, daß, abgesehen vom Mittelpunkt und dem äußerstem Rand der Beregnungsfläche, eine homogene Beaufschlagung erreicht wurde. Im Trauf der äußeren Abschirmung und unmittelbar unter der Düse war der Niederschlag etwas erhöht, im äußeren Pufferstreifen etwas verringert. Die betreffenden Flächen wurden nicht für Experimente genutzt.

Aufgrund der niedrigen pH-Werte des Moorwassers und der zu vermutenden Empfindlichkeit der Moorvegetation gegenüber Metall- und Schwermetallionen wurde auf Metall als Baumaterial weitgehend verzichtet. Dort, wo ein Einsatz unumgänglich war, wurden ausschließlich verzinkte und zusätzlich mit Kunststoff beschichtete Metallteile verwendet. Von den tragenden Teilen waren lediglich die das Dach tragenden Bügel und der innere, die Dachfolie aufspannende Ring aus Metall. Alle übrigen Teile bestanden aus Holz bzw. PVC/PE -Hartplastik. Die Metallteile wurden ausschließlich außerhalb des Moores bearbeitet, um einen Eintrag von Metallspänen in die Versuchsfläche auszuschließen.

Die Folie aus Polyethylen hatte eine Dicke von 80 μm. Sie wurde freundlicherweise von der Firma Pelyplastik in Wahlstedt angefertigt. Nach Angaben der Firma wurde ein besonders reines Polyethylen verwendet, welches eine relativ gute Durchlässigkeit für kurzwellige Strahlung aufweist und einen weitgehenden Verzicht auf UV-Stabilisatoren zuließ. Diese hätten den natürliche UV-Anteil des Sonnenlichts stark vermindert. Da derartige Folien jedoch schneller altern als UV-stabilisierte, wurde im zweiten Untersuchungsjahr eine neue Folienbespannung angebracht.

Das von der Dachfolie gesammelte Wasser lief zunächst dem Gefälle folgend über ein grobes Sieb in das Abflußrohr, anschließend über einen Filter aus Aquarienfilterwatte und schließlich über eine Perlongaze beim Eintritt in den Sammelbehälter.
Die Sammelbehälter waren 70 cm tief in den Torf eingegraben, um das gesammelte Regenwasser kühl zu halten.
Die Verregnung des Niederschlagswassers unter den Dächern erfolgt erst dann, wenn sich 2 Liter Regen im Vorratsbehälter angesammelt hatten. Diese Regelung hatte den Zweck, die Anzahl der Ein- und Ausschaltvorgänge zu reduzieren, da Düsen in der Start- und Endphase der Beregnung nicht optimal arbeiten und die Fläche ungleichmäßig beaufschlagt hätten. Bei geringeren Regenmengen unterblieb folglich eine Beregnung der Untersuchungsflächen.

Hatten sich 2 Liter Regen in dem Vorratsbehälter angesammelt, schaltete sich, über einen Niveauschalter gesteuert, eine Ansaugpumpe ("Shure-Flow", Berger/Neumarkt) ein. Diese pumpte das Wasser mit einem Druck von 2500 Hektopascal zunächst über einen Kontaktwasserzähler, dann über einen Ionenaustauscher und schließlich zur Beregnungsdüse. Auf dem Weg vom Austauscher zur Düse wurden dem deionisierten Regenwasserstrom mittels einer Dosierpumpe die gewünschten Ionenmengen wieder zudosiert. Die Dosierpumpe (E 0330524, Prominent/Heidelberg) wurde vom Kontaktwasserzähler bei einem Impulsabstand von 50 ml angesteuert. Sie saugte die Dosierlösung aus einem Polyethylen-Vorratsbehälter. Der Durchflußmesser, der die Dosierpumpe ansteuerte, mußte aus finanziellen Gründen aus Messing bezogen werden. Er wurde deshalb dem Ionentauscher vorgeschaltet, so daß eventuell in Lösung gegangene Metallionen anschließend adsorbiert wurden. An der Ein- und Ausströmöffnung des Ionenaustauschers erfolgten weitere Filterungen des Wassers mittels Kunststoffilterplatten.
Leider konnte auf eine zusätzliche Beregnung der Flächen nicht vollständig verzichtet werden. Zur Gewährleistung der ordnungsgemäßen Funktion der Anlage, insbesondere der Beaufschlagung der Flächen, war im Abstand von drei Wochen eine Beregung der Flächen mit deionisiertem Wasser (2,5 l/m^2) notwendig. Um den Eingriff möglichst gering zu halten, wurden diese Wartungsarbeiten möglichst kurzfristig nach Regenereignissen oder in den frühen Morgenstunden durchgeführt. Während dieser Testläufe wurde die Beaufschlagung kontrolliert und gegebenfalls korrigiert. Das mitgebrachte deionisierte Wasser diente außerdem der Reinigung der Dachfolie. Es wurde auf die Folienabdeckung geschüttet, um die dort anhaftenden Stoffe zu entfernen und die Lichtdurchlässigkeit der Folie zu erhalten. Die auf diese

Weise zusätzlich applizierten Regenmengen glichen die Interzeptionverluste durch die Folienüberdachung zum Teil aus.
Als weitere regelmäßig durchgeführte Wartungsarbeiten sind das Reinigen und Auswechseln der Filter und die Erneuerung der Dosierlösungen zu nennen. Letztere wurden im Abstand von 2 Wochen erneuert. Die Austauscherharze wurden alle 2 Monate ins Institut gebracht und 10 Minuten lang mit deionisiertem Wasser durchströmt. Die Kontrolle der Zusammensetzung der applizierten Regenlösungen erfolgte ungefähr monatlich.

Um metallische oder organische Verunreinigungen der Beregnungslösungen durch die zu- und ableitende Installation auszuschließen, wurden eine Reihe von Vorsichtsmaßnahmen getroffen: Es wurden soweit wie möglich nur Silikonschläuche verwendet, die zur mechanischen Stabilisierung mit einem aus Polyethylen oder Polyester bestehenden Schlauch ummantelt wurden.
Die verwendeten Austauscherharze (UP/SP 100 nuclear grade, Seral/Ransbach) geben nach den Angaben Firma keine im ppb-Bereich nachweisbaren Amine und Phenole ans Wasser ab.
Um die stromführenden Bestandteile der Anlage vor Regen zu schützen, wurden sie in einem verschließbaren Holzkasten außerhalb der Überdachung an einem separaten Tragebalken 30 cm über der Vegetationsdecke installiert.

Der Zugang zu den überdachten Flächen war durch eine Folientür gewährleistet, die mittels eines Polypropylen-Klettverschlusses im nordexponierten Teil der seitlichen Folienabschirmung angebracht war. Für die Probennahme in den Versuchsflächen konnten diese mit einer kurzfristig montierbaren Arbeitsplattform überspannt werden.

Da die Hochmoorvegetation besonders trittempfindlich ist, ist einer störungsarmen Zuwegung und Gründung der Anlagen besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden. Die Gründung der Anlage im tragfähigen mineralischen Untergrund erfolgte mittels bis zu 6 m langer Holzpfähle. Ebenso wie die Folienüberdachungen wurde eine diese umgebende Laufsteg-Konstruktion im mineralischen Untergrund verankert, die einen störungsfreien Zutritt gewährleistete. Um beim Bau dieser Anlagen die Vegetationsdecke möglichst wenig zu schädigen, wurden während der Installationsarbeiten um die Versuchsflächen provisorische Zuwegungen aus 3 -4 m langen verschnürten Holzpaletten auf die Mooroberfläche gelegt.
Die Setzlöcher für die Tragebalken wurden zunächst mit einem Kammerbohrer vorgebohrt. Es wurde darauf geachtet, daß kein mineralstoffhaltiges Material des Bohrkerns auf die Mooroberfläche gelangte. Die Holzkonstruktionen wurden ausschließlich geleimt und gedübelt; es wurden keine Schrauben oder Nägel verwendet.
Die Zuwegung im größeren Abstand von den Untersuchungsflächen erfolgte auf unbehandelten Holzbrettern, die auf ca. 5 m langen Fichtenstangenhölzern auf der Mooroberfläche auflagen (siehe Abb.2).
Neben den vier überdachten Flächen wurde eine weitere nicht überdachte Kontrollfläche mit einer entsprechenden Zuwegung versehen.

Während der Wintermonate mußten die Dächer samt Installation entfernt werden, da u.a. eine Frostsicherung der Anlage nicht möglich war.

Um kurzfristige Wirkungen der Beregnung auf die Torfmoose zu untersuchen, wurden Begießungsexperimente unter zusätzlich installierten Folienabdeckungen durchgeführt. Diese Folienabdeckungen bestanden aus dachförmigen Holzrahmen mit einer Grundfläche von 1 · 1 Meter, die mit Polyethylenfolie bespannt wurden. Sie wurden auf vier Holzträgern im Abstand von 25 cm über dem Torfmoosrasen installiert. Unter diesen Dächern wurden im zentralen Bereich 0,25 m² große Teilflächen abgesteckt und entsprechend den experimentellen Vorgaben mit verschiedenen Regenlösungen manuell begossen.

Die Zusammensetzung der Beregnungslösungen des Hauptexperiments

Die vier überdachten Beregnungflächen erhielten Regenwasser folgender Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen:

"Reinregen"-Variante: 12 μM Nitrat und 6 μM Ammonium
"Nitratregen"-Variante 300 μM Nitrat und 131 μM Ammonium
"Ammoniumregen"-Variante: 59 μM Nitrat und 372 μM Ammonium
Kontrolle: entsprechend dem Freiland-Niederschlag
(im Mittel 62-71 μM Nitrat und 80-84 μM Ammonium)

Die NH_4- und NO_3-Konzentrationen der "Reinregen"-Variante orientierten sich an Angaben von GRAY (1888, zit. in ERIKSSON, 1952) aus Neuseeland. Zum Ende des 19. Jahrhunderts kann dort noch von anthropogen wenig beeinflußten Depositionsraten ausgegangen werden. Diese historischen Angaben über die natürliche N-Deposition werden durch aktuelle Messungen in Reinluftgebieten Nordamerikas bestätigt (HUSAR & HOLLOWAY 1983). Dort werden jährliche Stickstoffdepositionen von ca. 1 kg/ha gemessen.

Die NH_4-Konzentrationen der "Ammoniumregen"-Variante wurden in Anlehnung an Untersuchungen aus Holland (MULDER 1985, BREEMEN & JORDENS 1983) festgelegt.
Die Höhe der Nitrateinträge wurde ebenfalls anhand tatsächlich in Europa gemessener Werte festgelegt. Bereits zu Beginn der 80er Jahre wurden entsprechende NO_3-Jahresmittel in der BRD und in den Niederlanden ermittelt (BRECHTEL et al.1986, GUICHERIT & VAN DEN HAUT 1982).
Die Gesamtstickstoffeinträge in der Nitrat- und der Ammoniumvariante waren gleich. Die NH_4-Gehalte in der Nitratvariante und die NO_3-Gehalte in der Ammoniumvariante wurden in Anlehnung an die während der Sommerhalbjahre 1984 und 1985 in Siggen (Ostholstein) ermittelten, durchschnittlichen gewogenen Mittelwerte der Konzentrationen im Regenwasser festgelegt. Dort wurde vom Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde der Universität Kiel von 1983 bis 1985 eine umfangreiche

Eintragsanalytik durchgeführt (BLUME et al. 1987, unveröffentl. Zwischenbericht, SCHIMMING 1991).

Die Konzentrationen der nicht N-haltigen Ionen wurden ebenfalls in Anlehnung an die oben erwähnten in Siggen gemessenen Konzentrationen festgelegt:
16 μM Kalium, 20 μM Kalzium, 9 μM Magnesium, 3 μM Phosphat, 54 μM Sulfat, mind. 65 μM Natrium und mind. 22 μM Chlorid.
Natrium und Chlorid wurden außerdem als Gegenion für das jeweils im Überschuß befindliche Nitrat oder Ammonium zugesetzt.
Der pH-Wert der Dosierlösung wurde mit Salzsäure und Natronlauge so eingestellt, daß die applizierte Regenlösung einen pH von 4,5 aufwies.

Messungen des Mikroklimas

Die Auswirkungen der Folienüberdachung auf Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurde mit Hilfe von zwei außerhalb und innerhalb der Überdachung in 30 cm Höhe über den Torfmoosrasen aufgehängten Thermohygrographen ermittelt. Zusätzlich wurden während einer Wärmeperiode im Sommer 1988 die Oberflächentemperaturen mittels Minimum- und Maximumthermometern gemessen. Der Meßkopf des Thermometers wurde unmittelbar unter die Torfmooskörpfchen inseriert.
Die Messung der freien Verdunstung erfolgte innerhalb und außerhalb mit Hilfe von 5 cm über der Vegetationsdecke aufgehängten Piche-Atmometern.
Die Lichtdurchlässigkeit der Folie wurde im Gelände mit Hilfe eines cosinus-korrigierten Quantensensors der Firma Licor bestimmt.
Die spektralen Absorptionsraten der Folie im UV-Bereich und im Bereich des sichtbaren Lichts wurden freundlicherweise vom Physikalischen Institut der Universität Kiel mit Hilfe eines entsprechend ausgerüsteten Spektrographen gegen Luft gemessen.

Die Bestimmung des Torfmooswachstums:

Die Messung des Torfmooswachstums erfolgte in Anlehnung an die " "capitulum correction method" nach CLYMO (1970). Die Torfmoospflanzen wurden zunächst auf 5 cm Länge zugeschnitten. Anschließend wurden jeweils 10 Pflanzen einer Art mit einem Baumwollfaden mehrmals im Bereich des untersten Zentimeters des Stengels umwickelt und verknotet. An diesem Knoten wurde ein ca. 20 cm langes Stück Baumwollfaden belassen. Es wurde beim Heraussetzen der Bündel in den darunterliegenden Moorwasserhorizont gesteckt, um den kapillaren Wasseraufstieg zu den implantierten Torfmoospflanzen zu gewährleisten. Jedes Bündel wurde zusätzlich mit einer farbigen Kunststoffmarkierung versehen, die 15 cm weit aus dem Moosrasen herausragte. Die so beschaffenen Torfmoosbündel wurden in den Torfmoosrasen der Untersuchungsfläche auf drei verschiedenen Niveaus über dem Wasserspiegel plaziert (6, 12 und 18 cm über dem mittleren Winterwasserstand).

Pro Versuchsvariante und Niveau wurden im ersten Untersuchungszeitraum drei, in den folgenden Untersuchungszeiträumen mindestens vier Bündel ausgebracht. Falls Phanerogamen in unmittelbarer Nähe der Exponate standen, wurden diese bis auf das Moosrasenniveau zurückgeschnitten.

Diese Methode der Ausbringung gewährleistet im Gegensatz zur in der Literatur vielfach beschriebenen Bündelung mittels Gazenetzen einen intensiven Kontakt der Testpflanzen mit den Nachbarpflanzen und dem Moorwasser. Die methodischen Verbesserungen zur Gewährleistung des Wassertransportes waren die Voraussetzung für die Einbeziehung der Bulte ins Meßprogramm.
Die Bündel wurden nach 15 Wochen wieder hereingeholt und in Einzelpflanzen zerlegt. Bei diesem Vorgang kam es besonders bei den beiden ersten Probenahmeterminen zu großen Verlusten, da die Torfmoosstämmchen zu fest verschnürt waren und beim Lösen der Baumwollfäden brachen.

Das weitere Vorgehen entsprach weitgehend den Angaben von CLYMO (1970). Für jeden Probenahmetermin wurde eine Stämmchen-Köpfchen Eichkurve von Torfmoosen desselben Entnahmeortes erstellt.

Die große morphologische Variablität von S. magellanicum stellte stellte ein methodisches Problem dar. Ein repräsentativer Querschnitt aller Größenklassen dieser Art zeigte nur einen relativ losen Zusammenhang zwischen Stämmchen- und Köpfchengewicht (vgl. WIEDER & LANG 1983). Die Zuwachsmessung und die Auswertung wurde deshalb auf solche Pflanzen beschränkt, deren Stengelgewichte im linearen Bereich der Eichkurven lagen. Die für die "capitulum correction" geeigneten linearen Bereiche der Eichkurven sind für die vier Meßperioden in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Weiterhin mußten jene Pflanzen von der Auswertung ausgeschlossen werden, die sich im Lauf der Untersuchung teilten, da nach der Gabelung die eindeutige Bestimmung des Längenwachstums und die Zuordnung des Längenwachstum zur Gewichtszunahme nicht mehr möglich war. Es wurde aber geprüft, ob in einer der Beregnungvarianten überpropotional viele Gabelungen auftraten. Dies war nicht der Fall.

Sehr zarte Pflanzen wurden ebenfalls nicht als Testpflanzen verwendet, da sie beim Aufbündeln am Ende der Untersuchungsperiode oft zerbrachen.
Diese Auswahlkriterien hatten zur Folge, daß bei S. magellanicum besonders die großen und bei Sphagnum fallax vornehmlich die relativ kleinen Pflanzen diskriminiert wurden.

	Meßperiode	Korrelations-koeffizient	Masse des Stämmchenabschnittes (mg) Minimum	Maximum	Anzahl n
S. magellanicum	1. '87	0,8	1,6	4,6	61
	2. '87	0,8	1,6	4,9	87
	1. '88	0,7	2,0	3,9	85
	2. '88	0,7	2,3	4,8	83
S. fallax	1. '87	0,9	0,9	3,5	119
	2. '87	0,7	1,1	3,2	97
	1. '88	0,9	0,6	4,7	98
	2. '88	0,8	2,2	5,4	96

Tabelle 2 zeigt den Korrelationskoeffizienten für die Merkmalspaare Stämmchengewicht und Köpfchengewicht sowie den Gültigkeitsbereich der Eichgrade für jede der 4 Meßperioden des Untersuchungszeitraums.
Die Meßzeiträume waren: 20.4. - 31.7.1987 (1.'87), 1.8. - 15.11.1987 (2.'87), 15.4. - 31.7.1988 (1.'88), 1.8. - 15.11.1988 (2.'88)

In den beiden Untersuchungsjahren wurde das Wachstum während der Vegetationsperiode jeweils in zwei aufeinander folgenden Meßperioden von 15 Wochen untersucht. Im Winterhalbjahr 1987/88 wurden ebenfalls Probepflanzen ausgebracht. Die Zuwachsraten lagen aber nahe bei Null. Eine Auswertung des Torfmooswachstums dieser Periode war nicht zufriedenstellend möglich, da sich aufgrund des geringen Zuwachses nach Durchführung der "capitulum correction" sehr oft negative Meßergebnisse ergaben.

Zur statistischen Bearbeitung der Zuwachsdaten diente eine Kovarianzanalyse. Zur detaillierten Analyse der Wirkung der Beregnungsvarianten wurde für jede der vier Untersuchungsperioden eine eigene Kovarianzanalyse durchgeführt.
Die Kovarianzanalysen mit zweifacher Klassifikation und mit Wechselwirkung wurden mit Hilfe eines multiplen Regressionsprogramms durchgeführt, das von Herrn

Dr. U. REMPE, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel, angefertigt und freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurde (REMPE & HOSENFELD 1977).

Für jede Art und jede Periode wurde zunächst ein Modell mit Gleichungen zweiten Grades für die experimentellen Varianten angepaßt. Es zeigte sich, daß in allen Fällen ein lineares Modell den Datensatz hinreichend beschrieb. Eine Anpassung von Polynomen höheren Gerades erwies sich im Rahmen der Signifikanztests als nicht notwendig.
Um die Wirkung der Überdachung und deren Wechselwirkungen mit den experimentell veränderten Faktoren zu ermitteln, wurde im Anschluß an die separate Analyse der vier Untersuchungsperioden ein lineares Modell für alle Perioden berechnet.

Bei der Modellierung wurden Gleichungen ohne additive Konstante folgenden Typs angepaßt:

$$(1) \quad \hat{y} = b_0 \cdot x_0 + b_1 \cdot x_1 + \ldots + b_p \cdot x_p$$

Hierin sind $x_0, x_1, \ldots, x_p$ die Regressoren und $b_0, b_1, \ldots, b_p$ die Regressionskoeffizienten. Die Regressoren sind teils Meßwerte, teils Variable mit den Werten 0 oder 1, die den Versuchs- und Erhebungsplan beschreiben. Die Regressionskoeffizienten bo, $b_1, \ldots, b_p$ werden durch das Programm so zahlenmäßig angepaßt, daß zwischen dem nach (1) aus den Regressoren errechneten "Schätzwert" $\hat{y}_i$ und dem tatsächlich gemessenen "Beobachtungswert" y_i eine möglichst gute Übereinstimmung besteht.

Durch Summe $_{i=1 \text{ bis } N} (yi - \hat{y})^2$ = Minimum wird diese Forderung im Sinne des Verfahrens der kleinsten Quadrate präzisiert. Nach Anpassung von (1) wird im Rahmen der "Backward-Elimination" mit F-Tests jener Regressionskoeffizient gesucht, der am wenigsten signifikant ist. Ist dies b_k, ist x_k entbehrlich. Durch Ausschluß von x_k und Wiederholen wird (1) schrittweise vereinfacht, bis alle verbliebenen Regressionskoeffizienten signifikant sind. Dieses etwas schwierige Verfahren ist unabdingbar, wenn man einen multiplen Test anwenden und trotzdem die damit verbundene Inflation des Signifikantsniveaus verhindern will.

Folgender Ansatz kam zur Anwendung:
Als Regressand wurde y_1 = ln (Kopfgewicht) benutzt. Zur Kontrolle wurde auch mit dem Regressanden y_2 = ln (Länge + 5,0) gerechnet.
Für eine Untersuchungsperiode wurden folgende Regressoren benutzt:
x_0 : = 1
x_1 : = ln (Stammgewicht)
x_2 : = wenn im Rasen oder Bult dann 1, sonst 0;
x_3 : = wenn im Bult dann 1, sonst 0;
x_4 : = wenn Reinregen dann 1, sonst 0;
x_5 : = wenn Nitratdünger dann 1, sonst 0;
x_6 : = wenn unüberdacht dann 1, sonst 0;
x_7 : = wenn Ammoniumregen dann 1, sonst 0

Würde x_1 fortgelassen, erhielte man mit x_0 und x_2, ..., x_7 eine Varianzanalyse mit Zweiwegklassifikation nach Höhen (x_2,x_3) und Düngungsmethoden (x_4, x_5, x_6, x_7). Durch Signifikanztests für b_4, b_5, b_6 und b_7 können die Effekte der Düngung gegenüber der Kontrolle (überdacht, ohne Dünger) getestet werden.

Durch die Aufnahme des Regressors x_1 werden zueinander parallel verschobenen Regressionsgeraden angepaßt. Es handelt sich um eine Kovarianzanalyse mit Zweiwegklassifikation, die aber noch ohne Wechselwirkungen ist.
Um zu testen, ob Wechselwirkungen vorliegen, wurden folgende Regressoren benutzt:
Wechselwirkungen zwischen der Düngung und der Standorthöhe Rasen
x_8 : = wenn im Rasen oder Bult und Reinregen dann 1, sonst 0;
x_9 : = wenn im Rasen oder Bult und Nitratdünger dann 1, sonst 0;
x_{10} : = wenn im Rasen oder Bult und überdacht dann 1, sonst 0;
x_{11} : = wenn im Rasen oder Bult und Ammonium dann 1, sonst 0;

Wechselwirkungen zwischen der Düngung und der Standorthöhe Bult

x_{12} : = wenn im Bult und Reinregen dann 1, sonst 0;
x_{13} : = wenn im Bult und Nitratdünger dann 1, sonst 0;
x_{14} : = wenn im Bult und überdacht dann 1, sonst 0;
x_{15} : = wenn im Bult und Ammonium dann 1, sonst 0;

Bei x_8 bis x_{11} handelt es sich um Produkte von x_2 mit x_4 bis x_7; bei x_{12} bis x_{15} um solche aus x_3 mit x_4 bis x_7.

Es gibt drei Standorthöhen und fünf verschiedene Düngungen, also zusammen 15 verschiedene Versuchsbedingungen. Durch x_0, x_2, ..., x_{15} werden genau 15 verschiedene Parallelen angepaßt. Würde x_1 fortgelassen, erhielte man mit $y^{\wedge}$ durch Einsetzen der Variablenkombination x_0, x2, ..., x_{15} für jede Versuchsbedingung einen Mittelwert der logarithmierten Meßwerte; endlogarithmiert ergäben sich 15 geometrische Mittelwerte. Aufgrund der zuvor durchgeführten
"Backward-Elimination" wurden nicht signifikante Effekte eliminiert. Durch Aufnahme von x_1 entsteht statt der Varianzanalyse eine Kovarianzanalyse mit Zweiwegklassifikation und Wechselwirkungen.

Um zu testen, ob die Parallelenscharen der vier Untersuchungsperioden verschieden waren, wurden folgende weitere Regressoren benutzt:
x_{16} bis x_{31}, x_{32} bis x_{47}, x_{48} bis x_{63}.
Für die erste Untersuchungsperiode wurden alle diese Variablen 0 gesetzt. Für alle anderen Untersuchungsperioden waren x_{16} bis x_{31} gleich x_0 bis x_{15}. Für die zweite Untersuchungsperiode wurden x_{32} bis x_{63} Null gesetzt. Für die vierte Untersuchungsperiode wurden x_{32} bis x_{47} Null gesetzt und x_{48} bis x_{63} entsprachen x_0 bis

x_{15}. Bei der dritten Untersuchungsperiode wurden sowohl x_{32} bis x_{47} als auch x_{48} bis x_{63} jeweils gleich x_0 bis x_{15} gesetzt.
Hierdurch wurde folgendes erreicht: Periode 1 und 2, 2 und 4, 4 und 3 wurden miteinander verglichen. Diese Reihenfolge wurde nach Vorrechnungen festgelegt. Für jede der vier Perioden wurden unterschiedliche Anstiege angepaßt und auf Signifikanz der Unterschiede getestet.

Würde man x_1, x_{17}, x_{33} und x_{49} fortlassen, bekämen man ohne Elimination genau 60 Mittelwerte, die durch Entlogarithmieren die geometrischen Mittelwerte ergäben. Damit sind auch alle Wechselwirkungen mit aufgenommen.

Für eine oder mehrere Untersuchungsperioden mit nicht signifikantem Anstieg (b_{17}, b_{33}, b_{49} teilweise oder alle nicht signifikant) kann man in (1) für x_1 = ln (Stammgewicht) einen Mittelwert als Standardwert einsetzen. Die restlichen Regressoren beschreiben dann nur noch über Nullen und Einsen die Kombination aus Standorthöhe (Schlenke, Rasen, Bult), Düngung (Reinregen, Nitrat, Kontrolle, unüberdacht, Ammonium) und Untersuchungszeitraum (1, 2, 4, 3). Für den gewählten Standardwert des Stammgewichts ist dann $\hat{y}$ jeweils berechenbar. Durch Entlogarithmieren bekommt man auf gleiche Standardwerte korrigierte Köpfchengewichte oder Längen.

In der statistischen Analyse wurden die Zuwächse in Abhängigkeit vom Stämmchengewicht zunächst ohne "capitulum correction" miteinander verglichen. Die Durchführung der "capitulum correction" vor der statistischen Analyse hätte die Gesamtstreuung des Datensatzes zusätzlich erhöht (Korrelationsfaktor z.T. nur 0,7, siehe Tabelle 2).
Die "capitulum correction" wurde deshalb erst nach den statistischen Berech
nungen durchgeführt. Dazu wurde, unter Anwendung der für jede Periode aufgestellten Eichgeraden, für die durchschnittlich große Testpflanze (mittleres Stengelgewicht aller verwendeten Testpflanzen) das Gewicht des "Pseudoköpfchens" ermittelt und von dessen Gesamtzuwachs abgezogen.

Die Bestimmung der volumetrischen Dichte der Torfmoosdecke und der Anzahl der Torfmooskörpfchen pro Flächeneinheit

Die Ermittlung der Raumgewichte der Torfmoose und der Anzahl der Torfmooskörpfe pro Flächeneinheit erfolgte mit Hilfe von Stechrohren aus PVC. Diese wurden am Ende angeschliffen, um sie schonender in die Torfmoosdecke schneiden zu können. Die Rohre hatten einen Durchmesser von 15,3 cm und eine Länge von 30 cm. Sie wurden auf den Torfmoosrasen gesetzt und sukzessive bis in eine Tiefe von 30 cm vorgeschoben. Dabei wurde das Rohr fortwährend mit einem scharfen Messer umfahren, um den Bohrkern ohne Störung seiner ursprünglichen Lagerung herauszuschneiden. Der Bohrkern wurde in folgende Schichten zerteilt: 0-1 cm (Köpfchen), 1 bis 4 cm, 4 bis 8 cm, 8 bis 12 cm, 12 - 16 cm und 16 - 20 cm.

Überführung der Zuwächse der Torfmoose in flächenbezogene Produktionsdaten

Da die Testpflanzen, die zur Bestimmung des Torfmooswachstums herangezogenen wurden, eine Auswahl darstellten, entsprach die Größenverteilung der Versuchspflanzen nicht mehr jener der Gesamtpopulation.
Deshalb war eine Berechnung der Produktion mit der am natürlichen Standort ermittelten Anzahl der Pflanzen pro Flächeneinheit nach der Methode von CLYMO (1970) nicht mehr zulässig.
Stattdessen wurden aus den am Standort ermittelten volumetrischen Dichten der Köpfchenschicht die entsprechenden theoretischen Pflanzendichten für die Durchschnittsgrößen der Testpflanzen bei Versuchsbeginn berechnet. Dieser Wert ergab multipliziert mit dem mittleren Zuwachs der Einzelpflanzen die flächenbezogene Produktion.

Beobachtung der Deckungsanteile der Torfmoose in Dauerbeobachtungsflächen

Zu Beginn der Vegetationsperiode 1987 wurden in allen Untersuchungsflächen jeweils zehn 225 cm^2 große Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet. Diese Flächen wurden zu Beginn (1987) und zum Ende des Experiment (1988) fotografiert. Es wurden Rasenflächen ausgesucht, in denen die beiden Torfmoose Sphagnum magellanicum und Sphagnum fallax in Konkurrenz standen, das heißt, wo beide Arten höhere Deckungsanteile hatten und eng verzahnt miteinander vorkamen.
Die Flächen wurden mit Hilfe von zwei 40 cm langen Kunststoffstäben (Polyacryl) markiert, die 25 cm tief in die Moosoberfläche inseriert wurden. Die zwei Stäbe waren mit einem Quersteg von 5 cm Länge fest miteinander verbunden. Der Quersteg, der bei der Ausbringung an der Torfmoosoberfläche positioniert wurde, erlaubte eine Messung des vertikalen Wachstums der Torfmoosrasen am Ende des Experiments. Der definierte Abstand zwischen den Stäben ermöglichte das Ablesen des Maßstabes auf den Fotografien.
Die Auswertung der Fotografien erfolgte mit Hilfe eines Rasters (entsprechend 1 · 1 cm im Orginal). Der prozentualer Anteil von Rasterschnittpunkten, die auf die Köpfchen einer Art fielen, wurde zu Beginn und zum Ende des Experimentes bestimmt. Es wurden nur Rasterpunkte ausgewertet, die zu beiden Terminen einer Art zugeordnet werden konnten. Rasterpunkte, die auf einer der Fotografien nicht eindeutig einer der Arten zuzuordnen waren, wurden für beide Termine aus der Bewertung ausgeschlossen.
Bei wiederholter Anwendung der Rastermethode (N=5) bei ein und der selben Aufnahme ergab sich eine maximale Abweichung vom Mittelwert von 7,2 % .
Die prozentualen Anteile der beiden Arten wurden für die statistischen Tests cosinustransformiert, und die Differenz aus beiden Jahren wurde anschließend einer Varianzanalyse mit Backward-Elimination unterzogen.

Die Phytomassebestimmung der Phanerogamen

Die Phytomassebestimmung von Vaccinium oxycoccos und Eriophorum angustifolium erfolgte am 15.9.1987 und am 15.9.1988. Eine zufallsverteilte Probenahme der oberirdischen Phytomasse wurde wie folgt organisiert: Es wurden vor der Probenahme Transekte durch die Untersuchungsflächen gelegt, auf denen in regelmäßigen Abständen mittels Drahtrahmen insgesamt 7 Probeflächen von 660.5 cm^2 festgelegt wurden. Nur Probeflächen die im Bereich des Rasenniveaus lagen und keine der sonstigen Testflächen berührten wurden verwendet. Die oberirdische Phytomasse wurde auf der Höhe der Torfmoosrasen abgeschnitten. Im Labor wurde anschließend der lebende Anteil der geernteten Phytomasse separiert und dessen Frischgewicht bestimmt (standing living). Das Pflanzenmaterial wurde anschließend in einer Rotationsmessermühle homogenisiert. Eine Teilprobe diente zur Trockengewichtsbestimmung bei 105°C, eine weitere zur Analyse des Gesamtstickstoffgehaltes (bei 60°C getrocknet).

Chlorophyllgehalte

Die Bestimmung der Chlorophyllgehalte in den Torfmooskörpfchen von Sphagnum fallax und Sphagnum magellanicum erfolgte jeweils am Ende der Vegetationsperiode (Mitte November). Pro Teilprobe wurden 20 Köpfchen je Art zufallsverteilt aus den Probeflächen entnommen, die zuvor der Bestimmung der oberirischen Phytomasse der Phanerogamen gedient hatten. Die eine Hälfte des Materials wurde eingewogen und der Extraktion zugeführt, die andere diente der Trockenmassebestimmung. Die Proben wurden unter flüssigem Stickstoff mit Hilfe von Quarzsand gemörsert. Anschließend wurde das Material in 50 ml Aceton/Trispuffer-Gemisch aufgenommen und über Nacht im Kühlschrank aufbewahrt. Das Extraktionsgemisch bestand aus einer 0,05 M wäßrigen Lösung von Tri-hydroxymethyl-aminomethan und reinem Aceton im Verhältnis 1:4.
Am nächsten Morgen wurden die Proben zentrifugiert und falls nötig verdünnt. Der Überstand wurde bei 647 nm und 664 nm photometrisch gemessen. Die zusätzlich bestimmte Extinktion bei 750 nm diente als Meßwert für eventuelle Trübungseffekte, die bei der Auswertung berücksichtigt wurden.

Das Sammeln, die Aufbewahrung und die Analyse der Regenproben

Während des Untersuchungszeitraumes wurde der Regen mit Hilfe eines Auffanggefäßes des Typs "Münden 100" gesammelt (detailliert beschrieben in BRECHTEL et al. 1986). Die Proben wurden möglichst unmittelbar nach jedem Regenereignis, spätestens aber nach einer Woche, hereingeholt und sofort tiefgefroren.
Die Regenwasserproben wurden bis zur Messung tiefgekült aufbewahrt. Auf den Zusatz chemischer Konservierungsmittel wurde verzichtet, da Regenwasserproben mit pH-Werten kleiner als 4,5 , wie sie in Schleswig-Holstein überwiegend vorkommen

(BLUME et al. 1985), ihre Zusammensetzung auch bei längerer Lagerung kaum verändern (GALLOWAY & LIKENS 1976, 1978).
Im Winterhalbjahr 1987/88 wurden die Einzelproben der Regenlösungen vereinigt und die Mischprobe analysiert.

Ionenkonzentrationen in der Bodenlösungen

Im Laufe der Vegetationsperiode 1987 wurden in den überdachten Probeflächen während einiger Meßphasen Bodenwasserproben genommem, um den Einfluß der Beregnung auf die Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen in der Bodenlösung ermitteln zu können.
Im Jahr 1988 wurden wöchentlich Bodenwasserproben in einem ungestörten Moorbereich in unmittelbarer Nähe der überdachten Flächen gezogen. Die Probenahmestellen waren ebenfalls durch Bohlenwege zu erreichen.
Mit Hilfe einer 10 ml Pipette wurde Moorwasser unmittelbar an der Bodenwasseroberfläche und in 10 cm Wassertiefe abgesaugt. Die Pipette ermöglichte eine weitgehend störungsfreie Probenahme, da sie ohne Mühe durch die Torfmoosschicht hindurchgestochen werden konnte. Je Tiefe wurden vier Proben à 10 ml gewonnen und zu einer Mischprobe vereinigt. Diese wurde in Kühltaschen ins Labor transportiert und dort über Kunststoffgaze gefiltert. Da über die Beständigkeit von Moorwasserproben keine verläßlichen Untersuchungen vorlagen, wurden die Proben vor dem Einfrieren mit einem Tropfen Chloroform vergiftet. Der Zusatz von Chloroform führt nach GALLOWAY & LIKENS (1978) zu keiner nachweisbaren Beeinträchtigung der N-Analytik; lediglich die für die vorliegende Untersuchung weniger wichtige Variabilität der Kalium-Analytik wird erhöht.
Der pH-Wert, die Leitfähigkeit und die Temperatur wurde unmttelbar vor Ort mittels Meßelektroden der Firma WTW ermittelt.

Ionenkonzentration im Haftwasser

Die Ermittlung der Ionenkonzentrationen erfolgt in Anlehnung an die Methode von BREHM (1968). In der Vegetationsperiode 1988 wurde in 14-tägigen Abständen frischgewonnens Torfmoosmaterial aus dem Felmer Moor im Labor untersucht.
Die Köpfe wurden von den grünen Stengelabschnitten und diese wiederum von den darunter befindlichen braunen Abschnitten getrennt. Von diesen drei Fraktionen wurde das Haftwasser mit einem Druck von 925 Hektopascal abgepreßt. Dies erfolgte mit Hilfe großer Kunststoffspritzen, auf die 3 Minuten lang ein definiertes Gewicht gelegt wurde. Das abgepreßte Material diente der Trockengewichtsbestimmung. Das Preßwasser wurde über Kunstoffgaze gefiltert und entsprechend dem Verfahren bei den Regenlösungen konserviert und im darauffolgenden Winterhalbjahr analysiert.

Chemische Analyse

Die chemische Analyse des Regen-, Boden- und Haftwassers sowie der Elutionslösungen erfolgte jeweils in dem auf die Meßperiode folgenden Winterhalbjahr. Zur Analyse der Ammonium und Nitratgehalte kamen in beiden Jahren automatisierte photometrische Verfahren zur Anwendung.
Aus technischen Gründen mußten 1987 und 1988 unterschiedliche Meßgeräte und Verfahren zur chemischen Analyse eingesetzt werden.

Im Jahre 1987 erfolgte die Analyse von Ammonium und Nitrat mit einem Flow Injektion Analyzer der Firma Tecator. Die Ammoniumbestimmung erfolgte nach der Gasdiffusionsmethode (RUZICKA & HANSEN 1981, Tecator application note AN 50/82, 1982).
Die Nitratanalyse wurde nach der Methode von RUZICKA und HANSEN (1981), entprechend den Angaben in der Tecator application note AN 62/83 (1983), durchgeführt.
Da im ersten Untersuchungsjahr in den Bodenlösungen fast nie Nitrat nachweisbar war (wenn es auftrat, dann nur in Spuren), wurde im zweiten Jahr auf dessen Bestimmung verzichtet.

Im Jahr 1988 wurde ein Technicon Autoanalyzer verwendet. Die Nitratanalyse erfolgte nach Reduktion mit Hydrazinsulphat in Anwesenheit von Cu-II-Sulphat und anschließender Azokupplung mit Sulfanilsäure und N-1-Naphtyl-ethylendiamindihydrochlorid (KAMPHAKE et al. 1967; Technicon 1977); photometrische Messung bei 520 nm.
Die Messung der Ammoniumkonzentrationen wurde mittels der Indophenolmethode (phenate-method) (SCHREINER 1976, TECHNICON 1977) durchgeführt. Die photometrische Messung erfolgte bei 660 nm.
Als Nachweisgrenze für Ammonium und Nitrat wurde eine Konzentration von 50 μg N/l entsprechend 3,6 μM ermittelt.

Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den in den beiden Jahren verwendeten analytischen Verfahren ist folgender: Im Jahr 1987 wurde die Probe vor der Messung dialysiert. Dies schloß eine Verfälschung des Ergebnisses durch die Eigenfärbung der huminstoffhaltigen Lösungen aus. Im Jahr 1988 wurde auf diese Dialyse verzichtet.
Parallelmessungen bei der Ammoniumbestimmung mit und ohne Dialyse hatten ergeben, daß die Eigenfärbung der zur Untersuchung anstehenden Proben bei der Wellenlänge von 660 nm das Ergebnis kaum veränderte (Abweichungen < 5 %). Bei dieser Wellenlänge zeigen die Huminstoffe auch im alkalischen Bereich nur eine geringe Absorption. Außerdem wurde die Probe im Verlauf der automatischen Analyse vor der Messung 1 : 5 verdünnt, was auch eine Verdünnung der störenden Huminstoffe bewirkte.
Die Bestimmung von Natrium, Kalium und Kalzium erfolgte mittels eines Eppendorf Flammenphotometers.

Die Bestimmung der Gesamtstickstoffgehalte in den Torfmoosen und in den Phanerogamen erfolgte mittels eines C/N-Analyzers der Firma Haereus anhand der methodischen Vorschriften des Geräteherstellers. Die Proben wurden zuvor mit einer Kugelschwingmühle homogenisiert. Bei den Phanerogamen war zuvor eine Zerkleinerung in einer Rotationsmessermühle notwendig.

Nettomineralisation

In der Vegetationsperiode 1988 wurde die Nettomineralisation in den obersten Torfschichten mit Hilfe der Methode von GERLACH (1973) bestimmt.
In einem an die überdachten Flächen angrenzenden Bereich wurden handtellergroße Torfmoosrasen von Sphagnum fallax und Sphagnum magellanicum aus der Vegetationsdecke herausgeschnitten. Die lebenden Teile der Torfmoose wurden entfernt. Die daran sich anschließenden abgestorbenen Torfmoosstengel des Akrotelms bildeten das Untersuchungsmaterial.
Es wurden zwei Fraktionen gebildet: die ersten 3 bzw. 5 cm jüngst abgestorbener Torfmoosstengel sowie die älteren bereits länger in Zersetzung befindlichen 6 cm. Bei

S. magellanicum wies diese Schicht z.T. zwei farblich verschiedene Zonen auf. War dies der Fall, wurden diese getrennt untersucht.
Die Wurzeln der Phanerogamen wurden so weit wie möglich entfernt. Ein Teil der so gewonnenen Proben wurde in Polyethylenbeutel verpackt, nach dem Auspressen der verbliebenen Luft verknotet und am Standort in der Entnahmetiefe gelagert. Der verbliebene Teil diente der Trockengewichtsbestimmung sowie der chemischen Analyse der aktuell an den Torfmoosen haftenden Ammoniumionen. Nitrat konnte bei den ersten beiden Probenahmen nicht gefunden werden; später wurde auf eine Nitratanalyse verzichtet.
Zur Elution der an den Torfmoosen haftenden Ionen wurden jeweils 10 -20 g Frischmasse mit 50 ml einer 1 prozentigen Kaliumaluminiumsulfatlösung versetzt und anschließend 30 Minuten über Kopf geschüttelt. Die Elutionslösung wurde über Gaze gefiltert und, mit einen Tropfen Chloroform versetzt, bis zur Analyse (Wintermonate 1988) tiefgefroren aufbewahrt.
Die ausgebrachten Polyethylenbeutel wurden frühestens nach drei Wochen ins Labor zurückgeholt. Mit dem Inhalt wurde wie mit den vor der Inkubation untersuchten Proben verfahren.
Den abnehmenden Außentemperaturen Rechnung tragend, wurde die Inkubationsdauer zunächst auf 25 Tage und schließlich auf 38 Tage erhöht. Die gewonnenen Daten wurden mit Hilfe der volumetrischen Dichten in flächenbezogene Nettomineralisationsraten verrechnet.

Die Messung der Nitratreduktaseaktivität in vivo

Die Messung der Nitratreduktaseaktivität in vivo erfolgte weitgehend nach der Methode von DEISING (1987a).
Die Torfmoosproben wurden in handelsüblichen Kühltaschen gekühlt aus dem Freiland ins Labor transportiert.
Bei der Untersuchung der NR-Aktivität in Abhängigkeit von den natürlichen Niederschlagsereignissen am Standort erfolgte die Probenahme jeweils um ca. 10 Uhr Sommerzeit.
Bei den Begießungsexperimenten, mit einer Probenahme am selben Tag, erfolgte das Begießen um 11 Uhr die Probenahme um 14.30 Uhr Sommerzeit. Von der Probenahme bis zum Start des in vivo-Tests vergingen bei einem Probenumfang von 40 Proben ca. 1 - 2 Stunden. Die Inkubationsdauer wurde entsprechend den Angaben von DEISING auf 45 Minuten beschränkt. Die Ergebnisse wurden anschließend unter der Annahme einer linearen Zunahme auf eine Inkubationsdauer von 60 Minuten umgerechnet. Es wurden jeweils 10 Torfmooskörpfchen in 10 ml Pufferlösung inkubiert. In der Regel wurden vier Parallelproben gemessen. Das außen an den Torfmoosen haftende Wasser wurde vor der Inkubation durch leichtes Pressen zwischen Fließpapier weitgehend entfernt.
Die photometrische Bestimmung der Nitritkonzentration erfolgte nach dem Anfärben mittels Azokupplung (ELLIOTT & PORTER 1971). Aufgrund möglicher Effekte der

anhaftenden Huminstoffe wurde für jede Probe eine entsprechende Referenzprobe ohne die Zugabe von N-(1-Naphthyl)-ethylendiammoniumdichlorid gemessen.

Messung der Nitrat- und Ammoniumaufnahme

Für die Ionenaufnahme-Experimente wurden Torfmoose aus dem Felmer Moor geholt und bis zum Versuchsbeginn in PVC- Wannen im Gewächshaus aufbewahrt. Die Experimente wurden entweder ohne weitere Vorbehandlung der Proben am nächsten Tag durchgeführt, oder die Torfmoose wurden eine Woche vor dem Versuch jeden zweiten Tag mit 0,5 l/dm^2 destilliertem Wasser begossen, um die an den Austauscherplätzen der Zellwände adsorbierten Kationen möglichst weitgehend zu eluieren ("ausgehungerte Torfmoose").
Die letztgenannten Torfmoose dienten der Untersuchung des Einflusses der vorhergehenden N-Versorgung auf das Aufnahmeverhalten der Sphagnen und auf den parallel zur Nitrat- und Ammoniumaufnahme erfolgenden In- und Efflux an H^+-, K^+- und Na^+-Ionen.
Die Aufnahmeraten der N-Verbindungen wurden für die Torfmooskörpfchen von Sphagnum magellanicum und Sphagnum fallax bestimmt. Dazu wurden jeweils 10 bis 20 Köpfchen in einem Erlenmeyerkolben in 60 ml Nährlösung inkubiert. Die Nitrat- oder Ammoniumkonzentration betrug in einem ersten einstündigen Versuch 50 μM, im anschließenden Hauptexperiment 250 μM. Während des Versuchs wurden die Erlenmeyerkolben leicht geschüttelt und mit 170 μEinstein $\cdot$ m^{-2} $\cdot$ s^{-1} bestrahlt.
In den Nährlösungen wurde das Ammonium als Sulfat-, das Nitrat als Natriumsalz angeboten. Die Nährsalze wurden entweder in bidestilliertem Wasser oder in einer Lösung gelöst, die bezüglich der nicht N-haltigen Ionen weitgehend der Zusammensetzung der "Reinregenlösung" des Hauptexperimentes entsprach. In der letztgenannten Lösung wurde lediglich die Kaliumkonzentration von 16 μM auf 8 μM reduziert, um einen Kaliumefflux aus den Zellen besser erfassen zu können.
Der pH-Wert der Nährlösung wurde vor dem Beginn des Versuchs mit Salzsäure bzw. Natronlauge auf einen pH-Wert von 6 eingestellt. In 30 minütigen Abständen wurde 1 ml Probe entnommen, 1 : 1 verdünnt und unmittelbar anschließend mit den oben beschriebenen analytischen Methoden auf Ammonium, Nitrat und z.T. auch auf Kalium und Natrium untersucht.

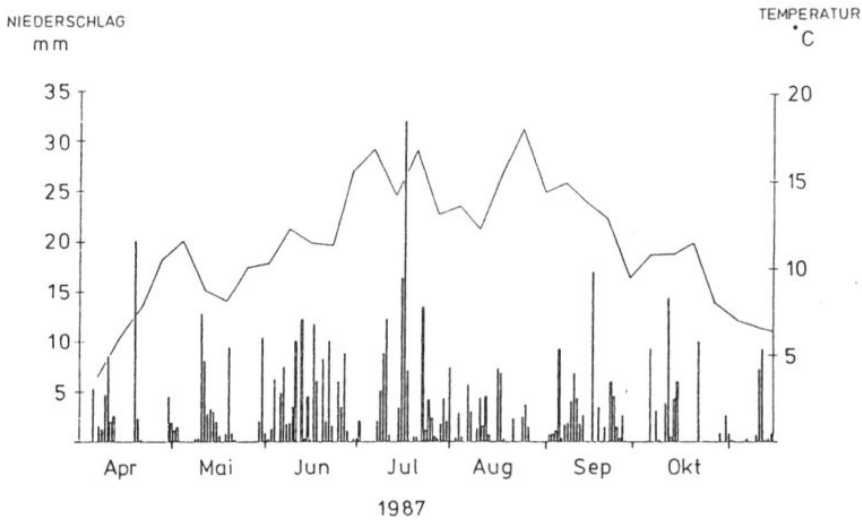
Um die Ionenaufnahme der Pflanzen weitgehend unabhängig von den anfänglichen Ionenaustauscheffekten an den Torfmooswänden und den Verdünnungseffekten durch das den Pflanzen anhaftende Wasser ermitteln zu können, wurden die Testpflanzen vor Beginn der Messung 5 Minuten lang in den Nährlösungen geschüttelt.
Die Ionenkonzentrationen, die sich 5 Minuten nach der Zugabe der Torfmooskörpfchen eingestellt hatten, wurden als Ausgangswerte für die Nährstoffaufnahme gemessen.
Die Torfmoose verblieben in dieser Nährlösung bis zum Ende des Experiments.

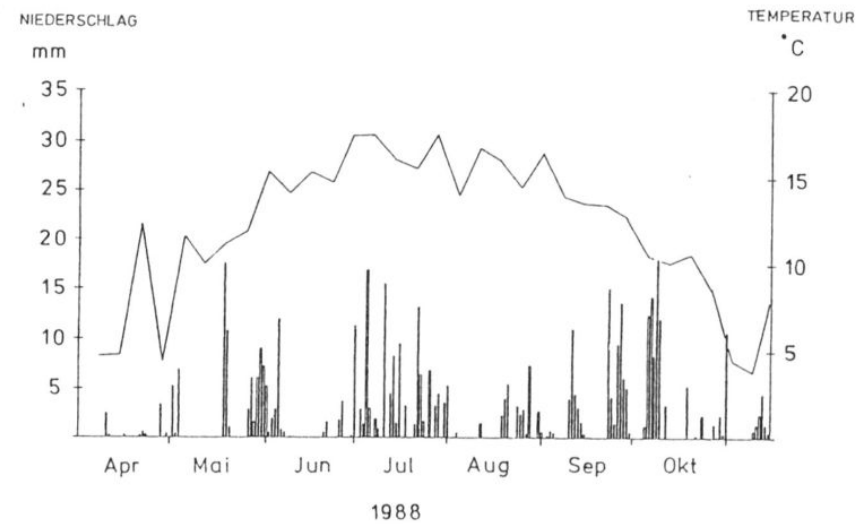
Aus den ermittelten Konzentrationen wurden die im Probenahmeintervall aufgenommenen Nährstoffmengen berechnet und zur Gesamtaufnahme kumuliert.
Die Messung des pH-Wertes konnte aus technischen Gründen nur stündlich erfolgen. Zur Umrechnung der pH-Werte in kumulierte H+-Mengen wurde die mittlere Nährlösungsmenge im Meßintervall herangezogen.

Zusätzlich wurde die Nitrataufnahme von intakten Torfmoosrasen untersucht. Dazu wurden im Sommer 1987 Rasenstücke von 0,25 m^2 im Freiland mit 500 μM Natriumnitratlösung (10 l/m^2) begossen. Von Teilproben wurde bereits im Freiland das anhaftende Wasser in bestimmten Zeitintervallen abgepreßt (zur Methode siehe Abschnitt "Haftwasseruntersuchungen") und anschließend im Labor analysiert.

Kapitel II 3
Witterungsverlauf während der Untersuchungsperioden

Die Abbildungen 3 und 4 zeigen den Witterungsverlauf in den Vegetationsperioden der Jahre 1987 und 1988 anhand der Daten der Klimastation Kiel-Holtenau.





Abbildungen 3 und 4: Niederschlagsverteilung und Wochenmittel der Temperatur in den Untersuchungszeiträumen 1987 und 1988.

Die Vegetationsperiode im Jahr 1987 war insgesamt kühler als jene des darauffolgenden Jahres.
Die Monatsmitteltemperaturen waren 1988 in den Monaten Mai bis einschließlich September um 0,7 - 2,8°C, im Mittel um 1,6°C höher als 1987. Lediglich die Temperaturen der Monate April, Oktober und November wiesen 1987 geringfügig höhere Monatsmittel auf.
Der wärmste Monat des gesamten Untersuchungszeitraums war der Juli 1988 mit einer Monatsmittel der täglichen Durchschnittstemperatur von 16,5 °C.
Die in der Meßperiode in Felm gefallene Regenmenge betrug im ersten Untersuchungsjahr 511 mm sowie 451 mm im Jahr 1988.
Die Vegetationsperiode 1987 war außerdem durch eine gleichmäßigere Niederschlagsverteilung gekennzeichnet und somit insgesamt feuchter.

Kapitel III - Ergebnisse und Diskussion der Einzelergebnisse

III.1 - Die Auswirkungen der Folienüberdachung auf das Mikroklima:

Die Abbildung 5 zeigt einen typischen Tagesgang der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit innerhalb und außerhalb der überdachten Flächen. Der Temperaturgang innen und außen ist in den Vormittagsstunden weitgehend identisch. Hingegen ist die nachmittägliche Abkühlungsphase innen verzögert. An dem in der Abbildung 5 dargestellten außergewöhnlich warmen 10. Juni 1988 (mittlere tägl. Temp. in Kiel-Holtenau: 18°C) ist es zu einer fortgesetzten Erwärmung unter der Folie gekommen, während außen die Temperaturen bereits wieder fielen. An diesem Tag wurde der größte überhaupt beobachtete Temperaturunterschied zwischen innen und außen von 5,5°C gemessen. Dieser Spitzenwert wurde ein zweites Mal am 28.8.1988 erreicht.

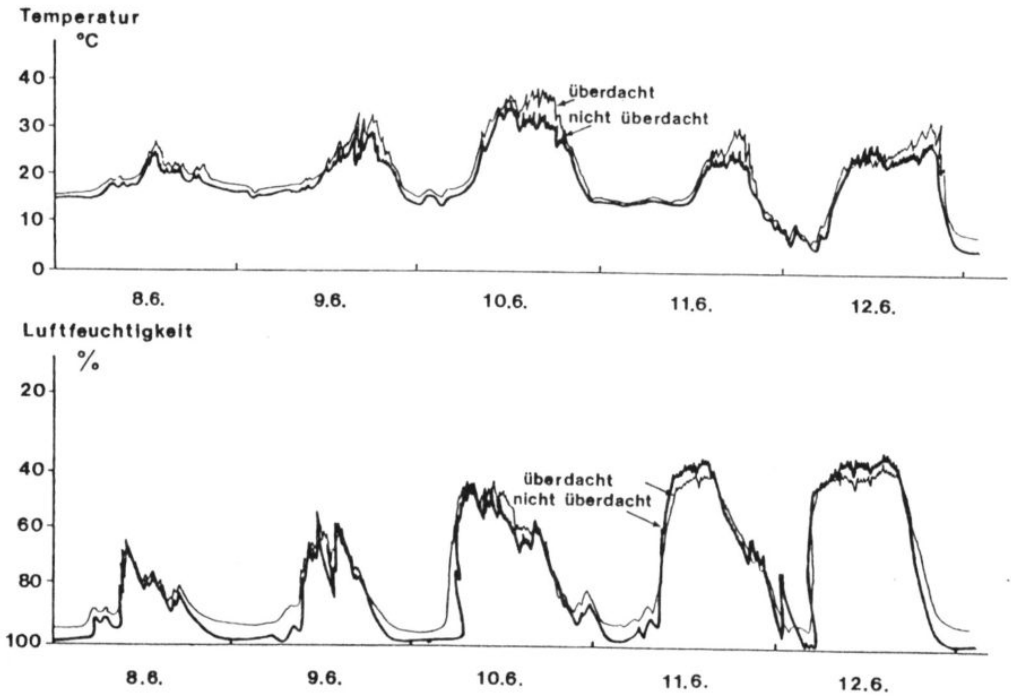


Abbildung 5: Tagesgang von Temperatur und Luftfeuchtigkeit innerhalb und außerhalb der Folienüberdachungen während einer Schönwetterperiode vom 8.6. bis zum 12.6. 1988.

Für 1987 liegen leider keine zuverlässigen Temperaturmessungen vor. Der äußere Thermohygrograph war in diesem Jahr auf eine Holzfläche gestellt worden, die sich, wie sich bei der Auswertung herausstellte, aufheizte. Es ist aber wahrscheinlich, daß im Jahr 1987 die Extremwerte von 1988 nicht erreicht wurden, da der Sommer 1987 deutlich kühler war.
Abweichungen von den Umgebungstemperaturen, wie die in Abbildung 5 dargestellten, waren aber die Ausnahme. Im Mittel lagen die Temperaturmaxima unter der Folie selbst im wärmsten Monat der Untersuchung nur um 3,5°C über jenen des Freilandes.
Tabelle 3 faßt die Auswirkungen der Folienüberdachung auf die wichtigsten Kenndaten des Temperaturverlaufes im Vergleich zum Freiland für die Monate Mai und Juli 1988 zusammen. Der Juli 1988 war der wärmste Monat des gesamten Untersuchungszeitraumes, der Monat Mai wies durchschnittliche Temperaturdaten auf. Die Meßergebnisse sind im Einzelnen im Anhang dieser Arbeit aufgeführt.

	Monatsmittel			größter gemessener Unterschied	
	der Tages-mittel	der Tages-maxima	der Tages-minima	bei denTages-maxima	bei denTages-minima
Mai 1988	1.2	1.7	0.6	3.0	1.5
Juli 1988	1.4	3.5	1.0	5.5	2.0

Tabelle 3:
Kenndaten der Temperatur innerhalb und außerhalb der Folienüberdachung für den wärmsten (Juli 1988) und einen durchschnittlich warmen Monat (Mai 1988) des Untersuchungszeitraums.

Die Temperaturveränderungen durch die Folienüberdachung bewegen sich, wie ein Vergleich mit den langjährigen meteorologischen Daten zeigt, in einem Bereich, der der natürlichen Schwankungsbreite der Klimaparameter in der Region entspricht.

Die Erhöhung der Temperaturminima stellt möglicherweise die ökologisch wichtigere klimatische Veränderung dar. Von den nächtlichen Temperaturminima hängt die Überschreitung des Taupunktes und damit die nächtliche Befeuchtung der Torfmoose in Trockenphasen ab. Die Erhöhung um 0,6 bis 1,0°C kann den ohnehin durch die Folie behinderten Taufall zusätzlich verringert haben. In Witterungsperioden, in denen die Oberfläche der Torfmoosdecke abgetrocknet war, konnte mitunter in den Morgenstunden, anhand des Aussehens der Torfmoose, ein verminderter Taufall unter der Folie festgestellt werden.

An der Oberfläche der Torfmoosrasen (Schicht 0 - 1,5 cm) unterschieden sich die Temperaturen innen und außen, wie zu erwarten war, weniger als die Lufttemperaturen (siehe Tabelle 4). Die relativ hohen Wassergehalte der Torfmoose mit ihrer hohen Wärmespeicherkapazität verhindern hier größere Temperaturdifferenzen. Die deutlich höheren Temperaturminima unter der Folie unterstreichen die Vermutung, daß die Tau- und Reifbildung unter den Überdachungen erheblich eingeschränkt war.

Meßperiode	Temperatur-maximum in °C		Tempertur-minimum in °C		Verdunstung innen rel. zum Freiland in %
	innen	außen	innen	außen	
22. - 23.8.	33,0	31,0	1,5	1,5	89,0
23. - 24.8.	29,5	26,5	9,0	4,0	80,0
24. - 25.8.	-	-	-	-	78,5
25. - 26.8.	27,5	24,0	7,5	4,0	78,6
26. - 27.8.	32,0	30,0	8,0	5,0	84,3
27. - 29.8.	33,5	30,5	10,0	5,5	119,0
1. - 3.9.	28,0	25,0	5,5	1,5	88,5
3. - 5.9.	32,5	28,5	6,0	3,0	90,1
Mittelwert:	30,85	27,92	6,78	3,5	88,5

Tabelle 4: Temperaturmaxima und Temperaturminima in der Köpfchenschicht der Torfmoosrasen sowie die oberflächennahe Evaporation während einer Schönwetterperiode August/September 1988.

Wie die Abbildung 5 zeigt, waren die Auswirkungen der Folie auf die relative Luftfeuchte uneinheitlich. Es kamen unter den Dächern sowohl niedrigere als auch höhere Tagesminima als außerhalb vor. Die Monatsmittel der Tagesminima unterschieden sich kaum. Selbst im wärmsten Monat des Untersuchungszeitraums Juli 1988 waren die Unterschiede gering: innen im Mittel 37,5 %, außen im Mittel 37,8 % rel. Luftfeuchte.

Aus der Abbildung 5 ist weiterhin zu entnehmen, daß die nächtlichen Luftfeuchtemaxima in der Regel im Freiland deutlich höher lagen als unter der Folie; im Durchschnitt des Monats Juli um 3 % . Dies ist zum einen auf die höheren nächtlichen Temperaturen unter der Folie, zum anderen aber auf die bereits erwähnte Einschränkung des Taufalls zurückzuführen.

Verdunstung

Die mit dem Piche-Atmometer gemessene freie Verdunstung unter den Dächern wurde über mehrere Tage während einer Wärmeperiode Ende August/Anfang September ermittelt. Tabelle 4 zeigt, daß die Verdunstung unter den Dächern meist geringer war als im Freiland. Dies war der Fall trotz der in dieser Periode höheren Temperaturen und der geringeren Tagesminima der Luftfeuchte unter den Dächern. Die Ursache ist in dem geringeren Luftaustausch unter der Folie zu suchen. Der Wind konnte nur in abgeschwächter Form über die Versuchsflächen streichen.
Höhere Verdunstungsraten im Freiland als unter der Folie konnten nur an den extrem warmen Tagen um den 28.8.1988 beobachtet werden. An diesem Tag, an dem, wie oben gesagt, ein Temperaturunterschied von 5,5° C zwischen Freiland und überdachten Flächen gemessen wurde, lag die Evaporation innen um 19 % über jener des Freilandes.
Weitere Evaporationsmessungen wurden im Oktober 1988 durchgeführt. Diese zeigen durchweg nur Differenzen von weniger als 5 % zwischen den überdachten Flächen und dem Freiland.

Interzeption von Regenwasser durch die Folie

Wie Vorversuche am Prototyp der Überdachung ergaben, konnte die Interzeption der Folie Niederschläge unter 0,5 mm vollständig zurückhalten. Allerdings hing die Höhe der Interzeption nicht nur von der Regenmenge, sondern auch von der Tropfengröße und der zeitlichen Verteilung des Niederschlags ab. Die Gesamtmenge der Tagesniederschläge, die während der Untersuchungsperioden die 0,5 mm Marke nicht überschritten, war zwar mit 9,2 l (1987) und 6,4 l (1988) relativ gering, die Häufigkeit derart geringer Niederschläge war aber mit 37 bzw. 24 Tagen relativ hoch, so daß Auswirkungen auf das Torfmooswachstum wahrscheinlich sind.
In welchem Ausmaß die Deposition von Tau und Reif durch die Überdachung eingeschränkt war, ist nicht bekannt.

Insgesamt wurden in den beiden Vegetationsperioden eine Interzeption der Folie von 67 l (13,1 %) bzw. 55 l (12,2 %) gemessen. Diese Einbuße wurden zum Teil durch die zusätzlich im Rahmen der Wartungsarbeiten applizierten Regenmengen ausgeglichen.
Es bleibt für 1987 eine Verminderung der Regenmengen unter der Folie von 7,2 % und für 1988 von 5,5 % .

Hinsichtlich des Interzeptionsverhaltens der Folie fehlen die für eine Beurteilung notwendigen kontinuierlichen Aufzeichnungen der Regenaktivitäten innerhalb und außerhalb der Überdachung. Diese nur mittels automatischer Regenschreiber durchführbaren Messungen bleiben zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

Lichtintensität und spektrale Veränderungen

An wolkenfreien Sommertagen verminderte die PE-Folie die Himmelstrahlung um 8 - 12 %. Da die Transmission von dem Einfallswinkel der Strahlung abhängt, ist die Verminderung der Einstrahlung jedoch tages- und jahreszeitabhängig. Zur genauen Ermittlung des Lichtverlustes durch die Folie sind daher kontinuierliche Messungen mit zwei Meß- und Aufzeichnungsgeräten notwendig, die für diese Arbeit leider nicht zur Verfügung standen.

Ein Absorptionsspektrum der Folie über den Bereich des ultravioletten und des sichtbaren Lichts wurde freundlicherweise vom Physikalischen Institut der Universität Kiel erstellt.
Wie in der Abbildung 6 zu ersehen ist, findet im Bereich zwischen 240 nm und 350 nm im wesentlichen eine Absorption zwischen 14 und 23 % statt. In dem für die Photosynthese wichtigen Bereich von 350 bis 700 nm liegt die Absorption zwischen 9 und 16 % .
Erst unterhalb 240 nm treten starke Absorptionsbanden des Polyethylen auf.

Angesichts der Spektren erscheint die mit dem Quantensensor gemessene untere Grenze des Lichtverlustes 8 % etwas zu gering zu sein, da im Spektrum die 10 % Absorption fast nie unterschritten werden. Im Bereich zwischen 300 und 2000 nm, in dem der weitaus größte Teil, des die Erdoberfläche erreichenden Sonnenlicht liegt (LARCHER 1980), hat die Folie durchgehend eine Absorption um die 15 % . Dieser Wert deckt sich gut mit dem im Freiland gemessenen Lichtverlust von 12 %.
Eine mir freundlicherweise vom Institut für Landeskultur und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim zum Vergleich überlassene Folie, die in den dortigen open-top Kammern zur Erforschung der Waldschadensproblematik verwendet wird, hat bei gleicher Schichtdicke eine um 1 - 3 % höhere Absorption. Die für die dortigen Begasungsexperimente verwendeten Folien sind in der Regel dicker (z.B. 160 μm) und bewirken einen Lichtverlust von 15 - 20 % (JÄGER et al. 1988).

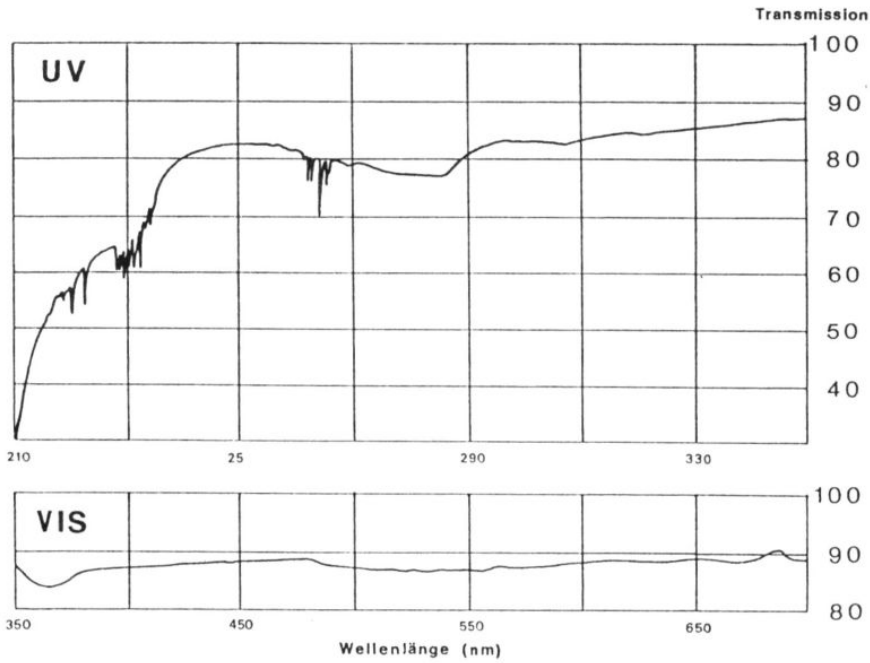


Abbildung 6: Spektrum der verwendeten Folie im Bereich des ultravioletten (UV) und im Bereich des sichtbaren (VIS) Lichtes; Transmission in Prozent, gemessen gegen Luft.

Ein Vergleich der übrigen in diesem Kapitel dargestellten klimatischen Folieneffekte mit Literaturdaten ist schwierig, da dem Verfasser keine ähnliche Folienüberdachungen bekannt sind.
Die noch am ehesten vergleichbaren open-top Kammern sind wesentlich größer und werden künstlich belüftet. In ihnen werden Temperaturerhöhungen im Mittel um 0,5 - 2,0° C gemessen, die relative Luftfeuchte liegt 5 - 10 % niedriger als im Freiland (JÄGER et al. 1988).

Einer von den letzgenannten Autoren vorgenommenen Bewertung der open-top Kammern möchte sich der Verfasser im Hinblick auf die in dieser Arbeit verwendeten Folienüberdachungen anschließen: " Während geschlossene Kammern und Küvetten ein Höchstmaß an Reproduzierbarkeit im Hinblick auf die Schadstoffbehandlung gewährleisten, dabei aber gleichzeitig die Wachstumsbedingungen für die Pflanzen stark modifizieren, erlauben kammerlose Freilandbegasungsexperimente zwar ein natürliches Pflanzenwachstum, begrenzen jedoch den Einsatz und die Reproduzierbarkeit von Schadstoffbehandlungen. Open-top-Kammern stellen einen Mittelweg zwischen diesen beiden "extremen" Expositionssystemen dar."

Von der Beurteilung der ökologische Relevanz der festgestellten klimatischen Veränderungen durch die Folie ist die Bewertung der in dieser Arbeit durchgefühten Methodik abhängig. Der technische Aufwand und die permanenten klimatischen

Veränderungen scheinen gegenüber klassischen Begießungsexperimenten groß zu sein. Bei näherer Betrachtung wird jedoch deutlich, daß auch mit dem Begießen erhebliche Veränderungen im Wasser- und Ionenhaushalt einhergehen. Das regelmäßige Begießen verändert das natürliche Kleinklima, Trockenperioden werden unterbrochen und vor Starkregenereignissen bleibt die Applikation von Nährlösungen unter Umständen wirkungslos.

Im Gegensatz zu Höheren Pflanzen, deren Rhizosphäre in der Regel vor kurzfristig auftretenden starken Schwankungen des Ionenmilieux durch vielfältige Pufferungsmechanismen im Boden geschützt ist, sind die Torfmoosdecken den applizierten Nährlösungen unmittelbar ausgesetzt. Daher ist die Frage der Applikation der Nährlösung bei Experimenten in diesem Ökosystem von zentraler Bedeutung. Wird zum Beispiel das zu testende Nährelement in einer Ionenlösung angeboten, die alle übrigen im Regen enthaltenen Ionen ebenfalls enthält, so ist an diesem nährstoffarmen Standort das Angebot nicht nur des zu testenden Elements, sondern gleichzeitig aller übrigen Nährelemente erhöht. Andererseits führt die Applikation in destilliertem Wasser zur Elution der anhaftenden Ionen und damit zu Ionenungleichgewichten und negativen osmotischen Effekten.

Kapitel III.2

Auswirkungen der Folienüberdachung auf das Wachstum der Torfmoose

Um die Auswirkungen der Folienüberdachung auf die Produktion der Torfmoose zu untersuchen, wurden deren Zuwachsdaten aus den überdachten Parzellen mit jenen aus der nicht überdachten Kontrolle verglichen. Dazu wurden die Daten aller vier Meßperioden in einer Kovarianzanalyse zusammengefaßt. Tabelle 5 zeigt die signifikanten Effekte der Überdachung (95 %-Signifikanzniveau). Zur Vereinfachung des Vergleichs wurden die Zuwächse in der überdachten Kontrollfläche in Prozent des jeweiligen Wertes in der nicht überdachten Fläche angegeben.

Meßperiode	S. magellanicum	S. fallax
1	kein signifikanter Unterschied	kein signifikanter Unterschied
2	Förderung auf Bult und Rasen um 14 %	kein signifikanter Unterschied
3	allgemeine Förderung um 10 %	allgem. Reduktion um 15 %
4	Förderung auf dem Bult um 13 %	Reduktion um 16 % und Förderung auf dem Bult um netto 4 %

Tabelle 5: Wirkung der Folienüberdachung auf das Wachstum von S. magellancum und S. fallax. Vergleich der überdachten Kontrollparallele mit der nicht überdachten Kontrolle.
Ergebnisse der Kovarianzanalyse, Signifikanzniveau: 0,05.

Die Wirkung der klimatischen Veränderungen durch die Folienüberdachung auf die Produktion der Torfmoose ist artspezifisch verschieden und abhängig von den Witterungsverhältnissen in den einzelnen Meßperioden.
Sphagnum magellanicum wurde in der zweiten, dritten und vierten Meßperiode durch die Folienüberdachung in seinem Wachstum gefördert. Nur die ausgesprochen nasse erste Meßperiode weist keine derartige Förderung auf. Zwar war zu erwarten, daß Sphagnum magellanicum aufgrund seiner höheren Wasserhaltekapazität weniger sensibel auf die Veränderung des Mikroklimas durch die Folie reagieren würde als S. fallax. Eine absolute Förderung durch die Überdachung ist jedoch überraschend.

Die Wechselwirkungen mit dem Mikrorelief beschränken sich auf die zweite und vierte Meßperiode. Hier werden die trockenen Bulten- und Rasenstandorte gegenüber der Schlenke gefördert.
Sphagnum fallax zeigt in den beiden trockeneren Meßperioden (1988) ein verringertes Wachstums unter der Folie. Die höheren Temperaturen unter der Folie, der geringere Taufall und der Ausfall von Schwachregenereignissen ist wahrscheinlich für das geringere Wachstum verantwortlich. Sphagnum fallax ist, wie bereits geschildert, hinsichtlich seines Wasserhaushaltes stärker von den Umweltfaktoren abhängig als Sphagnum magellanicum.
Eine Wechselwirkung zwischen der Überdachung und dem Wuchsort im Mikrorelief ist nur in der letzten Meßperiode zu verzeichnen. Hier erfuhren Pflanzen auf dem Bult unter dem Dach im Vergleich zu den nicht überdachten Exemplaren eine leichte Förderung. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß in dieser Periode das Wachstum auf Rasen und Bult in allen Versuchsvarianten um 14 % reduziert war. Als Erklärung für das abweichende Verhalten des Bultstandortes in dieser Meßperiode kommen ähnliche Überlegungen in Betracht, wie sie im Folgenden für die Förderung von Sphagnum magellanicum diskutiert werden.

Über die ökophysiologischen Wirkungen der im vorausgegangenen Kapitel aufgeführten klimatischen Folieneffekte auf Torfmoose liegen folgende Untersuchungen vor:
Torfmoose zeigen nur eine schwache Reaktion auf abnehmende Lichtintensitäten. Nach HAYWARD & CLYMO (1983) bewirkt eine Verringerung der Einstrahlung um 54 % bei drei daraufhin untersuchten Torfmoosarten, darunter S. recurvum agg., nur eine Verringerung des Massezuwachses um 20 %. Beim Längenwachstum erfolgt, wie zu erwarten, bei dieser Beschattung noch eine Wachstumsförderung (Etiolierung) und erst bei noch stärkerer Verminderung des Lichtgenusses eine Abnahme des Wachstums.
Die Lichtsättigung ihrer Photosynthese erreichen Sphagnen bei relativ niedrigen Lichtintensitäten. Bei S. capillifolium zum Beispiel wird die Sättigung bereits bei der Hälfte der Lichtintensität erreicht, die an einem mitteleuropäischen Sommertag um die Mittagzeit herrscht (GRACE 1970, zit. in CLYMO & HAYWARD 1982). Sphagnum fallax erreicht die Lichtsättigung bereits bei ca. 500 μmol $\cdot$ m^{-2} $\cdot$ s^{-1} PAR (TITUS & WAGNER 1984). Nach HARLEY et al. (1989) wird bei drei von ihm untersuchten Torfmoosarten die Lichtsättigung meist deutlich unterhalb von 500 μmol $\cdot$ m^{-2} $\cdot$ s^{-1} PAR erreicht. Die letztgenannten Autoren finden Hinweise auf eine Photoinhibierung der Photosynthese bei höheren Einstrahlungsraten. Dies deckt sich mit Ergebnissen von MURRAY et al. (1989), die ebenfalls negative Wachstumseffekte hoher Lichtintensitäten auf Torfmoose nachweisen können.

Torfmoose müssen hohe Temperaturmaxima und starke tageszeitliche Temperaturschwankungen tolerieren können (CLYMO & HAYWARD 1982). Daher verwundert es nicht, daß die Photosynthese von Torfmoosen nur wenig empfindlich auf Temperaturerhöhungen reagiert. Drei in der nordamerikanischen Tundra untersuchte Torfmoosarten, die auch in unseren ombrotrophen Mooren vorkommen, hielten im

gesamten Temperaturbereich zwischen 13°C und 30°C mindestens 75 % der maximalen CO_2-Assimilation aufrecht (HARLEY et al. 1989). Nach TITUS & WAGNER (1984) liegt das Temperaturoptimum der Photosynthese von S. fallax bei 15 - 19°C. Im erweiterten Temperaturbereich zwischen 10°C und 30°C findet sich nur eine schwach ausgeprägte Temperaturabhängigkeit der Photosyntheserate.

Untersuchungen über die Wirkungen unterschiedlicher Temperaturen auf das Wachstum von Sphagnum magellanicum sind von KOSKIMIES-SOININEN & NYBERG (1987) in aseptischen Kulturen durchgeführt worden. Demnach bewirkt eine Temperaturerhöhung von 15°C auf 25°C eine Wachstumssteigerung um mehr als 100 %.
BACKÉUS (1988) hat in zentralschwedischen Hochmooren eine Reihe von Witterungsparametern mit dem Wachstum verschiedener Torfmoosarten korreliert und kann zeigen, daß die Temperatur nur von untergeordneter Bedeutung ist. Am wichtigsten ist die Feuchtigkeit und insbesondere die zeitliche Verteilung feuchter Bedingungen.
Auf die Bedeutung der veränderten Feuchtigkeitverhältnisse weist, wie gesagt, das verminderte Wachstum des stärker poikilohydren Sphagnum fallax hin.

Neben den Wirkungen der durch die Folie veränderten Temperatur-, Licht- und Feuchteverhältnisse sind weitere Faktorenkomplexe zu berücksichtigen.
In der überdachten Kontrollfläche ist der Eintrag von Staub- und Bodenteilchen reduziert. Durch Interzeption der Folie und die mechanische Filterung vor der Wiederverregnung erreicht die partikuläre Deposition nicht die überdachten Flächen. Möglicherweise liegt hierin die positive Wirkung der Überdachung auf das Wachstum von Sphagnum magellanicum begründet. Die in den deponierten Boden- und Staubteilchen reichlich vorhandenen Eisen-, Aluminium- und Schwermetallverbindungen können sich in den Torfmoosköpfchen außerhalb der Überdachung angereichert und schädigende Ionenkonzentrationen erreicht haben.
Für einen derartigen Zusammenhang spricht, daß das ombrotraphente, gegen Mineralstoffe empfindlichere, Sphagnum magellanicum und nicht S. fallax, welches auch in minerotrophen Bereichen wächst, positiv durch die Überdachung beeinflußt wird. Die Tatsache, daß es eine positive Wechselwirkung der Bultstandorte mit der Überdachung gibt, spricht für einen solchen Zusammenhang, denn auf den Bulten ist die partikuläre Deposition besonders groß (OLDFIELD et al. 1979).
Als weiterer Faktor für die unerwartete Förderung des Wachstums von S. magellanicum durch die Überdachung muß die Wirkung von Tauniederschlägen berücksichtigt werden. Tau wirkt sich unter natürlichen Verhältnissen positiv auf den Wasserhaushalt der Torfmoose aus und dürfte ihr Wachstum fördern. Es ist aber zu vermuten, daß Tau bei den heutigen N-Frachten schädigend wirken kann (siehe Abschlußdiskussion). Auch hier sind die Bulten vermutlich stärker betroffen - aufgrund der in der Regel höheren Phanerogamenbedeckung und ihrer Exposition. Eine Ammonium- und Nitratempfindlichkeit dieser höheren Standorte wird in dem im Folgenden zu beschreibenden Versuchsergebnissen bestätigt.

Weitere Vergleiche physiologischer Parameter zwischen überdachten und nicht überdachten Pflanzen finden sich in den Kapiteln III.4, III.5 und III.6.

Abschließend läßt sich sagen, daß die beobachteten Effekte der Überdachung auf das Wachstum der Torfmoose insgesamt gering sind. Es treten zwar artspezifische Unterschiede auf; innerhalb einer Art sind die Effekte jedoch nahezu gleichsinnig. Erfreulicherweise treten wenig Wechselwirkungen mit den übrigen experimentellen Parametern auf. Dies ist eine gute Vorausetzung für die Übertragbarkeit der unter den Folien gewonnenen Ergebnisse auf Freilandverhältnisse.
Die ergänzenden Informationen aus der Literatur lassen vermuten, daß die Veränderungen des Lichtklimas und der Temperatur wenig Einfluß auf das Wachstum der Torfmoose haben. Die Veränderung der Niederschlagsverhältnisse, insbesondere die Einschränkung von Tau, Nebel und Reifbildung unter den Dächern ist vermutlich von größerer Bedeutung. Zur Beurteilung dieser Effekte fehlen zur Zeit die notwendigen kontinuierlichen Aufzeichnungen der Niederschlagsaktivitäten innerhalb und außerhalb der Überdachung. Diese nur mittels eines hohen apparativen Aufwandes zu bewerkstelligenden Messungen bleiben zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

Für den Vergleich der Düngewirkungen der verschiedenen Regenlösungen ist eine genauere Kenntnis der klimatischen Effekte der Folienüberdachung nicht notwendig, da alle Versuchsvarianten den gleichen experimentellen Rahmenbedingungen unterliegen.

Kapitel III.3
Auswirkungen der Beregnungvarianten auf das Wachstum der Torfmoose

III.1 Wachstum der Einzelpflanzen

Die Ergebnisse der statistischen Untersuchung des Torfmooswachstums sind in den Abbildungen 7, 8, 9 und 10 dargestellt. Die Rohdaten, die in die statistischen Untersuchungen eingingen, sind im Botanischen Institut der Universität Kiel einsehbar.

Zum Verständnis und zur Beurteilung der im folgenden dargestellten Ergebnisse sind einige Vorbemerkungen zu den verwendeten Methoden der Zuwachsmessung und der statistischen Überprüfung der gewonnenen Daten notwendig.
Aufgrund der großen Variabilität in der Morphologie von Sphagnum magellanicum konnte die "capitulum correction method" nach CLYMO (1970) zur Ermittlung der auf die Einzelpflanze bezogenen Zuwächse nicht angewendet werden (nährere Angaben im Kapitel Material und Methoden).
Ohne "capitulum correction" war aber ein Vergleich der Mittelwerte des relativen Zuwachses nicht möglich, wie er bei gleicher Problemstellung bei Höheren Pflanzen üblich ist.
Um trotzdem die je nach Ausgangsgewicht zwangsläufig unterschiedlichen Zuwächse vergleichen zu können, wurden die Regressionen der Zuwächse in Abhängigkeit vom Gewicht des Standardstengelabschnittes berechnet. Diese Regressionen wurden anschließend, bildlich gesprochen, mitsamt ihren "Streuungswolken" in einer Kovarianzanalyse gegeneinander getestet.

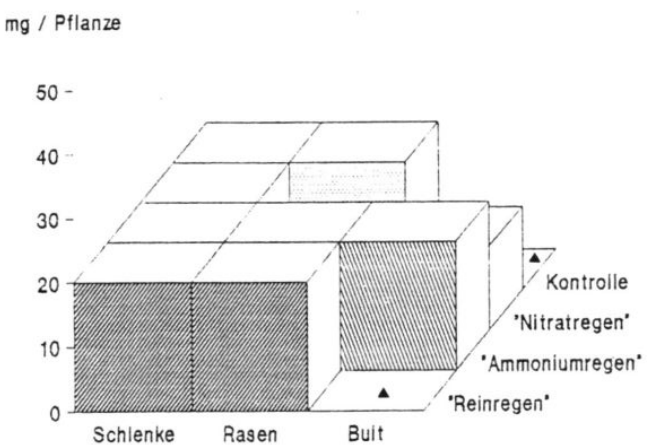
Für die Diskussion der Ergebnisse war eine Rückführung der signifikant verschiedenen Regressionsgeraden auf miteinander vergleichbare Einzelwerte notwendig. Dazu wurde anschließend an die Kovarianzanalyse das Wachstum eines Torfmooses mittleren Stengelgewichtes unter Anwendung der "capitulum correction" berechnet (nähere Angaben im Methodenteil). Diese nachträgliche Anwendung der capitulum correction hatte nunmehr keinen Einfluß mehr auf die statistischen Tests.

Die Aussagefähigkeit der Ergebnisse der ersten Meßperiode ist eingeschränkt, da es in diesem Zeitraum an einigen Wuchsorten zu großen Verlusten und teilweise zum Totalverlust von Testpflanzen gekommen ist (mittlerer Stichprobenumfang: 9,8 bei S. fallax und 8,5 bei S. magellanicum). Die Verluste waren hauptsächlich durch die starke Ausbreitung sphagnicoler Pilze (hauptsächlich Lyophyllum palustre) bedingt, die die Torfmoose innerhalb weniger Tage auf tellergroßen Flächen zum Absterben brachten (vgl. SIMON 1986). Die Schadsymtome traten gehäuft an Stellen auf, die vor der Errichtung der Bohlenwege betreten oder während der Installation der Anlage gestört worden waren. Der Totalverlust der Testpflanzen in der Variante "Ammoniumregen"/Schlenke in der 2. Meßperiode war ebenfalls noch von den Pilzen verursacht. In der zweiten und den folgenden Meßperioden traten keine weiteren derartigen Schädigungen mehr auf. Diese Erfahrungen unterstreichen die Notwendigkeit störungsfreier Zuwegungen in der Moorforschung.

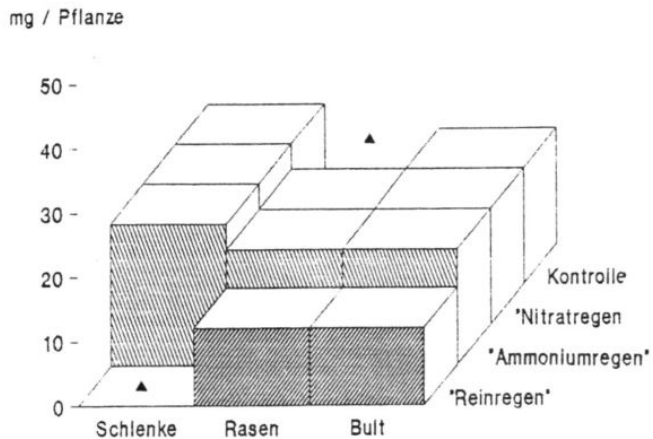
Desweiteren waren in der Anfangsphase Verluste beim Umgang mit den hereingeholten Testpflanzen zu verzeichnen. Viele Testpflanzen brachen beim Versuch, die Einzelpflanzen aus dem Bündel zu lösen.
Aufgrund dieser Erfahrungen wurde im zweiten Jahr die Anzahl der Testpflanzen von 30 auf 40 Stück pro Variante erhöht.

Die Ergebnisse der Kovarianzanalyse (Abbildungen 7, 8, 9, 10) lassen zunächst die klimatischen und mikrotopographischen Effekte auf das Wachstum der Torfmoose erkennen.
Wie bereits beschrieben, war das Jahr 1987 im Vergleich zu 1988 aufgrund einer gleichmäßigeren Verteilung der Niederschläge gepaart mit geringeren Durchschnittstemperaturen (1-3°C) in den Sommermonaten ein deutlich kühleres und feuchteres Jahr.
Sphagnum magellanicum zeigt deshalb in beiden Meßperioden des Jahres 1987 keine mikroreliefabhängige Differenzierung des Wachstums. In der zweiten Meßperiode 1987 läßt selbst die stärker poikilohydre Art Sphagnum fallax keine signifikanten Wachstumsunterschiede zwischen Bult und Schlenke erkennen.
Im Jahre 1988 konnten demgegenüber auch bei Sphagnum magellanicum deutliche Wachstumsdepressionen mit zunehmender Entfernung vom Moorwasserspiegel gemessen werden. In der ersten Hälfte der Vegetationsperiode ist das Wachstum auf den Rasen auf ca. 88 % (Sphagnum fallax 71 %) auf dem Bult sogar auf 48 % (Sphagnum fallax 38 %) des entsprechenden Wertes in der Schlenke reduziert. In der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode können Wachstumseinbußen um 34 % (S. fallax 24 %) sowohl im Rasen als auch auf dem Bult gemessen werden.
Sphagnum fallax weist meist eine deutlichere Differenzierung des Wachstums in Abhängigkeit vom Mikrorelief auf. So zeigt der Bult bei S. fallax im Gegensatz zu S. magellanicum auch in der ersten Meßperiode eine 17 prozentige Wachstumsdepression gegenüber der Schlenke. Die zweite Meßperiode ist die einzige, in der S. fallax keine signifikant höhenabhängige Wachstumsdepression erkennen läßt. Für diese Periode ist zu berücksichtigen, daß viele Wechselwirkungen zwischen Düngungsvariante und Höhenniveau gefunden wurden, die den generellen Effekt des Mikroreliefs überlagert haben können.

Sphagnum magellanicum
1. Periode

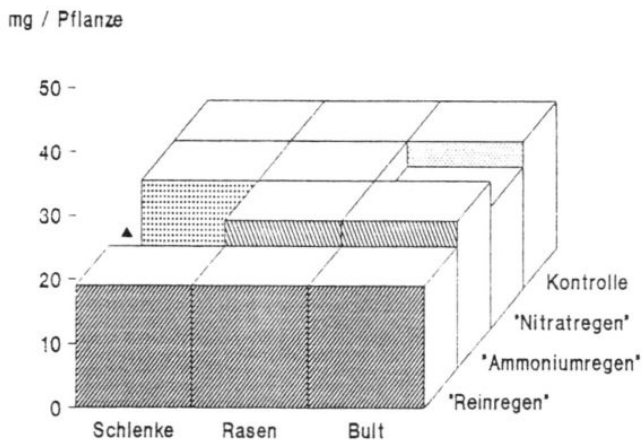


Sphagnum fallax
1. Periode

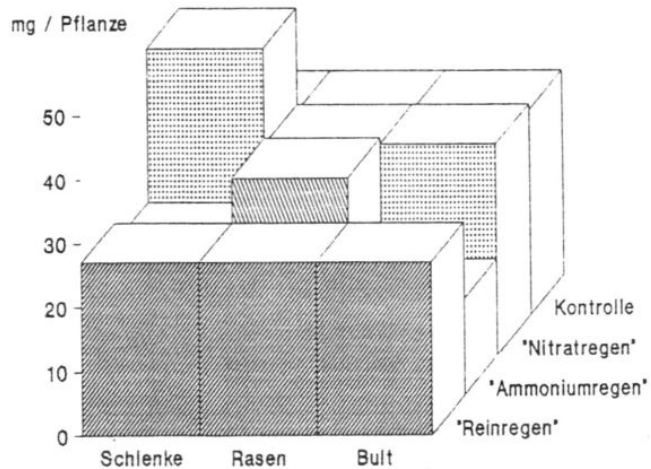


Ergebnisse der Zuwachsmessung bei S. magellanicum und S. fallax. Zuwachs eines durchschnittlich großen Torfmooses während der Untersuchungsperiode (mg/Pflanze) unter Berücksichtigung der "capitulum correction". Dargestellt sind die Ergebnisse der Kovarianzanalyse; nur signifikant von der Kontrolle verschiedene Wachstumseffekte wurden berücksichtigt.
Hinweis!:bei S.magellanicum entspricht das Ergebnis Nitratregen/Rasen dem Ergebnis Nitratregen/Bult. ▲ missing value

Sphagnum magellanicum
2. Periode



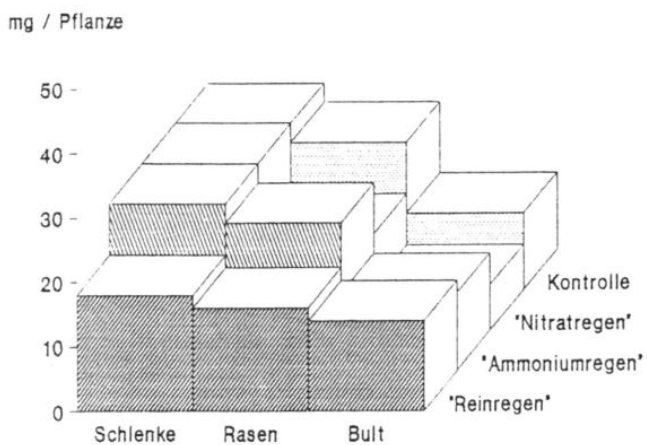
Sphagnum fallax
2. Periode



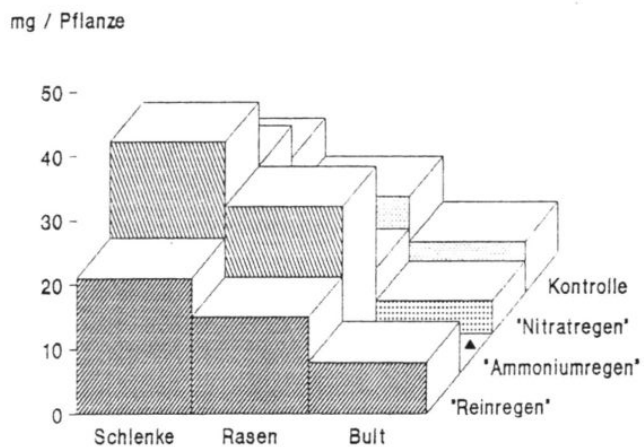
Ergebnisse der Zuwachsmessung bei S. magellanicum und S. fallax. Zuwachs eines durchschnittlich großen Torfmooses während der Untersuchungsperiode (mg/Pflanze) unter Berücksichtigung der "capitulum correction". Dargestellt sind die Ergebnisse der Kovarianzanalyse; nur signifikant von der Kontrolle verschiedene Wachstumseffekte wurden berücksichtigt.

▲ missing value

Sphagnum magellanicum
3. Periode



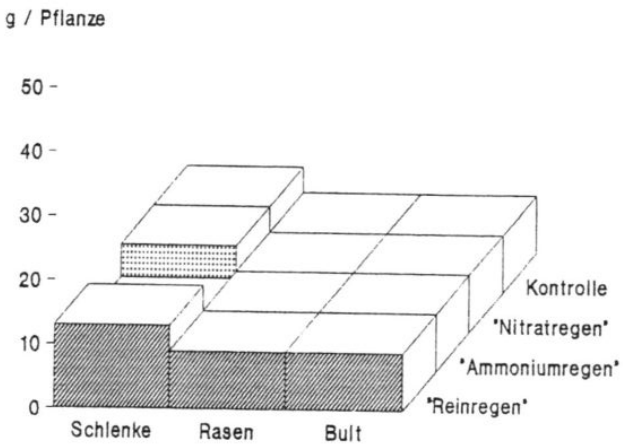
Sphagnum fallax
3. Periode



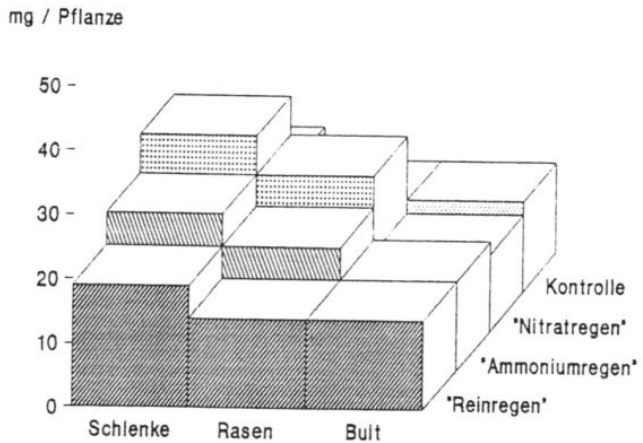
Ergebnisse der Zuwachsmessung bei S. magellanicum und S. fallax. Zuwachs eines durchschnittlich großen Torfmooses während der Untersuchungsperiode (mg/Pflanze) unter Berücksichtigung der "capitulum correction". Dargestellt sind die Ergebnisse der Kovarianzanalyse; nur signifikant von der Kontrolle verschiedene Wachstumseffekte wurden berücksichtigt.

▲ missing value

Sphagnum magellanicum
4. Periode



Sphagnum fallax
4. Periode



Ergebnisse der Zuwachsmessung bei S. magellanicum und S. fallax. Zuwachs eines durchschnittlich großen Torfmooses während der Untersuchungsperiode (mg/Pflanze) unter Berücksichtigung der "capitulum correction". Dargestellt sind die Ergebnisse der Kovarianzanalyse; nur signifikant von der Kontrolle verschiedene Wachstumseffekte wurden berücksichtigt.

▲ missing value

Das durch Klima und Hydrologie vorgegebene Wachstumsmuster wird durch die verschiedenen Stickstoffapplikationen modifiziert. Folgende Effekte konnten statistisch abgesichert werden:

Entgegen der Erwartung kann für die "Reinregen"-Variante eine Wachstumsverminderung bei S. magellanicum um 17 % auf allen Höhenniveaus in der zweiten Meßperiode und um ca. 31 % in Schlenke und Rasen in der dritten Meßperiode nachgewiesen werden (Abb.8 und 9). Für S. fallax ist eine signifikante Wachstumsdepression um 36 % bzw. 16 % für die erste und zweite Meßperiode nachweisbar (Abb.7 und 8).
Die Ergebnisse sind besonders bezüglich S. magellanicum unerwartet, da die explantierten Torfmoose aus dem Freiland entnommen wurden und somit vor dem Versuch vermutlich ausreichend mit Stickstoff versorgt waren. Vor diesem Hintergrund erschien es unwahrscheinlich, daß es möglich sein würde, bereits nach 3,5 Monaten eine statistisch absicherbare Wachstumsdepression nachweisen zu können.
Das Ergebnis unterstreicht die starke Abhängigkeit des Torfmooswachstums von atmosphärischen Einträgen. Damit ist zugleich ein experimenteller Nachweis der N-Limitierung des Torfmooswachstums unter natürlichen Freilandbedingungen gelungen.
Dieses Ergebnis wird gestützt durch die im nächsten Kapitel vorgestellten Dauerflächenbeobachtungen.

Es bleibt zu überlegen, warum dieser "Reinregen-Effekt" bei S. magellanicum nicht in allen Meßperioden nachweisbar war. Auch in der 1. Periode waren die Zuwächse von Sphagnum magellanicum unter dem Einfluß des "Reinregens" im Rasen deutlich geringer, konnten aber aufgrund der geringen Stichprobenzahl und dem abweichenden Verhalten in der Schlenke nicht statistisch abgesichert werden. Zieht man hier trotz der eingangs geschilderten Bedenken die mittleren relativen Zuwächse hinzu, so ergibt sich im Rasen der "Reinregen"-Variante ein Zuwachs um 142 %, während in der Kontrolle 198 % berechnet werden können. Die relativen Zuwächse in der Schlenke sind in dieser Periode allerdings in Kontrolle und "Reinregen"-Variante nahezu gleich.
In der 4. Periode war das Wachstum der Art vermutlich klimatisch bedingt so gering, daß sich die Zuwächse nicht differenzieren konnten.

Bei S. fallax fallen die Wachstumseinbußen unter "Reinregen" mit den feuchteren Meßperioden des Jahres 1987 zusammen (Abb. 7 und 8). Möglicherweise haben die häufigeren Phasen aufsteigenen Bodenwassers im Jahr 1988 einen N-Mangel bei dieser Art verhindert (siehe Kapitel Nettomineralisation).

Nicht nur der Mangel an Stickstoff in der "Reinregen"-Variante, sondern auch die zusätzlichen Gaben in den Surplus-Varianten beeinträchtigten das Wachstum der Moose.
Besonders Sphagnum magellanicum wird auf den höheren Niveaus vom "Nitratregen" geschädigt. Auf den Bulten ist bei dieser Art eine Wachstumseinbuße in der zweiten

und dritten Meßperiode (-15 % bzw. -44 %), im Rasen in der ersten und dritten Meßperiode (-34 %, -34 %) nachweisbar. In der ersten Meßperiode ist auf dem Bult die Wachstumseinbuße wegen des fehlenden Kontrollwertes nicht nachweisbar. Geht man aber davon aus, daß der "Ammoniumregen", wie in allen anderen Perioden keinen Effekt hatte, so ist auch hier ein negativer Effekt des Nitrates anzunehmen. In der vierten Periode zeigt das Wachstum von Sphagnum magellanicum keine signifikante Reaktion auf die Nitratgaben.
In der "Ammoniumregen"-Variante läßt sich nur einmal, in der vierten Periode (Abb. 4), ein negativer Effekt auf das Wachstum von S. magellanicum in den Schlenken feststellen. Da dieser Effekt aber auf Bult und Rasen nicht nachweisbar ist und nur einmal auftritt, kann er nicht als gesichert gelten.

Zusammenfassend kann für Sphagnum magellanicum gesagt werden, daß wachstumshemmende Effekte durch den "Reinregen" und auf den höheren Niveaus durch den "Nitratregen" hervorgerufen wurden.
Positive Düngungseffekte durch Nitrat- oder Ammoniumgaben treten bei dieser Art nicht auf.

Sphagnum fallax reagiert wesentlich stärker auf die Surplus-Düngungsvarianten. Die Nitratgaben rufen im Gegensatz zu Sphagnum magellanicum in der Schlenke und teilweise auch auf dem Rasen positive Wachstumseffekte hervor. Es kann eine Wachstumssteigerung in der Schlenke gegenüber der Kontrolle von 53 % (zweite Periode, Abb.8), bzw. 25 % (dritte Periode, Abb. 9), bzw. 58 % (vierte Periode, Abb.10) ermittelt werden. In der zweiten und vierten Periode dehnt sich dieser positive Effekt auf das Rasenniveau aus.
Auf dem Bult hingegen macht sich in den relativ trockenen Meßperioden von 1988 ein signifikant negativer Wachstumseffekt von Nitratgaben bemerkbar (-40 % bzw. -18 %), der sich in der dritten Meßperiode bis auf den Rasen fortsetzt (Abb. 9 und 10).
In der ersten Meßperiode (Abb.7) waren bei Sphagnum fallax Wirkungen weder bei Nitrat noch bei Ammoniumgaben feststellbar.

Die Wirkungen des "Ammoniumregens" auf S. fallax sind unübersichtlicher als die der zuvor beschriebenen Faktoren. Zunächst kann man für den Rasen feststellen, daß dort die Ammoniumgaben in den letzten drei Meßperioden eine deutliche, signifikant positive Wirkung haben (+11 %, +80 %, +31 %, jeweils bezogen auf die Kontrolle).
Dem steht auf dem Bult in der zweiten Meßperiode eine Wachstumseinbuße im Vergleich zur Kontrolle von 54 % gegenüber. In der vierten Meßperiode sind die relativen Zuwachsdaten auf dem Bult ebenfall deutlich reduziert (107 % zu 151 % in der Kontrolle), können aber nicht statistisch gesichert werden.
In der dritten Periode liegen für den Bult keine Daten vor, da die Pflanzen abgestorben waren. Dies erscheint nun, im Zusammenhang mit den übrigen Daten gesehen, ebenfalls ein Effekt der Applikation zu sein. In die Kovarianzanalyse wurden die Daten aber als "missing values" und nicht als Nullwachstum eingegeben, da dies eine nachträgliche, nicht nachprüfbare Interpretation der Ergebnisse darstellt.

Im Schlenkenbereich bewirkt Ammonium in beiden Meßperioden von 1988 eine starke Förderung um 70 % bzw. 28 % . Im Jahr 1987 ist entweder kein Effekt (Meßperiode 1) oder sogar eine leichte Hemmung des Wachstums (Meßperiode 2) zu beobachten.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß S. fallax im Gegensatz zu S. magellanicum auf den unteren Niveaus auf hohe Nitrat- oder Ammoniumgaben meistens positiv mit starkem Wachstum reagiert, auf dem Bult jedoch geschädigt wird. Die Pflanzen scheinen die Doppelbelastung durch hohe Stickstoffgaben und Trockenheit nicht zu vertragen.

In den wissenschaftliche Publikationen, die sich mit der Stickstoffernährung von Torfmoosen befassen, ist häufig nur das Längenwachstum, nicht aber der Massezuwachs der Torfmoose als Parameter für deren Produktion bestimmt worden (RUDOLPH & VOIGT 1986, AUSTIN & WIEDER 1987).
Um einen Vergleich der beiden Parameter zu ermöglichen, wurden im zweiten Untersuchungsjahr sowohl der Längen- als auch der Massenzuwachs ermittelt.
Tabelle 6 zeigt die gewonnenen Ergebnisse, zur besseren Vergleichbarkeit angegeben in Prozent des jeweiligen Wertes in der Kontrolle (Schlenke).

S. magellanicum	Längenzuwachs in % Kontrolle (Schlenke) = 100%			Massenzuwachs in % Kontrolle (Schlenke) = 100%		
	Schlenke	Rasen	Bult	Schlenke	Rasen	Bult
3. Periode						
"Reinregen"	19	69	77	69	62	54
"Nitratregen"	88	58	8	100	58	27
Kontrolle	100	104	15	100	88	46
"Ammonium-regen"	165	108	96	100	88	46
4. Periode						
"Reinregen"	100	75	80	100	69	69
"Nitratregen"	50	110	40	100	69	69
Kontrolle	100	30*	85	100	69	69
"Ammonium-regen"	75	70	95	62	69	69

S.fallax	Längenzuwachs in % Kontrolle (Schlenke) = 100%			Massenzuwachs in % Kontrolle (Schlenke) = 100%		
	Schlenke	Rasen	Bult	Schlenke	Rasen	Bult
"Reinregen"	136	95	63	100	71	38
"Nitratregen"	200	184	11	124	47	24
Kontrolle	100	68	58	100	71	38
"Ammonium-regen"	289	105	-	171	123	-
4. Periode						
"Reinregen"	67	89	69	100	74	74
"Nitratregen"	136	114	53	158	126	63
Kontrolle	100	78	114	100	74	74
"Ammonium-regen"	139	56	76	126	100	73

Tabelle 6. Vergleich der Wachstumsparameter Längen- und Massenzuwachs in zwei Meßperioden von 1988. Für das Längenwachstum sind die Mittelwerte, für das Massenwachtum die Ergebnisse der Kovarianzanalyse aufgeführt. Zum Vergleich sind die Ergebnisse in Prozent des Zuwachses in der Schlenke der Kontrollvariante (100 %) angegeben.

* hoher Anteil von Torfmoosen, mit ungewöhnlich großen Köpfchen.

Die Längenzuwächse erwiesen sich in einer zuvor durchgeführten Kovarianzanalyse als unabhängig von dem Ausgangsgewicht der Testpflanzen. Daher können zum Vergleich mit den bereits oben beschriebenen Massezuwächsen die einfachen Mittelwerte des Längenzuwaches herangezogen werden.

Wie die Tabelle 6 zeigt, ergeben sich besonders hinsichtlich der Surplus-Varianten z.T. erhebliche Unterschiede. Die Wirkungen des "Reinregens" auf das Längenwachstum sind uneinheitlich.
Ammoniumgaben fördern bei beiden Torfmoosen in den Schlenken das Längenwachstum, ohne daß damit eine entsprechende Gewichtszunahme einhergeht. Bei Sphagnum magellanicum setzt sich die überproportionale Förderung auch auf den höheren Niveaus fort. Die Pflanzen werden dünnstielig und bilden kleinere Köpfchen aus.
Umgekehrt wird durch Nitrat das Längenwachstum von Sphagnum magellanicum in der Schlenke gehemmt, im Gegensatz zum Massenwachstum. Dies stimmt mit dem visuellen Eindruck des Verfassers überein, daß in der Schlenke der Nitratvariante die Köpfchen von Sphagnum magellanicum besonders groß waren, also ein Gewichtszuwachs ohne Längenzuwachs stattgefunden hat.
Dies kann bei S. fallax allerdings nur an Pflanzen beobachtet werden, die ständig in der Nitratvariante wachsen. Die hereingesetzten Testpflanzen dieser Art zeigen den Effekt nur andeutungsweise auf den höheren Niveaus.

Die Wachstumsparameter verhalten sich demnach bei beiden untersuchten Arten unterschiedlich. Eine Ableitung der Phytomasseproduktion aus Längenzuwachsmessungen ist daher nur möglich, wenn zusätzlich die morphologischen Veränderungen der Pflanzen ermittelt werden.

Dieses Ergebnis wird gestützt durch Experimente von CLYMO (1973) und HAYWARD & CLYMO (1983). Sie konnten zeigen, daß das Längenwachstum besonders auf Veränderungen der hydrologischen Situation reagiert, während sich Veränderungen der chemische Zusammensetzung der Nährlösung vornehmlich beim Massenzuwachs bemerkbar machen.
Wasserstandsunterschiede rufen deutliche Veränderungen in der Morphologie der Torfmoose hervor, die nicht mit entsprechenden Veränderungen der Nettoprimärproduktion einhergehen. So sind zum Beispiel nach einer Absenkung des Wasserspiegels von -3 cm auf -10 cm unter die Torfmooskopfchen bei S. magellanicum und S. fallax im Massenzuwachs nur Unterschiede von 9 % bzw. 4 % beobachten, während das Längenwachstum beider Arten um ca. 60 % sinkt (CLYMO 1973) .
Andererseits reagiert Sphagnum magellanicum auf eine Erniedrigung der Kalziumgehalte in der Nährlösung von 0,25 mM auf 0,025 mM mit einer Zunahme des Massenzuwaches um 377 % , das Längenwachstum steigt hingegen nur um 18 % .
Bei Sphagnum recurvum führt dasselbe Experiment zu einer 2 prozentigen Zunahme des Massenwachstums, während das Längenwachstum unbeeinflußt bleibt. Wird der pH-Wert von 5,5 auf 7,5 angehoben, so resultiert daraus ein Reduktion des Massenzuwachses um 91 % bei Sphagnum magellanicum und um 51 % bei Sphagnum fallax. Es erfolgt jedoch nur eine Längenwachstumseinbuße von 30 % bzw. 27 % (CLYMO 1973).
Die letztgenannten Beispiele zeigen darüberhinaus, daß artspezifische Unterschiede in der Reaktion auf chemische Parameter beim Massenzuwachs klarer zum Ausdruck kommen als beim Längenzuwachs.

Aus den genannten Gründen ist ein Vergleich der in dieser Arbeit ermittelten Massenzuwächse mit Längenwachstumsdaten aus der Literatur problematisch. Als weitere Schwierigkeit kommt hinzu, daß die gleichmäßig gute Wasserversorgung in den publizierten Laborexperimenten mit den hydrologischen Freilandbedingungen wenig gemeinsam hat.
Beim anschließenden Vergleich der Literaturdaten mit den in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnissen sind daher die unterschiedliche Reaktion der Wachstumsparameter auf die applizierten Stickstofformen und die hydrologischen Unterschiede im Auge zu behalten.
Vergleichbare Untersuchungen zur Wirkung unterschiedlich hoher Stickstoffangebote auf Torfmoose liegen für S. magellanicum von RUDOLPH & VOIGT (1986), für S. fallax von AUSTIN & WIEDER (1987) vor. In beiden Fällen handelt es sich um Laborexperimente an Topfkulturen. Diese seien im folgenden hinsichtlich ihrer Methodik kurz skizziert:
In den Topfkulturen von AUSTIN & WIEDER standen die Torfmoose bis 1,5 cm unterhalb der Köpfchen in den Nährlösungen. Diese wurde alle zwei bis drei Tage erneuert. Der pH wurde auf 4,0 eingestellt. Die Versuchsdauer betrug 50 Tage; nähere Angaben zum Klima fehlen. Als Parameter für den Zuwachs wurde der Längenzuwachs gemessen. Es wurden jeweils drei Varianten der Nitrat- und Ammoniumversorgung verglichen:
Nitrat: 5,2 μM (Kontrolle), 109 μM und 213 μM (NH_4^+-Geh.: 12,2 μM).
Ammonium:12,2 μM (Kontrolle), 68 μM und 123 μM (NO_3^--Geh.: 5,2 μM).

Die Kulturen von RUDOLPH & VOIGT (1986) wurden jeden zweiten Tag mit 0,5 ml/cm^2 beregnet. Die klimatischen Bedingungen wurden in einem Phytothron Freilandbedingungen weitgehend nachempfunden. Die Versuchsdauer betrug fünf Monate. Es wurde der Längenzuwachs und die Nettophotosynthese gemessen. Der pH-Wert der Lösungen wurde auf 5,8 eingestellt. Fünf verschiedene Nährlösungen kamen zum Einsatz:

- 82 μM Nitrat und 225 μM Ammonium (Nährlösung 1)
- 82 μM Nitrat und 600 μM Ammonium, "Ammoniumvariante";
-322 μM Nitrat und 153 μM Ammonium, "Nitratvariante";
-100 μM Nitrat und 95 μM Ammonium, "Standardnährlösung"
-destilliertes Wasser

Die Konzentrationen der übrigen Makronährelemente in den Nährlösungen von RUDOLPH & VOIGT (1986) waren denen in dieser Arbeit verwendeten ähnlich. Die Nährlösungen von AUSTIN & WIEDER wiesen auch diesbezüglich wesentlich geringere Gehalte auf.

Nach AUSTIN und WIEDER stimuliert die 68 μM Ammoniumnährlösung das Längenwachstum von S. fallax gegenüber der Kontrolle, während die 123 μM Lösung

das Längenwachstums hemmte. Die verschiedenen Nitratapplikationen von 5,2 bis 213 μM verändern das Längenwachstum von S. fallax nicht.

Die Experimente von RUDOLPH & VOIGT 1986 lassen sich hinsichtlich der gemessenen Produktionsparameter wie folgt zusammenfassen:
Die ammoniumreichste Nährlösung (600μM NH_4^+) bewirkte eine Reduktion des Längenwachstums von S. magellanicum um ca. 30 % gegenüber der "Nährlösung 1" (225 μM NH_4^+).
Die nitratreiche Nährlösung bewirkte eine Wachstumssteigerung gegenüber der "Nährlösung 1" um ca. 14 % . Dies ist aber nicht unbedingt als Nitrateffekt zu bewerten, da auch die Gesamtstickstoffkonzentration in dieser Variante höher war als in der "Nährlösung 1". Die Ammoniumvariante weist gegenüber der Nitratvariante auch eine um 44 % höhere Gesamtstickstoffgabe auf.

Bei der Messung der Photosyntheseraten werden die nitrat- und ammoniumreichen Varianten mit der Standardlösung verglichen. Gegenüber dieser Standardlösung wies die nitratreiche Nährlösung eine höhere Photosyntheserate auf, während sich die negative Wirkung der ammoniumreichsten Nährlösung auch hier deutlich abzeichnete. Es fehlt leider ein Vergleich der Wirkungen der "Standardlösung" zu denen der "Nährlösung 1".

Die von RUDOLPH & VOIGT (1986) ermittelte "stabilisierende" Wirkung von Nitratgaben kann durch die Ergebnisse dieser Arbeit nur insofern bestätigt werden, als Nitratgaben in diesem Konzentrationsbereich Sphagnum magellanicum bei guter Wasserversorgung (in den Schlenken) nicht schädigen.
Die in der vorliegenden Arbeit festgestellten negativen Wachstumseffekte von Nitrat an den trockeneren Wuchsorten finden in den Ergebnissen von RUDOLPH & VOIGT keine Entsprechung, da in den Laborexperimenten für eine gleichbleibend gute Wasserversorgung gesorgt war.

Die mangelnde Förderung von S. fallax durch Nitrat in den Experimenten von AUSTIN & WIEDER (1987) steht im Widerspruch zu den Ergebnissen aus dem Felmer Moor. Für die Diskrepanz ist möglicherweise die Art der Applikation der Nährlösung verantwortlich. Mit dem aufsteigenden Transpirationsstrom reichern sich die Ionen in den Köpfchen an und können möglicherweise bereits in der Kontrollösung, trotz des geringen Nitratgehalts, den Bedarf decken.

Im Gegensatz zum Nitrat zeigen sich in allen hier verglichenen Untersuchungen bei hohen Ammoniumkonzentrationen negative Effekte sowohl bei S. fallax als auch bei S. magellanicum. Allerdings werden bei näherer Betrachtung auch hier Unterschiede zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Autoren deutlich.

Mit AUSTIN & WIEDER (1987) besteht zunächst Übereinstimmung darin, daß Ammoniumgehalte oberhalb des "Reinregen"-Niveaus das Wachstum von S. fallax fördern. Allerdings bleibt dieser Effekt bei AUSTIN & WIEDER, vermutlich

aufgrund der Kulturbedingungen, auf einen niedrigeren Konzentrationsbereich beschränkt. Bereits ein Ammoniumgehalt von 123 μM bewirkt eine Depression des Längenwachstums von S. fallax, während in der vorliegenden Arbeit erst 372 μM Ammonium zu einer Einschränkung des Wachstums auf den Bulten führen können.
Die Ammoniumkonzentration bei RUDOLPH & VOIGT (1986), die zu Wachstumseinbußen bei S. magellanicum führen (600 μM), liegen erheblich über den Konzentrationen des "Ammoniumregens" in der vorliegenden Arbeit (372 μM).

Zu ergänzen bleiben an dieser Stelle noch die ernährungsphysiologischen Laboruntersuchungen von GILLET (1978) und von MELZER et al. (1989) sowie die Freilanduntersuchungen von BAYLEY et al. (1987) und ROCHEFORT et al.(1990). Diese Arbeiten können indessen nur wenig zur Diskussion beitragen; daher sei auf eine genauere Darstellung der experimentellen Bedingungen und Ergebnisse verzichtet.

BAYLEY et al. (1987) und ROCHEFORT et al. (1990) führen Versauerungsexperimente in oligotrophen Niedermooren im nordwestlichen Ontario (Kanada) durch. Sie beregnen Teile des Moores mit einer Beregnungslösung, der in äquimolaren Mengen Salpetersäure und Schwefelsäure hinzudosiert wurde (pH-Wert:3; N-Eintrag: 0,46 g $N \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$). Das Wasser für die Beregnungslösung wurde aus einem nahegelegenen minerotrophen See entnommen.
Unter diesen Rahmenbedingungen können sie in einigen der Untersuchungsperioden eine signifikante Förderung des Längenwachstums bei S. magellanicum durch die Beregnung feststellen; in anderen ist keine Förderung oder ein Rückgang ermittelt worden.
Da die beiden Säuren nur kombiniert verregnet wurden, lassen die Experimente jedoch keinen gesicherten Rückschluß auf eine spezifische Nitratwirkung zu. Ein Vergleich mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit wird erschwert durch die unterschiedliche Trophie der Standorte. Die Beregnung von S. magellanicum mit angesäuertem, minerotrophem Wasser erzeugt im übrigen ein sehr artifizielles Ionenmilieu (z.B. Aluminiumionen), das sich von den natürlichen Freilandbedingungen stark unterscheidet.
In einem zusätzlichen Experiment von ROCHEFORT et al.(1990) wurden S. magellanicum-Rasen mit einer NO_3^-- und NH_4^+-haltigen Lösungen beregnet (1,8 g $\cdot$ $m^{-2} \cdot a^{-1}$ NO_3-N und 1,8 g $\cdot$ $m^{-2} \cdot a^{-1}$ NH_4-N). Hier konnte gegenüber der Kontrolle keine Förderung des Wachstums beobachtet werden. Gegenüber den mit Säuren beregneten Torfmoosen war jedoch eine signifikante Hemmung feststellbar. Die Beregnungsfläche für dieses Zusatzexperiment wird von den Autoren "additional ammonium plot" genannt. Jedoch ist auch die Nitratkonzentration, die N-Gesamtzufuhr und das Ionenmilieu von der Beregnungslösung des Versauerungsexperimentes verschieden, so daß auch hier keine Aussagen über spezifische Ammonium- oder Nitratwirkungen ableitbar sind.

MELZER et al. (1989) können in einem Düngungsexperiment mit Nährlösungen verschiedener Nitratkonzentrationen (0 bis 1000 μM) keinen signifikanten

Unterschied im Massezuwachs von S. magellanicum feststellen. Die Nährlösung mit 500 und 1000 μM bewirken aber starke morphologische Veränderungen bei den Pflanzen, so daß nach Aussage der Autoren die Berechnung des Zuwachses mit der "capitulum correction method" möglicherweise fehlerhaft wurde.

Nach GILLET (1978) bewirken Nährlösungen, mit folgenden N-Gehalten, 89 μM NH_4^+ und 50 μM NO_3^- bzw. 52 μM NH_4^+ und 13 μM NO_3^-, nach 85 Tagen fast keinen Unterschied im Massenzuwachs von S. recurvum agg.. Wurde hingegen nur 39 μM Ammonium angeboten, war der Massenzuwachs deutlich geringer. Dies Ergebnis könnte neben dem Effekt des insgesamt geringeren Angebotes darauf hindeuten, daß das Vorhandensein von Nitrat auch bei dieser Art einen "stabilisierenden Effekt" ausübt. Leider sind die methodischen Angaben dieser Arbeit sehr spärlich, so daß eine Bewertung der Ergebnisse schwerfällt.

Abgesehen von Unterschieden im Detail besteht somit Übereinstimmung in allen hier diskutierten Arbeiten, daß höhere Nitratkonzentrationen inbesondere bei guter Wasserversorgung das Sphagnum-Wachstum fördern oder zumindest nicht schädigen. Bezüglich Ammonium differieren die Ergebnisse. Es scheint aber so zu sein, daß hohe Ammoniumkonzentrationen auch bei guter Wasserversorgung schädigend wirken können.

Die Aussagekraft der in Laborexperimenten gewonnenen Ergebnisse für das Freiland ist jedoch beschränkt. In der Natur werden Trockenphasen, in denen sich Ionen der Bodenlösung via kapillarem Wasseraufstieg in den Torfmoosen angereichern, von Regenperioden abgelöst, in denen die Ionen aus dem Haftwasser und von den Austauschern eluiert werden. Aufgrund des extremen Wechsels des Ionenmilieus können N-haltige Niederschläge unter diesen Bedingungen je nach der "Vorgeschichte der Pflanzen" positive oder negative Wirkungen zeigen.
Auf die große Bedeutung zeitlich zurückliegender Einfüsse des Wuchsortes auf die Reaktion der Pflanzen auf Stickstoffgaben macht ein weiteres Ergebnis von AUSTIN & WIEDER (1987) aufmerksam. Die Autoren können nachweisen, daß Pflanzen von S. pulchrum, die von Bultstandorten stammen, im Gegensatz zu Pflanzen von Schlenkenstandorten durch die oben genannten Nitrat-Konzentrationen im Wachstum stimuliert werden.

Für den in der vorliegenden Arbeit ermittelten Zusammenhang zwischen Nitrat- und Ammoniumtoleranz und der Wasserversorgung am Wuchsort liegen keine vergleichbaren Angaben in der Literatur vor.
In diesem Zusammenhang könnten allerding die Untersuchungen von TOUFFET (1971) relevant sein. Der Autor experimentierte, um toxische Konzentrationen von Natrium, Kalium und Kalzium zu ermitteln, mit vergleichsweise sehr hohen Ionenkonzentrationen (10 mM). Er kann einen drastischen Rückgang des Torfmooswachstums bei derart hohen Ionenkonzentrationen nur dann nachweisen, wenn die Kationen als Nitrate appliziert wurden. Chloride und Sulfate zeigten keine entsprechende Wirkung.

Nach TOUFFETs Ergebnissen fördert Nitrat die Penetration von Natrium- und Kalziumionen in die Zelle und bewirkt damit einhergehend einen starken Kalium-Efflux. Der Kaliumverlust und die Störung der Ionengradienten an der Zellwand führen zu erheblichen Wachstumseinbußen. Wie im Kapitel "Haftwasseruntersuchungen" gezeigt wird, treten derart hohe Konzentrationen von Natriumionen tatsächlich im Haftwasser von Torfmoosen auf. Dies geht indessen nicht mit einer entsprechenden Anreicherung von Nitrat einher. Berücksichtigt man jedoch die Nitratkonzentrationen in diffusen Depositionen, so könnten die Ergebnisse von TOUFFET für das Freiland relevant sein.

Eine Erklärungsmöglichkeit für die schädigende Wirkung von Ammonium auf die Torfmoose der Bulten ergibt sich aus den Untersuchungen zur pH-Abhängigkeit des Sphagnenwachstums von AUSTIN & WIEDER (1987). Demnach schädigen pH-Werte unter 4 das Torfmooswachstum weit mehr als alle übrigen von den Autoren untersuchten Schadursachen.
Die NH_4^+-Aufnahme könnte, da sie mit einer Protonenabgabe einhergeht (siehe Kapitel III.12), eine pH-Absenkung bis in schädigende pH-Bereiche bewirken, insbesondere dann, wenn die Haftwassermenge gering ist.
Die pH-Werte im Haftwasser der Bulte sind ohnehin meist niedriger als die in den Schlenken oder Rasen, weil die Ionenaustauschkapazität der bultbildenden Torfmoose höher ist und die Protonen sich im Zuge des kapillaren Wasseraufstiegs über die Ionenaustauscher in den Köpfchen anreichern. In den Sommermonaten werden daher im Haftwasser der Bulttorfmoose oft pH-Werte unter 4 gemessen (CLYMO & HAYWARD 1982).
Dieser Zusammenhang eröffnet eine zusätzliche Erklärung für die unterschiedlichen Schadschwellen der Torfmoose gegenüber Ammonium in den oben referierten Untersuchungen. Die pH-Werte der Nährlösungen von AUSTIN & WIEDER (1987) und in der vorliegenden Arbeit sind mit 4,0 bzw. 4,5 weit niedriger als die in der Beregnungslösung von RUDOLPH & VOIGT (pH: 5,8). Die aktuell gemessenen pH-Werte im Regen bewegen sich in Schleswig-Holstein sowie im gesamten Mitteleuropa meist im pH-Bereich zwischen 4 und 4,5 (VDI-KOMISSION 1983, eds., SCHIMMING 1991).

Flächenbezogene Produktion der Torfmoose

Wie bereits oben beschrieben, stellen die zur Wachstumsmessung herangezogenen Torfmoose eine Auswahl dar. Das hat Konsequenzen auf die Umrechnung der Gewichtszuwächse der Einzelpflanzen in flächenbezogene Produktionsdaten. Die Umrechnung mittels der mittleren Dichte der Pflanzen nach der Methode von CLYMO (1970) ist nur zulässig, solange die Größenzusammensetzung der zur Wachstumsmessung herangezogenen Pflanzen derjenigen der Gesamtpopulation entspricht. Stattdessen wurden in der vorliegenden Arbeit zur Berechnung die volumetrische Dichte der Köpfchenschicht (0-1cm) benutzt (siehe Kapitel "Material und Methoden").

Aus den am Standort ermittelten Biomassen der Köpfchenschicht wurden für die Durchschnittsgrößen der Testpflanzen bei Versuchsbeginn die entsprechenden theoretischen Pflanzendichten ermittelt und mit dem mittleren Massenzuwachs der Pflanzen multipliziert.

Die Vorgehensweise ist zulässig, da sich die durch die Applikationen bedingte Veränderung der relativen Zuwächse der Torfmoose als unabhängig von ihrer Ausgangsgröße erwies. Bildlich gesprochen: Die experimentellen Applikationen haben die Regressionsgeraden nur parallel verschoben, die Steigung aber nicht verändert.

Diese Art der Produktionsberechnung ist vorteilhaft, da die volumetrischen Dichten der Köpfchenschicht weit geringere Streuungen aufweisen als die Dichten der Pflanzen pro Flächeneinheit. Dies zeigt Tabelle 7; hier wurden die Parameter unabhängig voneinander auf den drei Höhenniveaus bestimmt. Das Ergebnis wird bestätigt durch die Angaben von CLYMO (1970), der die zur Diskussion stehenden Parameter an den verschiedensten Orten und Standorten Großbritanniens ermittelte. Dort schwankt das Köpfchengewicht bei Sphagnum fallax zwischen 7,9 mg und 17,8 mg, die Pflanzendichten zwischen 251 Köpfchen pro dm^2 und 100 Köpfchen pro dm^2. Das Produkt aus beiden Größen, die volumetrische Dichte der Köpfchenschicht, liegt aber konstant nahe bei $2g/dm^2$.

Wie die Tabelle 7 zeigt, kann dieser Wert auch in der vorliegenden Arbeit für den Rasen und die Schlenke annähernd bestätigt werden, für den Bult jedoch nicht. Obwohl für die Untersuchung Bulte ausgewählt wurden, auf denen relativ wenige Phanerogamen standen, nehmen sie doch einen erheblichen Flächenanteil ein und üben durch die Beschattung einen zusätzlichen Effekt auf die Torfmoosdichte aus (OVERBECK & HAPPACH 1957).

	Biomasse der Köpfchenschicht (0-1 cm) mg/dm³	Anzahl der Köpfe Ind/dm³	Biomasse des Einzelköpfchens mg/Kopf
S.magellanicum:			
Schlenke			
Mittelwert	1835	142	12.2
Variations-koeffizient (%)	11.9%	14.9%	15.5%
Rasen			
Mittelwert	1923	139	14.6
Variations-koeffizient (%)	7.8%	24.8%	27.3%
Bult			
Mittelwert	1348	106	13.3
Variations-koeffizient (%)	21.9%	23.6%	32.7%
S.fallax:			
Schlenke			
Mittelwert	1810	154	11.9
Variations-koeffizient (%)	14.4%	14.9%	14.7%
Rasen			
Mittelwert	1743	188	9.6
Variations-koeffizient (%)	17.8%	29.7%	9.6%
Bult			
Mittelwert	1237	153	8.5
Variations-koeffizient (%)	11.0%	23.0%	29.7%

Tabelle 7: Untersuchungen zur Ermittlung der Streuung folgender Parameter: Dichte der Phytomasse der Torfmooschicht 0-1 cm (mg/dm^2), Anzahl der Torfmooskörpfchen (Individuen/dm^2) und Masse der Einzelkörpfchen (mg/Körpfchen). Mittelwerte aus jeweils 4 Parallelproben und Variationskoeffizient in Prozent.

Sphagnum magellanicum

	Periode	Schlenke Zuwachs	Schlenke Jahres-zuwachs	Rasen Zuwachs	Rasen Jahres-zuwachs	Bult Zuwachs	Bult Jahres-zuwachs
"Reinregen"	I. '87	322		336		m.v.	
	II. '87	291	613	304	640	213	-
	I. '88	275		258		158	
	II. '88	181	456	131	389	92	250
Kontrolle	I. '87	322		336		m.v.	
	II. '87	352	674	368	704	258	-
	I. '88	398		370		136	
	II. '88	181	579	131	501	92	228
"Ammonium-regen"	I. '87	322		336		236	
	II. '87	m.v.*	-	368	704	258	494
	I. '88	398		370		136	
	II. '88	111	509	131	501	92	228
"Nitratregen"	I. '87	322		218		153	
	II. '87	352	674	368	586	213	366
	I. '88	398		242		79	
	II. '88	181	579	131	373	92	171

Sphagnum fallax

	Periode	Schlenke Zuwachs	Schlenke Jahres-zuwachs	Rasen Zuwachs	Rasen Jahres-zuwachs	Bult Zuwachs	Bult Jahres-zuwachs
"Reinregen"	I. '87	m.v.		204		145	
	II. '87	362	-	348	552	246	391
	I. '88	313		215		82	
	II. '88	274	587	195	410	139	221
Kontrolle	I. '87	389		m.v.		218	
	II. '87	429	818	413	-	291	509
	I. '88	313		215		82	
	II. '88	274	587	195	410	139	221
"Ammonium-regen"	I. '87	389		306		218	
	II. '87	322	711	439	745	137	355
	I. '88	536		372		m.v.	
	II. '88	346	882	264	636	139	-
"Nitratregen"	I. '87	389		306		218	
	II. '87	643	1032	426	732	300	518
	I. '88	387		143		51	
	II. '88	432	819	334	477	119	170

Tabelle 8. Flächenbezogenen Produktionsdaten von S. magellanicum und S. fallax (g/m^2). Die Jahresproduktion faßt die Ergebnisse der beiden Meßperioden eines Jahres zusammen, ohne Berücksichtigung des Winterhalbjahres.

Dauer der Meßperioden:

I. '87: 20.4. - 31.7.1987, II.: '87 1.8. - 14.11.1987

I. '88: 15.4. - 31.7.1988, II.: '88 1.8. - 15.11.1988

* : m.v. = fehlender Meßwert

Die Produktion schwankt sehr stark von Jahr zu Jahr und in Abhängigkeit vom Mikrostandort. Interessant ist ein Vergleich der Produktion der beiden Arten in der Kontrolle. Während im feuchten Jahr 1987 S. fallax auf allen Niveaus höhere Zuwächse erreichte als S. magellanicum, hat sich dieses Verhältnis im trockeneren Jahr 1988 fast vollständig umgekehrt. In diesem Jahr erreicht S. fallax die Produktion von S. magellanicum nur in der Schlenke.

Beim überregionalen Vergleich der Torfmoosproduktion (Tabelle 9 und 10) ist eine Zunahme des Wachstums mit abnehmendem Breitengrad (bis zu 39°N) (vgl. WIEDER & LANG 1983) und eine Abnahme von ozeanischen zu kontinentalen Klimaten zu verzeichnen (vgl. DAMMAN 1978) .
Die Daten weisen eine starke Streuung auf, die nur teilweise auf die unterschiedliche geographische Lage der Untersuchungsgebiete zurückzuführen ist. Schwerer wiegen vermutlich die methodischen Unterschiede; insbesondere das Verfahren der Umrechnung der Einzelpflanzenzuwächse in flächenbezogene Daten. Angaben zur verwendeten Methode wurden deshalb beigefügt.

Die in der vorliegenden Arbeit berechneten Jahreszuwächse liegen in der gleichen Größenordnung wie die von OVERBECK & HAPPACH (1957) ermittelte Produktion beider Torfmoose. Die Untersuchungsergebnisse von OVERBECK & HAPPACH (1957) stammen aus dem Kaltenhofer Moor, einem morphologisch sehr ähnlichem Moor mit vergleichbarer Vegetationszusammensetzung, das in der Nähe des Felmer Moors liegt.

Eine hohe Übereinstimmung besteht zwischen den Daten von S. fallax aus dem Jahr 1987 und den Ergebnissen von CLYMO (1970) sowohl in der absoluten Höhe der Produktion als auch hinsichtlich der Veränderungen der Produktion im Bult-Schlenken-Gradienten .

Die jahreszeitliche und mikrotopographische Varianz in der Produktion der Torfmoose ist in erster Linie durch den Wasserhaushalt dieser poikilohydren Arten bedingt. Sie ist übereinstimmend in allen Untersuchungen sehr hoch.
WALLÉN et al. (1988) konnten für S. magellanicum eine entsprechende Abhängigkeit der Produktion vom Niveau im Mikrorelief nachweisen. Auch bei ihnen liegt das Optimum des Zuwachses auf einer Höhe von 5 cm über dem maximalen Wasserspiegel, was in etwa dem Schlenkenniveau in dieser Arbeit gleichkommt. Bei geringeren Wasserständen nimmt die Produktion wieder ab. Dies ist darauf zurückzuführen, daß der für die Photosynthese optimale Wassergehalt beider Arten deutlich unter der Sättigung erreicht wird, bei ca. 10 g/g TS (WALLÉN et al. 1988, TITUS et al. 1983). Wahrscheinlich wird bei höheren Wassergehalten den CO_2-Fluß behindert (TITUS et al. 1983). Im unteren Schlenkenbereich mit Wasserständen unter 5 cm sind daher für S. magellanicum wieder abnehmende Produktionszahlen nachgewiesen (WALLÉN et al. 1988). Dieses tiefere Schlenkenniveau wurde in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht.

Wie die Tabelle 9 zeigt, resultieren die geringen absoluten Produktionszahlen bei WALLÉN et al. (1988) z. T. aus den niedrigen Individuendichten.
Auf den höheren Niveaus fällt bei trockener Witterung die Produktion von S. fallax schneller ab als jene von S. magellanicum. Dies läßt sich nicht durch Unterschiede in der Trockenresistenz der CO_2-Fixierung erklären. Die Photosyntheserate von S. fallax fällt erst bei Wassergehalten kleiner als 5 - 7 g/g TS drastisch ab (TITUS et al. 1983) und weist damit bei niedrigen Wassergehalten sogar relativ höhere CO_2-Fixierungsraten auf als die daraufhin untersuchte Bultart S. nemoreum. Die Bultarten sind vermutlich generell nicht durch eine bessere Trockenadaptation der Photosynthese, sondern durch höhere Wasserhaltekapazitäten und Wasserleitfähigkeiten an ihre Standorte angepaßt (TITUS & WAGNER 1984).
Die Wasserhaltekapazität von S. fallax beträgt nach OVERBECK & HAPPACH (1957) 14,4 g/gTS, die von S. magellanicum 20,9 g/gTS. Die meist geringere Rasendichte bei der erstgenannten Art bewirkt darüber hinaus eine höhere Verdunstung pro Fläche.
Das Wasserhebevermögen von S. fallax ist zudem erheblich niedriger als jenes von S. magellanicum (OVERBECK & HAPPACH 1957).

Demgegenüber hat S. fallax vermutlich eine höhere Austrocknungsresistenz als S. magellanicum. Im Vergleich zur Bultart S. nemoreum weist es bereits ein oder zwei Tage nach der Wiedervernässung normale Photosyntheseraten auf (CLYMO 1973, WAGNER & TITUS 1984).
Die Bulten sind aufgrund ihrer Wasserhaltekapazität demnach die hygrisch ausgeglicheneren Standorte, die während sommerlicher Trockenphasen zwar eine geringere aber kontinuierlichere Produktion aufweisen, während die Schlenken häufige Austrocknungs-Wiedervernässungs-Zyklen durchmachen, in denen das Wachstum unterbrochen wird (OVERBECK & HAPPACH 1957, RYDIN 1985).
In Trockenperioden sind daher auf den Bulten wiederholt höhere Produktionen der Torfmoose gemessen worden als im Rasen (MOORE 1989).

Niveau	Längenzuwachs (mm)	Produktion (g/m^2)	Dichte ($Ind./dm^2$)	Untersuchungsort	Methode	Autor
Bult		-	112 - 118	Felmer Moor	capitulum correction	diese Arbeit
Rasen	-	704	160 - 168	1987		
Schlenke		674	153 - 161			
Bult	21	228	102 - 113	Felmer Moor	capitulum correction	diese Arbeit
Rasen	43	501	145 - 160	1988		
Schlenke	46	579	134 - 153			
-	35	252 - 347	142	Kaltenhofer Moor N-Deutschland	Längenwachstum x Dichte x Gewicht d. Einzelpflanze	Overbeck & Happach 1957
-	35 - 51	794 - 374	-	Rhön M-Deutschland	Längenwachstum x Dichte x Gewicht d. Einzelpflanze	Overbeck & Happach 1957
-	10 - 18	12 - 61	25 - 61	N-England	Längenwachstum x Dichte	Chapman 1965
-	8	105	-	S-Schweden	Längenwachstum x Dichte x Gew. d. Einzelpflanze	Damman 1978
(Rasen)	14 - 22	50 - 70	110 - 40	S-Schweden	Längenwachstum x volumetr. Dichte	Wallén et al. 1988
Schlenke	8 - 20	210 - 230	-	S-Finnland	Längenwachstum x volumetr. Dichte	Lindholm & Vasander 1990
Rasen	10	70*	-	S-Norwegen	Längenwachstum x volumetrischer Dichte	Pedersen 1975
-	63	500	-	ASSR, UdSSR	-	Ilomets 1976 zit. n. Lindholm & Vasander 1990
-	12 - 29	150 - 410	-	Estland, UdSSR	-	Ilomets 1981, 1982
Bult	-	540	108 - 143	W-Virginia, USA	capitulum correction	Wieder & Lang 1983

Tabelle 9: Jährliches Längenwachstum (mm/Jahr), Produktion (g/m^2)und Individuendichte (Ind/dm2) von Sphagnum magellanicum im Literaturvergleich. Angegeben ist ferner die Methode der flächenhaften Produktionsbestimmung.

Niveau	Längenwachstum (mm/Jahr)	Produktion (g/m^2a)	Dichte ($Ind./dm^2$)	Untersuchungsort	Methode	Autor
Bult		509	91 - 121	Felmer Moor	capitulum correction	diese Arbeit
Rasen	-	-	129 - 170			
Schlenke		818	134 - 177			
Bult	52	221	99 - 102	Felmer Moor	capitulum correction	diese Arbeit
Rasen	41	410	139 - 143			
Schlenke	55	587	144 - 149			
-	116	488 - 673*	173	Kaltenhofer Moor N-Deutschland	Längenwachstum x Dichte x Gewicht d. Einzelpflanzen	Overbeck & Happach 1957
-	120 - 160	958 - 1656*	-	Rhön M-Deutschland	Gewicht d. Einzelpflanze	Overbeck & Happach 1957
Bult		230 - 360	150	England	capitulum correction	Clymo 1970
Rasen	-	480				
Schlenke		590 - 600				
Bult		110 - 320		England	Längenwachstum x volumetr. Dichte	Clymo 1970
Rasen	-	260 - 330	-			
Schlenke		410 - 440				
Bult	28	113		NW-England	capitulum correction	Clymo & Reddaway 1971
Rasen	34	315	150			
Schlenke	123	359				
Rasen	-	610	96 - 170	W-Virginia, USA	capitulum correction	Wieder & Lang 1983
-	147	501	-	S-Norwegen	Längenwachs. x volumetr. Dichte	Petersen 1975
-	163 - 321	977 - 985	171 - 162	Niederlande Niedermoor	Ges.-Gewicht - durchschn. Startgewicht	Brock & Bregman 1989

Tabelle 10: Jährliches Längenwachstum (mm/Jahr), Produktion (g/m^2)und Individuendichte (Ind/dm2) von Sphagnum fallax im Literaturvergleich. Angegeben ist ferner die Methode der flächenhaften Produktionsbestimmung.

Auswertung der Dauerbeobachtungsflächen

Die Ergebnisse der Dauerflächenbeobachtung sind in Tabelle 11 dargestellt.
S. magellanicum hat in der "Reinregen"-Variante zugenommen. Die Flächenanteile der beiden Torfmoose haben sich in den übrigen Varianten nur wenig verändert
Der Unterschied der "Reinregen"-Variante zu den restlichen ist signifikant (Varianzanalyse, Signifikanzniveau: 0,05). Dieses Ergebnis ergänzt somit die Resultate der Zuwachsmessungen: S. fallax wäre unter natürlichen N-Einträgen gegenüber S. magellanicum in seiner Konkurrenzkraft geschwächt.

	Anteil 1987 %	Anteil 1988 %	Differenz		Anteil 1987 %	Anteil 1988 %	Differenz
"Reinregen"				"Nitratregen"			
	34,5	54,0	19,5		69,7	72,9	3,2
	35,2	45,9	10,7		27,5	27,5	0,0
	25,3	26,3	1,0		24,6	32,7	8,1
	35,3	45,3	10,0		64,0	65,5	1,5
	32,6	54,7	22,1		32,2	24,0	-8,2
	66,7	62,7	-4,0		79,6	73,3	-6,3
	29,6	39,7	10,1		42,0	30,5	-11,5
	50,0	69,5	19,5		53,6	46,4	7,2
	60,1	65,6	5,5		68,4	57,2	-11,2
	41,3	64,7	23,4		39,4	51,9	12,5
			$\bar{x}$ = 11,8				$\bar{x}$ = -0,5
Kontrolle				"Ammonium-regen"			
	36,4	34,9	-1,5		48,8	42,6	-6,2
	74,4	74,4	0,0		28,0	36,9	8,9
	64,2	51,6	-12,6		64,4	74,4	10,0
	51,8	42,9	-8,9		55,1	55,6	0,5
	44,2	21,0	-23,2		47,5	54,3	6,8
	24,6	38,3	13,7		40,5	51,6	11,1
	53,6	46,0	-7,6		52,3	59,0	6,7
	45,5	52,3	6,8		39,0	31,5	7,5
			$\bar{x}$ = -4,2				$\bar{x}$ = 5,7

Tabelle 11: Prozentualer Anteil von S. magellanicum in den Dauerbeobachtungsflächen nach Auswertung der Fotografien vom Beginn und vom Ende des Beregnungsexperimentes.

Die Markierungsstäbe in den Dauerbeobachtungsflächen dienten außerdem der Bestimmung des Höhenzuwachs des gesamten Torfmoosrasens. Die Ergebnisse sind in der Abbildung 11 dargestellt. Es fällt auf, daß der Zuwachs in der Nitratvariante im Vergleich zu den übrigen gering ist. Ferner war zu beobachten, daß das Bult-Schlenkenrelief in dieser Fläche nivelliert worden war. Dies mag an den reduzierten Zuwächsen von S. magellanicum in dieser Versuchsvariante liegen. Dem optischen Eindruck nach schien der Effekt aber über die Wachstumseinbuße hinauszugehen. Möglicherweise haben die Nitrateinträge die Mineralisierung in dieser Fläche gefördert. Eine nähere Diskussion dieses Phänomens erfolgt in der abschließenden Diskussion.

Auf der anderen Seite konnten in der "Reinregen"-Variante kleinflächig sich aufwölbende S. magellanicum Moosverbände beobachtet werden, die wie initiale Bultbildungen wirkten.

Kapitel III.4

Oberirdische Phytomasse der Phanerogamen

Die Streuung der oberirischen Phytomasse der Phanerogamen ist selbst bei Beschränkung der Probenahme auf das Rasenniveau sehr hoch. Ein Teil der Arten, Erica tetralix, Calluna vulgaris und Andromeda polifolia, war einer systematischen Phytomassebestimmung innerhalb der Versuchsflächen von vornherein nicht zugänglich. Sie waren zu unregelmäßig und mit zu geringen Deckungen in den Flächen vertreten.

	oberird. Phytomasse 1987			oberird. Phytomasse 1988		
	gTS/m²	s	n	gTS/m²	s	n
"Reinregen"	51.0	13.6	7	38.6	6.1	6
"Nitratregen"	39.2	18.2	7	52.7	13.6	6
Kontrolle mit Überd.	48.8	16.7	7	46.9	16.7	6
"Ammoniumregen"	32.6	10.6	5	56.0	10.6	5
Kontrolle ohne Überd.	52.7	16.7	8	48.4	15.1	6

Tabelle 12: Oberirdische Phytomasse von Eriophorum angustifolium (g TS/m^2) in den Beregnungsflächen und in der nicht überdachten Fläche; Mittelwerte, Standardabweichungen (s) und Anzahl der Parallelen (n); Probenahmetermine: jeweils Mitte September

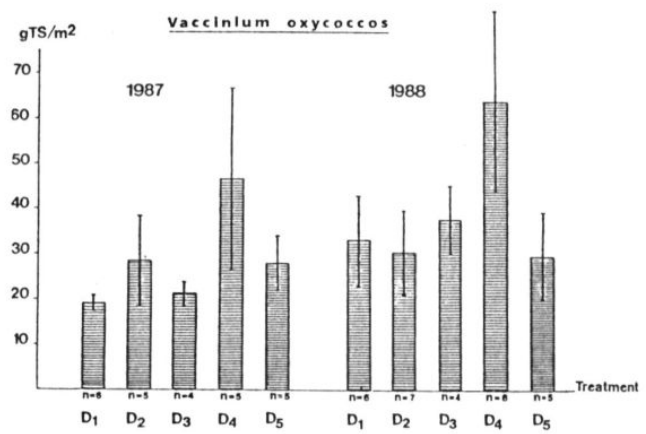


Abbildung 11: Oberirdische Phytomasse von Vaccinium oxycoccos (g TS/m^2) in den Beregnungsflächen und in der nicht überdachten Fläche; Mittelwerte, Standardabweichungen und Anzahl der Parallelen (n); Probenahmetermine: jeweils Mitte September.

Nur bei Eriophorum angustifolium und Vaccinium oxycoccos schien eine Erfassung der räumlichen Variabilität durch eine zufallsverteilte Probenahme in den Untersuchungsflächen möglich zu sein. Tabelle 12 zeigt die Ergebnisse der oberirdischen Phytomassenbestimmung bei diesen beiden Arten.
Bei Eriophorum angustifolium ist über beide Jahre kein systematischer Unterschied zwischen den Beregnungsvarianten feststellbar. Die kleinflächige Streuung der Phytomasse ist auch bei dieser Art außerordentlich hoch. Dies wird nicht nur durch die Standardabweichungen zwischen den Parallelen, sondern auch beim Vergleich der Ergebnisse von 1987 und 1988 in den einzelnen Flächen deutlich.

Für Vaccinium oxycoccos kann in beiden Jahren eine signifikante Förderung durch den "Ammoniumregen" festgestellt werden (95 %-Signifikanzniveau).
Auch diese Werte sind angesichts der hohen räumlichen Varianz unter Vorbehalt zu interpretieren. Die Vitalität der Pflanzen war aber in der Ammoniumvariante augenscheinlich erhöht, und es konnte hier im Vergleich zu den übrigen Versuchsflächen ein verstärkter Blüh- und Fruchtansatz beobachtet werden.

Über die N-Limitierung der Phanerogamen im Hochmoor existiert eine umfangreiche Literatur. Es erscheint lohnend, die oben geschilderten Ergebnisse im Zusammenhang mit der vorliegenden Literatur zu diskutieren.

Eriophorum angustifolium und Vaccinium oxycoccos sind Vertreter von Pflanzengruppen der Hochmoorvegetation, die am gleichen Wuchsort wachsen, aber infolge ihrer verschiedenen Strategien zur N-Aquisition über sehr unterschiedliche Stickstoffvorräte verfügen (YERLY 1970).
Die atmosphärischen N-Einträge stehen Vaccinium oxycoccos unter natürlichen Depositionsverhältnissen nicht zur Verfügung, da die Torfmoose diese nahezu quantitativ nutzen (LEE & WOODIN 1988). Von den Ammoniumvorräten in tieferen Schichten ist die Art aber ebenso ausgeschlossen. Der Wurzelraum von Vaccinium oxycoccos bleibt, wie bei Hochmoor-Ericaeen allgemein, auf das Akrotelm beschränkt. Die Wurzeln sind nicht in der Lage, in anaerobe Schichten vorzudringen (METSÄVAINO 1931). Die Wurzeln verfügen aber über eine endotrophe, O_2-bedürftige Mycorrhiza (BURGEFF 1961), mit deren Hilfe sie organische N-Verbindungen nutzen können (STRIBLEY & READ 1976).

Im Hochmoor zeigen die Ericaceen Nährstoffmangelsymptome (Peinomorphosen), die experimentell durch N-Mangel hervorgerufen und durch Düngung mit Ammonium zurückgedrängt werden können (MARTHALER 1939, MÜLLER-STOLL 1947, SIMONIS 1948, SIMONIS & HIRSCH 1962).
Hochmoortypische Ericaceen wie Vaccinium oxycoccos und Andromeda polifolia sind nicht in der Lage, Nitrat (MARTHALER 1939, MÜLLER-STOLL 1947) zu nutzen. In höheren Konzentrationen wirkt Nitrat sogar schädigend - meist werden die Pflanzen chlorotisch.
In den Blättern von V. oxycoccos, Erica tetralix und Andromeda polifolia konnte im Freiland keine Nitratreduktase-Aktivität gemessen oder induziert werden (HAVILL et

al. 1974). Bei Calluna vulgaris ist eine NR- Aktivität zwar induzierbar, in Pflanzen, die im Hochmoor wachsen, aber nicht nachweisbar (LEE & STEWART 1978).
Die von FIRBAS (1931) gemachte Beobachtung, daß Ericaccen in den wachsenden nässeren Hochmoordecken häufig "xeromorpher" gebaut sind als die der verheideten Bulte, wurde von SIMONIS (1948) einer experimentellen Überprüfung unterzogen. Die Autorin konnte dieses Phänomen ebenfalls auf die unterschiedliche Stickstoffernährung zurückgeführen: N-Mangelpflanzen von Andromeda polifolia zeigten auch in der Feuchtkultur xeromorphere Eigenschaften als die trocken gezogenen Pflanzen. Die feuchteren Standorte haben demnach die schlechtere N-Versorgung. Die höheren Xeromorphiegrade bei den Schlenkenpflanzen gehen mit niedrigeren N-Gehalten in den Blättern einher (SIMONIS & HIRSCH 1962).
Schließlich macht SMALL (1972a) auf die Bedeutung der Langlebigkeit der Blätter immergrüner Hochmoorpflanzen für ihre N-Ökonomie aufmerksam. Sie sind in der Lage, mit einer begrenzten Menge Stickstoff ein Vielfaches der Photosyntheseleistung laubabwerfender Hochmoorpflanzen zu erbringen. Vor dem Laubfall ziehen sie einen hohen Anteil des Stickstoff aus den alten Blättern in die jüngeren Pflanzenteile zurück. Dieser Anteil beträgt z.B bei Vaccinium glaucophyllum 63 %, bei Ledum groenlandicum sogar 72 % (SMALL 1972a).

Demgegenüber gehört Eriophorum angustifolium zu einer Gruppe von Hochmoor-Phanerogamen, die über ein tiefgehendes Wurzelsystem verfügen. Diese Pflanzengruppe ist aufgrund ihres Aerenchyms in der Lage, in die anoxischen, tiefen Torfschichten vorzudringen (siehe u.a. YERLY 1970, CRAWFORD 1983). Da mit zunehmender Tiefe die Ammoniumgehalte des Moorwassers ansteigen, steht diesen Pflanzen Stickstoff wahrscheinlich in ausreichender Menge zur Verfügung. Eine N-Limitierung dieser Pflanzen erscheint unwahrscheinlich.
Zu dieser Gruppe zählen neben den Eriophorum-Arten auch Scheuchzeria palustris, Carex limosa und im euatlantischen Bereich Menyanthes trifolia (ARMSTRONG 1964, BOATMAN & ARMSTRONG 1968, YERLY 1970).
YERLY (1970) konnte lebende Rhizome von Scheuchzeria palustris und Eriophorum angustifolium in 1,50 m Tiefe finden. Nach CLYMO (1965) durchdringen Wurzeln des Vielblütigen Wollgrases noch in 75 cm Tiefe dort deponierte Litterbags.
Entsprechend dem N-Angebot in den durchwurzelten anaeroben Schichten läßt sich in beiden Eriophorum-Arten am Standort nur eine geringe Nitratreduktase-Aktivität nachweisen, die sich auch nach Nitratgaben nur wenig erhöht (HAVILL et al. 1974).

Allerdings steht der direkte Nachweis noch aus, daß diese Pflanzenarten das in den tieferen Schichten vorhandene Ammonium auch nutzen können. Die Nährstoffaufnahme könnte dort durch verschiedene Faktoren beeinträchtigt sein. Nach SCHWINTZER and TOMBERLIN (1982) kann die geringe Wasserbewegung im Wurzelraum der Moore zu Nährstoffverarmungen in der Rhizosphäre und zur Akkumulation von phytotoxischen Nebenprodukten der anaeroben Stoffwechselvorgänge führen. Desweiteren könnten die dort herrschenden tiefen Temperaturen die Nährstoffaufnahme hemmen (GREB 1957, MILLER 1963).

Während die genannten Möglichkeiten der Beeinträchtigungen der Nährstoffaufnahme für diese Gruppe der Hochmoorpflanzen bisher nur spekulativer Natur sind, liegen konkrete Hinweise für eine Hemmung der Phosphataufnahme vor: Den phytotoxischen, reduzierenden Bedingungen im Wurzelraum begegnen die Pflanzen mit einer Sauerstoffabgabe über die Rhizodermis (ARMSTRONG 1964, CRAWFORD 1983). Durch die Oxidation der in den reduzierten Bodenschichten vorhandenen Eisen-, Mangan- und Sulfidionen wird die Rhizosphäre entgiftet. Die Entgiftung der Rhizospäre durch die O_2-Abgabe kann aber die Phosphataufnahme behindern. Es konnte beobachtet werden, daß sich besonders um junge Rhizome von Eriophorum angustifolium Überzüge aus Eisenoxidhydrat bilden (ARMSTRONG 1964, ARMSTRONG & BOATMAN 1967). In diesen Überzügen können Phosphate als Eisenphosphate gefällt werden und sind damit nicht mehr pflanzenverfügbar (ARMSTRONG & BOATMAN 1967).
Ob die geringen Mengen an Eisen in Hochmoortorfen jedoch ausreichen, um die P-Versorgung zu behindern, ist bisher nicht nachgewiesen. Zwei Sachverhalte lassen die Annahme plausibel erscheinen: Erstens ist das gesamte vorhandene Eisen des Bodenwassers bei den außerhalb der Rhizosphäre herrschenden pH-Werten und Redoxpotentialen in Lösung (SIKORA & KEENEY 1983), so daß die Konzentrationen im Bodenwasser relativ hoch sein können (ROBINSON 1930 zit. in SIKORA & KEENEY 1983). Zweitens sind die zur Verfügung stehenden P-Mengen und Konzentrationen sehr gering (z.B. DAMMAN 1986).

Tatsächlich konnte für einige Arten aus der Gruppe der tiefwurzelnden Hochmoorarten ein P-Limitierung nachgewiesen werden. Nach GOODMAN (1968) ist Phosphor für Eriophorum angustifolium der limitierende Faktor in einer, vom Verfasser als Hochmoor bezeichneten, Eriophorum angustifolium - Molinia coerulea Gesellschaft. Eine Phosphatlimitierung kann in diesem Fall nur bei Anwesenheit von Molinia nachgewiesen werde. Fehlt die Art, limitiert wahrscheinlich nicht der Phosphor- sondern der Kalziumgehalt das Wachstum des Wollgrases, da Molinia einen höheren P-Bedarf im Verhältnis zu Kalzium hat als Eriophorum angustifolium (GOODMAN 1968).
TAMM (1954) konnte bei Düngungsexperimenten in schwedischen Hochmoorgesellschaften einen positiven Düngungseffekt von Phosphat auf
Eriophorum vaginatum feststellen.
GOODMAN & PERKINS (1968b) bestimmten in britischen Deckenmooren Kalium als den limitierenden Faktor für das Wachstum von Eriophorum vaginatum. Bei höherer Dosierung der Düngergaben bewirkte auch Phosphat einen positiven Wachstumseffekt (ohne Wechselwirkung mit K^+). Stickstoffgaben wurden erst bei dem Hundertfachen der Menge wirksam, die beim Kalium einen Düngungseffekt bewirkte.
GORE (1961a,b) konnte allerdings bei Eriophorum vaginatum auf montanen Deckenmooren weder mit Phosphat- noch mit Kalzium-Düngung einen Wachstums-ú effekt erzielen.

Die Angaben in der Literatur bestätigen somit die in der vorliegenden Arbeit gewonnen Ergebnisse. Das Wachstum von Vaccinium oxycoccos im Hochmoor ist N-

limitiert. Die Eriophorum-Arten verfügen vermutlich über ein ausreichendes N-Angebot, so daß sie zumindest unmittelbar nicht von den erhöhten N-Einträgen profitieren.

Kapitel III.5

Chlorophyllgehalte der Torfmoose

Die Analyse des Chlorophyllgehaltes erfolgte unter zwei Aspekten: Einerseits sollte untersucht werden, ob das veränderte Strahlungsklima Auswirkungen auf den Chlorophyllgehalt hat. Anderseits sollte die Beziehung zwischen N-Versorgung und Chlorophyllgehalt beleuchtet werden.
Tabelle 13 zeigt die Gesamtchlorophyllgehalte in den Torfmoosköpfchen (Rasenniveau), die jeweils am Ende der Vegetationsperiode (15. November) bestimmt wurden.

	S. magellanicum			S. fallax		
	Chlorophyllgehalt (a+b) (mg/gTS)			Chlorophyllgehalt (a+b) (mg/gTS)		
	Mittelwert	s	n	Mittelwert	s	n
1987						
"Reinregen"	1.07	0.23	6	0.95	0.17	6
"Nitratregen"	1.23	0.25	5	1.04	0.15	5
Kontrolle nicht überd.	1.44	0.14	4	1.21	0.40	6
"Ammoniumregen"	1.58	0.28	4	1.01	0.13	2
Kontrolle überdacht	1.32	0.38	5	1.58	0.32	5
1988						
"Reinregen"	1.17	0.15	3	0.96	0.11	3
"Nitratregen"	2.03	0.08	3	1.43	0.24	3
Kontrolle nicht überd.	1.62	0.14	3	1.20	0.29	3
"Ammoniumregen"	1.34	0.24	3	1.21	0.06	3
Kontrolle überdacht	1.33	0.16	3	1.10	0.19	3

Tabelle 13: Chlorophyllgehalte der Torfmoosköpfchen (mg/g TS) von S. magellanicum und S. fallax aus überdachten und nicht überdachten Flächen am Ende der Vegetationsperioden 1987 und 1988, Mittelwerte, Standardabweichungen (s) und Anzahl der Parallelen (n). Die Proben wurden den zufallsverteilten Stichprobenflächen entnommen, die auch zur Ermittlung der oberirdischen Phytomasse der Phanerogamen dienten.

Auswirkungen der Folienabdeckung auf den Chlorophyllgehalt

Für die Beurteilung der physiologischen Wirkungen der verminderten Strahlungsintensität und der erhöhten Temperaturen unter der Folie wurde der Chlorophyllgehalt in den Torfmooskörpfchen aus den überdachten Kontrollparzellen mit jenen aus Freilandproben verglichen.
Es sind keine signifikanten oder systematischen Unterschiede zwischen den überdachten und nicht überdachten Flächen feststellbar. Dies kann als Hinweis gewertet werden, daß die Veränderung der Temperatur und des Strahlungsklimas unter den Dächern die Pflanzen nicht zu deutlichen Anpassungen im Photosyntheseapparat gezwungen habt.
Allerdings lassen die relativ hohen Streuungen der Daten keine gesicherten Aussagen zu. Außerdem ist zu bedenken, daß die Temperaturerhöhung und die Verminderung der Einstrahlung durch die Folie gegenteilige Effekte auf den Chlorophyllgehalt haben können. In Laborexperimenten mit Sphagnum magellanicum in aseptischen Kulturen bewirkt eine Temperaturerhöhung von 15°C auf 25°C eine Erniedrigung der Chlorophyllgehalte. Eine Erniedrigung der Lichtintensität erhöht hingegen den Chlorophyllgehalt (KOSKIMIES-SOININEN & NYBERG 1987).

Auswirkungen der Beregnungsvarianten auf den Chlorophyllgehalt

Die Chlorophyllgehalte lassen bereits im Jahr 1987 Unterschiede zwischen den Beregnungsvarianten erkennen, die sich im darauffolgenden Jahr zum Teil deutlicher ausprägen. So weisen die Chlorophyllgehalte bei beiden Torfmoosarten in der "Reinregen"-Variante bereits 1987 die vergleichsweise niedrigsten Werte auf. Ende 1988 hatte sich dieser Trend bei S. magellanicum zu einer Erniedrigung um 28 % gegenüber der Kontrolle manifestiert. Die Reduktion der Chlorophyllgehalte ging mit einer ausgeprägten Rotverfärbung der Köpfchen von Sphagnum magellanicum bereits zum Ende der Vegetationsperiode 1987 einher.
Die Beregnung mit "Nitratregen" hingegen führte 1988 zu einer Erhöhung des Chlorophyllgehaltes in den Köpfchen von Sphagnum magellanicum und Sphagnum fallax.

Zum Vergleich der Daten kann der für Sphagnum magellanicum von RUDOLPH et al. (1977) ermittelte Jahresgang des Gesamtchlorophyllgehaltes dienen: Die Chlorophyllgehalte der Proben aus dem nahegelegenen Kaltenhofer Moor schwankten zwischen ca. 1,1 mg/g TS zu Beginn und zum Ende der Vegetationsperiode und ca. 2,5 mg/ g TS im Monat Mai.
Die von RUDOLPH et al. (1977) am Ende der Vegetationsperiode gemessenen Werte stimmen somit gut mit den im November erhobenen Daten aus der Kontrollparzelle (1,44 und 1,62 mg/g TS) überein.

Die in der Tabelle 13 ausgewiesene großen Streuung in den Chlorophyllgehalten (Standardabweichung von bis zu 33 %) beruht vermutlich auf kleinräumig ausgebildeten Standortsunterschieden, auf die der Chlorophyllgehalt stark reagiert (vgl. RUDOLPH 1964, RUDOLPH et al. 1977, SCHMIDT-STOHN 1977).
Mittelwerte und Streuungen dieser Größenordnung werden auch von FERGUSON et al. (1978) für Sphagnum recurvum s.l. (0,86 mg /g TS, SE: 0,14) und S. magellanicum (1,09 mg/g TS, SE: 0,35) beschrieben. AUSTIN & WIEDER (1987) bestimmen in S. fallax Gesamtchlorophyllgehalte zwischen 0,70 und 1,08 mg/g TS.
Die letztgenannten Autoren fanden bei S. fallax nach Nitratgaben im Vergleich zur Sulfat-, Ammonium- und pH-Variante den relativ höchsten Chlorophyllgehalt; die Unterschiede ließen sich aber nicht statistisch absichern. Als einziger statistisch gesicherter Effekt, den die genannten Applikationen überhaupt auf den Chlorophyllgehalt der drei von AUSTIN & WIEDER (1987) untersuchten Torfmoosarten ausübten, konnte bei Sphagnum henryense WARNST. eine Erhöhung durch Nitrat beobachtet werden. Die Autoren ziehen daher den Schluß, daß der Chlorophyllgehalt von Torfmoosen offenbar nur schwach auf Veränderungen im Ionengehalt des Regenwassers reagiert. Dies wird hinsichtlich des Sulfats von den Experimenten von FERGUSON et al. (1978) bestätigt. Die Applikation von 5 mM Sulfatlösung über 4,5 Monate führte bei sechs verschiedenen Torfmoosarten zu keiner signifikanten Beeinflussung der Chlorophyllgehalte.

Nitratgaben haben aber in zahlreichen in der Literatur beschrieben Experimenten zu eine Erhöhung des Chlorophyllgehaltes geführt.
So können RUDOLPH & VOIGT (1986) nach der Applikation einer nitratreichen Nährlösung (322 μM NO_3^- und 135 μM NH_4^+) eine Erhöhung des Gesamtchlorophyllgehaltes in S. magellanicum um ca. 34 % nachweisen.
Im Gegensatz dazu vermag die Applikation hoher Ammoniumdosen über fünf Monate hinweg den Chlorophyllgehalt nicht zu erhöhen. Die ammoniumreiche Nährlösung (82 μM NO_3^- und 600 μM NH_4^+) bewirkt im Gegenteil eine Reduktion des Chlorophyllgehaltes.

Die in der "Reinregen"-Variante beobachtete Rotverfärbung läßt sich als Stickstoffmangelsymptom deuten.
Die Rotverfärbung wird unter natürlichen Bedingungen induziert durch eine Absenkung der Temperatur in der Dunkelphase mit anschließenden hohen Lichtintensitäten in der Lichtphase. Diese Faktorenkombination bewirkt einen Kohlenhydrat-Überschuß, der die Sphagnorubinsynthese induziert (RUDOLPH 1964, RUDOLPH et al. 1981a, TUTSCHEK 1983).
Die Bildung der Wandfarbstoffe ist aber auch vom Nährstoffhaushalt der Pflanze abhängig, da einerseits ein Mineralstoffmangel die Bildung induzieren kann, andererseits Stickstoffgaben eine Hemmung der Synthese bewirken. Nach RUDOLPH (1964) wird durch erhöhte Stickstoffgehalte die Empfindlichkeit herabgesetzt, auf verschiedene Faktoren mit der Ausbildung von Wandfarbstoffen zu reagieren.

Die vorliegenden Ergebnisse aus den Freilanduntersuchungen im Felmer Moor bestätigen hinsichtlich der nitratinduzierten Veränderungen im Chlorophyllgehalt und in der Ausbildung der Rotverfärbung die Befunde der Arbeitsgruppe RUDOLPH (Botanisches Institut Universität Kiel). Sie zeigen darüber hinaus, daß die N-Versorgung durch Ammoniumionen aus dem aufsteigenden Moorwasser nicht in der Lage ist, den Bedarf der Torfmoose zu decken. Sie unterstreichen damit die Bedeutung des atmosphärischen Nährstoffeintrags für die Hochmoorvegetation.

Kapitel III.6

Gesamtstickstoffgehalte in den Torfmoosen und in den Phanerogamen

Zum Ende der Vegetationsperioden wurden die Stickstoffgehalte in den Torfmooskköpfchen und in der oberirdischen Phytomasse der Phanerogamen (standing living) bestimmt.
Tabelle 14 zeigt die Ergebnisse der Torfmoosanalysen. Zum Vergleich sind die N-Gehalte in Pflanzen aus angrenzenden, nicht überdachten Probeflächen ebenfalls untersucht worden.
Bei beiden Torfmoosarten ist der N-Gehalt in der "Reinregen"-Variante bereits 1987 signifikant niedriger als in den übrigen Varianten. Diese Tendenz setzt sich in den Ergebnissen von 1988 fort.

		"Reinregen"	"Nitratregen"	Kontrolle	"Ammonium-regen"	nicht überd. Kontrolle
Sphagnum magellanicum						
Nov. 1987	x	0,81	0,97	0,94	0,98	0,97
Köpfchen	sx	0,09	0,09	0,05	0,07	0,10
	n	5	4	4	4	4
Nov. 1988						
Köpfchen		0,76	1,26	1,04	1,13	1,01
März 1989						
grüne Stengel		0,52	0,98	0,75	1,05	0,64
Sphagnum fallax						
Nov. 1987	x	0,68	0,94	1,03	0,87	1,02
Köpfchen	sx	0,07	0,07	0,10	0,08	0,19
	n	5	5	4	4	4
Nov. 1988						
Köpfchen		0,81	1,08	0,92	1,55	1,04
März 1989						
grüne Stengel		0,44	0,72	0,78	0,72	0,75

Tabelle 14: Gesamtstickstoffgehalte in den Köpfchen und lebenden Stämmchenabschnitten von S. magellanicum und S. fallax in Prozent der Trockensubstanz (% TS)
1987: Mittelwert und Standardabweichung aus mindestens 4 Parallelen; 1988 wurden 4 Parallelproben vor der Analyse vereinigt; bezügl. 1989 siehe Text.

Leider konnten im Jahr 1988 aus finanziellen Gründen nur noch Mischproben untersucht werden. Damit entfällt die Möglichkeit einer statistischen Überprüfung der Ergebnisse. Während im Jahr 1987 die N-Gehalte in den Torfmooskopfchen der Kontrollparzellen und der Surplus-Varianten ungefähr gleich sind, ist bei den Daten von 1988 bei beiden Arten eine Erhöhung der N-Gehalte in der Ammonium- und Nitratvariante feststellbar.
Allerdings ist der in den S. fallax-Köpfchen in der Ammoniumvariante gemessene N-Gehalt von 1,55 % N fragwürdig. Eine derart hohe N-Konzentration in der Trockensubstanz wurde auch in weiteren, hier nicht veröffentlichten Messungen kein zweites Mal ermittelt. Die Zweifel an der Korrektheit dieses Wertes wird gestützt durch die niedrigen Gehalte in den lebenden Stämmchenabschnitten im darauffolgenden Frühjahr und durch die diesbezüglichen Angaben in der Literatur.

Die 1988 beobachtete stärkere Anreicherung von Stickstoff in den Torfmooskopfchen der Surplusvarianten findet sich in den grünen Stämmchenabschnitten nur bei S. magellanicum wieder. Die Untersuchung der N-Gehalte der Stämmchen war ursprünglich nicht vorgesehen. Im Frühjahr 1989 wurden jedoch nahezu alle auf dem Rasenniveau wachsenden Torfmoose in den Beregnungsflächen für anschließende Mineralisationsuntersuchungen (LÜTT 1992) geerntet. Bei dieser Gelegenheit wurden die N-Gehalte dieser Fraktion bestimmt. Die Daten sind daher aufgrund des großen Stichprobenumfangs besonders interessant (siehe Tabelle 14).
Der N-Gehalt der abgestorbenen Torfmosstämmchen wurde bei dieser Gelegenheit ebenfalls bestimmt. Er beträgt in beiden Torfmoosen übereinstimmend 0,46 % TS.
Dies deckt sich mit den Angaben von THÖNES & RUDOLPH (1983), die in abgestorbenen Stämmchenabschnitten von S. magellanicum einen N-Gehalt von ca. 0,5 % TS bestimmen.

Beim Vergleich der N-Gehalte der grünen Stengelabschnitte fällt das unterschiedliche Verhalten der beiden Arten besonders auf: S. magellanicum scheint Stickstoffverbindungen bei erhöhten Angebot zu speichern, während Sphagnum fallax die zugeführten N-Mengen wahrscheinlich eher in einen Phytomassezuwachs umsetzt.

Auf eine Speicherung von Stickstoff in den Wintermonaten deutet die Entwicklung der N-Gehalte im Jahresverlauf bei S. magellanicum hin. Die N-Gehalte in den Köpfchen nehmen von November bis Mai von ca. 0,7 auf beinahe 1,1 % TS zu (THÖNES & RUDOLPH 1983).
Die Tendenz von Sphagnum magellanicum zur N-Speicherung wird durch jüngste Ergebnisse von Nährstoffuntersuchungen aus südschwedischen Hochmooren bestätigt (MALMER 1990). Bei einem Vergleich der N-Gehalte in den obersten 4 cm der Torfmoospflanzen von 1957/58 mit entsprechenden Daten von 1979 ergibt sich, daß sich die Gehalte in diesem Zeitraum deutlich erhöht haben. 1957/58 wurden N-Gehalte in der Trockensubstanz von 0,756 % N gemessen, während 1979 ein Gehalt von 1,064 % N ermittelt wurde. MALMER konnte in diesem Zeitraum eine generelle

Zunahme der N-Gehalte in den Torfmoosen zwischen 12 und 22 % feststellen und führt dies auf die Anreicherung der atmosphärischen N-Einträge zurück. Im gleichen Zeitraum stiegen die jährlichen Stickstoffeinträge durch nasse Depositionen im südschwedischen Untersuchungsgebiet von 4,8 auf 7,4 kg N/ha.

Auch regional lassen sich Unterschiede in den N-Gehalten von Köpfchen und Stengelabschnitten feststellen. So weist S. magellanicum in zwei Regionen Südschwedens mit unterschiedlich hohen Stickstoffeinträgen unterschiedliche N-Gehalte auf (MALMER 1988). In der Region mit niedrigeren N-Einträgen (6,5 - 7,7 kg $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$) werden in den Torfmooskö̈pfchen (0 bis 1,5 cm) 1,05 % N gemessen, in der belasteteren Region (10,5 - 12 kg $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$) werden 1,26 % N festgestellt.
Im daran basal anschließenden Stengelabschnitt (1,5 bis 4 cm), der dem in dieser Arbeit gemessenen Abschnitt "grüner Stengel" annähernd entspricht, wurden N-Gehalte von 0,81 % N bzw. 1,20 % N in der Trockensubstanz gemessen. Die Streuung der N-Gehalte in den genannten Abschnitten liegt zwischen 12 und 21 % (Standardabweichung in Prozent des Mittelwertes).
Der Zusammenhang zwischen Depositionsraten und den Konzentrationen in den Torfmoosen wird von MALMER (1988) dahingehend interpretiert, daß der aktuelle N-Eintrag den Bedarf der Pflanzen übersteigt und S. magellanicum darauf mit einer Stickstoffanreicherung reagiert.
Diese Interpretation wird durch die vorliegenden Daten im Grundsatz gestützt. Allerding ist in der vorliegenden Arbeit die absolute Höhe der N-Gehalte trotz höherer atmosphärischer Einträge niedriger. Die Ursache für diese Diskrepanz ist unklar, möglicherweise sind diese Unterschiede methodisch bedingt. Die Proben von MALMER wurden mittels Mikro-Kjeldahl untersucht, während die Daten in der vorliegenden Arbeit auf gasanalytischen Bestimmungen beruhen.

In einem Vergleich der N-Gehalte nicht näher bezeichneter Torfmoose aus verschiedenen ombrotrophen Mooren Nordwest-Europas können VOIGT & JOHNSEN (1987) eine enge Korrelation zwischen den Gehalten im Köpfchen bzw. denen der ganzen Pflanzen mit den Depositionsraten nachweisen (Korrelationsfaktor 0,91 bzw. 0,86).

Weitere Angaben über die N-Gehalte von S. magellanicum in Mooren finden sich bei DAMMAN (1978): 0,98 % N in den obersten 5 cm, SMALL (1972b): 0,7 % N und bei MALMER & SJÖRS (1955) 0,5 - 0,62 % N . In den beiden zuletzt genannten Veröffentlichungen ist allerdings nicht ersichtlich, welcher Abschnitt untersucht wurde.
MELZER et al. (1989) können in Düngungsexperimenten mit S. magellanicum mit verschiedenen Nitratlösungen (100, 500, 1000, 2000 μM) feststellen, daß nach 20 Tagen die Gesamt-N-Gehalte in den Torfmoosen positiv mit den Konzentrationen der Beregnungslösungen korrelieren. Bei der Fortsetzung des Experimentes erfolgt jedoch kein weiterer Anstieg mehr. Die N-Gehalte bleiben bis zum Versuchsende nach 67 Tagen konstant. Offenbar ist eine Sättigung eingetreten.
Selbst mit der 2000 μM Nitratlösungen lassen sich die N-Gehalte von S. magellanicum nicht über 1,4 % N / g TS steigern.

Für Sphagnum fallax bzw. Sphagnum recurvum agg. liegen nur wenige Angaben in der Literatur vor.

Nach COULSON & BUTTERFIELD (1978) schwanken die N-Gehalte bei S. recurvum in den "grünen Pflanzen" zwischen 0,67 und 0,87 % N. Nach einem mehrjährigen Beregnungsexperiment, währenddessen in unregelmäßigen Abständen 1 bis 10 g N / m^2 appliziert wurden, hatten sich die Stickstoffgehalte um 13 bis 55 % erhöht.

Diese Angaben stützen die Zweifel an der Korrektheit des oben zitierten Wertes von 1.55 % N.

Lediglich in einem eutrophen Birkenbruch wurde von BROCK & BREGMAN (1989) in dem obersten Abschnitt (0-4 cm) von Sphagnum fallax ein vergleichsweise hoher Wert ermittelt, ein Jahresmaximalgehalt von 1,71 % N.

Gesamtstickstoffgehalte der Phanerogamen

Die N-Gehalte in der oberirdischen Phytomasse von Vaccinium oxycoccos und Eriophorum angustifolium sind in Tabelle 15 zusammengestellt. Zur Analyse wurde ein Teil des Pflanzenmaterials verwendet, das zur Ermittlung der Phytomasse in zufallsverteilten Probeflächen gewonnen wurden.

	Vaccinium oxycoccos		Eriophorum angustifolium	
	1987	1988	1987	1988
	% TS	% TS	% TS	% TS
"Reinregen"	1.23	1.1	1.35	1.3
	0.09	0.1	0.05	0.03
"Nitratregen"	1.29	1.16	1.42	1.35
	0.1	0.15	0.12	0.12
Kontrolle	1.3	1.11	1.61	1.43
	0.11	0.35	0.12	0.12
"Ammoniumregen"	1.34	1.21	1.58	1.5
	0.12	0.07	0.22	0.14
nicht überdachte Kontrolle	1.36	1.15	1.59	1.4
	0.13	0.05	0.23	0.1

Tabelle 15: Gesamtstickstoffgehalte der oberirdischen lebenden Phytomasse (standing living) der Phanerogamen Vaccinium oxycoccoc und Eriophorum angustifolium in Prozent der Trockensubstanz (% TS). Mittelwerte und Standardabweichung von 6 (1987) bzw 3 (1988) Parallelen.

Die Stickstoffgehalte von Vaccinum oxycoccos weisen kaum Unterschiede auf.
Dieser Befund stützt die in Kapitel III.4 formulierte These, daß das Wachstum dieser Art im Hochmoor N-limitiert ist.

Literaturangaben zu Stickstoffgehalten von Vaccinium oxycoccos finden sich bei EDER (1980). Er weist in Blättern von Vaccinium oxycoccos mittlere N-Gehalte von 1,2 % N nach. Die maximalen Stickstoff-Gehalte werden im Juli mit 1,5 % N erreicht und fallen zum September auf 1,1 % N ab. Nach MINSSEN (1913) enthalten die oberirdischen Teile von Vaccinium oxycoccos 0,91 % N. In den Blättern der nahe verwandten Art Vaccinium macrocarpon Ait. fand SMALL (1972b) in nordamerikanischen Hochmooren N-Gehalte von ca. 1,2 % N.
Die sehr einheitlichen Gehalte in den verschiedenen Beregnungsvarianten sowie in den zitierten Untersuchungen bestätigen die Annahme, daß Vaccinium oxycoccos an

diesen Standorten durch den verfügbaren Stickstoff limitiert ist (MARTHALER 1939, FIRBAS 1931, YERLY 1970) und daher alle verfügbaren N-Mengen zur Phytomasseproduktion nutzt (siehe Kapitel III.4).

Auch bei Eriophorum angustifolium lassen die N-Gehalte keine interpretierbaren Unterschiede erkennen.
Zwar sind nach den Ergebnissen der Varianzanalyse die N-Gehalte im Jahr 1987 in der "Reinregen"-Variante und in der Nitratvariante signifikant gegenüber den übrigen Varianten erniedrigt; dies Ergebnis läßt sich jedoch für 1988 nicht bestätigen. Wie bereits im Kapitel III.4 erwähnt, deckt die relativ kleinflächige Probenahme in den Beregnungflächen bei diesen relativ großwüchsigen Pflanzen wahrscheinlich nicht die gesamte räumliche Varianz ab.

Die Literaturdaten über den N-Gehalt dieser Art sind spärlich und hinsichtlich der genauen Herkunft der Proben wenig präzise. Nach ZAILER & WILK (1907) weist die Art N-Gehalte von 1,19 % und nach KIVINEN (1933) von 1,03 - 2,22 % auf. Da Eriophorum angustifolium nur im ozeanischen Bereich bis in die echten Hochmoorzonen vordringt und in den Untersuchungsgebieten der zitierten Autoren zu den Mineralbodenwasserzeigern gehört (ALETSEE 1967), sind diese Angaben nur geeignet, um die Größenordnungen ihres Stickstoffgehaltes in Mooren allgemein zu charakterisieren. Aus Schleswig-Holstein liegen keine diesbezüglichen Untersuchungen vor.
Bei Eriophorum angustifolium ist ein effizienter interner Stickstoffkreislauf nachgewiesen. In subarktischen Mooren konnten CHAPIN et al. (1975) nachweisen, daß 43 % des maximalen oberirdischen N-Vorrates bis Ende August in die umfangreichen unterirdischen Speicherorgane zurückverlagert wird.
Die interne N-Ökonomie und die Tatsache, daß die Art sehr tief wurzelt (BOATMAN & ARMSTRONG 1968, YERLY 1970, RAPP & STEENBERG 1977), lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, daß eine Stickstoffdüngung an der Oberfläche bereits nach zwei Jahren zu einer signifikanten Veränderung der N-Gehalte in den oberirdischen Organen führt.

Die Ergebnisse der bereits oben zitierten Studie von VOIGT & JOHNSEN (1987) bestätigen die in der vorliegenden Arbeit gemachte Beobachtung, daß die N-Gehalte der Phanerogamen im Gegensatz zu denen der Torfmoose nicht durch die erhöhten N-Einträge verändert werden.

Kapitel III.7

Atmosphärische Nitrat- und Ammoniumeinträge

Die Ergebnisse der Eintragsmessungen sind in Tabelle 16 zusammengefaßt. Eine detaillierte Tabelle mit den volumengewichteten Wochenmitteln der Ammonium- und Nitratkonzentrationen sowie den deponierten Stickstoffmengen befindet sich im Anhang. Die Ammoniumeinträge waren stets höher als die Nitrateinträge. Die volumengewichteten Ammoniumkonzentrationen überstiegen die entsprechenden Nitratkonzentrationen in der ersten Hälfte des Sommerhalbjahres 1987 um 24 % und im gleichen Zeitraum 1988 sogar um 64 %. In den zweiten Hälften der Vegetationsperioden waren die Unterschiede jeweils geringer. Die absolut höchsten Ammoniumkonzentrationen von 296 μM wurden Anfang Mai 1987 gemessen. Die höchste gemessene Nitratkonzentration von 281 μM datiert vom 11.11.1987.

	Regenmenge in mm	$NH4^+$ Eintrag kg N/ha	durchschnittl. gewogene $NH4^+$ Konz. µM	$NO3^-$ Eintrag kg N/ha	durchschnittl. gewogene $NO3^-$ Konz. µM
1987					
1. Meßperiode	313	4,08	93	3,28	75
2. Meßperiode	198	1,92	69	1,83	66
ges. Vegetationsperiode	511	6,00	84	5,11	71
Winter-Halbjahr 87/88	314	4,92	112	3,47	79
1988					
1. Meßperiode	221	2,69	87	1,64	53
2. Meßperiode	230	2,36	74	2,27	71
ges. Vegetationsperiode	451	5,05	80	3,91	62

Tabelle 16: Atmosphärische Nitrat- und Ammoniumeinträge im Felmer Moor in den Meßperioden der Jahre 1987 und 1988 sowie die Einträge im Winterhalbjahr 1987/88.

Das Vorherrschen von Ammonium- gegenüber Nitrateinträgen als auch die jahreszeitliche Verteilung der Einträge ist typisch für intensiv landwirtschaftlich geprägte Gebiete. Die Hauptverursacher der Ammoniumemission ist die Massentierhaltung. In den Stallungen sowie bei der Lagerung und Ausbringung von Gülle wird Ammoniak freigesetzt, das sich in der Luft rasch zu Ammoniumsalzen verbindet.
Die Landwirtschaft stellt in unseren Breiten die einzige bedeutende Quelle für die atmosphärischen Ammoniumfrachten dar (ApSIMON et al. 1987, BUIJSMAN et al. 1987, BLESS et al. 1991). Demgegenüber treten Nitrateinträge, die letztlich durch NOx-Emissionen aus Verbrennungsvorgängen verursacht werden (UBA 1981), im Bereich des Felmer Moores relativ zurück.
Die Ammoniakemissionen sind in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode vermutlich deshalb besonders hoch, weil in diesem Zeitraum viel Gülle ausgebracht wird. Die Hauptphase der Gülleausbringung fällt aber in die Monate November bis April, was die besonders hohen Ammoniumeinträge in diesem Zeitraum erklärt.
Vergleichbare Eintragsmessungen aus dem gleichem Naturraum liegen aus Siggen/Ostholstein für den Zeitraum 1983 bis 1985 (SCHIMMING 1991) vor. Dort kam es zu einem jährlichem Eintrag von 4,2 bis 4,3 kg Nitrat-N/ha und 7,2 bis 9,3 Kg Ammonium-N/ha. Die mittleren volumengewichteten Konzentrationen in den Freilandniederschlägen betrugen dort, je nach Standort, 64 bis 146 μM Nitrat-N und 109 bis 212 μM Ammonium-N (Mittelwerte aus den beiden hydrologischen Jahren 1983/84 bis 1984/85).
Ein Vergleich der Freilandniederschläge zwischen Felm und Siggen zeigt eine gute Übereinstimmung der Werte. Die in Felm ermittelten Nitratgehalte fallen überwiegend in den Schwankungsbereich der Daten aus Siggen. Die Ammoniumeinträge in Felm sind mit Ausnahme der im Winterhalbjahr gemessenen Mengen deutlich niedriger als in Siggen. Die für die Planung des Beregnungsexperiments zugrundegelegten Ammmoniumgehalte von 131 μM werden in den Freilandniederschlägen von Felm nicht erreicht. Die durchschnittliche Nitrat-Konzentration der Niederschläge (59 μM) stimmt gut mit den in Felm ermittelten Werten überein.
Für die geringeren Einträge im Felmer Moor ist wahrscheinlich die geschützte Lage inmitten eines Birkenbruchs verantwortlich. Vegetationsoberflächen fördern die Ammoniak- und Ammoniumdeposition (DRAAIJERS et al., zit. in BEF-Arbeitsmaterialien 1989). Daher stellen Gehölze, besonders im belaubtem Zustand, wirkungsvolle Filter für Ammoniumfrachten dar.
Ammonium wird fast ausnahmslos bodennah emittiert (ASMAN & JANSSEN 1987, GRENNFELD & HULTBERG 1986, BUIJSMAN et al. 1987), so daß für seine Deposition lokale Emittenten eine größere Rolle spielen als beim Nitrat. Daher sind erhebliche kleinräumige Unterschiede in der NH_4^+-Deposition zu erwarten.

Für den ebenfalls im östlichen Hügelland gelegenen Ort Siggen geben BLUME et al. 1985 Ammoniumgehalte in den Niederschlägen von 105 μM und Nitratgehalte von 62 μM an (in der zitierten Veröffentlichung ist der Nitratgehalt in mg/l NO_3^- angegeben. Aus dem Zusammenhang ist aber zu ersehen, daß es sich um mg NO_3^--N/l handeln muß (bei Ammonium entsprechend).

Für Schleswig-Holstein werden jährliche Einträge von Stickstoff mit dem Freilandniederschlag von ca. 7,4 kg NH_4^+-N/ha und ca. 4,4 kg NO_3^--N/ha angegeben. Berechnet man zwecks der Vergleichbarkeit die Jahreseinträge in Felm, indem man die Einträge des Winterhalbjahres 1987/88 denen der untersuchten Vegetationsperioden zuschlägt, so ergeben sich folgende Eintragsmengen; 10,9 bzw. 10,0 kg NH_4^+-N/ha und 8,6 bzw. 7,4 kg NO_3^--N/ha. Daraus ergeben sich Gesamteinträge an Stickstoff von 19,5 bzw. 17,4 kg N/ha. Diese Angaben stimmen mit denen von BLUME et al. (1985) gut überein.

Kapitel III.8

Nitrat- und Ammoniumgehalte im Bodenwasser der Beregnungsflächen

Während einer Meßperiode vom 13. 7. bis zum 29. 10. 1987 wurden die Ammonium- und Nitratgehalte im Bodenwasser der überdachten Flächen ermittelt (Tabelle 17).

Datum:	13.7.	24.7.	1.8.	6.8.	18.8.	24.8.	1.9.
"Reinregen"	32,7	25,9	5,6	7,4	5,2	4,4	13,7
"Nitratregen"	14,9	6,4	n.n.	20,8	n.n.	15,2	14,7
Kontrolle	22,4	17,7	n.n.	6,5	14,6	8,9	28,7
"Ammoniumregen"	16,1	41,1	n.n.	11,9	42,7	11,5	32,6
nicht überdacht	21,3	15,6	4,1	11,3	n.n.	19,5	n.n.

Datum:	8.9.	19.9	28.9.	14.10.	21.1	25.1	29.10.
"Reinregen"	4,5	4,8	3,9	6,4	5,1	3,6	9,2
"Nitratregen"	7,9	6,7	n.n.	8,4	49,5	n.n.	10,1
Kontrolle	8,9	5,0	n.n.	3,6	n.n.	n.n.	12,3
"Ammoniumregen"	3,2	5,0	3,6	n.n.	n.n.	n.n.	12,1
nicht überdacht	10,9	15,2	6,8	n.n.	n.n.	8,8	21,8

Tabelle 17: Ammoniumgehalte im Bodenwasser (μM) in den überdachten Versuchsflächen und in der nicht überdachten Kontrollfläche, 1987.
nn: nicht nachweisbar

Die Ammoniumgehalte liegen in der gleichen Größenordnung wie die entsprechenden Daten aus den nicht überdachten Flächen von 1988 (Kapitel III.9).
Nitrat ist in der Bodenlösung nur an wenigen Tagen nachweisbar. Die Ammonium- und Nitratfrachten des Regenwassers dringen meist nicht bis zum Bodenwasser vor. Die Wasserhaltekapazität der Torfmoose und die sofort einsetzende Ionenaufnahme der Pflanzen wirken dem entgegen. An Tagen, an denen die N-haltigen Ionen das Bodenwasser erreichen, sind dem Meßtermin starke Regenfälle oder mehrere ergiebige Regentage vorausgegangen, die das Porenvolumen der Torfmoosdecke aufgefüllt haben.

Nitrat konnte selbst in der Bodenlösung der mit "Nitratregen" behandelten Fläche nur selten nachgewiesen werden:
- 6,2 μM am 13. Juli in der Nitratvariante (in den vorangegangenen 5 Tagen hatte es insgesamt 29 mm geregnet);
- 21,3 μM am 24. Juli in der Nitratvariante, 3,8 μM in der Kontrolle und 19,4 in der nicht überdachten Fläche (in der Nacht zuvor hat es 13,5 mm geregnet);
- 25 μM am 18. August in der "Nitratregenvariante" und 7,3 μM in der nicht überdachten Fläche (an diesem Tag hat es 6,9 mm geregnet und am Vortag 7,3 mm);
- 10,3 μM am 1. September in der "Nitratregenvariante" und 5,9 μM in der Kontrolle (von der Wetterstation Kiel Holtenau ist für die Vortage kein Regen gemeldet)

und schließlich am 7. September 8,6 μM in der "Nitratregenvariante" (während der zwei vorangegangenen Tage hat es über 10 mm geregnet).
Was zu den Nitratgehalten in der Bodenlösung am 1. 9. geführt hat, ist nicht feststellbar. Mit Ausnahme dieses Tages sind den Meßzeitpunkten, an denen Nitrat im Bodenwasser nachweisbar ist, immer ein oder mehrere ergiebige Regenfälle vorausgegangen.
Zwar ist Nitrat offenbar gehäuft in der mit "Nitratregen" behandelten Fläche nachweisbar, ein Rückgang des Nitratretentionsvermögens in den Torfmoosrasen der Nitratvariante kann mit den Ergebnissen jedoch nicht nachgewiesen werden. Dazu sind die Nitratnachweise im Bodenwasser zu sporadisch und der Beobachtungzeitraum zu kurz. Außerdem ist anhand der ermittelten Daten nicht zu unterscheiden, ob die häufigere Perkolation von Nitrationen durch die Torfmoosdecke in dieser Beregnungsvariante auf die höheren Gehalte im Regen oder auf eine N-Sättigung der Torfmoose zurückzuführen ist.

Wie die Angaben in der Tabelle 17 zeigen, ist das Retentionsvermögen der Torfmoosdecke für Ammonium noch höher als für Nitrat. Deutlich erhöhte Ammoniumgehalte in der Ammoniumregenfläche sind nur an zwei Tagen, am 24.7. und am 18.8., zu beobachten. Es handelt sich um die beiden Tage, denen am Vortag die mit Abstand ergiebigsten Niederschläge der Meßperiode vorausgegangen waren.

Die Beobachtungen zum Retentionsverhalten von Torfmoosdecken stimmen mit den Ergebnissen von WOODIN & LEE (1987a) überein. Demnach ist in der Regel nach Regenereignissen unterhalb von Torfmoosrasen weder Ammonium noch Nitrat feststellbar. Diese Ionen werden, zumindest in den unbelasteten nordschwedischen Untersuchungsgebieten, quantitativ von der Torfmoosen zurückgehalten.
Zu ähnlichen Ergebnissen kommen BAYLEY et al. (1987) in kanadischen Mooren. Nach der Beregnung von Torfmoosdecken mit HNO_3- und H_2SO_4-haltigen Lösungen kann im Porenwasser der Torfe (0 - 5 cm) meist kein Nitrat nachgewiesen werden. In einigen Fällen erreichen Nitrationen zwar das Porenwasser; die Nitratkonzentrationen sinken aber binnen 24 Stunden unter die Nachweisgrenze.
In den durch hohe Einträge N-haltiger Ionen gekennzeichneten Southern Pennines (GB) ist das Retentionsvermögen der Torfmoosdecke hingegen eingeschränkt; es

macht sich eine Sättigung der Pflanzen bemerkbar (WOODIN & LEE 1987a, LEE & WOODIN 1988).

Die Beweiskraft der Lysimeterexperimente von WOODIN & LEE (1987a) aus Nordschweden und den Southern Pennines, in denen nur über 10 bzw. 15 Tage beobachtet wurde, ist allerdings als gering zu bezeichnen. Ein Vergleich von zwei derartigen Kurzzeitexperimenten reicht für eine Ermittlung der Ursachen nicht aus.

Allerdings werden die Freilanduntersuchungen von WOODIN und LEE durch Laborexperimente ergänzt und bestätigt. Rasen von S. capillifolium (EHRH.) HEDW., die täglich mit relativ hochkonzentrierten Nitratlösungen (500 μM) bzw. mit kombinierten Nitrat- und Ammoniumlösungen (500 μM und 750 μM) besprüht werden, verlieren ihr Retentionsvermögen. Bereits nach 11 Tagen sind 48 % bzw. 86 % des applizierten Nitrats im Durchfluß feststellbar. Die Autoren vermuten, daß es nach längerandauernden Einträgen derart hoher Stickstoffmengen zum völligen Zusammenbruch der Stickstoffimmobilisierung durch die Torfmoose kommt (WOODIN & LEE 1987a, LEE & WOODIN 1988).

Kapitel III.9

Physikalische und chemische Parameter des Bodenwassers

Die Tabellen 18 faßt die im Jahr 1988 gemessenen Bodenwasser-Parameter zusammen. Die Einzelwerte sind in den Tabellen im Anhang aufgeführt. In der Tabelle 19 sind zum Vergleich Angaben zu Kationenkonzentrationen aus der Literatur zusammengestellt.
Schließlich gibt Tabelle 20 einen ergänzenden Überblick über die die Veränderung der Konzentrationen mit zunehmender Wassertiefe sowie deren räumliche Variabilität.

	Tempe-ratur °C	Leitfähig-keit µS/cm	pH	Ammonium µM	Kalium µM	Natrium µM
in der Schlenke	15.0	101,8	3.8	16	33	351
Oberfläche	9,8 - 19,3	90 - 117	3,4 - 4,2	0 - 44	10 - 80	74 - 592
unter Bult	14.4	103.7	3.9	20	34	498
Oberfläche	8,2 - 19,2	80 - 135	3,5 - 4,3	7-36	10 - 59	83-691
in der Schlenke	14.0	99	4.0	22	35.4	448
in 10 cm Tiefe	10,7 - 17,1	88 - 103	3,3 - 4,3	8 - 56	16 - 123	161-673
unter Bult	13.1	97	4.1	19	30.1	536
in 10 cm Tiefe	8,5 - 16,6	87 - 130	3,8 - 4,3	7 - 40	15 - 67	284-750

Tabelle 18: Mittelwerte und Schwankungsbereiche der 1988 im Bodenwasser gemessenen Parameter. Die Tiefenangaben beziehen sich jeweils auf die aktuelle Wasseroberfläche.

Autor Jahr Ort	Brehm 1971 Schl.-Holstein Kaltenhofer Moor H.-Schlenke	Gies 1972 Rhön Schwarzes Moor Hochmoor W.-Oberfl.	Müller 1973 Niedersachsen Ahlenmoor H.-Moorschlenke W.-Oberfläche	Aue 1985 Schl.-Holstein Dosenmoor Hochmoor W.-Oberfl.	Lütke Twenhöven 1992 Schl.-Holstein Felmer Moor H.-Moorschlenke W.-Oberfl.
Entnahmetiefe					
Na+ [µM]	378,3	30,4 - 56,5	230,4 - 739,1	234,8 - 526,1	74 - 592
ix		39,1	400,0	31,3	351
K+ [µM]	25,6	5,1 - 23,0	7,7 - 81,8	12,8 - 63,9	10 - 80
ix		9,7	17,9	28,1	32,8
Ca++[µM]	44,5	14,9 - 29,9	27,4 - 104,7	5,0 - 67,5	44 - 122
ix		20,7	44,8	40,0	76,9
NH4+ [µM]	-	15,9 - 40,0	11,8 - 247,1	11,1 - 138,9	0 - 44,4
ix		24,7	105,9	44,4	16,1
NH4+-Bestimmung		Indophenol	Neßler's Reagenz	Indophenol	Indophenol

Autor Jahr Ort	Hemond 1980 Massachusetts Hochmoor [oligo-ombrotr.]	Schwintzer & Tomberlin 1982 Michigan Hochmoor	Vitt & Bayley 1984 Ontario Hochmoor S.fallax Schl.	Gorham et al. 1985 Transekt N-Amerika Hochmoor	Damman 1988b Neufundland Plateau H-moor
Entnahmetiefe	Wasserstandröhren nach 1 x Abpumpen	15 - 30 cm unter W.-Oberfl.	W.-Oberfl.	W.-Oberfl.	Acrotelm / Lysimeter
		$\bar{x}$ +/- SD	$\bar{x}$ +/- SD	$\bar{x}$ +/- SD	$\bar{x}$ +/- SE
Na+ [µM]	39 - 48	73,9 +/- 21,7	44,3 +/- 11,3	96 +/- 123	169,6 +/- 4,3
K+ [µM]	4 - 14	17,9 +/- 10,2	16,6 +/- 7,4	5,2 +/- 4,6	12,3 +/- 1,3
Ca++ [µM]	2,5 - 6	57,5 +/- 20,0	24,3 +/- 6,3	13,5 +/- 10,5	7,0 +/- 1,0
NH4+ [µM]	35 - 114	32,1 +/- 32,9	1,4 +/- 1,2	1 - 5	1,4 +/- 0,7
NH4+-Bestimmung	Indophenol	Indophenol	k. Angaben	Indophenol	Indophenol

Tabelle 19: Vergleich der Kationengehalte im Bodenwasser von Hochmooren nach den Angaben verschiedener Autoren.

	Natrium		Kalium		Kalzium		Ammonium	
	$\bar{x}$	v	$\bar{x}$	v	$\bar{x}$	v	$\bar{x}$	v
Bult:								
Oberfläche	342	2	46	16	33	8	4	13
10 cm Tiefe	367	3	44	17	47	25	13	31
20 cm Tiefe	385	7	50	18	58	12	11	26
Schlenke:								
Oberfläche	360	2	40	8	46	6	<4	-
10 cm Tiefe	386	1	43	14	48	8	9	49
20 cm Tiefe	382	3	36	34	54	4	16	43

Tabelle 20: Kationengehalte des Bodenwassers im Tiefenprofil (μM), Mittelwerte (x) aus 4 Parallelen und der Variationskoeffizient (v) in Prozent, Probenahmetermin: 19. 12. 1988

pH-Werte

Die im Bodenwasser gemessenen pH-Werte liegen im Mittel bei 3,9 unter dem Bult und bei 3,8 in der Schlenke. In 10 cm Tiefe sind die pH-Werte im Mittel um 0,2 Einheiten höher; ein pH-Wert von 4,3 wird aber nicht überschritten. Die höchsten pH-Werte von 4,2 bzw. 4,3 werden während trockener Schönwetterperioden erreicht. Nach Niederschlagsereignissen sinken die pH-Werte in der Regel ab.
Diese witterungsbedingte Beeinflussung des pH-Wertes in Hochmoorwässern ist auf die Auswaschung von H^+-Ionen aus den Torfmoosdecken zurückzuführen (HÖLZER 1977, DIERSSEN & DIERSSEN 1984 und BERTRAM 1988).
Nach MÜLLER (1973) schwanken die pH-Werte im Oberflächenwasser der Schlenken im Ahlenmoor zwischen 3,3 und 4,3, in der Esterweger Dose zwischen 3,1 und 4,0, jeweils mit einem Mittelwert von 3,6. In der Regel liegen nach MÜLLER (1973) die pH-Werte in europäischen Hochmooren zwischen 3,5 und 4,0. In niedersächsischen Torfstichen mit vergleichbarer Vegetation (Narthecio-Sphagnetum magellanici) liegt der pH-Wert in 80 % der Fälle zwischen 3,5 und 4,2 (BERTRAM 1988). Nach SJÖRS (1950) sind für Hochmoore im skandinavischen Raum pH-Werte von 3,7 bis 4,2 typisch. Im englischen Lake District liegt die obere Grenze des ombrotrophen Bereichs bei einem pH-Wert von 4,5 (GORHAM et al. 1985).
Die im Felmer Moor ermittelten pH-Werte liegen demnach meist im oberen Bereich des für Hochmoore typischen pH-Intervalls.

Leitfähigkeit:

Die im Bodenwasser des Felmer Moors gemessenen Leitfähigkeiten bewegen sich in der gleichen Größenordnung, wie die von BERTRAM (1988) in niedersächsischen Torfstichen ermittelten Daten.

Die Leitfähigkeit des Bodenwassers in einem Hochmoor ist stark von den äolischen Einträgen und damit von dem in der Umgebung anstehenden Gestein und der dort vorhandenen Vegetationsdecke abhängig. Ein Vergleich der in Felm gemessenen Leitfähigkeiten mit den Angaben aus Schwarzwaldmooren (HÖLZER 1977, DIERSSEN & DIERSSEN 1984) macht diesen Einfluß deutlich. So sind beispielsweise die Leitfähigkeiten im Bodenwasser der verschiedenen Vegetationszonen des Blindensee-Moors wesentlich niedriger als die im Felmer Moor. Dort wurde über zwei Vegetationsperioden im Bodenwasser eines Sphagnum fallax - Rasens (Torfstich) eine mittlere Leitfähigkeit von nur 31 - 33 μS/cm gemessen (HÖLZER 1977).

Kalium und Natriumgehalte

Die Kaliumgehalte im Bodenwasser des Felmer Moors decken sich mit den entsprechenden Gehalten in den Hochmooren, die in der Literaturübersicht (Tabelle 19) aufgeführt sind.
Der Natriumgehalt ist im wesentlichen Ausdruck der Ozeanität der Moorregion (ERIKSSON 1952, GORHAM et al. 1985, COMEAU & BELLAMY 1986). Aus den Natriumgehalten lassen sich daher keine Hinweise auf den Moortypus ziehen.

Kalziumgehalte

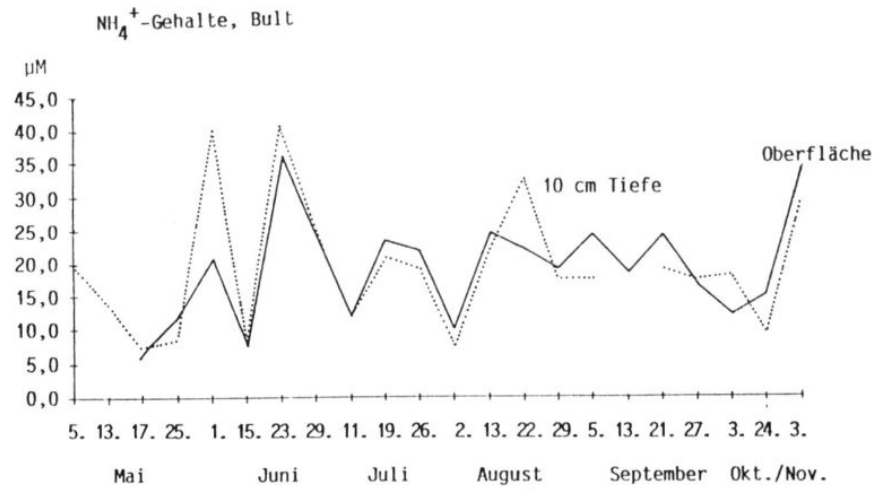
Im Gegensatz zu den übrigen in Tabelle 18 zusammengefaßten Meßwerten wurden die Kalziumgehalte nur einmal pro Monat im Schlenkenoberflächenwasser bestimmt.
Der mittlere Kalziumgehalt lag bei 76,9 μM; die Gehalte schwanken zwischen 44 und 122 μM. Im Vergleich mit den Gehalten anderer ombrotropher Moore (Tabelle 19) sind diese Werte relativ hoch. Sie liegen zwar im Schwankungsbereich der in niedersächsischen Mooren (MÜLLER 1973) gemessenen Werte, doch sind die mittleren Konzentrationen dort nur etwa halb so hoch.
Verursacht werden die relativ hohen Kalziumgehalte vermutlich durch den äolischen Eintrag von Bodenpartikeln aus den angrenzenden, ackerbaulich genutzten Böden.
Nach GORHAM et al. (1985) und COMEAU & BELLAMY (1986) wird in Agrarlandschaften der Kalzium- und der Kaliumgehalt von Moorwässern durch die Deposition von Bodenpartikeln erhöht.

Nach GORHAM et al. (1985) markieren Kalziumgehalte von 40 bis 100 μM im englischen Lake District Randbereiche der oligotrophen Moore, die durch Sphagnum recurvum - Sphagnum papillosum - Decken gekennzeichnet sind. Die anschließenden, von Sphagnum magellanicum und Sphagnum rubellum dominierten Bereiche weisen Kalziumgehalte von 18 bis 45 μM auf.
Im Felmer Moor haben die für ein ombrotrophes Moor relativ hohen Leitfähigkeits- und Kalziumgehalte bisher noch nicht zur Ansiedlung von Mineralbodenwasserzeigern im Untersuchungsbereich geführt.

Ammoniumgehalte

Die Ammoniumgehalte des Bodenwassers sind im Rahmen dieser Arbeit von besonderem Interesse. Die Abbildungen 12a und 12b zeigen die Ammoniumgehalte an der Oberfläche und in 10 cm Bodenwassertiefe im Vergleich. Von wenigen Ausnahmen abgesehen liegen die Ammoniumgehalte in der tieferen Schicht stets höher. In den wenigen Fällen, in denen die Oberflächengehalte deutlich höher sind, sind der Probenahme oft ergiebige Niederschläge vorausgegangen. Im Gegensatz zu Alkaliionen sind die Konzentrationen an Ammonium im Niederschlag in der Regel erheblich höher als in der Bodenlösung.
Ein gutes Beispiel für diesen Zusammenhang bieten die am ersten Meßtag (5.Mai 1988) ermittelten Konzentrationen. An diesem Tag sind die Oberflächengehalte unter Bult und Schlenke ausnahmsweise höher als die in 10 cm Tiefe. Am Tag zuvor hat es stark geregnet (6,9 mm), und es waren mehrere Regentage vorausgegangen, die das Porenvolumen der Torfmoosdecke aufgefüllt hatten. Der mittlere Ammoniumgehalt im Niederschlag in der dem Meßtermin vorangegangenen Wochen betrug 118 μM und war damit wesentlich höher als der Gehalt des Moorwassers.

Betrachtet man den Konzentrationsverlauf im Vergleich zu den Kalium- und Natriumgehalten (Abbildungen 13a und 13b), so fällt auf, daß auch die Ammoniumgehalte die größeren Trockenphasen im Juni und August nachzeichnen. In diesen Phasen ist neben der Aufkonzentrierung durch die Verdunstung eine erhöhte Nettomineralisation zu verzeichnen (siehe Kapitel III.11).
Im übrigen Zeitraum nimmt die Ammoniumkonzentration jedoch zum Teil einen anderen Verlauf als die der anderen Elemente. Außerdem ist die Amplitude der NH_4^+-Gehaltsschwankungen vergleichsweise gedämpft.



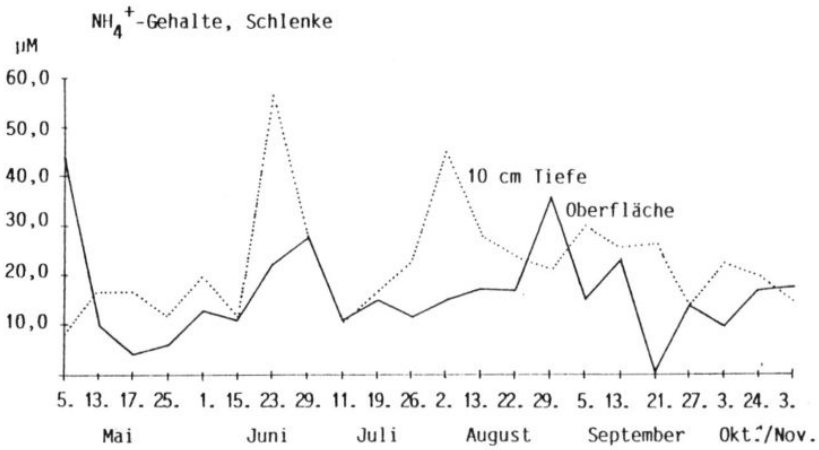
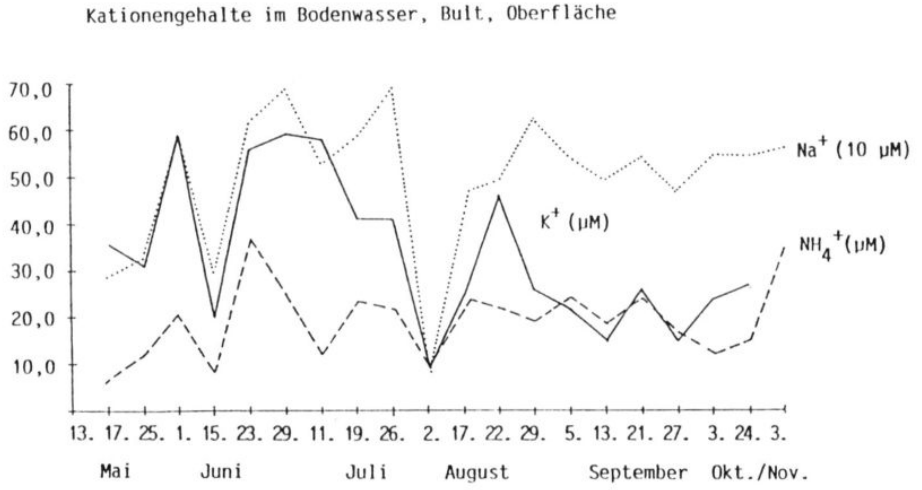
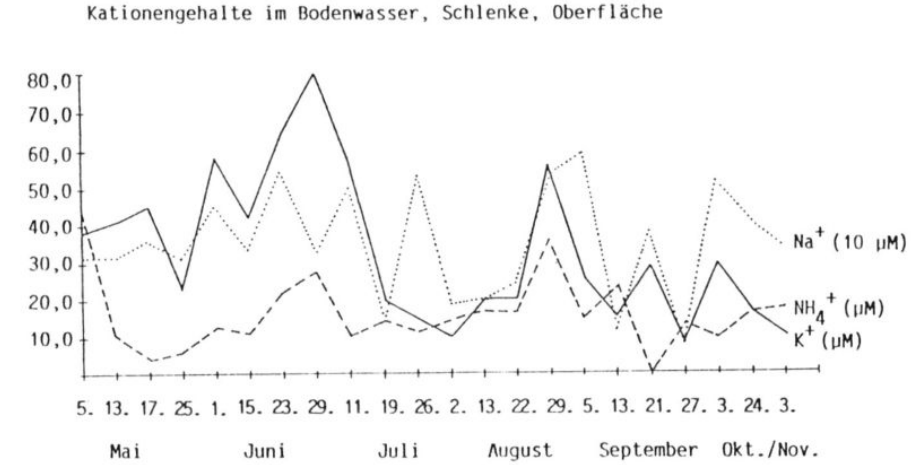


Abbildung: 12a und 12b

Vergleich der Ammoniumkonzentrationen (μM) an der Oberfläche des Bodenwassers und in 10 cm Tiefe, unter Bult (a) und in der Schlenke (b).





Abbildungen 13a und 13b: Vergleich der Ammonium-, Kalium- und Natriumkonzentrationen an der Oberfläche des Bodenwassers unter dem Bult und in der Schlenke. Angaben für NH_4^+ und K^+ in μM, für Na^+ in 10 μM.

Dies deutet auf gleichzeitig ablaufende NH_4^+-konsumierende Prozesse hin. Hier kommen die Ammoniumoxidation oder die Aufnahme durch die Vegetation als Senke in Frage.

Wahrscheinlich spielt die kontinuierliche NH_4^+- Aufnahme durch die Torfmoose aber die wichtigere Rolle. Dies legt ein Vergleich zwischen den Gehalten in Bult und Schlenke nahe (Abbildungen 12a und 12b).
Unter dem Bult sind die Konzentrationen an der Wasseroberfläche und in 10 cm Tiefe sehr ähnlich, während das Bodenwasser in der Schlenke an der Oberfläche stark an Ammonium verarmt ist. In der Schlenke kann in unmittelbarer Nähe oder sogar im Bodenwasser eine Ammoniumaufnahme durch die lebenden Stengelabschnitte der Torfmoose stattfinden, während beim Bult die lebende Torfmoosschicht mindestens 15 cm von der Bodenlösung entfernt ist.

Der in Tabelle 19 aufgeführte Vergleich mit Literaturdaten wird durch die unterschiedliche Methodik der einzelnen Autoren erschwert. Die Entnahmetiefe, die angewandte Analysemethode und Störungen der Vegetation durch die Probenahme haben erhebliche Auswirkungen auf die Ergebnisse.
Eine gute Übereinstimmung besteht mit den amerikanischen Untersuchungen, die die Ammoniumgehalte an der Wasseroberfläche untersucht haben.
Die in größerer Tiefe gewonnenen Wasserproben von HEMOND (1980) und SCHWINTZER & TOMBERLIN (1982) liegen deutlich über den von GORHAM et al. (1985) oder Vitt & Bayley (1984) in oberflächennahen Wasserkörpern festgestellten Ammoniumgehalten von 1 bis 5 μM.

Nach den Meßergebnissen im Felmer Moor nehmen die Ammoniumgehalte mit zunehmender Tiefe zu (Tabelle 20). Dies wird durch die Angaben von BERTRAM (1988) bestätigt. Er stellt in einem niedersächsischen Torfstich eine Zunahme der Ammoniumgehalte von 0 an der Oberfläche auf 86 μM in 60 cm Tiefe fest. YERLY (1970) macht entsprechende Angaben für Hochmoore in der Schweiz.
Es kann daher vermutet werden, daß die höheren Ammoniumgehalte von HEMOND (1980) und SCHWINTZER & TOMBERLIN (1982) durch die größere Entnahmetiefe der Proben verursacht sind.

Die von MÜLLER (1973) im Oberflächenwasser niedersächsischer Hochmoore ermittelten Ammoniumgehalte fallen durch ihre Höhe auf. Die Konzentrationen übersteigen jene, die im Felmer Moor gemessen wurden, ungefähr um das siebenfache. Es ist zu vermuten, daß die von MÜLLER (1973) verwendete Nachweismethode mit Neßler's Reagenz zu fehlerhaften NH_4^+-Bestimmungen geführt hat.
Diese Methode der Ammoniumbestimmung ist für die Analyse von Moorwässern wenig geeignet (ROMELL 1946, zit. in FIRBAS 1952: 187; YERLY 1970: 71).
Wird sie trotzdem verwendet, ist ein Abgleich mit entsprechend alkalisierten Vergleichslösungen notwendig. Da das Neßlersche Reagenz stark alkalisch ist, erzeugt es eine Erhöhung der Absorption der in den Proben enthaltenen Huminstoffe. Allein durch die pH-Erhöhung der huminstoffhaltigen Moorwässer kann, nach eigenen

stichprobenhaften Untersuchungen, deren Absorption im Meßbereich des Neßlerschen Farbkomplexes um über 100 % erhöht werden. Nach den Angaben von MÜLLER (1973, S.:210), beziehungsweise der von ihm angegebenen Literatur (FREIER 1964) wurde aber kein Abgleich mit einer entsprechend alkalisierten Parallelprobe durchgeführt, so daß je nach der Eigenfärbung der Proben ein mehr oder weniger großer Analysefehler zu berücksichtigen ist.
Auch beim Nachweis mit der Berthelotreaktion (Indophenolmethode) wird die Probe alkalisiert; jedoch ist die Absortion der Huminstoffe im Meßbereich des blauen Azofarbstoffs gering.

Außergewöhnlich hohe Ammoniumgehalte können im übrigen oft auf Störungen der empfindlichen Vegetationsdecke durch Tritt zurückzuführen sein.
HÖLZER (1977) konnte relativ hohe NH_4^+-Gehalte mit Einzelwerten bis zu 97 μM nur an wenigen Meßpunkten feststellen. Diese Stellen waren ausnahmslos durch Viehtritt oder Tourismus gestört.
Die von HÖLZER an ungestörten Orten gemessenen Ammoniumgehalte sind ähnlich niedrig wie die Werte aus dem Felmer Moor. Die Jahresmittelwerte liegen an fast allen Meßpunkten unter 15 μM.
Ein weiteres Einzelergebnis aus den Untersuchungen von HÖLZER macht darauf aufmerksam, daß möglicherweise auch eine wiederholte Probenahme das Ammoniumangebot am Standort erheblich verändern kann. In einer Sphagnum fallax-Schlenke wurden im ersten Jahr Durchschnittswerte von 13 μM ermittelt, im zweiten hingegen 67 μM mit den höchsten Einzelwerten, die in der Untersuchung überhaupt festgestellt wurden. Dies ist vermutlich auf eine störungsbedingte Erhöhung der Mineralisationsraten zurückzuführen.
Der Faktor Tritt ist bei allen wiederholten Probenahmen in der extrem trittempfindlichen Moorvegetation zu berücksichtigen.
Leider wird darauf meist wegen des hohen technischen und finanziellen Aufwandes keine Rücksicht genommen. So könnte man auch die von BERTRAM (1988) in den Sphagnum fallax-Schlenken festgestellte kontinuierliche Ammoniumzunahme im Verlauf der Meßperiode als Hinweis auf eine Störung durch die Probennahme selbst interpretieren. In diesen Zusammenhang möchte ich auch die Ammoniumgehalte von AUE (1985) stellen. Bei näherer Betrachtung der Ergebnisse zeigt sich, daß die hohen Ammoniumgehalte besonders an Kolkrändern auftreten. Diese waren, im Rahmen eines Wiedervernässungsexperimentes im Dosenmoor, durch den Aushub von Torfmaterial aus den künstliche Kolken erheblich gestört (AUE 1991, mdl. Mitteilung).

Wie die folgende überschlägige Berechnung zeigt, ist eine ausführliche Diskussion der Ammoniumergebnisse für die Beurteilung der N-Ökonomie von Hochmooren von großer Bedeutung.
Nimmt man die Angaben von MÜLLER (1973) zur Grundlage einer Bilanzierung, so würde es bei einer angenommenen Verdunstung der Torfmoosdecke von 700 l/m² und einem Ammoniumgehalt von 106 μM zu einer Versorgung der Torfmooskopfchen aus dem aufsteigenden Kapillarwasser mit 10,4 kg N/ha kommen, was einen bedeutenden

Anteil des Stickstoffbedarfs der Torfmoose decken würde. Eine N-Limitierung des Torfmooswachstums im Hochmoor wäre unwahrscheinlich. Hingegen würde den Torfmoosen bei den in der vorliegenden Arbeit ermittelten Gehalten von 17 μM Ammonium im Bodenwasser unter den gleichen Annahmen nur 1,7 kg N/ha über den aufsteigenden Kapillarstrom zugeführt.

Nach den Messungen im Felmer Moor ist die für die Nährstoffversorgung der emersen Torfmoose relevante oberste Schicht des Bodenwassers arm an Ammonium. Diese Feststellung steht im Gegensatz zu der Auffassung, derzufolge Moorwässer relativ hohe Ammoniumgehalte aufweisen (THÖNES & RUDOLPH 1983, RUDOLPH et al. 1984, DEISING 1987a,b).

Nitratgehalte

Im Jahr 1988 wurde auf die Nitratanalyse verzichtet, da sich im Vorjahr gezeigt hatte, daß Nitrat nur selten und in sehr geringen Konzentrationen im Moorwasser nachweisbar ist.
Dies Ergebnis wird von zahlreichen Angaben in der Literatur bestätigt (z.B.: LÖTSCHERT 1969, WAUGHMAN & BELLAMY 1980, ROSSWALL & GRANHALL 1980, GORHAM et al. 1985, DAMMAN 1986).
Nitrat ist nach CAMPBELL (1970) und SIKORA & KEENEY (1983) bei den im Moorwasser herrschenden Redoxpotentialen und pH-Werten chemisch nicht beständig.

Kapitel III.10

Ammoniumkonzentrationen im Haftwasser der Torfmoose

Während einer trockenen Witterungsphase im Sommer 1988 wurden die Ammoniumkonzentrationen im Haftwasser der beiden konkurrierenden Sphagnumarten im Moosrasen analysiert. Diese Untersuchung soll die Frage klären, ob es in Trockenperioden im Haftwasser der Torfmooskopfchen zu einer Anreicherung von Ammonium kommt, die beispielsweise die NR-Aktivität hemmen oder sogar toxische Effekte auf die Sphagnen ausüben kann.

Zusätzlich zum Ammonium wurden die Konzentrationen der Alkaliionen Natrium und Kalium untersucht, da sie ähnliche Sorptionseigenschaften an den Ionenaustauscherplätzen der Zellwände haben. Aus der Veränderung der Ionenverhältnisse können Rückschlüsse auf eine Nährstoffaufnahme oder Nährstoffumsetzung gezogen werden.

Die Abbildungen 14 und 15 zeigen die Ergebnisse der Untersuchung:
Der Konzentrationsverlauf der drei Elemente stimmt bei beiden Arten weitgehend überein und spiegelt im wesentlichen den Witterungsverlauf wieder. Eine Ausnahme machen die Ergebnisse vom 15.6. 1988.
Die höchsten Natriumkonzentrationen im Haftwasser der Köpfchen wurden am 17.5.1988 gefunden. Vor diesem Meßtermin hatte es zwölf Tage nicht geregnet, und die tägliche Durchschnittstemperatur war auf fast 13°C gestiegen.
An diesem Tag stiegen die Natriumkonzentrationen auf 8047 μM bei S. magellanicum und auf 16094 μM bei S. fallax. Das entspricht einer Anreicherung gegenüber den Gehalten im Oberflächenwasser der Schlenke (362 μM) um den Faktor 22 bzw. 44.
Die stärkere Kationenanreicherung bei Sphagnum fallax erklärt sich wiederum aus dem geringeren Wasserhaltevermögen und der höheren Evaporation dieser Art gegenüber bultbildenden Sphagnumarten (OVERBECK & HAPPACH 1957, TITUS & WAGNER 1984).

BREHM (1971) hat im nahegelegenen Kaltenhofer Moor ähnlich hohe Natriumkonzentrationen im Haftwasser von Sphagnum magellanicum in Bulten nachgewiesen. Dort schwanken die Natriumgehalte im Haftwasser zwischen 204 und 11304 μM.
Nach den Angaben von BREHM (1971) sind die Natriumgehalte am besten mit den Niederschlags- und Evaporationsverhältnissen am Standort zu parallelisieren.

Die höchste Kaliumanreicherung im Haftwasser der Köpfchen im Felmer Moor beträgt gegenüber dem Schlenkenwasser (45 μM) bei Sphagnum magellanicum das 15 fache, bei Sphagnum fallax ungefähr das 68 fache.

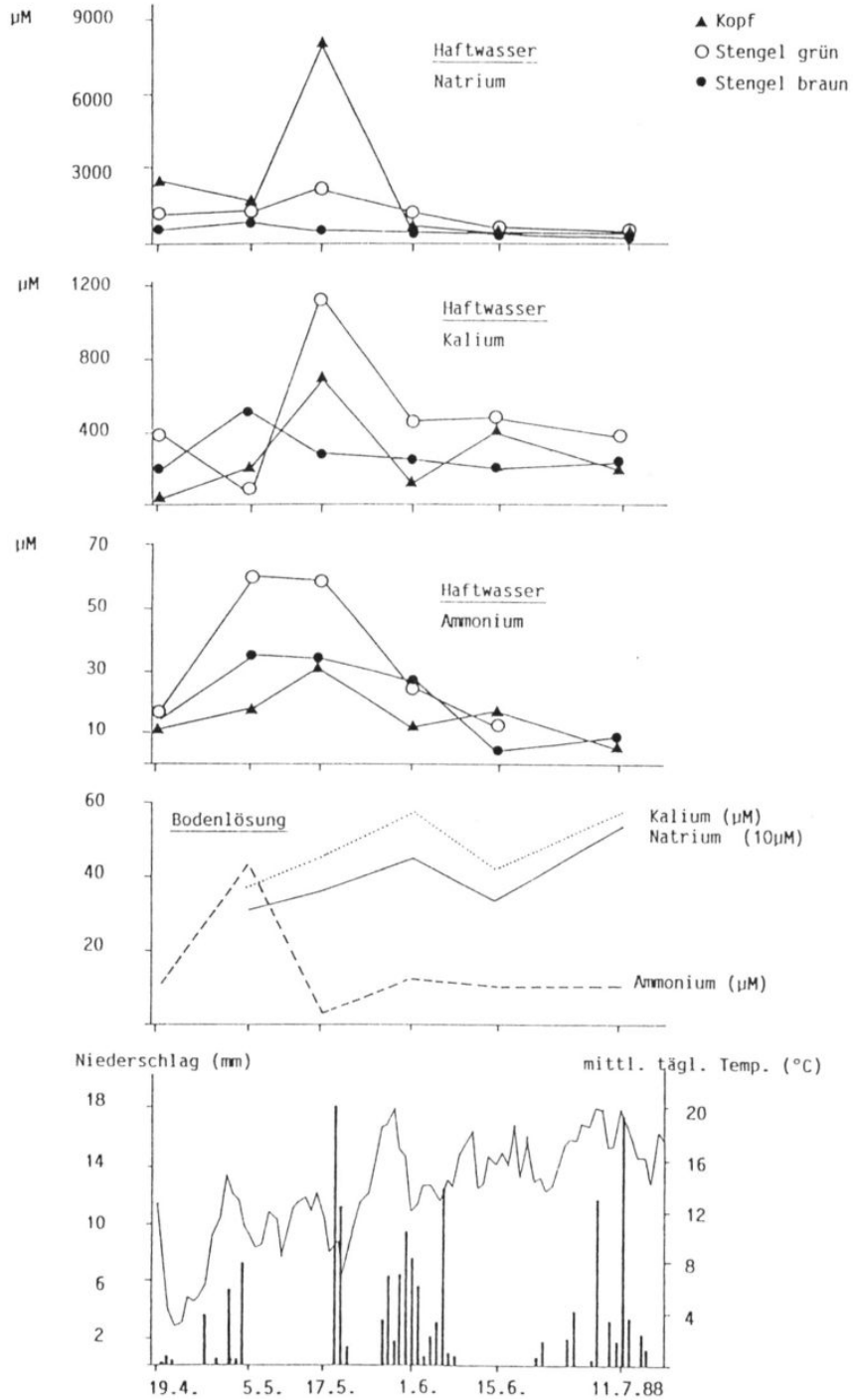


Abb. 14: Zeitliche Veränderung der Ionenkonzentration im Haftwasser von Sphagnum magellanicum und der Bodenlösung sowie der Witterungsverlauf.

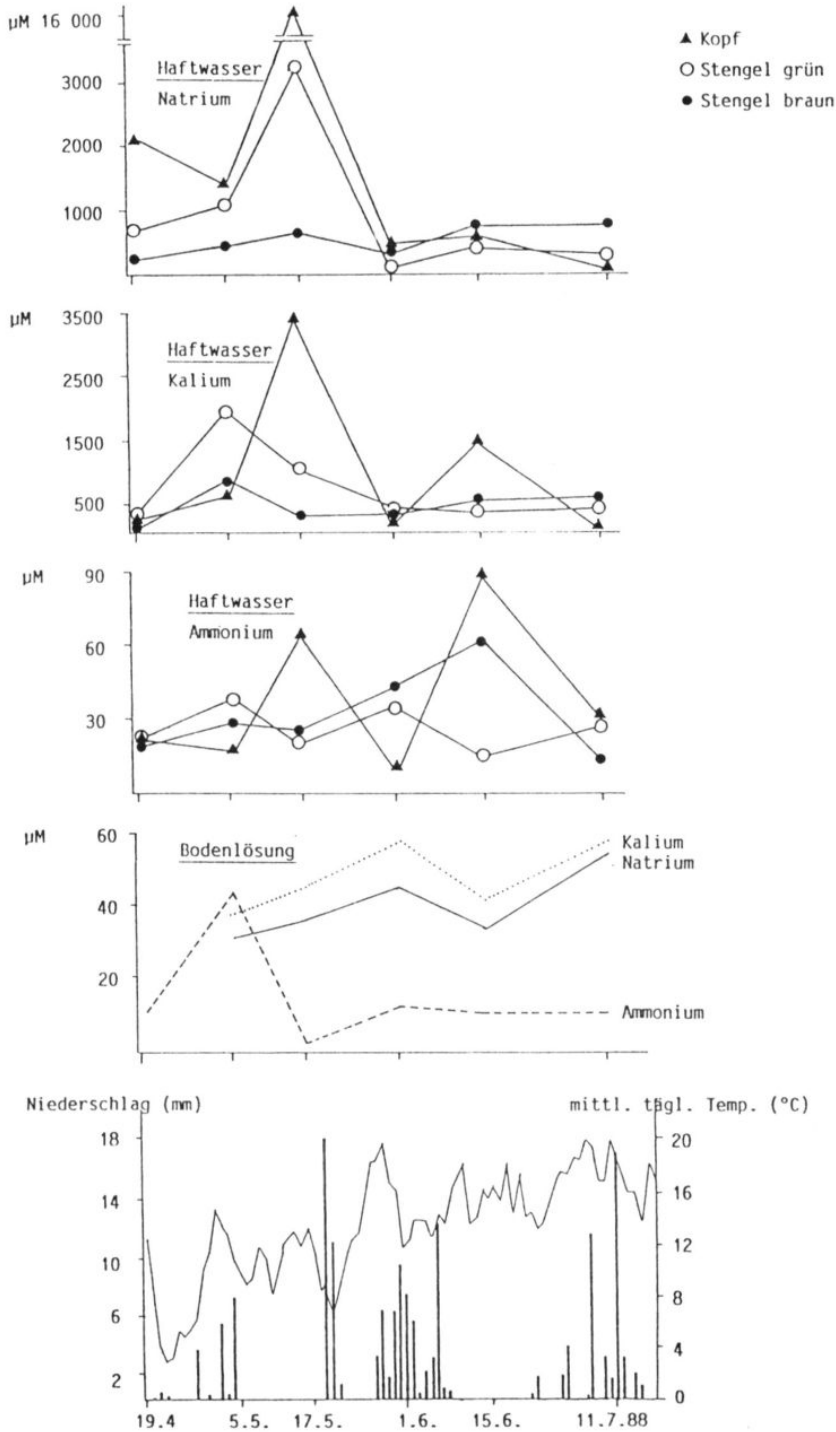


Abb. 15: Zeitliche Veränderung der Ionenkonzentration im Haftwasser von Sphagnum fallax und der Bodenlösung sowie der Witterungsverlauf.

Bei S. magellanicum lag die stärkste Anreicherungszone im Bereich der lebenden Stengelabschnitte. Hier kann ein Anreicherungsfaktor von 25 ermittelt werden. Damit übertreffen bei beiden Arten die Anreicherungsfaktoren für Kalium jene des Natriums.
BREHM (1971) findet Kaliumgehaltsschwankungen im Haftwasser von S. magellanicum von 69 bis 1969 μM
Die relativ stärkere Anreicherung von Kalium im Vergleich zu Natrium ist unerwartet, denn Kalium wird etwas stärker von den Austauscherplätzen der Zellwand sorbiert als Natrium. Die Bindungsaffinität der einwertigen Kationen steigt infolge des Hydratationseffekts mit zunehmender Größe des "nackten" Ions (BREUER & MELZER 1990). Die Wanderung der Kaliumionen sollte daher stärker verzögert werden als jene der Natriumionen.
Möglicherweise erfolgt aber ein Kaliumefflux aus den kaliumreichen Zellen des Köpfchens. BREHM (1971) kann ebenfalls nach Verdunstungsexperimenten mit ausschließlich aufsteigenden Kapillarwasserstrom im Haftwasser von S. magellanicum-Bulten höhere Anreicherungsfaktoren für Kalium als für Natrium nachweisen. Allerding weisen sowohl lebende als auch zuvor abgetötete Bulte dieses Phänomen auf, was wiederum gegen einen Kaliumefflux aus den lebenden Zellen spricht.

Die Ammoniumgehalte im Haftwasser sind vergleichsweise niedrig. Die Anreicherung von Ammonium im Haftwasser der Köpfchen bleibt gegenüber jenen der Alkaliionen zurück. Bezogen auf die Konzentration der Bodenlösung beträgt der Anreicherungsfaktor am 17. 5. bei S. fallax 16 und bei S. magellanicum 8 . Bei der letztgenannten Art ist die Anreicherung im Haftwasser der lebenden Stengelabschnitte etwas höher (Faktor 15).
Laut BREUER & MELZER (1990) ist der Unterschied in der Sorption zwischen diesen drei Ionen gering. Die Wanderung von Ammonium über den Ionenaustauscher müßte also ungefähr so stark verzögert werden wie die von Natrium und Kalium .
Zusätzlich zur Aufkonzentrierung im Evaporationsstrom ist die Nettomineralisation im Akrotelm als zusätzliche Ammoniumquelle zu berücksichtigen. Der Bereich der sich zersetzenden Torfmoosstengel wird vom aufsteigenden Kapillarstrom passiert. Es wäre daher eine stärkere Anreicherung zu erwarten, zumindest gegenüber dem Natrium, das in den (absterbenden) Torfmooszellen nur in geringen Mengen vorhanden ist (BREHM 1971).
Das abweichende Verhalten von Ammonium läßt sich nur durch parallel zum kapillaren Aufstieg erfolgende NH_4^+-konsumierende Prozesse erklären. Entweder wird es von Torfmoosen und Ericaceen aufgenommen oder nitrifiziert. Da kein Nitrat nachweisbar ist, müßte im letztgenannten Fall eine Nitrifikation nur bis zum N_2O erfolgen oder eine Denitrifikation unmittelbar anschließen. Für derartige Prozesse im aufsteigenden Kapillarwasserstrom gibt es bisher nur wage Hinweise (COLLINS et al. 1978, CHAPMAN & HEMOND 1982, HEMOND 1983), die eine Quantifizierung nicht zulassen. Eine Ammoniakverflüchtigung ist bei pH-Werten im untersuchten Köpfchenbereich zwischen 2,9 und 4,0 (BREHM 1971) auszuschließen.
Es ist sehr wahrscheinlich, daß im wesentlichen die kontinuierliche Aufnahme durch die Pflanzen für die geringen Ammoniumgehalte im Haftwasser verantwortlich ist.

Dies wird durch die Ergebnisse von Laboruntersuchungen von MELZER et al. (1989) bestätigt: "Die Ammoniumwerte im Haftwasser schwanken i. a. zwischen 0 und 5 µmol/l; die Konzentrationen im Pflanzenextrakt liegen zwischen 3 und 5 µmol/g TG. Unabhängig von der N-Zufuhr scheint der Ammoniumgehalt in den Chlorophyllzellen immer mehr oder weniger derselbe zu sein. Überschüssiges Ammonium wird in der Zelle sofort entgiftet oder an den Austauscher gebunden."
Im Freiland kommt zur Nährstoffaufnahme der Torfmoose noch jene der konkurrierenden Ericaceen hinzu, deren Wurzeln in der Zone der absterbenden Stengelabschnitte gehäuft vorkommen.

An dieser Stelle sei noch auf die irritierenden Konzentrationsverhältnisse vom 15. 6. eingegangen. Nach den Wetterdaten des Wetteramtes Kiel-Holtenau hat es vor dem Termin während sechs Tagen insgesamt nur 0,2 mm geregnet, bei Durchschnittstemperaturen zwischen 13 und 18°C. Es wäre demnach ein Anstieg der Natriumkonzentrationen zu erwarten.
Die Konzentrationsverhältnisse im Haftwasser lassen aber einen Niederschlag unmittelbar vor der Probenahme vermuten. Um diesem Widerspruch nachzugehen, wurden in der Tabelle 21 die Haftwassermengen, die sich zu den verschiedenen Meßterminen abpressen ließen, in Bezug gesetzt zu der Frischmasse der Torfmoose vor dem Abpressen. Die Ergebnisse dieser Berechnung bestätigen den Verdacht, daß es im Gegensatz zu Kiel- Holtenau vor der Probenahme im Felmer Moor geregnet haben muß. Dies machen besonders die stärker vom Niederschlag abhängigen Wassergehalte von S. fallax deutlich.

Datum	19.4.	5.5	17.5.	1.6.	15.6.	11.7
S. magellanicum	43,3	26,8	21,1	21,0	27,0	24,3
S. fallax	41,9	32,1	12,9	24,2	33,5	38,1

Tabelle:21
Die von den Torfmoosen S. magellanicum und S. fallax zu den verschiedenen Meßterminen abpreßbare Haftwassermenge in Prozent des Gesamtgewichtes der Torfmoose vor dem Pressen

Da der Regen in der Regel höhere Ammoniumgehalte aufweist als das oberflächennahe Bodenwasser, sind nach diesem Erklärungsmodell die an diesem Tag erhöhten Ammoniumgehalte auf die Einträge mit dem Regen zurückzuführen.

Abschließend bleibt festzuhalten: Ammoniumkonzentrationen, die im Verdacht stehen, die Nitratreduktaseaktivität zu hemmen oder gar toxisch zu sein, sind im Haftwasser nicht beobachtet worden. Die Konzentrationen im Niederschlag sind in der Regel heute wesentlich höher als im Bodenwasser, so daß, falls es zu toxischen Wirkungen kommen sollte, diese eher von den Niederschlägen zu erwarten sind, insbesondere von den Konzentrationen im Nebel und Tau (siehe Kapitel III.7 und abschließende Diskussion).

Kapitel III.11

Nettomineralisation in den akrotelmatischen Sphagnumtorfen

Die Nettomineralisation ist nur in den akrotelmatischen Torfe bestimmt worden, da dort der Großteil der N-Freisetzungen zu erwarten ist (SIKORA & KEENEY 1983) und die angewandte "Beutelmethode" in wassergesättigten Substraten keine befriedigenden Ergebnisse liefert (vgl. BREMNER & DOUGLAS 1971 und GERLACH 1978). Im Übrigen stand auch hier der Vergleich der beiden Torfmoosarten im Vordergrund.

Die Tabelle 22 zeigt die Ergebnisse der Nettomineralisationsuntersuchung im Akrotelm der Torfmoosrasen aus dem Jahr 1988.
Der jahreszeitliche Verlauf der Nettomineralisation zeigt ein deutliches Maximum im Frühjahr und Frühsommer. In der anschließenden Sommerperiode werden die Mineralisationsraten z.T. negativ, was sich theoretisch aus einer Netto-Immobilisation von Stickstoff durch die Mikroorganismen erklären läßt.

Sphagnum magellanicum

Periode		5.5.-24.5.	25.5.-14.6.	20.6.-14.7.	14.7.-7.8.	8.8.-1.9.	6.9.-30.9.	5.10.-8.11.
4-10 cm	x	4.7	54.7	21.1	-0.2	-5.1	-3.1	5.3
	s	7.7	14.0	-	9.5	0.7	-*	2.8
10-13 cm	x	1.6	71.2	-	-	1.3	-	4.3
	s	0.6	18.9	-	-	15.6	-	10.4
13-16 cm	x	22.4	168.6	10.0	-5.4	20.2	33.0	4.8
(10-16)	s	35.7	46.6	14.0	0.6	20.3	8.9	7.3

Sphagnum fallax

Periode		5.5.-24.5.	25.5.-14.6.	20.6.-14.7.	14.7.-7.8.	8.8.-1.9.	6.9.-30.9.	5.10.-8.11.
7-10 cm	x	21.0	95.7	-32.7	-15.5	0.9	-0.5	23.9
	s	2.9	35.4	-*	4.8	1.4	6.5	16.0
10-16 cm	x	25.5	146.4	239.7	176.3	155.8	90.0	-3.2
	s	7.8	40.1	164.5	48.0	26.4	3.5	4.1

Tabelle 22: Nettomineralisationsraten im abgstorbenen Torfmoosmaterial (μg/g TS) in verschiedenen Schichten des Akrotelms (Rasenniveau). Mittelwerte (x) aus i. d. R. 3 Parallelen und Standardabweichung (s). Die Tiefenangaben beziehen sich auf die Oberfläche der Torfmoosdecke. Bei S. magellanicum wurde die Schicht 10 - 16 cm in zwei Fraktionen getrennt, wenn deutliche morphologische oder farbliche Unterschiede zwischen diesen Stämmchenabschnitten erkennbar waren.
* Mittelwert aus nur zwei Parallelproben.

Die Nettomineralisationsraten in den Torfen unter den beiden im untersuchten Torfmoosarten unterscheiden sich beträchtlich. Unter S. fallax sind die Raten sowohl trockengewichtsbezogen als auch flächenbezogen fast immer höher als unter S. magellanicum. Für den Inkubationszeitraum ergeben sich N-Freisetzungen von 1,99 kg N/ha (S. magellanicum) bzw. 8,62 kg N/ha (S. fallax). Hochgerechnet für die Vegetationsperiode bedeutet dies eine Nettomineralisation von 2,43 kg N/ha bzw. 10,54 kg N/ha.
Die höchsten Nettomineralisationsraten pro Inkubationszeitraum werden in den untersten akrotelmatischen Schichten mit 239,7 μg N/g TS bei Sphagnum fallax und 168,6 μg N/g TS bei Sphagnum magellanicum erreicht.
Bemerkenswert ist, daß die unterschiedliche N-Freisetzung aus den Torfen der beiden untersuchten Sphagnumarten nicht auf unterschiedlichen N-Gehalten beruht. Die im Frühjahr 1989 gemessenen N-Gehalte lassen jedenfalls keinen signifikanten Unterschied erkennen. Vielmehr scheint die höhere Mineralisation von S. fallax-Torfen durch eine bessere Zersetzbarkeit der organischen Substanzen dieser Art bedingt zu sein.
Die aktuellen Ammoniumgehalte in den akrotelmatischen Torfen (Tabelle 23) schwanken bei S. magellanicum zwischen 4 und 21 μg N/g TS. Bei S. fallax sind sie meist höher, zwischen 5 bis 74 μg N/g TS.
Sowohl die NH_4^+-Gehalte als auch die Nettomineralisationsraten nehmen im Torfprofil von oben nach unten zu.

	4.5.	25.5.	19.6.	14.7.	8.8.	5.9.	5.10.
Sphagnum magellanicum							
4 - 10 cm	4.8	4.4	8.4	11.8	12.7	9.9	7.3
10 - 13 cm	5.0	7.9			20.6		14.3
10 - 16 cm			19.0	15.2		8.5	
13 - 16 cm	8.6	17.9			15.7		16.5
Sphagnum fallax							
7 - 10 cm	4.6	12.3	48.8	23.3	7.9	7.5	9.6
10 - 16 cm	32.2	33.2	73.6	37.0	13.9	66.5	26.5

Tabelle 23: Die durchschnittlichen aktuellen Ammoniumgehalte der Torfproben vor der Inkubation. Mittelwerte aus i. d. R. 3 Parallelen. Bemerkungen zu den untersuchten Schichten entsprechend den Angaben in der vorhergehenden Tabelle.

Das Mineralisationsmaximum im Mai/Juni ist vermutlich durch die Erwärmung der Mooroberfläche bedingt. In diesem Zeitraum nehmen zum einen die Bodentemperaturen besonders stark zu. Zum anderen stehen den Destruenten große Mengen abgestorbener organischer Substanz aus dem vorhergehenden Winterhalbjahr zur Verfügung.

Nach ROSSWALL & GRANHALL (1980) ist die Temperatur der wichtigste die Mineralisation regulierende Umweltfaktor. Die Feuchte spielt im Bereich zwischen 20 % und 100 % der Wasserhaltekapazität kaum eine Rolle. Erst unterhalb von 20 % wird die Nettomineralisation drastisch gehemmt.
Negative Nettomineralisationsraten in Moorböden sind in der Literatur häufig beschrieben (z.B. ROSSWALL & GRANHALL 1980, NEUBAUER 1982). Jedoch ist schwer zu beurteilen, ob diese Ergebnisse tatsächlich die unbeeinflußten Prozesse am Standort widerspiegeln oder Artefakte sind.
Beim Auslesen der Wurzeln und beim Beschicken der Inkubationsbeutel werden die Proben nämlich zwangsläufig zerkleinert und durchmischt. Dadurch wird die Aktivität der Mikroorganismen erhöht und die wachsende Mikrobenpopulation in den Beuteln inkorporiert zusätzliche Stickstoffmengen (RUNGE 1974, GERLACH 1973, NEUBAUER 1982).
NEUBAUER (1982) findet in den Schlenken süddeutscher Hochmoore negative Nettomineralisationsraten von -1 bis -4,3 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$. Lediglich in austrocknenden Schlenken kann er eine N-Freisetzung von bis zu 35,7 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ nachweisen.
An Bultstandorten sind seine Ergebnisse uneinheitlich. Hier treten sowohl N-Freisetzungsraten von 0,5 bis 3,6 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ als auch Immobilisationsraten von 4,1 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ auf.

ROSSWALL & GRANHALL (1980) nennen für subarktische Moore jährliche Mineralisationsraten in der Schicht von 0 - 30 cm von 8 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$, MARTIN & HOLDING (1978) ermitteln für englische Deckenmoore in der gleichen Schicht 9 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$.
Die von YERLY (1970) in einem Sphagnetum magellanici ermittelten jährliche N-Freisetzungsraten liegen deutlich niedriger. Allerdings muß man berücksichtigen, daß das von ihm untersuchte Moor relativ hoch auf 900 m ü.NN liegt. YERLY zufolge werden in den oberen 20 cm von 0,6 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ und in der Schicht 30 - 50 cm 4,9 kg N · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ freigesetzt. In einem Caricetum limosae stehen den Pflanzen nach seinen Angaben im Jahr 0,8 kg · ha^{-1} · $Jahr^{-1}$ mineralisierter Stickstoff zur Verfügung.

Die Untersuchungen zur Nettomineralisation in der vorliegenden Arbeit blieb bewußt auf die bereits abgestorbenen Stämmchenabschnitte beschränkt. Die Übergangszone zwischen totem und lebendem Gewebe ist nicht erfaßt. Während des Absterbens der Zellen ist mit weiteren N-Verlusten zu rechnen, so daß die ermittelten Mineralisationsraten die tatsächlichen N-Freisetzungen vermutlich unterschätzen. Die Erfassung der Nettomineralisation in dieser Zone entzieht sich der hier verwendeten Untersuchungsmethodik. Gäbe man Pflanzenmaterial dieser Zone in die Mineralisationsbeutel, würde eine vermutlich üblicherweise erfolgende Retranslokation der Nährstoffe aus den noch lebenden Zellen in höhere Stengelabschnitte unterbunden.

Die gefundenen aktuellen NH_4^+-Gehalte stimmen gut mit den Angaben von YERLY (1970) und NEUBAUER (1982) überein. YERLY (1970) nennt aktuelle Ammoniumgehalte für ein Sphagnetum magellanici in der Schweiz in Tiefen von 10 bis 150 cm unter der Torfmoosoberfläche von 13,1 bis 17,4 μg N/g TS.
NEUBAUER (1982) berichtet von stark schwankenden aktuellen Ammoniumgehalten in den Torfen süddeutscher Hochmoore. In den Sommermonaten findet er unter Bulten in 40 cm Tiefe 9 bis 70 μg NH_4^+-N/g TS, in den Schlenken in 20 cm Tiefe 24 bis 42 μg NH_4^+-N/g TS. In Schlenkenoberflächen, die zeitweise austrocknen, kann er bis zu 147 μg NH_4^+-N/g TS nachweisen.

Die von WAUGHMAN (1980) und WAUGHMAN & BELLAMY (1980) in oberflächennahen Torfen in süddeutschen Hochmooren ermittelten NH_4^+-Konzentrationen liegen wesentlich höher als jene der zuvor zitierten Autoren.
WAUGHMAN (1980) ermittelt durchschnittliche Ammoniumgehalte von 150 μg N/g TS mit ebenfalls hohen Streuungen zwischen 30 und 250 μg N/g TS. WAUGHMAN & BELLAMY (1980) geben aktuelle Gehalte von 90 bis 130 μg NH_4^+-N/g TS an.
Leider fehlen in Veröffentlichungen der letzgenannten Autoren Angaben, auf welches Niveau sich die Tiefangaben der beprobten Torfschicht beziehen. Aus dem Zusammenhang läßt sich jedoch vermuten, daß die obersten Zentimeter des Katotelms untersucht wurden. Dies würde bedeuten, daß eine Torfschicht beprobt wurde, die an die in dieser Arbeit untersuchte Schicht nach unten hin anschließt. Dort sind aufgrund des im Kapitel "Bodenwasserparameter" beschriebenen Konzentrationsgradienten höhere Ammoniumgehalte zu erwarten.
Die Angaben von ROSSWALL & GRANHALL (1980) bestätigen die Zunahme der Ammoniumgehalte mit zunehmender Tiefe. In dem von ihnen untersuchten subarktischen Moor liegen die Ammoniumkonzentrationen in den oberen Schichten des Profiles (5 bis 20 cm bezogen auf die Torfmoosoberfläche) zwischen 168 μg N/g TS und 279 μg N/g TS. Allerdings sind die untersuchten Standorte nur mit Vorbehalt vergleichbar. Die pH-Werte in den von ROSSWALL & GRANHALL (1980) untersuchten Mooren liegen bei 4,8. Im Vergleich dazu bewegen sich die pH-Werte im Felmer Moor unterhalb von 4,3 (vgl. Kapitel III.9).
THÖNES & RUDOLPH (1983) geben für Kulturmaterial von S. magellanicum NH_4^+-Gehalte in den braunen Stämmchenabschnitten von 73 μg N/g TS an. Dieser Wert liegt etwas höher als die in Tabelle 23 für diese Torfmoosart aufgeführten Werte. Bei Freilandmaterial ist zu berücksichtigen, daß die Ammoniumgehalte im Akrotelm durch die Nährstoffaufnahme der Ericaceen verringert werden.

Kapitel III.12

Nitrat- und Ammoniumaufnahme der Torfmoose

Um die unterschiedliche Reaktion der Torfmoosarten auf eine Nitrat- bzw. Ammoniumdüngung interpretieren zu können, wurden ergänzende Untersuchungen zur Aufnahme dieser Ionen durchgeführt. Da es bei diesen Experimenten um den Vergleich dieser beiden Arten unter standardisierten Bedingungen und nicht um eine Untersuchung zur Physiologie der Nährstoffaufnahme ging, konnten folgende Vereinfachungen des experimentellen Ansatzes inkauf genommen werden:
In den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen wurde mit der Messung der Nährstoffaufnahme erst 5 Minuten nach dem Einbringen der Torfmoose in die Nährlösung begonnen. In den ersten Minuten nach Einbringen der Torfmoose in die Nährlösung findet ein Ionenaustausch an den Austauscherplätzen der Torfmooszellwände statt. Da die Kationenaustauschkapazität der beiden Arten unterschiedlich ist, können diese Vorgänge Unterschiede in der Nährstoffaufnahme vortäuschen. Nach Ablauf der 5 Minutenfrist sind die Austauschvorgänge von einwertigen Kationen an den Zellwänden weitgehend abgeschlossen (ANSCHÜTZ & GESSNER 1954, CLYMO 1963), und die mit den Torfmoosen eingeschleppten Haftwassermengen sind gleichmäßig verteilt. Somit wird die parallel zu den Austauschvorgängen erfolgende Nährstoffaufnahme in den ersten 5 Minuten nicht erfaßt. Dies ist bei der Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen.

Die Konzentrationen in der Nährlösung wurden nicht durch regelmäßiges Umsetzen der Torfmoose annähernd konstant gehalten. Da die Aufnahmeraten konzentrationsabhängig sind, ist daher bei der Interpretation der Ergebnisse eine Abnahme der Aufnahmeraten infolge der Konzentrationsabnahme im Laufe des Experimentes einzubeziehen. Das gewählte Verfahren hat aber folgende Vorteile:

- es tritt nur einmal, zu Beginn des Experimentes, die oben erwähnte scheinbare Nährstoffaufnahme durch den Ionenaustausch an der Torfmooszellwand auf.
- die Änderung des pH-Wertes sowie der Kalium- und Natriumflux kann kontinuierlich beobachtet werden, ohne daß sich das an den Austauscherplätzen der Zellwände fortwährend einstellende Gleichgewicht durch einen Nährlösungswechsel gestört wird (wesentliche Vereinfachung für die Abschätzung des Protoneneffluxes)
- die Wiederaufnahme von Kaliumionen, die zu Beginn des Experimentes von den Zellen abgegeben werden, konnte nur so auch in einer ursprünglich kaliumfreien Nährlösung (NH_4^+- und NO_3^--Salze in destilliertem Wasser) beobachtet werden.

Die oben genannten Nachteile des Verfahrens wurden gemindert, indem relativ wenig Torfmoosmaterial in die Nährlösung gegeben und die Anfangskonzentration relativ hoch (250 μM) gewählt wurde.

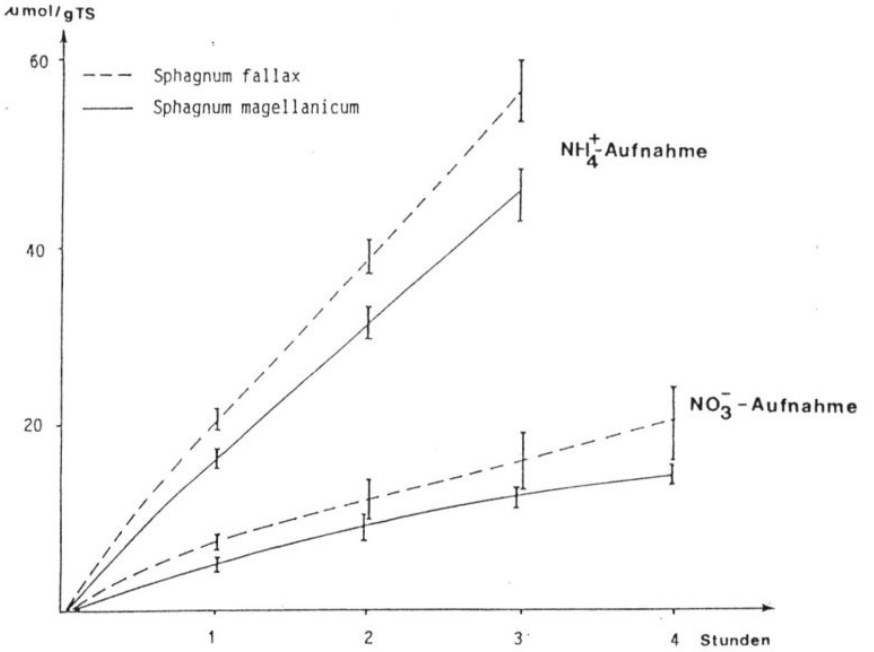


Abb. 16: Nitrat- und Ammoniumaufnahme von S. magellanicum und S. fallax aus einer 250 µM Ammonium- bzw. Nitratlösung. Mittelwert aus 4 Parallelen sowie Standardabweichung.

Abbildung 16 zeigt den Vergleich zwischen der Nitrat- und Ammoniumaufnahme der beiden untersuchten Arten in den ersten Stunden des Experimentes. In diesem Fall wurden Pflanzen verwendet, die zuvor nicht durch das Beregnen mit destilliertem Wasser "ausgehungert" worden waren. Die Stickstoffionen (250 µM) wurden in einer Ionenmatrix angeboten, die annähernd der des Beregnungsexperiments entsprach (s. Kapitel II.2). Die Einzelergebnisse sind der Tabelle im Anhang zu entnehmen.

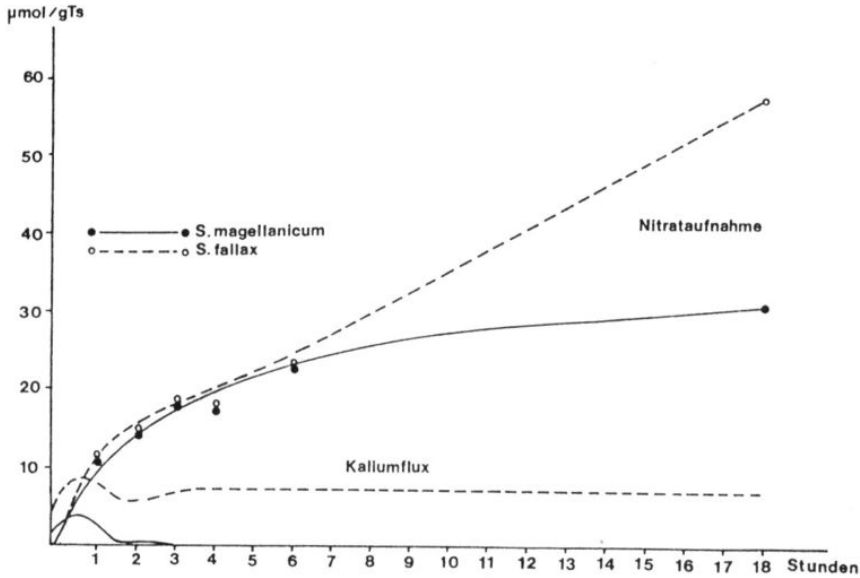
Die Nitrataufnahme der beiden untersuchten Torfmoosarten beginnt sofort ohne eine lag-Phase. Im Vergleich zur Ammoniumaufnahme erfolgt die Nitrataufnahme wesentlich langsamer.
In der ersten Stunde werden von S. magellanicum 5,0 µmol/gTS, von S. fallax 7,1 µmol/gTS aufgenommen. Die Unterschiede zwischen den Arten in den kumulierten Aufnahmemengen sind erst nach 6 Stunden signifikant (Signifikanzniveau: 0,05). Zu diesem Zeitpunkt hat die Nitratkonzentation in den Nährlösungen um durchschnittlich 20 bzw. 22 % abgenommen.
In den letzten 12 Stunden der Untersuchung, von der 6. bis zur 18. Stunde, beträgt die durchschnittliche Aufnahmerate bei S. magellanicum nur noch 1,0 $\mu mol*gTS^{-1}*h^{-1}$. Demgegenüber hält S. fallax eine relativ hohe Aufnahmerate von ca 3,0 $\mu mol*gTS^{-1}*h^{-1}$ aufrecht. Bei der letztgenannten Art bleibt der
Kurvenverlauf bis zum Schluß, trotz einer Abnahme der Außenkonzentrationen nach 18 Stunden um durchschnittlich 57 %, annähernd linear.

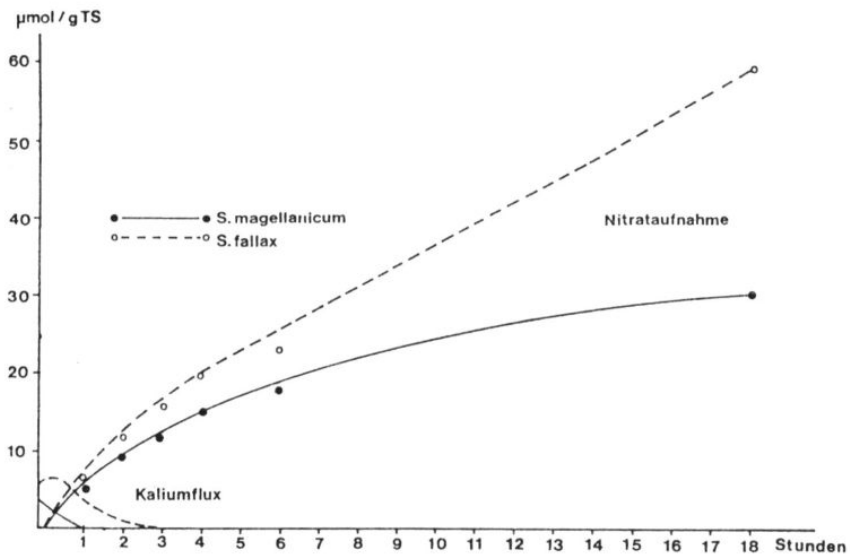
Demgegenüber sinken die Aufnahmeraten von S. magellanicum bis zur 18. Stunde stark ab, obwohl die Nitratkonzentration in diesen Nährlösungen nur um durchschnittlich 41 % abgenommen hatte.

Da die Außenkonzentrationen in der Nährlösung nicht konstant gehalten wurden, läßt sich eine Sättigung der Nitrataufnahme bei S. magellanicum durch den Versuchsansatz nicht beweisen. Die Abnahme der Aufnahmeraten bei S. magellanicum ist aber so deutlich, daß sie nicht nur aus der Konzentrationsabnahme des Nitrats in der Nährlösung erklärt werden kann. Diese Schlußfolgerung wird gestützt durch die Tatsache, daß die initialen Nitrataufnahmeraten nicht linear mit der Außenkonzentration fallen. In einem hier nicht dargestellten entsprechenden Experiment mit einer nur 50 μM Nitratlösung betrug die Aufnahmerate von Sphagnum magellanicum in der ersten Stunde 2,1 μmol/gTS. Sphagnum fallax wies auch hier mit 2,5 μmol Nitrat/gTS eine höhere Aufnahmerate auf.

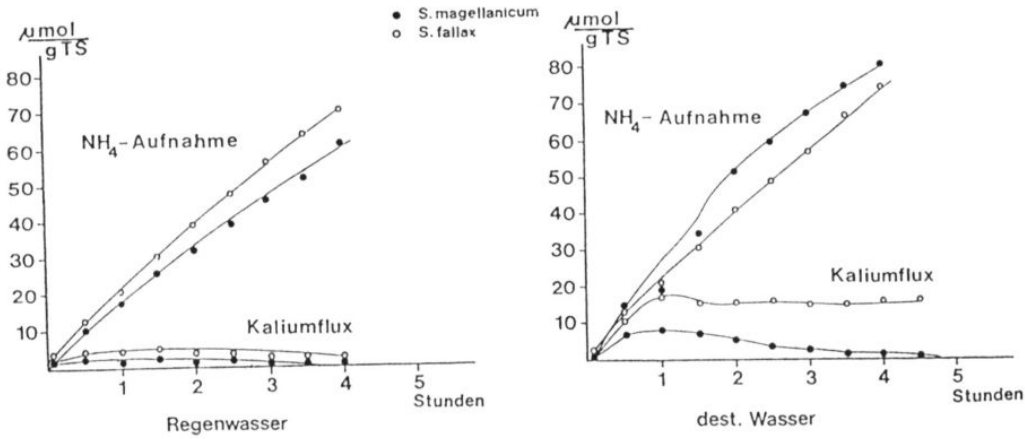
Ammonium wird wesentlich schneller aufgenommen als Nitrat. Die Unterschiede in den Aufnahmeraten (17,6 μmol/gTS bei S. magellanicum und 21,0 μmol/gTS bei S. fallax) zwischen den Arten sind bereits nach einer Stunde signifikant (Signifikanzniveau: 0,05).
In den darauf folgenden Stunden sind die Aufnahmeraten etwas niedriger. Eine kontinuierliche Verlangsamung der Aufnahme, wie bei der Nitrataufnahme von S. magellanicum, ist aber bei der Ammoniumaufnahme nicht feststellbar. Nach 3 Stunden beträgt die kumulierte Aufnahme 45,1 μmol/gTS bei S. magellanicum bzw. 56 μmol/gTS bei S. fallax. Zu diesem Zeitpunkt beträgt die Abnahme der Ammoniumkonzentration im Außenmedium 41 % (S. magellanicum) bzw. 63 % (S. fallax).

Zur Untersuchung des Einflusses des Ernährungszustandes der Torfmoose und der Ionenmatrix der Nährlösung auf die Aufnahmeraten von Nitrat und Ammonium wurden die oben beschrieben Experimente mit Torfmoosen wiederholt, die zuvor über eine Woche mit destilliertem Wasser begossen worden waren. Die N-Verbindungen wurden ebenfalls in destilliertem Wasser angeboten. Die Ergebnisse sind in den Abbildung 17 und 18 zusammengefaßt; zum Vergleich sind die Daten des vorangegangenen Experimentes entsprechend dargestellt. Die Einzelergebnisse sind in der Anhangstabelle 8 aufgeführt. Die Graphik zeigt darüber hinaus den Kalium-Flux, der während des Experiments zu beobachten ist.





Abbildungen 17a und 17b: Kumulierte Nitrataufnahme von S. magellanicum und S. fallax aus einer 250 μM $NaNO_3$-Lösung, gelöst in destilliertem Wasser (Versuch: a) oder gelöst in einer "Reinregen"-Lösung (Versuch: b). Es wurden zuvor ausgehungerte (Versuch a) oder nicht ausgehungerte Pflanzen (Versuch b) untersucht. Mittelwerte aus i. d. R. 4 Parallelen.
Parallel dazu kumulierte Kaliumabgabe bzw. Wiederaufnahme durch die beiden Torfmoosarten.



Abbildungen 18a und 18b: Kumulierte Ammoniumaufnahme von S. magellanicum und S. fallax aus einer 250 µM NH_4^+-Lösung (angeboten als $(NH_4^+)_2SO_4$) gelöst in destilliertem Wasser (Versuch b) oder gelöst in einer "Reinregen"-Lösung (Versuch a). Es wurden zuvor ausgehungerte (Versuch b) oder nicht ausgehungerte Pflanzen (Versuch a) untersucht. Mittelwerte aus i. d. R. 4 Parallelen. Parallel dazu kumulierte Kaliumabgabe bzw. Wiederaufnahme durch die beiden Torfmoosarten.

Nach einwöchigem Begießen mit destilliertem Wasser sind die Nitrataufnahmeraten in der ersten Stunde deutlich höher (10,8 µmol/gTS bei S. magellanicum bzw. 11.3 µmol/gTS bei S. fallax), gleichen sich aber im weiteren Verlauf an die Ergebnisse der unbehandelten Torfmoose an. Nach 18 Stunden ist kein signifikanter Unterschied zwischen den aufgenommenen kumulierten Nitratmengen in der Hunger- und der Normalvariante mehr feststellbar.
Der Unterschied zwischen den Nitratmengen, die von den beiden Arten am Ende des Versuchs aufgenommen wurden, ist jedoch signifikant (Signifikanzniveau: 0,05).
Auch bei einer Applikation von einer 50 µM Nitratlösung sind bei den derart vorbehandelten Pflanzen die initialen Nitrataufnahmeraten höher. Sie betragen in der ersten Stunde 2,5 µmol Nitrat/gTS (S. magellanicum) bzw. 3,3 µmol Nitrat/gTS (S. fallax). In der zweiten Stunde ist auch hier eine Angleichung der Aufnahmeraten der nährstoffverarmten und der unbehandelten Pflanzen feststellbar.

Die initialen Ammoniumaufnahmeraten wurden durch eine zuvor herbeigeführte Nährstoffverarmung im Unterschied zur Nitrataufnahme kaum verändert. Die zuvor mit dest. Wasser behandelten Torfmoose nehmen in der ersten Stunde 16,5 µmol/gTS (S. magellanicum) bzw. 20,1 µmol/gTS (S. fallax) auf. Nach 4 Stunden jedoch ist die Ammoniumaufnahme durch diese Pflanzen im Vergleich zu den nicht ausgehungerten Exemplaren deutlich höher (79,9 µmol/gTS bei S. magellanicum und 74,1 µmol/gTS bei S. fallax). Die Tatsache, daß S. magellanicum hier höhere Aufnahmeraten erreicht als S. fallax, ist wahrscheinlich auf eine Schädigung von S. fallax durch die

Vorbehandlung und das Ionenmilieu der Nährlösung zurückzuführen. Für diese Annahme sprechen die bei S. fallax beobachteten Kaliumverluste.

Sowohl die Nitrat- als auch die Ammoniumaufnahme geht zu Beginn des Experimentes bei beiden Arten mit einem Kaliumefflux einher.
Wie die Abbildungen zeigen, werden die Kaliumionen von S. magellanicum innerhalb weniger Stunden wieder resorbiert.
Bei S. fallax dauert dieser Vorgang generell länger. Bei den nährstoffverarmten Pflanzen, denen das Nitrat- bzw. das Ammoniumsalz in destilliertem Wasser angeboten wurde, ist der Kaliumausstrom aus den Torfmooszellen deutlich höher. Dies gilt sowohl für die Ammonium- als auch für die Nitrataufnahme. In beiden Fällen ist der Kaliumefflux bei S. fallax höher und führt in destilliertem Wasser zu nachhaltigen Kaliumverlusten.
Eine Parallelprobe des Nitrataufnahmeversuchs mußte aus der Auswertung ausgeschlossen werden, da es zu einem exponentiellen Anstieg des Kaliumgehaltes in der Nährlösung kam. Hier ist es vermutlich zu einem "Auslaufen" der Zellen infolge einer Zerstörung der Zellmembranen gekommen.
Vermutlich führt die geringe Osmolarität dieser Nährlösung zu einer Destabilisierung der Membranen.

Die Nitrataufnahme sollte theoretisch mit einer äquivalenten Abgabe von OH^--Ionen einhergehen und den pH-Wert im umgebenden Milieu erhöhen. Stattdessen ist bei der Nitrataufnahme der Torfmoose eine pH-Erniedrigung feststellbar. Aufgrund dieses unerwarteten Ergebnisses wurde der Versuch wiederholt und die Natriumkonzentration kontinuierlich beobachtet. Es zeigte sich, daß die beobachtete pH-Erniedrigung mit einer Natriumaufnahme einhergeht.
Bei S. magellanicum steht einer Nitrataufnahme von 30 μmol/gTS am Ende des Versuchs eine Natriumaufnahme von 101 μmol/gTS gegenüber. Bei S. fallax lauten die entsprechenden Zahlen 58 μmol/gTS Nitrat und 127 μmol/gTS Natrium. In beiden Fällen ergibt sich ein Überschuß der Kationenaufnahme von ca. 70 μmol/gTS, der die Versauerung der Nährlösung erklären könnte.

Die Ammoniumaufnahme geht ebenfalls mit einer Versauerung der Nährlösung einher. Berechnet man aufgrund der pH-Änderung die Protonenabgabe, so haben am Ende des Experimentes beide Arten ca. 57 μmol/gTS an das umgebende Milieu abgegeben. Das ist etwas weniger als die bis zu diesem Zeitpunkt aufgenommene Ammoniummenge.
Diese Berechnung kann jedoch nur eine grobe Schätzung der Protonenabgabe darstellen, weil sich die Kationenaustauschkapazität an den Zellwänden parallel zur Versauerung der Inkubationslösung ändert und desweiteren mit einer Abgabe organischer Säuren ins Inkubationsmedium gerechnet werden muß.
Außerdem geht die Ammoniumaufnahme neben der H^+-Abgabe auch noch mit einem Kalium- und Natriumefflux einher (siehe Abb. 18a, 18b). Leider konnte nur der Kaliumgehalt der Nährlösung kontinuierlich gemessen werden. Für eine exakte

Messung des Natriumgehaltes war die entnommene Probemenge meist zu gering. Nach den durchgeführten Messungen zeigt der Natriumausstrom aber qualitativ wie quantitativ einen ähnlichen Verlauf wie der des Kaliums.

Um die ökologische Bedeutung der ermittelten Nährstoffaufnahmeraten am natürlichen Standort besser abschätzen zu können, wurden nach einer Beregnung die Nitratgehalte in natürlich gelagerten Torfmoospolstern untersucht. Auf ein entsprechendes Experiment mit Ammonium wurde nach Vorversuchen, wegen des interferierenden Kationenaustausches, verzichtet.

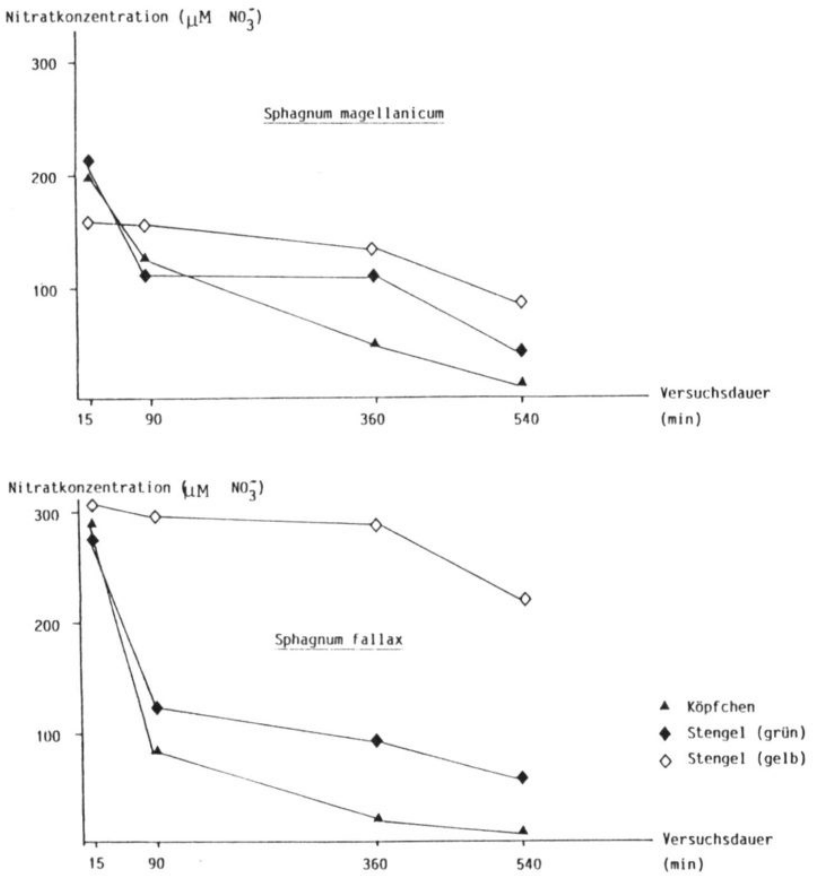


Abbildung 19: Veränderung des Nitratgehaltes im Haftwassser von S. magellanicum und S. fallax nach der Beregnung mit einer 500 µM $NaNO_3$-Lösung (40 l/m^2); Mittelwerte aus drei Parallelen.

Die Abbildung 19 zeigt die Auswirkungen der Nitrataufnahme auf den Nitratgehalt im Haftwasser der Torfmoospolster. Selbst nach dem Begießen mit einer 500 μM Nitratlösung ist bereits nach 6 Stunden fast kein Nitrat mehr in der Köpfchenschicht der Sphagnenrasen nachweisbar.
Bei den lebenden Stengeln kann ebenfalls eine schnelle, wenn auch etwas geringere Nitrataufnahme festgestellt werden. Die höheren Ausgangskonzentration im Haftwasser von S. fallax sind auf dessen geringere Wasserspeicherkapazität und den damit verbundenen höheren Wasseraustausch beim Begießen zurückzuführen. Im weiteren Verlauf bewirkt die geringere Haftwassermenge und die höhere Nitrataufnahmerate bei S. fallax eine schnellere Abnahme der Nitratkonzentration in der Außenlösung.
Aus diesem Zusammenhang wird deutlich, daß es für S. fallax aufgrund seiner geringeren Wasserhaltekapazität 'ökologisch zweckmäßig' ist, die Assimilation des nur kurzzeitig während Regenfällen verfügbaren Nitrats durch eine schnellere Aufnahme zu gewährleisten.

Literaturangaben über die Nitrataufnahme von S. magellanicum liegen von DEISING (1987a) BAYLEY et al. (1987) und MELZER et al. (1989) vor.
DEISING (1987a) konnte in einer halbstündig erneuerten 100 μM KNO_3-Lösung eine über zwei Stunden lineare Nitrataufnahme von ca. 7,5 $\mu mol*gTS^{-1}*h^{-1}$ feststellen ("NO_3 depleted plants").
Berücksichtigt man die geringere Nitratkonzentration der von DEISING (1987a) verwendeten Nährlösung, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit den Aufnahmeraten der zuvor "nährstoffverarmten" Torfmoose in der vorliegenden Arbeit.
MELZER et al. (1989) fanden wesentlich geringere Aufnahmeraten. Sie konnten in einer 100 μM KNO_3-Lösung eine Nitrataufnahme in der ersten Stunde von ungefähr 2,9 μmol/gTS und über weitere 4 Stunden eine annähernd lineare Aufnahmerate von 1,9 $\mu mol*gTS^{-1}*h^{-1}$ feststellen.
Da MELZER et al. für diesen Versuch keine Angaben über eine zuvor durchgeführte nährstoffverarmende Prozedur machen, ist vermutlich der unterschiedliche Ernährungszustand der Torfmoose für die zitierten Unterschiede in den Aufnahmeraten verantwortlich. Wie ein Vergleich der Aufnahmeraten der "nährstoffverarmten" Pflanzen mit den unbehandelten Pflanzen in der vorliegenden Arbeit zeigt, hat der Ernährungszustand der Torfmoose einen erheblichen Einfluß auf die initialen Aufnahmeraten.
Im weiteren Verlauf nehmen bei den Versuchen von MELZER et al. (1989) die Nitrataufnahmeraten leicht ab. Allerdings bleiben sie über den Meßzeitraum von 1 bis 4 Stunde noch annähernd linear. Eine Sättigung wird nicht erkennbar.

BAYLEY et al. (1987) konnten in einem kanadischen oligotrophen Niedermoor nachweisen, daß S. magellanicum-Rasen während einer 4-stündigen Beregnung mit einer 560 μM $NO3^-$-Lösung über 99 % des Nitrates aufnehmen; somit nahezu kein Nitrat das Bodenwasser erreicht. In einem Laborexperiment wurden, wie im Beregnungsexperiment dieser Arbeit, abnehmende Nitrataufnahmeraten vom Köpfen zum braunen Stengel feststellen. Es wurde ebenfalls eine Nitrataufnahme der braunen Stengelabschnitte nachgewiesen.

DEISING (1987a) konnte feststellen, daß die Nitrataufnahme bei S. magellanicum ohne eine lag-Phase sofort nach der Applikation beginnt. Dies konnte von MELZER et al. (1989) und auch durch die vorliegende Arbeit bestätigt und für weitere Torfmoosarten nachgewiesen werden.

Das Fehlen einer lag-Phase und die besonders hohen initialen Nitrataufnahmeraten versetzen die Torfmoose in die Lage, das durch Niederschläge zugeführte Nitrat nahezu vollständig zu nutzen und die konkurrierenden Phanerogamen von dieser Stickstoffquelle auszuschließen.

Auch MELZER et al. (1989) konnten bei Haftwasseruntersuchungen an zuvor "ausgehungerten" S. magellanicum-Pflanzen, bei ähnlichen Ausgangs-konzentrationen wie im entsprechenden Experiment der vorliegenden Arbeit, bereits nach 3 Stunden nahezu kein Nitrat im Haftwasser mehr nachweisen.

Die Untersuchungen zur Nitrataufnahme machen die Tatsache verständlich, daß Nitrat in tiefere Schichten des Akrotelms und ins Bodenwasser nur nach sehr ergiebigen Niederschlägen oder Starkregenereignissen eingetragen wird,- es sei denn, es ist zuvor eine Sättigung des N-Bedarfs der Torfmoose eingetreten (siehe Kapitel III.8 und III.9).

Die Ammoniumaufnahme von S. magellanicum wurde von MELZER et al. (1989) untersucht. Die Ergebnisse decken sich weitgehend mit den oben ausgeführten der vorliegenden Arbeit. Allerdings stellen MELZER et al. höhere NH_4^+-Aufnahmeraten fest. Aus einer 100 μM NH_4Cl-Lösung wurden in der ersten Stunde über 35 μmol/gTS aufgenommen. Nach 4 Stunden beträgt die kumulierte Aufnahme ca. 88 μmol/gTS.
Neben Unterschieden im Ernährungszustand sind hier zusätzlich methodische Unterschiede zu berücksichtigen. Bei den Versuchen von MELZER et al. (1989) werden die ins Cytoplasma aufgenommenen Ammoniumionen nicht von dem am Ionenaustauscher adsorbierten Anteil differenziert. Weiterhin ist zu erwarten, daß die unterschiedlichen Begleitanionen (hier Sulphat, dort Chlorid) die Ammoniumaufnahme beeinflussen.
Für die Beurteilung der Wirkung N-haltiger Depositionen auf Torfmoose kann ein weiteres Untersuchungsergebnis von MELZER et al. (1989) interessant werden: Die Nitrat- und Ammoniumaufnahme hemmen sich bei Torfmoosen gegenseitig.

Abschließend erscheint ein Vergleich der Nährstoffaufnahmeraten mit den entsprechenden Aktivitäten der assimilierenden Enzyme sinnvoll.
Ein Vergleich der Nitrataufnahmeraten mit den in Kapitel III.13 dokumentierten Nitratreduktase-Aktivitäten zeigt, daß die initialen Aufnahmeraten die, für die beiden Arten beschriebenen, Nitratreduktaseaktivitäten übersteigen. Eine Limitierung der NR-Aktivität durch die Aufnahmegeschwindigkeit ist daher nicht wahrscheinlich. Beim Vergleich der Arten ist bemerkenswert, daß S. fallax trotz der höheren Nitrataufnahmeraten niedrigere NR-Aktivitäten hat.
Ein Vergleich der NR-Aktivität mit anderen Parametern ist allerdings problematisch, da die im in-vivo Test ermittelten Werte nicht unbedingt die Verhältnisse in der intakten Pflanze widerspiegeln (NAIK et al. 1982).

Nach GABRIEL (1983) ist Sphagnum magellanicum aufgrund seines cytoplasmatischen NH_4^+-assimilierenden Enzymbestecks (Glutaminsynthetase und Asparaginsynthetase) in der Lage, große Mengen Ammonium in Form von Asparagin festzulegen. GABRIEL (1983:96) folgert aus dem Verhältnis der Glutaminsynthetase-/Glutamatsyntase-Aktivität und dem hohen Asparagingehalt in den von ihr untersuchten Torfmoosen, daß es sich um einen "Entgiftungsmechanismus" für Ammonium handelt.
Im Gegensatz zu zahlreichen in der Literatur dokumentierten Analysen von Ammoniumgehalten in Hochmoorwässern (s. Kapitel III.9) und den im Felmer Moor ermittelten Ammoniumgehalten in der Bodenlösung geht die Autorin davon aus, daß die Standorte der von ihr untersuchten Torfmoose ammoniumreich seien (GABRIEL 1983:83 - 84).
Der Widerspruch zwischen diesen Auffassungen wird jedoch relativiert, wenn man nicht nur das N-Angebot der Bodenlösung, sondern auch die atmosphärischen Ammoniumeinträge berücksichtigt.
So weist schon GABRIEL (1983:85) darauf hin, daß die Torfmoose aus einem schwedischen Hochmoor (Komosse), in das geringe N-Mengen eingetragen werden, wesentlich geringere GS- und höhere GOGAT-Aktivitäten aufweisen.

Als weiteres NH_4^+-assimilierendes Enzym konnte in Torfmoosen die Glutamat-Dehydrogenase von JACUBOWSKI & RUDOLPH (1989) und TAKAMI et al. (1990) nachgewiesen werden. Die Aktivität dieses Enzyms in Torfmoosen im Freiland ist allerding nahe der Nachweisgrenze. In relativ ammoniumreichen Fermenterkulturen läßt sich die GDH-Aktivität aber erheblich steigern (JACUBOWSKI & RUDOLPH 1989). S. fallax entwickelt hier deutlich höhere Enzymaktivitäten als S. magellanicum.

Kapitel III.13

Nitratreduktaseaktivität in den Torfmoosen:

Die Nitratreduktaseaktivität von Torfmoosen ist bereits intensiv physiologisch erforscht. Insbesondere die Arbeitsgruppe von RUDOLPH (Universität Kiel) konnte wichtige Ergebnisse zur Charakterisierung des Enzyms und der Regulation der Enzymaktivität beitragen. Sphagnen sind demnach in der Lage, die zugeführten, geringen Nitratmengen effektiv zu nutzen: Die Induktion der Enzymaktivität erfolgt sehr rasch, und bereits zwei Stunden nach einem Nitratangebot ist eine de novo Synthese des Enzyms nachweisbar (DEISING & RUDOLPH 1987). Die NO_3^--Assimilation des Enzyms ist lichtunabhängig (DEISING & RUDOLPH 1988), so daß Nitratniederschläge bei Tag und Nacht sofort genutzt werden können.
Es liegen auch bereits Erkenntnisse über Unterschiede in der NR-Aktivität der beiden Arten S. magellanicum und S. fallax vor; so ist die NR-Aktivität von S. magellanicum höher und reagiert weniger stark auf die Ammoniumkonzentrationen in der Beregnungslösung (DEISING 1987a).

Im Freiland, in den bereits vielfach zitierten Southern Pennines, werden seit Jahren NR-Aktivitäten von Torfmoosen von der Arbeitsgruppe von LEE (Universität Manchester) gemessen. Aus den Ergebnissen leiten die dort arbeitenden Wissenschaftler weitreichende Aussagen über die N-Versorgung der Moore und die Ursachen der dort zu beobachtenden Verarmung der Torfmoosflora ab (z.B. PRESS & LEE 1982, LEE & WOODIN 1988).

In den im folgenden dargestellten Untersuchungen gilt es zu prüfen, ob die Messung der NR-Aktivität im Freiland Möglichkeiten eröffnet, die N-Versorgung der Torfmoose am Standort zu beurteilen, und ob sich aus den diesbezüglichen Unterschieden der Arten Aussagen über die Beeinflussung der Konkurrenz durch die N-Depositionen ableiten lassen.

Die NR-Aktivität der Torfmoose wurde sowohl unter den dauerhaften Überdachungen als auch unter zusätzlich installierten einfachen Foliendächern untersucht. Letztere waren notwendig, weil die permanent überdachten Flächen durch die umfangreiche Probenentnahme zu stark gestört worden wären. Außerdem boten die Zusatzdächer die Möglichkeit, die Beregnung willkürlich zu variieren, um den Einfluß der im Hauptexperiment verwendeten Regenlösung systematisch untersuchen zu können.

Abbildung 20 zeigt den Induktionsverlauf der NR-Aktivität in den beiden untersuchten Torfmoosarten. Die maximale NR-Aktivität wird bei beiden 6 - 8 Stunden nach der Nitratgabe erreicht. Die induzierte NR-Aktivität ist bei S. magellanicum wesentlich höher als bei S. fallax - ein Ergebnis, das in allen nachfolgenden Experimenten bestätigt wurde.
Hinsichtlich des Induktionsverlaufs stimmen die Ergebnisse mit jenen von DEISING (1987a) und MELZER et al. (1989) gut überein.

Die Unterschiede zwischen den beiden Arten, die DEISING (1987a) beschreibt, konnten bestätigt werden. Demnach ist die maximale NR-Aktivität von S. magellanicum um mehr als 100 % höher als die von S. fallax.

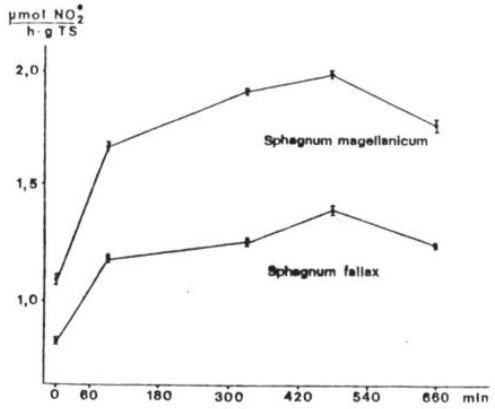


Abbildung: 20
Verlauf der Induktion der NR-Aktivität, Mittelwert aus vier Parallelen.
Die Proben stammen aus zusätzlich überdachten Flächen im Felmer Moor. Die Überdachung erfolgte 2 Tage vor dem Beginn des Experimentes.
Gehalte der Beregnungslösung:
1 mM $NaNO_3$, die übrigen Ionen entsprechend der "Reinregen"-Variante;
Beregnungsmenge: 4 Liter/m^2

Die Abbildungen 21 und 22 zeigen den Verlauf der NR-Aktivität nach Applikation der im Hauptexperiment verwendeten Regenlösungen. Das Experiment wurde ebenfalls unter den Zusatzdächern durchgeführt. Die Beregnung erfolgte in der ersten Woche in zweitägigem Abstand, in der zweiten Woche täglich.
Die Beregnung in zweitägigem Abstand (Abb. 20) zeigt die erwarteten Effekte: Die Nitratreduktaseaktivität steigt jeweils am Beregnungstag an und sinkt zum darauf folgenden Tag wiederum ab. Bei der Interpretation der Ergebnisse muß berücksichtigt werden, daß die Messung aus technischen Gründen bereits 4 Stunden nach der Applikation erfolgte, das Induktionsmaximum aber erst nach 6 bis 8 Stunden erreicht wird.
In Abbildung 22 sind die Wirkungen des anschließenden Experimentes mit täglicher Beregnung dargestellt: Die NR-Aktivitäten bleiben auf ähnlich hohem Niveau wie die Maxima in der ersten Woche.
Betrachtet man die Kurvenverläufe über den gesamten zweiwöchigen Zeitraum, so ist mit Ausnahme der abnehmenden Aktivität bei der Beregnung mit destilliertem Wasser kein kontinuierlicher Trend erkennen, so daß eine nachlassende Induzierbarkeit der Nitratreduktaseaktivität selbst bei täglich wiederholter Applikation nicht nachgewiesen werden konnte.

Nach MELZER et al. (1989) führt eine tägliche Applikation von 100 μM Nitratlösungen in einem Langzeit-Düngeversuch an S. magel-lanicum ebenfalls zu keiner signifikanten Einschränkung der NR-Aktivität. Erst Nitratkonzentrationen ab 500 μM erweisen sich auf die Dauer als überoptimal für die Induktion der Nitratreduktase.

Nach WOODIN & LEE (1987) führt eine 9-malige Applikation einer 500 μM Nitratlösung innerhalb von 11 Tagen bei S. capillifolium zu einer Reduzierung der NR-Aktivität. Bei gleichzeitiger Applikation von 750 μM Ammonium blieb am Ende des Experimentes eine NR-Induktion vollständig aus .
Die Konzentrationen in der vorliegenden Arbeit bleiben unterhalb der oben zitierten Gehalte, bei denen eine Hemmung der NR-Aktivität nachweisbar ist. Das Fehlen eines derartigen Trends in der vorliegenden Untersuchung läßt sich zunächst mit den geringeren NO_3^- und NH_4^+-Konzentration erklären. Ein weiterer wichtiger Unterschied besteht aber auch in den zugeführten Beregnungsmengen. Sowohl WOODIN & LEE (1987) als auch MELZER et al. (1989) konnten zeigen, daß die Induzierbarkeit der Nitratreduktaseaktivität in starkem Maße von der Gesamtversorgung der Pflanzen mit Stickstoff abhängig ist. Während in der vorliegenden Untersuchung die Wirkung von durchschnittlichen Regenmengen ermittelt wurde, war es Ziel der zitierten Arbeiten, die grundsätzliche Wirksamkeit von Ammonium- und Nitratgaben zu untersuchen, so daß durch größere Applikationsmengen ein vollständiger Austausch des Haftwassers angestrebt wurde.
Vergleicht man die Ergebnisse der 4 Beregnungsvarianten, so sind die höchsten NR-Aktivitäten, wie zu erwarten, bei Applikation von "Nitratregen" festzustellen.
Die verhältnismäßig hohen NR-Aktivitäten in der "Reinregen"-Variante werden aus der Dosis-Wirkungsbeziehung zwischen den applizierten Nitratgehalten und der Nitratreduktaseaktivität verständlich. Diese Beziehung ist nicht linear. Die NR-Aktivität steigt vielmehr bei Sphagnum magellancium im niedrigen Konzentrationsbereich exponentiell an. Bei höheren Nitratkonzentrationen oberhalb von 500 μM Nitrat weist die Kurve nur noch eine schwache Steigung auf (DEISING 1987a, MELZER et al. 1989).
Eine ähnliche Dosis-Wirkungsbeziehung wird für weitere Sphagnum-Arten von der Arbeitsgruppe LEE (Universität Manchester) beschrieben: Demnach ist die maximale und die gesamte NR-Aktivität dem natürlichen Logarithmus der Nitratkonzentration proportional (WOODIN et al. 1985, WOODIN & LEE 1987).

Die NR-Aktivitäten in den mit destilliertem Wasser begossenen Torfmoosen machen die von den experimentellen Nitratgaben unabhängigen Fluktuationen der NR-Aktivität am Standort deutlich.
Die Nitratreduktaseaktivität nach der Applikation von "Ammoniumregen" ist im Vergleich zur Nitratvariante deutlich reduziert. Wahrscheinlich liegt eine Hemmung der NR-Aktivität durch Ammonium vor. Die Hemmung der Enzymaktivität ist zu groß, als daß sie aus den geringeren Nitratgehalten in dieser Beregnungsvariante abzuleiten wäre.

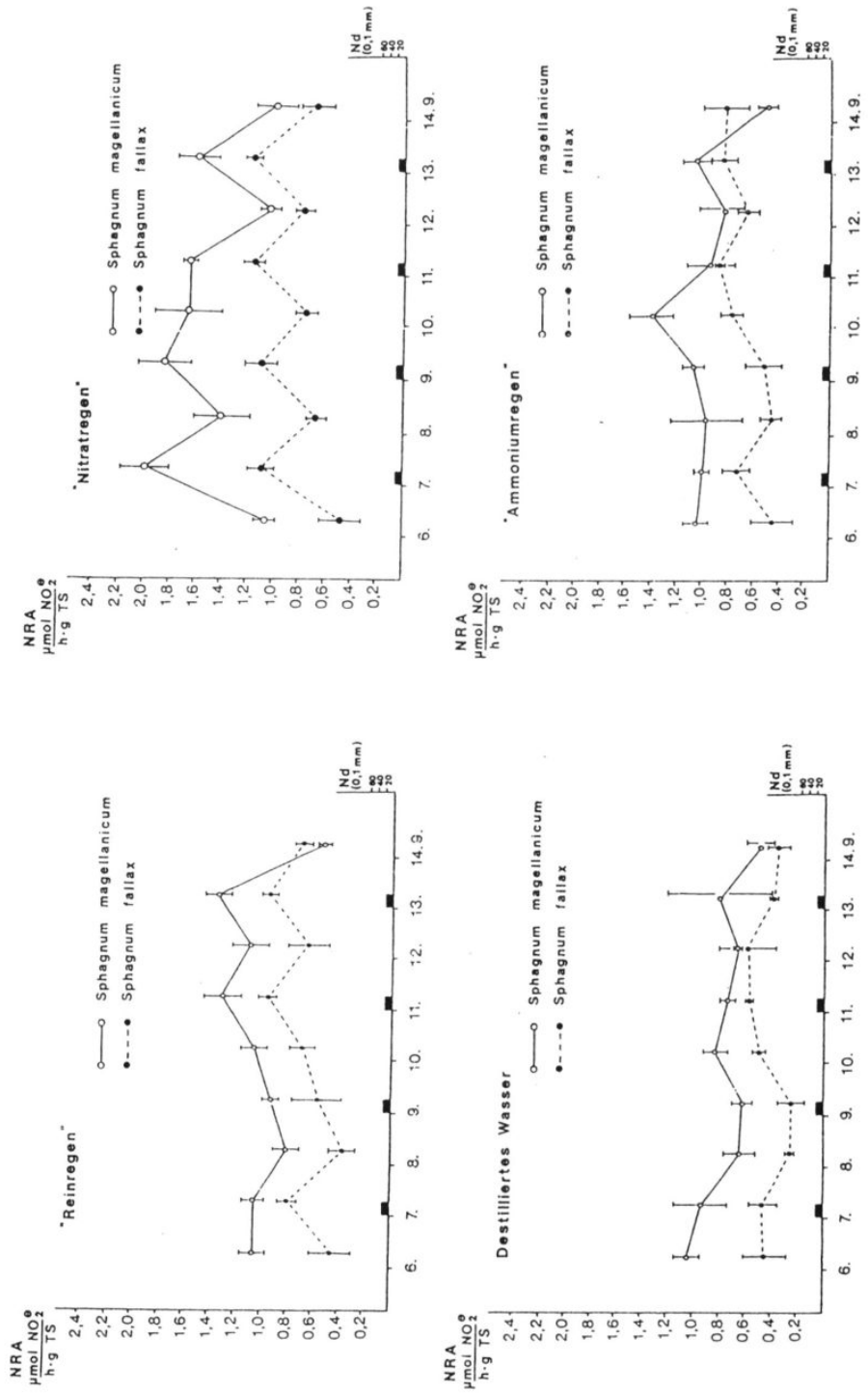


Abbildung 21:
Nitratreduktase-Aktivität in Köpfchen von S. magellanicum und S. fallax nach Beregnung mit den Beregnungslösungen des Hauptexperiment (10 l/m^2) an jedem 2.Tag, Mittelwert aus i. d. R. 4 Parallelen und Standardabweichung

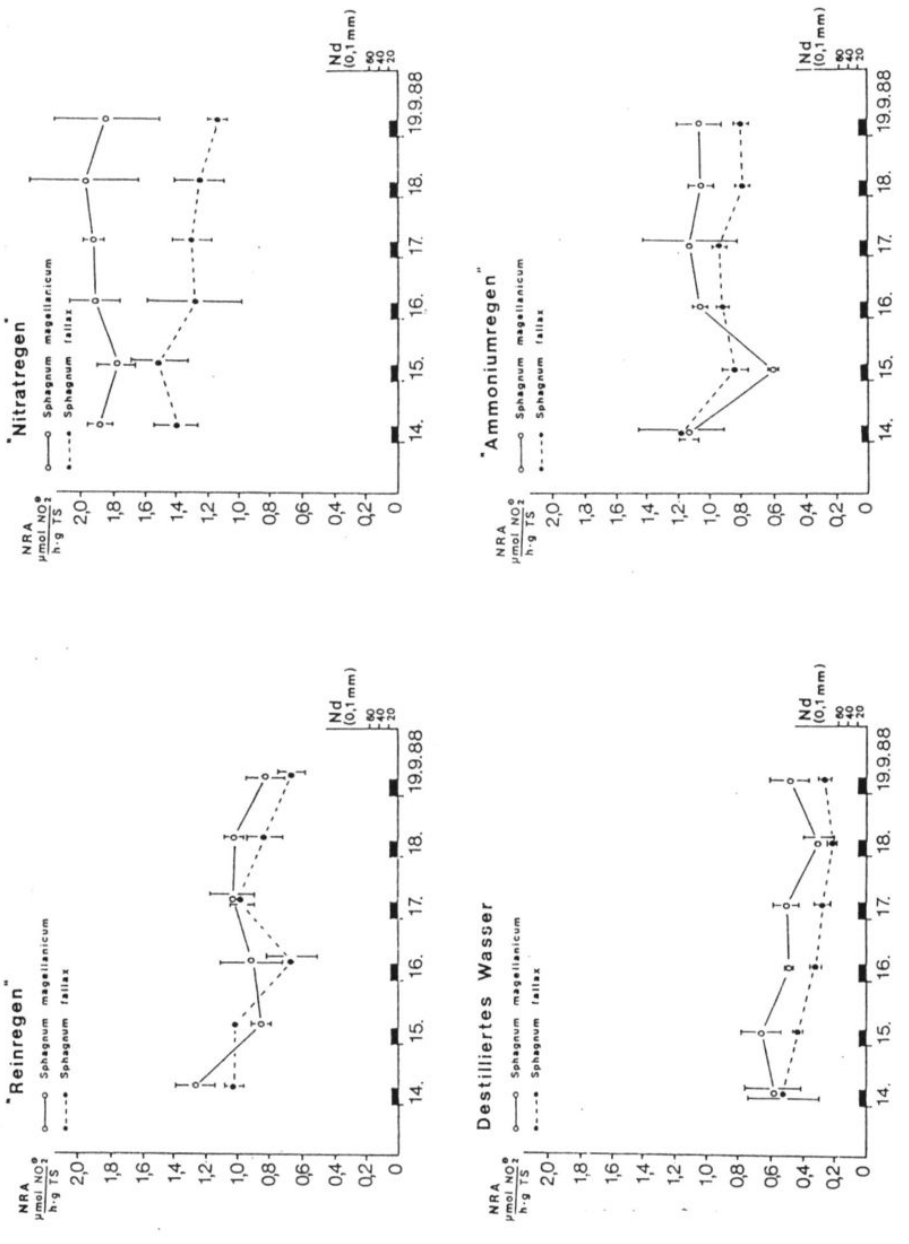


Abbildung 22:
Nitratreduktase-Aktivität in Köpfchen von S. magellanicum und S. fallax nach täglicher Beregnung mit den Beregnungslösungen des Hauptexperiment (10 l/m^2), Mittelwert aus i. d. R. 4 Parallelen und Standardabweichung

Nicht nur die Höhe der Induktion, sondern auch das Induktionsmuster wird durch Ammoniumgaben verändert. Die Maxima der NR-Aktivität sind in dieser Variante besonders bei Sphagnum magellanicum nicht mehr den einzelnen Beregnungsereignissen zuzuordnen.

Die Fähigkeit von Ammonium, die Nitratreduktaseaktivität zu hemmen, wird in der Literatur kontrovers diskutiert.
PRESS & LEE (1982) und WOODIN et al.(1985) konnten durch Ammoniumgaben eine starke Repression der NR-Aktivität bei S. cuspidatum bzw. bei S. fuscum hervorrufen. DEISING (1987a: 23) weist jedoch die Ergebnisse der genannten Autoren aufgrund der verwendeten hohen NH_4^+-Konzentrationen (1000 μM bzw. 1500 μM) als ökologisch irrelevant zurück.

Nach DEISING (1987a) weist Sphagnum magellanicum im Laborexperiment nach einer dreimonatigen Applikation einer NH_4^+-reichen Nährlösung (600 μM NH_4^+ und 100 μM NO_3^-) im Vergleich zu einer Kontrollvariante (95 μM NH_4^+ und 100 μM NO_3^-) eine um ca. 20 % erniedrigte Nitratreduktaseaktivität auf.
In einem weiteren Experiment in derselben Arbeit führen bereits Konzentrationen von 100 μM Ammonium in einer 500 μM Nitratlösung zu einer Repression der NR-Aktivität bei Sphagnum magellanicum um ca. 17 %. Sphagnum fallax weist unter den diesbezüglich untersuchten sechs Sphagnumarten mit 23 % die höchste Repression auf.
DEISING (1987a,b) betont aber, daß Ammonium bei Torfmoosen kein starker Repressor der Induktion der Nitratreduktaseaktivität sei. Er folgert aus der Nitratbedürftigkeit der Sphagnen und deren Vorkommen an seiner Meinung nach relativ ammoniumreichen Standorten, daß eine Repression der NR-Aktivität durch Ammonium in dieser Gattung nicht von großer Bedeutung sein könne: "If, however, ammonium would really act as a strong regulator of NR induction in Sphagna, these plants could hardly utilize NO_3^- because of high NH_4^+ concentrations in bog water" (DEISING 1987b: 60).

Demgegenüber ist jedoch zu berücksichtigen, daß bei Torfmoosen, die aus dem Moorwasserkörper herausragen (Rasen- und Bultstandorte), die Versorgung mit Ammonium- und Nitrationen unter natürlichen Bedingungen zeitlich getrennt verläuft. Nitrat steht den Torfmoosen nur nach Regenereignissen zur Verfügung, während Ammonium an unbelasteten Standorten die lebenden Pflanzenteile (hauptsächlich in Trockenperioden) mit dem aufsteigenden Wasserstrom erreicht.
Im übrigen sind die NH_4^+- Gehalte an der Oberfläche des Bodenwassers meist weit unterhalb jener Gehalte, für die eine Repression nachgewiesen ist (Kapitel III.9). Es läßt sich daher aus der Betrachtung der Ionengehalte im Boden- oder Haftwasser nicht die Notwendigkeit einer hohen Ammoniumverträglichkeit der Nitratreduktase ableiten.

Lediglich für submers wachsende Schlenkenmoose könnte dieses Argument von Bedeutung sein. Tatsächlich weist Sphagnum cuspidatum HOFFM. bei einmaliger Applikation einer ammoniumhaltigen Nährlösung (100 μM) zunächst keine Repression der NR-Aktivität auf (DEISING 1987a,b).
Bei wiederholtem Begießen genügt jedoch auch bei dieser Art, ebenso wie bei S. magellanicum, ein NH_4^+-Gehalt von 95 μM zur Hemmung der NR-Aktivität (MELZER et al. 1989).

Die zuletzt genannte Untersuchung zeigt erneut, daß die Induzierbarkeit der NR-Aktivität weniger von den applizierten NH_4^+-Konzentrationen als von dem allgemeinen Versorgungzustand der Torfmoose mit Stickstoff abhängt. Eine wiederholte Applikationen von Nitrat und/oder Ammonium verändert das gesamte Reaktionsmuster.
Dies wird von den Untersuchungen von WOODIN & LEE (1987) an S. capillifolium und S. fuscum bestätigt. Wiederholte NH_4^+-Gaben führen auch hier bereits bei Konzentrationen von 100 μM zu einer Erniedrigung der Enzymaktivität.

Abbildung 23 a zeigt die Verläufe der NR-Aktivität von Torfmoosen in den vier permanent überdachten Flächen. Die erste Induktion erfolgte durch eine künstliche Beregnung im Zuge der Wartungsarbeiten am Nachmittag des 4. 5. 1987 mit 2,5 l/m^2.

Die Kurvenverläufe bestätigen die enge Kopplung zwischen Niederschlagsereignissen und der Enzymaktivität. Immer dann, wenn innerhalb eines Tages nach einem Regenereignis gemessen wurde, konnte eine Induktion der Nitratreduktase nachgewiesen werden. Lag der Meßtermin 2 oder 3 Tage nach dem letzten Regen, waren die NR-Aktivitäten deutlich erniedrigt. Die Tage ohne Niederschlag spiegeln sich im Kurvenverlauf als die Minima der NR-Aktivität wieder.
Diese Ergebnisse werden durch die Untersuchungen von WOODIN et al. (1985) bestätigt. Sie konnten an Sphagnum fuscum in Schwedisch Lappland nachweisen, daß Nitrat die Torfmooskopfchen nur über die atmosphärischen Einträge erreicht und nicht oder nur in geringem Ausmaß mit dem aufsteigenden Kapillarwasser transportiert wird.
In den tieferliegenden lebenden Stengelabschnitten sind nach WOODIN & LEE (1987) die NR-Aktivitäten deutlich geringer als in den Köpfchen, und ihr zeitlicher Verlauf läßt ebenfalls nicht auf einen Nitrattransport durch aufsteigendes Kapillarwasser schließen.

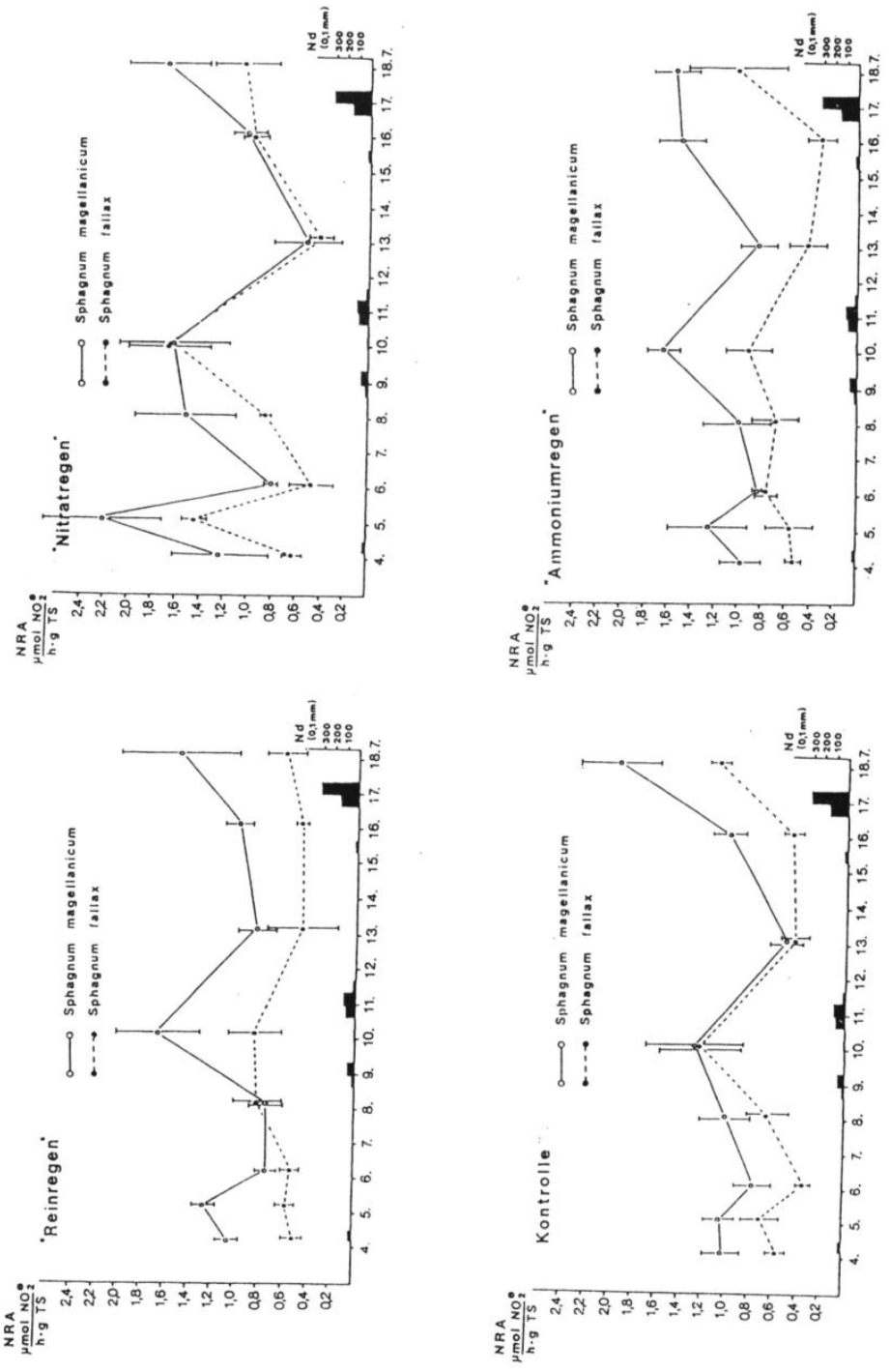


Abbildung 23:
Nitratreduktase-Aktivität in Köpfchen von S. magellanicum und S. fallax in den überdachten Flächen, Mittelwerte aus i. d. R. 4 Parallelen und Standardabweichungen, darunter Niederschlagsverteilung in Kiel-Holtenau,.

Die Tatsache, daß alle Beregnungsvarianten, auch die Surplus-Varianten, eine deutliche Induktion der NR-Aktivität aufweisen, macht die Unterschiede zu der Situation in den Southern Pennines deutlich. Dort liegen die jährlichen Nitrat- und Ammoniumeinträge nach PRESS & LEE (1982) bei 32 kg/ha, also in der selben Größenordnung wie in den Surplus-Varianten in der vorliegenden Arbeit. Trotzdem kann im Felmer Moor im Gegensatz zu den Ergebnissen von PRESS & LEE auch nach ca. 3 monatiger Beregnung noch eine Induktion der NR-Aktivität festgestellt werden (siehe Abb. 23).
In den Southern Pennines ist bei S. cuspidatum - Pflanzen, die aus unbelasteten Gebieten stammen, schon wenige Tage nach der Explantation ein völliger Zusammenbruch der Induzierbarkeit der NR-Aktivität zu beobachten (PRESS & LEE 1982). Dort weisen auch indigene Pflanzen von S. cuspidatum keine Induzierbarkeit der NR-Aktivität mehr auf (LEE & WOODIN 1988).
Da dieses Phänomen mit einer Erhöhung der N-Gehalte der Torfmoose einhergeht, ziehen die Autoren den Schluß, daß die ihrer Meinung nach supra-optimale Versorgung mit Stickstoff für den Verlust der Induzierbarkeit der NR-Aktivität verantwortlich sei. Diese Schlußfolgerung ist aber nicht zwingend:
Beim Vergleich der Ergebnisse ist zu berücksichtigen, daß S. cuspidatum meist untergetaucht im Schlenkenwasser wächst. Für deren kurzfristige Reaktion auf Nitrateinträge sind vermutlich die Ammoniumkonzentrationen des Schlenkenwassers und des aktuellen Niederschlags ausschlaggebend, über die weder in der Publikation von PRESS & LEE (1982) noch von LEE & WOODIN (1988) Angaben gemacht werden. Die angegebenen Jahreseinträge sind für die Erklärung des kurzfristig auftretenden Phänomens unzureichend.
Entsprechende Ergebnisse von nicht submers wachsenden Arten sind nicht publiziert. Bei S. capillifolium konnte lediglich eine verminderte NR-Aktivität in Pflanzen festgestellt werden, die "im Kontakt zum umgebenden Torf standen".
Es ist zu vermuten, daß in den Southern Pennines aufgrund der jahrhundertelangen extrem hohen Schadstoffdeposition außer dem gestiegenen Stickstoffeintrag weitere Faktoren wirken, die die beschriebene schnelle physiologische Reaktion hervorrufen. Die Torfmoose weisen dort z. B. hohe Eisen- und Bleigehalte auf (FERGUSON et al. 1984). Die letzgenannten Autoren beschreiben zum Beispiel Eisengehalte in Sphagnum magellanicum von über 4,5 mg/g TS. In Finnischen Hochmooren wurden demgegenüber in der selben Art nur 0,39 mg/g festgestellt. Selbst an minerotrophen Standorten von S. magellanicum werden dort nur Gehalte von 0,63 mg/g TS bestimmt (AULIO 1982). Untersuchungen von GORHAM et al. (1984) zeigen darüber hinaus, daß das Moorwasser in den Southern Pennines infolge des Schadstoffeintrags außergewöhnlich reich an anorganischen Säuren und Sulfat ist.

Bei den im Felmer Moor ermittelten NR-Aktivitäten ist eine starke Streuung der Daten zu beobachten (siehe Abbildungen 21, 22, 23). Um zu untersuchen, ob die NR-Aktivitäten vom Wuchsort der Pflanzen im Mikrorelief abhängig sind, wurde in nicht überdachten Flächen die Enzymaktivität in Abhängigkeit von der Höhe des Wuchsortes über dem Wasserspiegel ermittelt.

Die in Abbildung 24 gezeigten Ergebnisse belegen das Vorhandensein einer zum Teil hohen räumlichen Varianz der NR-Aktivität im Mikrorelief.
Die Torfmoose an den verschiedenen Wuchsorten zeigen denselben Verlauf der NR-Aktivität; die Höhe der Induktion ist aber unterschiedlich. Die Unterschiede zwischen den Wuchsorten sind meist nicht signifikant (Tabelle mit Mittelwerten samt Standardabweichungen im Anhang). Auffällig ist aber, daß S. magellanicum auf den Bulten fast immer höhere Aktivitäten aufweist als in Rasen und Schlenke.

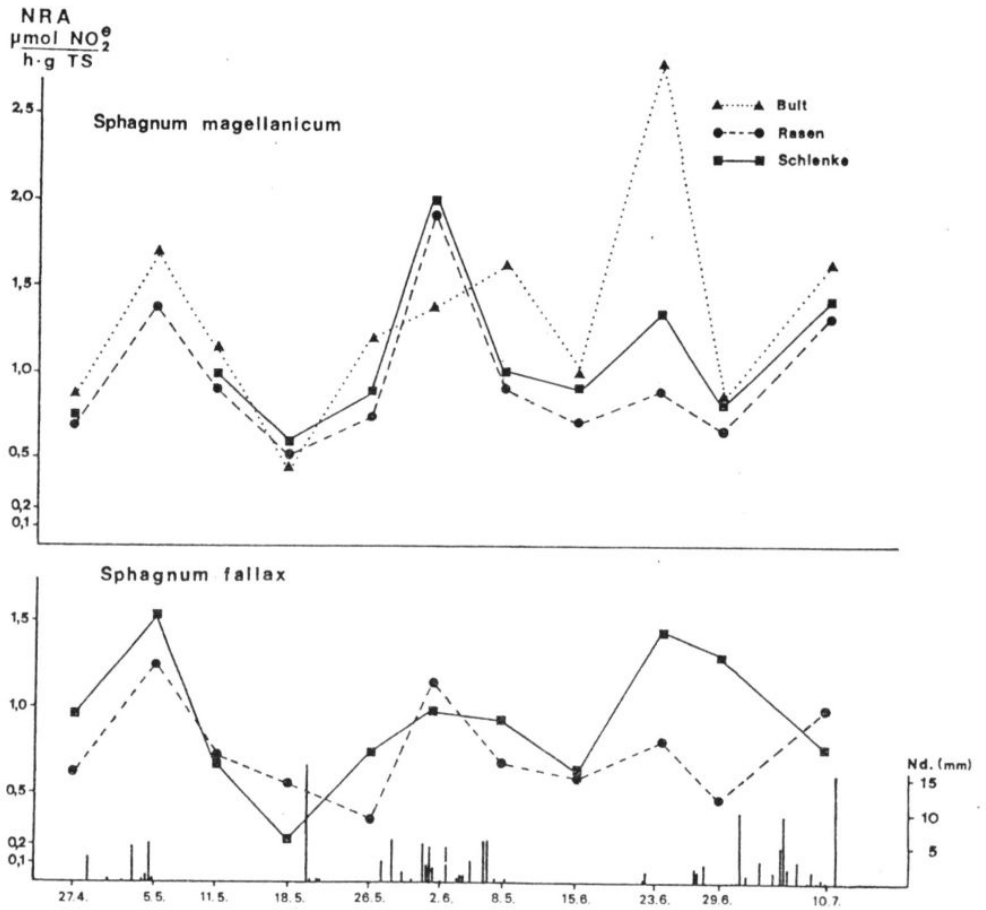


Abb. 24: Abhängigkeit der Nitratreduktaseaktivität von S. magellanicum und S. fallax von der Lage des Wuchsortes im Bult-Schlenken-Komplex. Proben aus nicht überdachten Flächen, Mittelwerte aus i. d. R. 4 Parallelen.

Als Ursache für diese kleinräumigen Unterschiede kommen in erster Linie die verschiedenen Oberflächentemperaturen der Standorte in Betracht. Die Temperaturen ändern sich in Abhängigkeit vom Wassergehalt der Torfmoosrasen (z.B. SCHMEIDL 1965). Da die initiale Induktionsrate der Nitratreduktase mit ansteigender Temperatur zunimmt (WOODIN & LEE 1987b), ist eine erhöhte NR-Aktivität in den trockeneren Flächen zu erwarten. Die Tatsache, daß bei S. fallax die Aktivität in der Schlenke meist höher ist als im Rasen, spricht nicht unbedingt gegen die Temperatur als Auslöser der unterschiedlichen Enzymaktivitäten im Mikrorelief. Bei S. fallax ist es durchaus wahrscheinlich, daß die Reinbestände in den Schlenken zeitweise stärker austrocknen und daher höhere Temperaturen aufweisen als die Pflanzen in den Rasen, wo die Art häufig in Mischrasen mit S. magellanicum wächst und von dessen Wasserhaltekapazität profitiert (vgl. Rydin 1985).
Als weitere Ursache müssen unterschiedliche Depositionsverhältnisse auf Bult, Rasen und Schlenke in Erwägung gezogen werden. Die Tatsache, daß nach sehr geringen Regenfällen wie zum Beispiel am 22. 6. (1,6 mm) besonders hohe Unterschiede zwischen den Standorten gemessen wurden, könnten auf einen solchen Zusammenhang hinweisen.
WOODIN & LEE (1987a) konnten zeigen, daß Torfmoosrasen effiziente Fallen für diffuse Nitratdepositionen ("occult deposition") darstellen. Die Autoren können nachweisen, daß die Niederschläge auf den Torfmoosrasen die Freilandniederschläge um 32 % übersteigen (LEE & WOODIN 1988).
Die Bultoberflächen dürften die Deposition von Nebel, Tau und Rauhreif aufgrund der größeren Exponiertheit, der höheren Deckung von Phanerogamen und der daraus resultierenden größeren Rauhigkeit noch stärker erhöhen. Entsprechende Erkenntnisse liegen für die Partikeldeposition auf Mooroberflächen vor (OLDFIELD et al. 1979).
Dies hat vermutlich weitreichende Konsequenzen, da diese Niederschläge extrem hohe Nähr- und Schadstofffrachten aufweisen. Dieser Aspekt soll in der abschließenden Diskussion noch vertieft werden (Kapitel IV).
Zusammenfassend bleibt festzuhalten:
S. magellanicum weist in allen Beregnungsvarianten und an allen Positionen im Mikrorelief nahezu immer höhere NR-Aktivitäten auf als S. fallax.
Eine N-Sättigung, die zu einem Zusammenbruch der Induzierbarkeit der Nitratreduktaseaktivität geführt hätte, wie sie für die Deckenmoore in den Pennine Hills vermutet wird, ist weder in der Kontroll- noch in den Surplusparzellen nachweisbar.
Das Regenwasser stellt die einzige oder zumindest die wichtigste Nitratquelle für die Torfmoosdecken in Hochmooren dar.
Die im Regen belasteter Gebiete auftretenden Ammoniumkonzentrationen können die Nitratreduktaseaktivität der Torfmoose hemmen.
Die NR-Aktivität ist für ein Monitoring der Nitratdeposition in Mooren, wie es von WOODIN & LEE (1987) vorgeschlagen wurde, nicht geeignet. Das Induktionsmuster wird durch zu viele Faktoren beeinfußt (Nitratgehalte und Nitratmengen, Ammoniumgehalte und -Ammoniummengen, die allgemeine Ver-sorgungslage der Pflanzen mit Stickstoff, Temperatur, Mikrorelief, Bestandsniederschlag in Abhängigkeit von der Rauhigkeit der Vegetation).

Weder aus der Kenntnis der aktuellen NR-Aktivitäten am Wuchsort noch aus Untersuchungen zu deren Induzierbarkeit ist daher ein hinreichend begründeter Rückschluß auf die Nitratdeposition oder auf die Stickstoffversorgung von Torfmoosen möglich.

Kapitel IV

Abschließende Diskussion

Mit den in den vorangegangenen Kapiteln dargestellten Ergebnissen sind wesentliche Teile des Stickstoffkreislaufes von Torfmoosdecken erfaßt. Im Folgenden sollen die untersuchten Komponenten zusammengefügt und das resultierende Stickstoffangebot mit dem überschlägig berechneten Bedarf der Torfmoose verglichen werden. Vor diesem Hintergrund werden die experimentellen Ergebnisse zur Wirkung der atmosphärischen Nitrat- und Ammoniumeinträge diskutiert.

Aufgrund der vorhandenen Daten ist es nicht möglich, einen vollständigen Stickstoffkreislauf des Systems zu entwickeln. Dazu fehlen insbesondere Angaben über die N-Fixierung und die Denitrifikation. Mit den in der vorliegenden Arbeit ermittelten Größen, atmosphärischer Eintrag und Nettomineralisation, sind jedoch die für die Torfmoosdecken wichtigsten N-Quellen am Standort erfaßt.

Der atmosphärische Stickstoffeintrag ist gegenwärtig die bedeutendste Stickstoffquelle für die Torfmoose, insbesondere auf den Bulten und im Rasen. Im Felmer Moor wurde ein jährlicher Stickstoffeintrag von 17 bis 19 kg N / ha festgestellt. Dieser Wert liegt im Rahmen der von BLUME et al. (1985) in Schleswig Holstein gemessenen Einträge von 11 - 20 kg N $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1} und entspricht ungefähr den aktuellen mittleren N-Depositionsraten in Mitteleuropa (ISERMANN 1986). Die gegenwärtigen Einträge überschreiten damit bereits erheblich die Stickstoffmengen (1 - 5 kg N $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}), die in einem natürlichen, nicht anthropogen beeinflußten Gebiet zu erwarten sind (HUSAR & HOLLOWAY 1983, ERIKSSON 1952, FIRBAS 1952).
Es ist aber zu berücksichtigen, daß der tatsächliche N-Eintrag vermutlich noch über den ermittelten Freilanddepositionen liegt, denn diffuse Einträge erhöhen in der Regel den Bestandesniederschlag. Nach Untersuchungen von LEE und WOODIN (1988) liegen auch im Hochmoor die tatsächlichen Depositionen weit über jenen, die mit einfachen Sammelgefäßen erfaßt werden.

In Hochmooren ist insbesondere mit einer unmittelbaren Adsorption von Ammoniak und Ammoniumverbindungen an den sauren Torfmoosoberflächen zu rechnen. Von zahlreichen Autoren wird vermutet, daß ein derartiger Eintrag für die N-Versorgung der Torfmoose von Bedeutung sein könnte (FIRBAS 1952, MATTSON & KOUTLER-ANDERSSON 1955, DAMMAN 1978, HEMOND 1980). Bisher fehlt allerdings die experimentelle Überprüfung dieser Annahme.
Untersuchungen zur Sorption von Ammoniak und Ammoniumverbindungen an Bodenoberflächen (MALO & PURVIS 1964, INGHAM 1950), an Wasserfilmen auf Pflanzen (DRAAIJER et al. 1987, zit. in BEF 1989) und an offenen Wasserflächen (HUTCHINSON & VIETS 1969) lassen aber auch für Torfmoosdecken hohe Übertrittsraten erwarten.
Die starke Bindung von Ammoniak und Ammonium an feuchte Oberflächen erhöht zum Beispiel die Ammoniumkonzentration im Bestandsniederschlag von Wäldern

gegenüber dem Freiland um den Faktor 5 (BREEMEN et al. 1982). Die sorbierende Oberfläche in Mooren ist zwar erheblich geringer als in Wäldern, jedoch muß berücksichtigt werden, daß Moose höhere Adsorptionsraten von atmosphärischen Schadstoffen aufweisen als Phanerogamen (WINNER & ATKINSON 1987). Außerdem kommt dem niedrigen pH-Wert der sorbierenden Torfmoosrasen besondere Bedeutung zu. Nach Untersuchungen von HUTCHINSON & VIETS (1969) ist der Ammoniumeintrag in säurehaltigen Depositionsfallen (pH ca. 2) mehr als doppelt so hoch wie in reinem Wasser.
Es ist zu erwarten, daß die Bedeutung der oben genannten Faktoren in Abhängigkeit vom Mikrorelief stark variiert. Insbesondere ist auf den Bulten aus den folgenden Gründen mit besonders hohen Stickstoffeinträgen rechnen:
- Die größere Exponiertheit und Rauhigkeit (Phanerogamenbewuchs!) der Bulte läßt höhere Einträge erwarten als an den niedrigeren Wuchsorten (OLDFIELD et al. 1979). So lassen sich auf den Bulten beispielsweise höhere Schwermetalldepositionen feststellen als in benachbarten Schlenken (z.B. AULIO 1980).
- Bultbildende Sphagnen weisen aufgrund ihrer hohen Wasserhalte- und Wasserhebekapazität in Trockenperioden einen höheren Feuchtegehalt auf als jene in den Rasen und Schlenken (OVERBECK & HAPPACH 1957, TITUS & WAGNER 1984). Sie stellen deshalb in diesen Perioden feuchte Sorptionsflächen in einer überwiegend ausgetrockneten Umgebung dar.
- Das Haftwasser an den Bulttorfmoosen ist nach Perioden kapillaren Wasseraufstiegs infolge des Ionenaustausches saurer als jenes der Torfmoose in Rasen und Schlenke (BREHM 1971, CLYMO & HAYWARD 1982) und wird daher basisch reagierende Ammoniakgase besonders effektiv sorbieren.

Die atmosphärischen Stickstoffeinträge treffen in Hochmooren auf Torfmoosdecken, die darauf spezialisiert sind, Nährstoffeinträge rasch zu verwerten. Aufgrund der hohen Wasserspeicherkapazität werden die Nährstofffrachten zunächst mechanisch im Torfmoosrasen festgehalten. Besondere ökophysiologische Anpassungen der Torfmoose sorgen dann für eine schnelle Verwertung der Einträge:
- Die Ammonium- und Nitrataufnahme beginnt sofort, ohne daß eine lag-Phase durchlaufen wird (DEISING 1987a, MELZER et al. 1989).
- Die Nitratreduktion ist lichtunabhängig und wird rasch induziert (DEISING 1987, DEISING & RUDOLPH 1988).
- Ein leistungfähiges Enzymbesteck zur Ammoniumassimilation sorgt für eine schnelle und effektive Ausnutzung der Ammoniumeinträge (GABRIEL 1983).
Die Auswaschung von Ammonium wird zusätzlich durch die Kationenaustauschkapazität der Torfmooszellwände verhindert. Zudem erfolgt die Ammoniumaufnahme in die Zellen noch wesentlich schneller als die des Nitrats (siehe Kapitel III.12).
Die Ausnutzung der atmosphärischen Nitrateinträge ist demgegenüber in stärkerem Maße von der Wasserspeicherkapazität der Torfmoosrasen abhängig, da die Zellwände der Torfmoose nur eine verschwindend geringe Anionensorptionskapazität (CLYMO 1963) aufweisen. Die sofort einsetzende Nitrataufnahme verhindert aber meist eine nennenswerte Auswaschung. Bereits wenige Stunden nach einem

Niederschlag ist im Haftwasser der Torfmoosrasen kein Nitrat mehr nachweisbar (Kapitel III.10). Im Bodenwasser kann Nitrat daher nur selten nach ergiebigen Niederschlägen oder Starkregenereignissen nachgewiesen werden (Kapitel III.8 und III.9).
Untersuchungen von WOODIN & LEE (1987b) und LEE & WOODIN (1988) belegen ebenfalls, daß Niederschläge, die eine Torfmoosdecke passiert haben, meist keine nachweisbaren Ammonium- und Nitratgehalte mehr aufweisen. Damit kann die Hypothese von ROSSWALL & GRANHALL (1980) bestätigt werden, daß Torfmoose unter natürlichen Bedingungen in der Lage sind, die mit den Niederschlägen eingetragenen Elemente vollständig für sich zu nutzen und somit die konkurrierenden Phanerogamen von der atmosphärischen Versorgung abzukoppeln (Kapitel III.4).

Diese Monopolisierung, insbesondere der stickstoffhaltigen Verbindungen, durch die Torfmoose stellt einen wichtigen Aspekt für das Verständnis der Hochmoorpflanzengemeinschaften dar. Wird infolge der Luftverschmutzung die N-Versorgung der Torfmoosdecke supraoptimal, so ist zu erwarten, daß zumehmend Ammonium- und Nitrationen in die Durchwurzelungsschicht der Höheren Pflanzen gelangen und diese zu verstärktem Wachstum anregen.
Im Bodenwasser der Surplusvarianten im Felmer Moor können nach ergiebigen Regengüssen tatsächlich erhöhte Ammonium- und Nitratgehalte festgestellt werden. Diese vereinzelten Messungen sind jedoch nicht geeignet festzustellen, bei welcher Eintragshöhe sich eine nachlassende Ausnutzung der N-Einträge durch die Torfmoosdecke ergibt (Kapitel III.8).
Im Grundsatz ist dieser Zusammenhang durch die Experimente von LEE et al. (1987), WOODIN & LEE (1987b) und LEE & WOODIN (1988) belegt. Die Autoren können sowohl im Freiland als auch im Laborversuch zeigen, daß bei supraoptimaler N-Versorgung das Retentionsvermögen der Torfmoosdecken relativ rasch erschöpft ist.
Das verstärkte Wachstum von Vaccinium oxycoccos in der Ammoniumvariante (Kapitel III.4) kann als indirekter Nachweis für diesen Zusammenhang gelten.

Zur Stickstoffversorgung der Torfmoose von unten durch den aufsteigenden Transpirationsstrom ist folgendes zu bemerken:
Nitrat ist im Haft- und Bodenwasser nur unmittelbar nach Regenfällen nachweisbar. Während regenfreier Witterungsperioden ist es weder im Haftwasser zu finden (Kapitel III.10), noch ist in diesen Perioden eine Induktion der Nitratreduktaseaktivität in den Sphagnen beobachtet worden (Kapitel III.13). Es ist daher fraglich, ob im Akrotelm oder an der Wasseroberfläche überhaupt eine vollständige Nitrifikation bis zum Nitrat stattfindet.
Die Ammoniumgehalte im Haftwasser sind ebenfalls gering. Auch während Schönwetterperioden mit hohen Verdunstungsraten, in denen sich die Ionen im Haftwasser der Torfmooskopfchen konzentrieren, bleiben die NH_4^+-Konzentrationen stets erheblich hinter jenen der Alkaliionen zurück. Ammoniumkonzentrationen, die im Verdacht stehen, toxisch zu sein, können auch in solchen Phasen nicht beobachtet werden (Kapitel III.10).

An der Oberfläche des Bodenwasserkörpers sind ebenfalls nur Ammoniumkonzentrationen von wenigen µmol/l gemessen worden (vergl. GORHAM et al. 1984); höhere Gehalte scheinen nach der Sichtung der diesbezüglichen Literatur nur in tieferen Schichten und in gestörten Moorbereichen vorzukommen (Kapitel III.9). Demnach kommt der Stickstoffernährung durch das aufsteigende Bodenwasser nur eine untergeordnete Bedeutung zu.
Nimmt man für eine überschlägige Berechnung einen apikalen Transport der Bodenlösung zu den Torfmooskörpfchen von 700 mm/a an und legt die mittlere gemessene Ammoniumkonzentration im Bodenwasser zugrunde, so ergibt sich eine N-Versorgung durch den kapillaren Wasseraufstieg von 1,8 kg $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$.
Diese sehr vereinfachte Berechnung berücksichtigt nicht die Unterschiede in den Verdunstungsraten und dem Wasserhebevermögen der beiden untersuchten Arten. Sie soll lediglich die Größenordnung des auf diesem Wege zu erwartenden N-Transportes verdeutlichen.
Auf seinem Weg zu den Torfmooskörpfchen transportiert der kapillare Wasserstrom außerdem noch einen Teil jener Ammoniummengen, die bei der Nettomineralisation im Akrotelm freigesetzt werden. Geht man auch hier, konservativ gerechnet, von einer vollständigen Verfügbarkeit der mineralisierten Mengen für die Torfmoose aus, so stehen den Sphagnum magellanicum-Rasen weitere 2,4 kg $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ und den Sphagnum fallax-Rasen weitere 10,5 kg $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ zur Verfügung (Kapitel III.11). Demnach stellen neben den Niederschlägen die im Akrotelm mineralisierten N-Mengen die zweitwichtigste Stickstoffquelle der Torfmoose dar.

Für die Tatsache, daß es trotz dieser relativ hohen Ammoniumfreisetzung nicht zu höheren Konzentrationen im Haftwasser der lebenden Abschnitte der Torfmoose kommt, können drei miteinander konkurrierende Prozesse verantwortlich sein: eine Aufnahme durch die Torfmoose, eine Aufnahme durch die in diesem Bereich wurzelnden Ericaceen oder eine Nitrifikation und Denitrifikation durch Mikroorganismen.
Die bemerkenswerten Unterschiede in der Nettomineralisation zwischen den beiden Torfmoosarten beruhen nicht auf verschiedenen N-Gehalten des Ausgangsmaterials. Die abgestorbenen Stengelabschnitte weisen bei beiden Arten ungefähr den gleichen Stickstoffgehalt auf. Offenbar ist die unterschiedliche Mineralisation der beiden Arten durch die spezifische Qualität der Wandsubstanzen bedingt.
Dies heißt jedoch nicht, daß die Zersetzung der Torfmoose unabhängig von ihrem N-Gehalt ist. Beim Vergleich von Torfmoosmaterial ein und derselben Art ist eine steigende Zersetzbarkeit mit zunehmenden N-Gehalten festzustellen (COULSON & BUTTERFIELD 1978).
Tabelle 24 faßt die bisher diskutierten Stickstoffquellen nochmals zusammen. Diesem N-Angebot wird als N-Bedarf die im Jahreszuwachs der Torfmoose enthaltene Stickstoffmenge gegenübergestellt. Als N-Verlust wurde die in den abgestorbenen Stengelabschnitten verbliebene N-Menge angesehen. Ein solches Vorgehen stellt eine grobe Vereinfachung dar, denn der Bedarf der Torfmoose ist sicherlich geringer als der gesamte Vorrat, da Translokationvorgänge von den absterbenden zu den wachsenden

Pflanzenteilen anzunehmen sind (DAMMAN 1978, MALMER & NIHLGARD 1980, MALMER 1988).
Über das interne N-Recycling der Torfmoose liegen aber zur Zeit noch keine quantifizierenden Untersuchungen vor. Für Phosphat und organische Verbindungen können RYDIN & CLYMO (1989) eine hohe Translokation von den absterbenden zu den lebenden Pflanzenteilen nachweisen. Wahrscheinlich verfügen die Torfmoose auch über einen entsprechend effizienten internen N-Kreislauf. CLYMO (1970) weist in diesem Zusammenhang darauf hin, daß die absolute Produktion von Torfmoosdecken zwar nur etwa ein Drittel der Produktion eines Kiefernwaldes ausmacht, daß die Torfmoosdecken aber beim Vergleich der Produktion auf der Basis des in den Pflanzenbeständen vorhandenen N- und P-Kapitals eine Spitzenstellung unter den Phytocoenosen einnehmen.
Die hohe Effizienz, mit der Torfmoose einmal erworbene Nährstoffe nutzen, ist bei der Diskussion der in Tabelle 24 aufgeführten Daten im Blick zu behalten.

Auf die Einbeziehung der Phanerogamen in diese Übersicht wurde verzichtet, da bei diesen mehrjährigen Pflanzen, die über umfangreiche unterirrische Speicherorgane verfügen, eine Abschätzung des Bedarfs aus den Gehalten der Phytomasse nicht mehr vertretbar erscheint.

kg $N \times ha^{-1} \times a^{-1}$	S. magellanicum			S. fallax		
atmosphärische Deposition	17,4			17,4		
N-Menge im kapillaren Wasseraufstieg (700 mm/a)	1,6			1,6		
Nettomineralisation im Akrotelm	2,4			10,5		
	Schlenke	Rasen	Bult	Schlenke	Rasen	Bult
N-Menge im Zuwachs	37	32	15	44	32	17
N-Menge in den abgestorbenen Pflanzenteilen	26	23	11	27	19	10

Tabelle 24: Daten zur N-Bilanz des Felmer Moores
Vergleich der N-Quellen und des N-Bedarfs sowie der Verluste von Torfmoosdecken. Die Angaben wurden berechnet aus den Jahreszuwächsen in der Kontrollvariante (1988) und den N-Gehalten der grünen bzw. der abgestorbenen Torfmoosstämmchen (Frühjahr 1989). Zur Berechnung der Verluste mit den absterbenden Torfmoosstämmchen wurde angenommen, daß die Verluste den Jahreszuwächsen entsprachen.

Die N-Verluste werden durch die oben genannte Berechnung vermutlich unterschätzt, da der zur Abschätzung der Verluste herangezogene Stengelabschnitt die Zone der gerade absterbenden Zellen nicht umfaßt. Gerade dort treten aber wahrscheinlich größere N-Verluste auf. Ihre Erfassung stellt ein erhebliches methodisches Problem dar.

Wie die Tabelle zeigt, entsprechen die gegenwärtigen atmosphärischen Einträge bereits der N-Menge, die im Jahreszuwachs der Torfmoose auf den Bulten enthalten ist. Berücksichtigt man, daß die tatsächlichen Einträge am Standort vermutlich höher sind als die hier veranschlagten und stellt eine effektive Retranslokation bei den Torfmoosen in Rechnung, so ist auch an den übrigen Wuchsorten im Mikrorelief eine Sättigung des Bedarfs wahrscheinlich.

Die Ergebnisse aus dem Felmer Moor werden durch eine entsprechende Bilanz von DAMMAN (1978) von einem Sphagnum magellanicum-Bult in einem südschwedischen Hochmoor gestützt: Dort steht einem Stickstoffbedarf für den Jahreszuwachs von 10,3 kg N/ha ein atmosphärischer Eintrag von 8,2 kg N/ha gegenüber.
Zum Vergleich seien zwei weitere Bilanzierungen aus subarktischen ombrotrophen Moore angeführt: MALMER & NIHLGARD (1980) geben einen N-Gehalt der jährlichen Primärproduktion der Moosschicht von 4,7 kg N/ha an. Selbst von diesem geringen Bedarf wird dort nur ein Bruchteil, nämlich 0,6 kg N/ha, durch die jährlichen Depositionen gedeckt.
Nach ROSSWALL & GRANHALL (1980) werden jährlich 3,6 kg N/ha durch die Bryophyten festgelegt und 2,2 kg N/ha eingetragen. Die Aufnahme der Höheren Pflanzen von 6,7 kg $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1} wird durch die Nettomineralisation (8 kg $\cdot$ ha^{-1} $\cdot$ a^{-1}) ungefähr gedeckt.

Geht man nicht vom maximalen Bedarf aus, sondern von den N-Mengen, die den Torfmoosen mit den absterbenden Pflanzenteilen verlorengehen, so übersteigen die derzeitigen Einträge die Deckung der jährlichen Verluste auf den Bulten bereits erheblich. Im Rasen decken die Einträge ungefähr die jährlichen Verluste.

Vergleichbare Berechnungen liegen von JÖRGENSEN (1927) und FIRBAS (1952) vor. Durch die Bestimmung der Stickstoffgehalte in nachwärmezeitlichen Sphagnumtorfen in drei dänischen Hochmooren stellt JÖRGENSEN eine mittlere jährlich deponierte Stickstoffmenge von 4,6 - 7,8 kg N/ha fest. Er stellt diese Werte atmosphärischen N-Einträgen von 4,4 - 7,7 kg N/ha gegenüber, die zu Beginn unseres Jahrhunderts in Reinluftgebieten gemessenen wurden. Daraus folgert er, daß der N-Bedarf der Hochmoorvegetation durch die Einträge gedeckt sei.
FIRBAS (1952) bestreitet dies und weist darauf hin, daß in dieser Berechnung der Austrag durch Auswaschung und Abfluß fehlt. Der jährliche N-Austrag mit dem Oberflächenabfluß ist von WEBER (1902) für das Augstumalmoor im Memeldelta mit 2,7 - 5,4 kg/ha berechnet worden (WEBER 1902, zit. in FIRBAS 1952).
Nach FIRBAS liegt der jährliche N-Bedarf der mitteleuropäischen Hochmoore unter Berücksichtigung der Austräge bei 9 - 12 kg/ha. FIRBAS hat im übrigen auch die mit

Nach FIRBAS liegt der jährliche N-Bedarf der mitteleuropäischen Hochmoore unter Berücksichtigung der Austräge bei 9 - 12 kg/ha. FIRBAS hat im übrigen auch die mit dem Pollenniederschlag eingetragene N-Menge veranschlagt. Auf diese Weise werden aber nur 0,3 - 1,6 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot a^{-1}$ eingetragen.

Diese einfachen Bilanzierungen sind selbstverständlich nur grobe Annäherungen. Sie vernachlässigen beispielsweise die auch in größerer Tiefe kontinuierlich fortlaufende Zersetzung (CLYMO 1978) und die damit einhergehende Änderung des C/N Verhältnisses der Torfe (DAMMAN 1988a).

Eine detaillierte Bilanzierung hat HEMOND (1983) für Thoreau's Bog (Massachusetts) aufgestellt. Von diesem Hochmoor liegt eine weitgehend vollständige N-Bilanz vor. HEMOND ermittelt eine jährliche Aufnahme durch die Torfmoose und die Höheren Pflanzen von 38 kg N/ha und eine jährliche Mineralisation von 26 kg N/ha. Der atmosphärische Eintrag beträgt 7,5 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot a^{-1}$ und die N_2-Fixierung wird mit 10 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot a^{-1}$ angegeben. Von den atmosphärischen Einträgen werden 80 % im System festgelegt.
Im Vergleich dazu liegt die jährliche Nettomineralisation im Felmer Moor wesentlich niedriger. Sie entspricht eher den von ROSSWALL & GRANHALL (1980) und von MARTIN & HOLDING (1978) ermittelten Werten (8 kg $\cdot$ $ha^{-1} \cdot a^{-1}$ bzw. 9 kg $\cdot$ $ha^{-1} \cdot a^{-1}$). Bei einem Vergleich ist zu berücksichtigen, daß in der vorliegenden Arbeit nur die Mineralisation im Akrotelm erfaßt wird. Hier findet zwar der größte Teil der Gesamtmineralisation statt; jedoch ist auch im Catotelm eine Mineralisation anzunehmen (CLYMO 1965, DAMMAN 1988a).
Die N-Fixierung als weitere mögliche Stickstoffquelle wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht untersucht. Nach Auffassung der meisten damit befaßten WissenschaftlerInnen ist die N_2-Fixierung nur von geringer Bedeutung für die N-Bilanz der Hochmoore. WAUGHMAN und BELLAMY (1980) nehmen für süddeutsche Hochmoore eine heterotrophe N-Fixierung von 0,7 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot Jahr^{-1}$ an. Dabei übertrifft die aerobe N-Fixierung in den höheren Bereichen des Moorprofils bei weitem jene in den tieferen, anaeroben Zonen. Nach GRANHALL und SELANDER (1973) ist in ersteren mit einer N-Fixierung von 1,5 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot Jahr^{-1}$ in letzteren von nur 0,3 kg N $\cdot$ $ha^{-1} \cdot Jahr^{-1}$ zu rechnen. MARTIN & HOLDING (1978) bestimmen in subarktischen ombrotrophen Mooren sehr unterschiedliche jährliche N-Fixierungsraten von 0,5 bis 32 kg N/ha.
Die N-Fixierung durch Blaualgen ist nach GRANHALL & SELANDER (1973) in Hochmooren nur für offene Wasserflächen von Bedeutung. Ansonsten spielen symbiontische Blaualgen für den N-Haushalt von Hochmoorökosystemen eine untergeordnete Rolle (SCHWINTZER 1981). Sie sind nach GRANHALL & von HOFSTEN (1976) auf minerotrophe Moorstandorte mit pH-Werten zwischen 4,2 und 4,9 beschränkt.
Diese Auffassung steht im Widerspruch zu den Ergebnissen von HEMOND (1983). Wie oben erwähnt, stellt die lichtabhängige N-Fixierung eine wichtige N-Quelle im Thoreau's Bog dar. Nach DAMMAN (1986) ist es jedoch fraglich, ob es sich beim Thoreau's Bog tatsächlich um ein ombrotrophes Moor handelt. Aufgrund der geringen

Größe des Hochmoores (0,38 ha) ist eine vollständige Ombrotrophie eher unwahrscheinlich. Im Lichte der Untersuchungen von GRANHALL & SELANDER (1973) und GRANHALL & von HOFSTEN (1976) ist die von HEMOND (1983) festgestellte Stickstoffixierung in Thoreau's Bog eher als ein weiteres Indiz dafür anzusehen, daß dieses Moor auch in seinem zentralen Teil nicht ombrotroph ist.
Die Frage, ob es sich bei diesem so eingehend untersuchten Moor wirklich um ein Hochmoor handelt, ist auch für die Beurteilung der dort von CHAPMAN & HEMOND (1982) gemessenen Denitrifikationsraten von Bedeutung.
Im Gegensatz zu ROSSWALL & GRANHALL (1980), denen zufolge im Hochmoor wegen der niedrigen pH-Werte fast keine Denitrifikation stattfindet, reicht nach HEMOND (1983) die potentielle Denitrifikationsaktivität in den Torfen des Thoreau's Bog aus, um die atmosphärischen Nitrateinträge quantitativ umzusetzen. Da eine Konkurrenz zwischen der Nitrataufnahme, der Nitratreduktion und der Denitrifikation besteht, können über die jeweiligen Anteile bisher noch keine genauen Angaben gemacht werden.
Das vorherrschende Denitrifikationprodukt ist N_2O (CHAPMAN & HEMOND 1982, HEMOND 1983). Distickstoffoxid kann aber auch als Nitrifikationsprodukt entstehen (HEMOND 1983), was das Fehlen von nachweisbaren Nitratmengen im Akrotelm erklären würde. Diesbezüglich sind, insbesondere wegen der Bedeutung der N_2O-Exhalationen für das Weltklima, weitere Forschungen notwendig.

Bei allen Unterschieden im Detail unterstreichen alle bisher referierten Ergebnisse übereinstimmend die große Bedeutung der atmosphärischen N-Einträge für die N-Versorgung der Sphagnen. Die aktuellen N-Depositionen liegen in der gleichen Größenordnung wie der N-Bedarf der Torfmoosdecken. Sie decken entweder den N-Bedarf bereits vollständig, oder es ist zumindest bei einer weiteren Steigerung der Einträge mit einer Sättigung des Bedarfs zu rechnen.
Vor diesem Hintergrund seien im folgenden die wachstumsfördernden oder wachstumshemmenden Wirkungen der verschiedenen Beregnungslösungen in den überdachten Flächen erörtert.

Beide untersuchten Torfmoosarten sind in der "Reinregen"-Variante mit Stickstoff unterversorgt. Das bedeutet, daß unter natürlichen Bedingungen die atmosphärischen Einträge und die übrigen N-Quellen am Standort nicht ausreichen, um den Bedarf der Torfmoose mit Stickstoff zu decken. Das Wachstum der beiden Torfmoose wäre demnach unter natürlichen Eintragsbedingungen stickstofflimitiert.
Dieses Ergebnis wird gestützt durch die geringeren N-Gehalte der Torfmoose sowie durch die starke Rotverfärbung von Sphagnum magellanicum in der "Reinregen"-Variante (Kapitel III.6 und III.5).
Unter den heute herrschenden N-Depositionsraten ist eine N-Limitierung von S. magellanicum aber nicht mehr gegeben. Weder eine Steigerung der Nitrat- noch der Ammoniumeinträge bewirkt bei dieser Art noch eine Förderung des Wachstums. Die Sättigung muß demnach zwischen den N-Gaben in der "Reinregen"-Variante und der Kontrolle liegen. Anhand der verfügbaren Daten läßt sich nicht feststellen, ob das optimale Eintragsniveau gegenwärtig erreicht oder bereits überschritten worden ist.

Historisch gesehen ist die ehemals vorhandene N-Limitierung des Wachstums von S. magellanicum im Zug der steigenden N-Depositionen aufgehoben worden.

Demgegenüber vermag S. fallax die zusätzlichen N-Gaben bei ausreichender Wasserversorgung noch in ein verstärktes Wachstum umzusetzen. Bei erhöhtem N-Eintrag übertrifft die Produktion von S. fallax daher jene von S. magellanicum in der Schlenke und im Rasen. Auf den Bulten sorgt der angespannte Wasserhaushalt trotz N-Düngung für eine etwa gleichhohe Produktionen der beiden Torfmoose (Kapitel III.3).

Der Vergleich der Deckungsgrade der beiden Torfmoosarten vor und nach der experimentellen Beregnung hat keine signifikanten Unterschiede zwischen der Kontrolle und den Surplusvarianten erbracht. Dazu ist die Streuung der Daten zu groß und vermutlich die Dauer des Experimentes zu kurz. Der Anteil von S. fallax an der Gesamtdeckung ist im Rasen der "Reinregen"-Variante jedoch deutlich zurückgegangen (Kapitel III.3). Dies Ergebnis wird durch die Zuwachsmessungen gestützt, die ebenfalls eine Wachstumshemmung von S. fallax in der "Reinregen"-Variante zeigen. Demnach kann die Förderung der Art unter den aktuellen Eintragsverhältnissen als gesichert gelten.

Hinsichtlich der Überlebensstrategie unterscheiden sich die beiden verglichenen Torfmoosarten deutlich. Benutzt man die Typisierung von CHAPIN (1980), so muß man Sphagnum fallax zu den "competitive species" stellen. Sie erfüllt nahezu alle von CHAPIN genannten Kriterien für diesen Strategietypus. Als Konkurrenzstratege zeichnet sie sich gegenüber streßtoleranten Arten durch höhere Nährstoffaufnahme und Nährstoffverlustraten (Kapitel III.12) sowie geringere Investitionen in wasserspeichernde Gewebe aus. Die Art kann günstige Nährstoffsituationen schnell für eine Steigerung ihrer Phytomasseproduktion zu nutzen.
S. magellanicum ist demgegenüber aufgrund der dichteren Polster und der höheren Wasserspeicherkapazität in der Lage, die mit dem Regen zugeführten geringen Nitratfrachten besser zu nutzen. Jedoch ist diese Art außerstande, die aktuellen, anthropogen erhöhten Nitratfrachten unmittelbar
in ein vermehrtes Wachstum umzusetzen. Die nicht für das Wachstum benötigten N-Mengen werden in den Köpfchen und grünen Stengeln gespeichert (Kapitel III.6). Aufgrund dieser Eigenschaft kann für diese Art ein Zusammenhang zwischen den N-Gehalten und den atmosphärischen N-Einträgen nachgewiesen werden (MALMER 1988, 1990).
Vervollständigt wird der Vergleich der Strategien der beiden Torfmoosarten durch die Ergebnisse der Mineralisationsversuche. S. fallax weist trotz gleicher N-Gehalte in den abgestorbenen Pflanzenteilen höhere Nettomineralisationsraten auf. Dies hat zu Folge, daß die NH_4^+-Gehalte im Haftwasser und an den Austauschern der unteren abgestorbenen Stengelabschnitte in der Regel deutlich höher sind als bei S. magellanicum (siehe aktuelle NH_4^+-Gehalte, Kapitel III.11). Die Nährstoffe werden schneller wieder freigesetzt und kommen zum Teil über den kapillaren Wasseraufstieg den

lebenden Pflanzenteilen erneut zugute. Der äußere N-Transport im Haftwasser wird durch die zum Teil um über 100 % höheren Verdunstungsraten von S. fallax im Vergleich zu S. magellanicum begünstigt (OVERBECK & HAPPACH 1957). Die Strategie dieser Art ist also insgesamt auf einen höheren Stickstoff-turnover ausgelegt.

Bei hohem externen Nährstoffangebot und gleichzeitig relativ guter Wasserversorgung ist eine streßtolerante, auf Überdauerung von Mangelsituationen ausgelegte Art wie Sphagnum magellanicum der Konkurrenz von S. fallax nicht gewachsen. In den Schlenken wird es unter diesen Rahmenbedingungen zur Dominanz von Sphagnum fallax kommen. Dies kann sich bis auf den Rasen fortsetzen. Allerdings können die Konkurrenzverhältnisse in der Übergangszone zwischen Bult und Schlenke zwischen S. magellanicum und anderen Torfmoosen bereits aufgrund geringer Witterungsschwankungen wechseln (WALLÉN et al. 1988). In trockenen Jahren wird hier S. magellanicum auch bei hohen N-Einträgen höhere Massezuwächse als S. fallax erreichen, so daß ein Verschwinden dieser Art an solchen Standorten nicht zu erwarten ist. Die Ausbreitungsfähigkeit und die Besiedlung neuer Wuchsorte ist aber möglicherweise eingeschränkt.
Von den bereits bestehenden Bulten kann S. magellanicum durch S. fallax nicht verdrängt werden. Gelingt es S. magellanicum, sich über das Rasenniveau zu erheben, ist die Art aufgrund der höheren Wasserspeicherkapazität und des höheren Wasserhebevermögens (OVERBECK & HAPPACH 1957) gegenüber Sphagnum fallax im Vorteil. Grundsätzlich scheint für die erfolgreiche Besiedlung der Bulte die Toleranz gegenüber physikalisch-chemischen Umweltfaktoren wichtiger zu sein als die Höhe der Produktivität (RYDIN & McDONALD 1985a, RYDIN 1986)

Hohe N-Einträge scheinen jedoch die Streßtoleranz zu erniedrigen. So wurde das Wachstum der Torfmoose auf den Bulten sowohl durch Nitrat- als auch Ammoniumgaben negativ beeinflußt. Während negative Wirkungen hoher Ammoniumkonzentrationen auf S. magellanicum bzw. S. fallax in der Literatur bereits beschrieben sind (RUDOLPH & VOIGT 1986, AUSTIN & WIEDER 1987), ist die Schädigung durch Nitrat an diesen Standorten überraschend. In den bisher durchgeführten Wachstumsexperimenten unter Laborbedingungen erwies sich Nitrat in den hier zur Diskussion stehenden Konzentrationen als positiv (RUDOLPH & VOIGT 1986) oder zumindest nicht abträglich für das Torfmooswachtum (MELZER et al. 1989, AUSTIN & WIEDER 1987). Allerdings wurde in den diesbezüglichen Laboruntersuchungen eine gleichmäßig gute Wasserversorgung aufrecht erhalten, was möglicherweise die Diskrepanz zwischen den Ergebnissen erklärt.
Über die physiologischen Ursachen der negativen Wirkung von Nitrat auf die Bulttorfmoose ist bisher nichts bekannt. Möglicherweise sind aber die Untersuchungen von TOUFFET (1971) für die Erklärung dieses Phänomens relevant (nähere Angaben in Kapitel III.3).
Nach TOUFFET fördert Nitrat im Gegensatz zu Chlorid und Sulfat die Penetration von Natrium- und Kalziumionen in die Zelle und bewirkt damit einhergehend einen starken Kalium-Efflux. Der Kaliumverlust und die Störung der Ionengradienten an der Zellwand führen zu erheblichen Wachstumseinbußen.

Die Nitratkonzentrationen in den TOUFFET'schen Versuchen sind zwar viel höher (10 mM) als die in der vorliegenden Untersuchung verwendeten; die Versuche bieten aber interessante Hinweise auf mögliche Schädigungsmechanismen des Nitrats, die auch bei den hier zur Diskussion stehenden Nitratgehalten eine Rolle spielen könnten. Dies gilt insbesondere dann, wenn Nitrateinträge auf Torfmoosdecken treffen, in denen sich zuvor hohe Kationengehalte angereichert haben.
In diesem Zusammenhang ist auf die Nitratfrachten in Nebeldepositionen hinzuweisen. Aus der atmosphärischen Schadstofforschung ist bekannt, daß Nebel und Tau extrem hohe Gehalte an Nitrat und Ammonium aufweisen können. Beispielsweise wurden im Nebel in Reinluftgebieten in deutschen Mittelgebirgen Nitratkonzentrationen von 161 bis 3000 μM bzw. 129 bis 2854 μM festgestellt (SCHIMPFF 1983 und SCHMIDT 1986, beide zitiert in GLATZEL et al. 1987). Im Rauhreif wurden Nitratkonzentrationen von 97 bis 1081 μM gemessen (GLATZEL et al. 1987). GRÜNHAGE et al. (1990) geben Ammoniumkonzentrationen im Niederschlag von bis zu 1779 μM an.
Hochmoorbulte sind von diesen Einträgen besonders betroffen, da die hier wachsenden Phanerogamen die Nebeldeposition erhöhen. Das auf die Torfmoosrasen tropfende Interzeptionswasser kann sehr wahrscheinlich toxische Schadstoffkonzentrationen aufweisen.
Eine Schädigung durch diffuse Depositionen könnte eine Ursache dafür sein, daß die Torfmoose auf den Bulten in den überdachten Parzellen oft besser wachsen als in den nicht überdachten Kontrollparzellen (Kapitel III.2).

Die Entwicklung der Phanerogamen in den überdachten Flächen wurde bei Vaccinium oxycoccos und Eriophorum angustifolium verfolgt. Aus methodischen Gründen kann nur bei Vaccinium oxycoccos ein signifikanter Effekt festgestellt werden: Erhöhte Ammoniumeinträge fördern das Wachstum und die Vitalität dieser Art.
MALMER (1990) macht darauf aufmerksam, daß der Deckungsanteil der Phanerogamen in skandinavischen Mooren im Vergleich zu den Torfmoosen zugenommen hat, obwohl auch das Torfmooswachstums durch die gestiegenen N-Einträge gefördert wurde.
Die umfangreiche Literatur zur Nährstofflimitierung der Höheren Pflanzen in Hochmooren wurde bereits im Kapitel III.4 diskutiert. An dieser Stelle mag der Hinweis genügen, daß die Ericaceen im Hochmoor N-limitiert sind. Sie werden in unbelasteten Mooren durch die Torfmoosdecke von den atmosphärischen N-Einträgen ausgeschlossen, können aber auch die N-Vorräte in tieferen Bodenschichten nicht nutzen. Sie sind daher auf die im Acrotelm mineralisierten Stickstoffmengen angewiesen. Läßt jedoch das Retentionvermögen der Torfmoose für die atmosphäischen Einträge nach oder werden bei der Mineralisierung der gedüngten Torfmoose größere Ammoniummengen freigesetzt, so werden die Ericaceen in ihrer Konkurrenzkraft gefördert.
Nitrat kann von den Hochmoor-Ericaceen nicht (z.B. Vaccinium oxycoccos) oder nur in geringem Umfang (z.B. Calluna vulgaris) genutzt werden (MARTHALER 1939).

Demnach wird die ökologische Nische von Sphagnum magellanicum von zwei Seiten eingeengt. In den Schlenken vermag es nicht mit Sphagnum fallax zu konkurrieren, auf dem Bult ist es durch die Konkurrenz der Ericaceen bedrängt und möglicherweise durch toxische Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen beeinträchtigt. Abbildung 25 veranschaulicht die beschriebenen Effekte.

Unklar ist, inwieweit die Eriophorum-Arten von den N-Einträgen profitieren. LEE & WOODIN (1988) nehmen an, daß auch sie durch die gestiegenen atmosphärischen Einträge gefördert werden. Allerdings stehen diesen tiefwurzelnden Arten erhebliche Ammoniummengen im Catotelm zur Verfügung, was eine N-Limitierung unwahrscheinlich erscheinen läßt (Literaturübersicht im Kapitel III.4).
Die drei im Hochmoor konkurrierenden Strategietypen, Torfmoose, immergrüne Ericaceen und tiefwurzelnde Cyperaceen, nutzen demnach unterschiedliche Stickstoffquellen und können daher unterschiedlich schnell auf eine veränderte Eintragssituationen reagieren.
Dieses macht die Schwierigkeiten deutlich, Nährstofflimitierungen im Hochmoor nachzuweisen. Es ist nicht sinnvoll, von einer N-Limitierung der Hochmoorvegetation zu sprechen, wie dies in der Literatur häufig geschieht, sondern eine Limitierung muß für jede einzelne Art in einer spezifischen ökologischen und entwicklungsphysiologischen Situation aufgezeigt werden (vergl. SAEBÖ 1970).
Der Nachweis einer Nährstofflimitierung im Hochmoor wird zudem dadurch erschwert, daß die hier vertretenen Pflanzengesellschaften zahlreiche Arten enthalten, die an ein nachhaltiges Überdauern und nicht an einen schnellen Phytomassezuwachs angepaßt sind. Der LIEBIG'sche Limitierungsbegriff ist aber auf schnellwüchsige Konkurrenz-Strategen gemünzt und verliert in Lebensgemeinschaften, die aus streßtoleranten Arten mit geringen Wachstumsraten bestehen, seine Praktikabilität (CHAPIN et al. 1986).
Pflanzen mit inhärent niedrigeren Wachstumsraten wie S. magellanicum speichern zum Beispiel überschüssige N-Mengen und setzen sie nicht oder erst verzögert in Phytomassezuwachs um. Die temporäre Nährstoffspeicherung kann in späteren Wachstumsphasen eine Nährstofflimitierung verhindern (CHAPIN 1980). Es ist daher möglich, daß Düngewirkungen sich erst über Zeiträume bemerkbar machen, welche die Dauer einer wissenschaftlichen Untersuchung weit überschreiten. Die in der vorliegenden Arbeit gezogenen Schlußfolgerungen bedürfen daher der Überprüfung in langfristiger angelegten Experimenten.

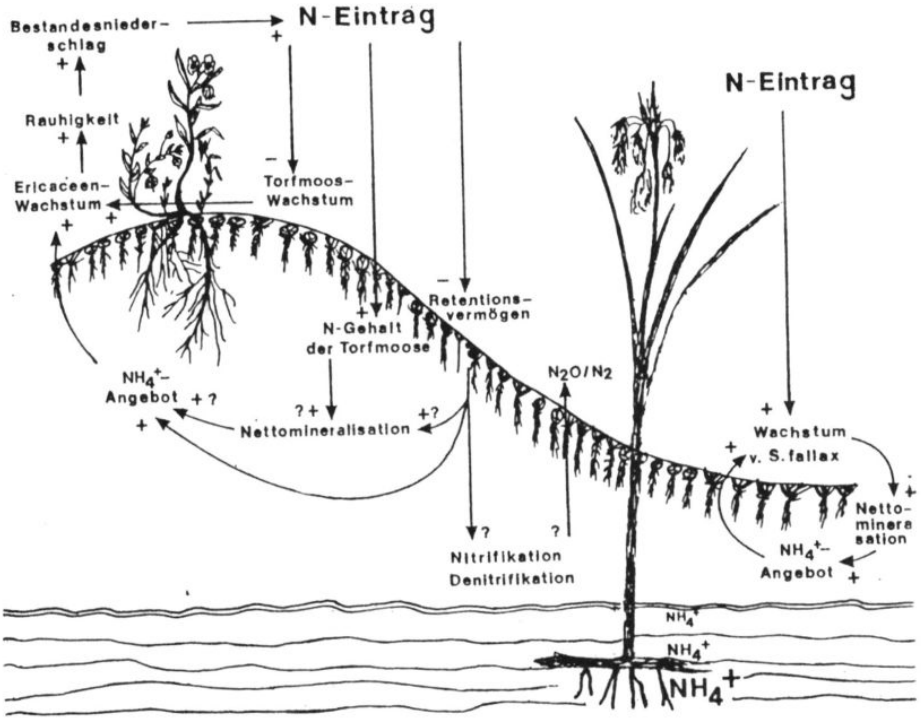


Abbildung 25: Schematische Übersichtsskizze über die diskutierten Effekte N-haltiger Niederschläge auf die Hochmoorvegetation.

Die bisher experimentell erzielten Effekte lassen sich mit einigen gegenwärtig in ombrotraphenten Mooren Nord- und Westeuropas zu beobachtenden Phänomenen parallelisieren. Rasen und Schlenken werden von sehr wüchsigen Sphagnum fallax-Decken beherrscht, aus denen überalterte, stark mit Ericaceen durchsetzte Sphagnum magellanicum-Bulte herausragen. Neubildungen von wüchsigen Sphagnum magellanicum-Bulten sind selten zu beobachten. TÜXEN (1983) spricht von einer "Vergreisung" der Hochmoorvegetation.
Haben sich erst ausgedehnte S. fallax-Decken etabliert, so ist aufgrund der stärkeren Nettomineralisation der abgestorbenen Pflanzenteile dieser Art ein positiver Rückkoppelungsmechanismus in Gang gesetzt, der die Dominanz dieser Art nachhaltig fördert.

Die Auswirkungen der gestiegenen Ammonium- und Nitrateinträge auf die Mineralisationsvorgänge im Moor sind in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht worden (vergl. dazu LÜTT 1992). Es konnten aber in den Untersuchungsflächen einige Beobachtungen gemacht werden, die möglicherweise mit einer Veränderung der

Mineralisationsverhältnisse zusammenhängen. Auffällig ist, daß in der "Nitratregen"-Variante im Gegensatz zu allen anderen Untersuchungsflächen kein Höhenzuwachs der Torfmoosdecke feststellbar war. Nach dem optischen Eindruck haben sich die Niveauunterschiede im Mikrorelief dieser Beregnungsfläche verringert. Das in dieser Variante festgestellte erhöhte Torfmooswachstum in den Schlenken und die Hemmung des Wachstums auf den Bulten vermag den beobachteten Niveauausgleichs nicht vollständig zu erklären. Die Nivellierung des Reliefs ging augenscheinlich über diesen Effekt hinaus. Im Gegensatz dazu wurden in der "Reinregen"-Variante auf dem Rasenniveau neue, sich sehr kleinflächig aufwölbende S. magellanicum Bulte beobachtet.
Diese Phänomene könnten auf eine gesteigerte Mineralisation in der Nitratvariante und auf eine Verringerung der Zersetzung in der "Reinregen"-Variante hindeuten.
Nach COULSON und BUTTERFIELD (1978) fördern, wie bereits erwähnt, erhöhte N-Gehalte in den Torfmoosen deren Zersetzung. Allerdings müßte nach dieser Hypothese in beiden Surplusvarianten eine erhöhte Torfzersetzung feststellbar sein. In der Ammoniumvariante konnten aber keine diesbezüglichen Hinweise gefunden werden. Für das abweichende Verhalten der Ammoniumvariante bietet sich folgende Erklärung an: Unabhängig von den Effekten des erniedrigten C/N-Verhältnisses in den Torfmoosen entscheidet das Schicksal der überschüssigen Stickstoffionen im Perkolationswasser über die Wirkungen der N-Einträge auf die Bult-Schlenkenstruktur. Im Gegensatz zu den Ammoniumeinträgen können die Nitratdepositionen tiefer in die Zersetzungsschicht der abgestorbenen Torfmoose eindringen und den Destruenten als Stickstoff- und Sauerstoffquelle dienen. Die Nitratanionen werden an den Torfmoosrasen kaum adsorbiert und von den Zellen, insbesondere bei einer supraoptimalen Versorgung, weniger schnell aufgenommen als die Ammoniumkationen. Das Nitrat kann, wie gesagt, von den Ericaceenwurzeln nicht oder nur in geringem Umfang aufgenommen werden.
Demgegenüber wird das Wachstum der Ericaceen in der Ammoniumvariante stark gefördert. Sie nehmen die überschüssigen Ammoniummengen auf und durchwirken den Torfmoosrasen mit einem dichten Wurzelfilz. Der infolge der Ammoniumdüngung erhöhte Anteil an Ericaceenwurzeln im Torf bewirkt eine Stabilisierung der Bultstruktur und läßt eine möglicherweise parallel dazu ablaufende verstärkte Zersetzung der Torfe oberflächenmorphologisch nicht in Erscheinung treten.

Falls die in den Beregnungsvarianten gemachten Beobachtungen tatsächlich auf die Veränderung der Mineralisation zurückzuführen sind, so könnte dies für unsere ombrotrophen Moore bedeuten, daß möglicherweise schon unter den gegenwärtigen Einträgen eine Nivellierung des Bult-Schlenkenreliefs erfolgt. Dies wiederum würde die Konkurrenzkraft von S. fallax zusätzlich erhöhen. Eine Klärung dieser Fragen bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten.

Abschließend sei bemerkt, daß unsere Moore in den letzten Jahrzehnten einer ganzen Reihe von Veränderungen unterlagen, und daß die heute zu beobachtenden Veränderungen in der Vegetation multifaktoriellen Ursprungs sind. So haben außer den gestiegenen Stickstoffeinträgen wahrscheinlich weitere Faktoren zur Ausbreitung von

Sphagnum fallax in ehemals von anderen Torfmoosen beherrschte Hochmoorbereiche beigetragen.
Störungen des Wasserhaushaltes durch Entwässerunsmaßnahmen im Moor selbst oder in der Umgebung können die Vitalität verschiedener Torfmoosarten verändert und die Konkurrenzkraft des Konkurrenz-Strategen S. fallax erhöht haben.
Neben dem Schwermetalleintrag hat der äolische Eintrag von Bodenpartikeln aus der intensiv landwirtschaftlich genutzten Landschaft zugenommen und die Kationengehalte im Moor erhöht (PAKARINEN 1977). Dies hat vermutlich mit dazu beigetragen, daß Sphagnum fallax (S. recurvum) die ombrotrophen Moorbereiche so erfolgreich besiedeln konnte, obwohl es sein Wachstumsoptimum bei höheren pH-Werten und Kalziumkonzentrationen in der Außenlösung hat (CLYMO 1973) und sein Verbreitungsschwerpunkt im minerotropheren Moorbereichen liegt (z.B. VITT & SLACK 1984). Außerdem ist die Art unempfindlicher gegen schwefelhaltige Niederschläge als andere Torfmoose, wie FERGUSON et al. (1978) und FERGUSON & LEE (1980) zeigen konnten.
In diesem Zusammenhang seien die jüngsten Veröffentlichungen über das Verhalten der Torfmoose in den stark belasteten Pennine Hills (GB) erwähnt (PRESS et al. 1986, LEE et al. 1987). Die in diesen Publikationen auf die atmosphärische N-Düngung zurückgeführten Phänomene finden in einem Milieu statt, das im vergangenen Jahrhundert mit Schadstoffen aller Art extrem belastet wurde. Dort weisen die Torfmoose beispielsweise stark erhöhte Eisen- und Bleigehalte auf (FERGUSON et al. 1984). Die dort durchgeführten Verpflanzungsexperimente lassen demnach kaum einen Schluß auf die aktuelle Schädigung der Torfmoose durch das erhöhte N-Angebot zu. Die dort festgestellte Inhibierung der Nitratreduktaseaktivität bei Torfmoosen (PRESS & LEE 1982) und die fehlgeschlagenen Wiederbesiedlungsversuche (FERGUSON & LEE 1983) mit ehemals dort vorgekommenden Torfmoosen sind wahrscheinlich auf einen ganzen Komplex negativ veränderter Standortsfaktoren zurückzuführen.

Aus den oben diskutierten Ergebnissen lassen sich folgende umweltpolitschen Forderungen ableiten:
Zum Schutz unser verbliebenen ombrotrophen Moore ist es erforderlich, die atmosphärischen N-Einträge drastisch zu reduzieren. Kurzfristig können Schutzwälder in der Umgebung der Moore die Einträge, besonders an Ammonium, verringern; langfristig ist diese Maßnahme aber für die Erhaltung der moorspezifischen Flora und Fauna unzureichend.
Neben den Hochmooren unterliegen zur Zeit nahezu alle mitteleuropäischen Lebensräume einer dramatisch verlaufenden Eutrophierung mit Stickstoff (NILSSON & GRENNFELT, eds. 1988). Eine Verringerung der NO_x-Emissionen bei den Verbrennungsvorgängen und eine umweltgerechtere Landwirtschaft sind daher dringend erforderlich.

Kapitel V:

Zusammenfassung

Bult-Schlenkenkomplexe in einem ombrotrophen Moor wurden mit verschiedenen Lösungen unterschiedlichen N-Gehalts beregnet. Die Untersuchungsflächen wurden Folienüberdachungen, die eigens zu diesem Zweck konstruiert wurden, von den "natürlichen" Niederschlägen abgeschirmt.
Die klimatischen Veränderungen durch diesen experimentellen Ansatz werden diskutiert.

Eine Beregnungslösung, die Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen aufweist, wie sie in anthropogen unbelasteten Gebieten gemessen werden (12 μM NO_3^- und 6 μM NH_4^+), vermindert das Wachstum von S. magellanicum und S. fallax im Vergleich zum Wachstum unter den heutigen Eintragbedingungen im Untersuchungsgebiet. Das Wachstum der Torfmoose unter natürlichen, anthropogen nicht erhöhten Nährstoffeinträgen wäre demnach in Norddeutschland N-limitiert.

Die Wirkungen der Beregnungsvarianten, in denen die Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen erhöht sind (431 μM N), sind stark von der Lage des Wuchsortes im Mikrorelief abhängig. In den Schlenken und teilweise auf den Rasen kommt es zu einer Förderung des Wachstums von S. fallax. Hingegen kann S. magellanicum von den zusätzlichen N-Einträgen nicht profitieren.
Auf den Bulten wurden bei beiden Arten negative Wachstumseffekte in den Surplus-Varianten festgestellt. Diffuse Einträge, insbesondere Tau und Nebeldepositionen, die hohe NO_3^-- und NH_4^+-Konzentrationen aufweisen, stehen im Verdacht, die Sphagnen auf den Bulten zu schädigen.

Bei den Höheren Pflanzen konnte nur für Vaccinium oxycoccos ein Effekt der Beregnung nachgewiesen werden. Diese Art wird durch Ammoniumeinträge gefördert.

Die unterschiedliche Reaktion der beiden untersuchten Torfmoosarten auf die zusätzlichen Stickstoffgaben führte zu einer Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse in der Schlenke und zum Teil im Rasen zugunsten von Sphagnum fallax. Mittels Dauerbeobachtungsflächen kann gezeigt werden, daß sich die Deckungsanteile von Sphagnum fallax verringern, wenn der Stickstoffeintrag unter das aktuelle Niveau in den Freilandniederschlägen reduziert wird.

Die Gesamtstickstoffgehalte beider Torfmoosarten werden bei verminderten Stickstoffeinträgen signifikant erniedrigt.
Erhöhte Stickstoffeinträge führen insbesondere bei Sphagnum magellanicum zu einem Anstieg der Stickstoffgehalte in den Köpfchen und grünen Stämmchenabschnitten.

Die Nettomineralisation der abgestorbenen Pflanzenteile ist im Bereich des Akrotelms bei Sphagnum fallax erheblich höher (10,5 kg N · ha^{-1} · a^{-1}) als bei Sphagnum magellanicum (2,4 kg N · ha^{-1} · a^{-1}).

Die Aufnahmeraten für Nitrat und Ammonium sind bei Sphagnum fallax signifikant höher als bei Sphagnum magellanicum, wenn die Stickstoffverbindungen in einer Ionenmatrix angeboten werden, wie sie in den derzeitigen Niederschlägen vorkommt.

Der Beitrag des aufsteigenden Kapillarwassers zur N-Versorgung der Torfmoose ist als gering anzusehen. In den oberflächennahen Schichten des Bodenwassers sind nur NH_4^+-Konzentrationen von durchschnittlich 16 μM festgestellt worden. Nitrat ist nur nach ergiebigen Regenfällen im Bodenwasser nachweisbar. Die Nitratreduktase-Aktivität wird ausschließlich nach Regenereignissen induziert. Im aufsteigenden Kapillarwasser scheint keine Nitratproduktion stattzufinden.
Im Haftwasser ist das mit dem Regen eingetragene Nitrat nur wenige Stunden nachweisbar. Ammonium ist ebenfalls nur in geringer Konzentration im Haftwasser zu finden. Offenbar werden Ammonium und Nitrat in Phasen mit aufsteigendem Kapillarstrom, in denen sich die übrigen Ionen im Haftwasser anreichern, kontinuierlich von den Torfmoosen aufgenommen.
Die aktuellen N-Einträge im untersuchten Moor decken einen Großteil des Jahresbedarfs der Torfmoose. Auf den Bulten übersteigt der Eintrag bereits den Bedarf. Die Folgen für das Retentionsvermögen der Torfmoosdecken und die Mineralisation werden diskutiert.

Die Lebensstrategie von S. fallax (hohe Wachstumsraten, hohe Nährstoffaufnahmeraten und hohe Nettomineralisationsraten) versetzt die Art in die Lage, die anthropogen erhöhten atmosphärischen N-Einträge zu nutzen und weniger wuchskräftige, streßtolerante Arten in den Schlenken und zum Teil auch im Rasen zu verdrängen. Dies erklärt den von zahlreichen Autoren beschriebenen Erfolg dieser Art in der gegenwärtigen Vegetationentwicklung mittel- und nordwesteuropäischer Moore.

Summary

The effect of applications of simulated rain on a raised bog vegetation was studied.
Small areas of raised bog vegetation were covered with polyethylene film. The covering constructions were especially designed to minimize the microclimatical effects of the film.
Rainwater falling on top of these constructions was collected and deionized using an ion-exchange column. Nutrient solutions of different concentrations were added and the artificial rain was immediately sprayed over the areas. The procedure enables plant growth studies under lower than recent input levels.

Growth rates and changes in nitrogen-content of Sphagnum magellanicum, Sphagnum fallax and Vaccinium oxycoccus were observed over a period of two years.
The experimental data suggest, that the development of the vegetation is closely related to the atmospheric environment.

Sphagnum magellanicum Brid. and Sphagnum fallax (Klinggr.) Klinggr. react differently to the nutrient applications. S. fallax is significantly promoted by additional nitrate and ammonium in the hollows and partly in the lawns while no positive effects of these treatments on S. magellanicum could be detected. On the hummocks nitrate and to a lesser extend ammonium reduces the growth of both species. Under lower than recent input level the growth rates of both species decrease, indicating that the growth of these Sphagnum species used to be N-limited in the past.

The growth of the moss carpet was significantly reduced by nitrate applications. Although the increase in biomass of both Sphagna was at least the same as in the other treatments, a standstill in growth of the moss carpet was detected. Parallel to this, it was observed that the microrelief had changed: it was accentuated at low nitrogen input while reduced at elevated nitrate depositions. In the ammonium treatment, a reduction of the microrelief could not be detected. This may be due to the increase of the standing crop of Vaccinium oxycoccos. This species was significantly promoted by addition of ammonium. Also the reduction of growth of S. magellanicum on the hummocks, resulting from the addition of nitrogen, will favour the vascular plants.

The N-content of the Sphagna was increased in comparison to the "pure rain-treatment". The consequences of this are discussed.

S. fallax can be characterized as a competitive species while S. magellanicum exhibits a stress tolerant strategy. S. fallax has higher rates of NH4+- and NO3--uptake and the net mineralization of S. fallax-plants in the acrotelm is much higher than that of S. magellanicum. So S. fallax is adapted to habitats of a greater N-turnover. Under increased N-deposition levels it will able to outcompete S. magellanicum in the hollows and if the water supply is sufficient also at lawn level.
The atmospheric nitrogen supply may therefore be responsible for the present-day success of this species in the bog vegetation of central and northwestern Europe.

Literaturverzeichnis

Aerts, R. & F. Berendse (1988). The effect of increased nutrient availability on the vegetation dynamics in wet heathlands. Vegetatio 76, S. 63 - 69.

Aletsee, L. (1967). Begriffliche und floristische Grundlagen zu einer pflanzengeographischen Analyse der europäischen Regenwassermoorstandorte. Beitr. Biol. Pflanzen 43, S. 117 - 283.

Anschütz, I. & F. Gessner (1954). Der Ionenaustausch bei Torfmoosen. Flora, 141, S. 178 - 236.

ApSimon, H.M., M. Kruse & J.N.B. Bell (1987). Ammonia emissions and their role in acid deposition. Atmospheric Environment 21, S. 1939 - 1946.

Armstrong, W. (1964). Oxygen diffusion from the roots of some british bog plants. Nature 204, S. 801 - 802.

Armstrong, W. & D.J. Boatman (1967). Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. J. Ecol. 55, S. 101 - 110.

Arts, G.H.P. (1990). Aquatic bryophytes as indicators of water quality. Ann. Bot. Fennici 27, S. 19 - 32.

Asman, W. & A.J. Janssen (1987). A long-range transport model for ammonia and ammonium for Europe. Atmospheric Environment 21 (10), S. 2099 - 2119.

Atwell, B.J., M.T. Veerkamp, B. Stuiver & P.J.C. Kuiper (1980). The uptake of phosphorus by Carex species from oligotrophic to eutrophic swamp habitats. Physiol. Plant. 49, S. 487 - 494.

Aue, B. (1985). Wasserhaushalt unberührter und regenerierender Hochmoore und seine qualitativen Probleme, ergänzt durch eigene Untersuchungen zur Trophie des Moorwassers im Regenerationsmodell "Dosenmoor" bei Neumünster. Univ. Kiel, Diplomarbeit.

Aulio, K. (1980). Nutrient accumulation in Sphagnum mosses. I. A multivariate summarization of the composition of 13 species from an ombrotrophic raised bog. Ann. Bot. Fennici 17, S. 307 - 314.

Aulio, K. (1982). Nutrient accumulation in Sphagnum mosses. II. Intra- and interspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. Ann. Bot. Fennici 19, S. 93 - 101.

Austin, K.A. & R.K. Wieder (1987). Effects of elevated H^+, SO_4^{2-}, NO_3^-,and NH_4^+ in simulated acid precipitation on the growth and chlorophyll content of 3 north american Sphagnum species. The Bryologist 90 (3), S. 221 - 229.

Backéus, I. (1988). Weather variables as predictors of Sphagnum growth on a bog. Holarctic Ecol. 11, S. 146 - 150.

Baxter, R., M.J. Emes & J.A. Lee (1990). The relationship between extracellular metal accumulation and bisulphite tolerance in Sphagnum cuspidatum Hoffm. New Phytologist 111, S. 463 - 472.

Bayley, S.E., D.H. Vitt, R.W. Newbury, K.G. Beaty, R. Behr & C. Miller (1987). Experimental acidification of a Sphagnum-dominated peatland: First year results. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44, S. 194 - 205.

BEF Bundesamt für Ernährung und Forstwirtschaft (1989). Emmission von Ammoniak (Quellen - Verbleib - Wirkungen - Schutzmaßnahmen). Arbeitsmaterialien des BEF, Frankfurt/Main.

Bellamy, D.J. & J. Rieley (1967). Some ecological statistics of a 'miniature bog'. Oikos 1, S. 33 - 40.

Bertram, R. (1988). Pflanzengesellschaften der Torfstiche nordniedersächsischer Moore und die Abhängigkeit dieser Vegetationseinheiten von der Wasserqualität. Diss. Bot. 126, 192 S., Berlin.

Bless, H.G., R. Beinhauer & B. Sattelmacher (1991). Ammonia emission from slurry applied to wheat stubble and rape in North Germany. J. Agricultural Sience 177, 225 - 231.

Bloom, A.J., F.S. Chapin III. & H.A. Mooney (1985). Resource limitation in plants - an economic analogy. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16 , S. 363 - 392.

Blume, H.-P., J. Lamp, C.G. Schimming, D. Wiese & M. Zingk (1985). Bodenbelastung aus der Luft ? Schriftenr. Agrarwiss. Fakultät C.-A.-Universität Kiel 67, S. 44 - 51.

Blume, H.-P., J. Lamp, C.G. Schimming, D. Wiese & M. Zingk (1987). Wasser-, Nährstoff- und Schadstoffdynamik charakteristischer Bodentypen Schleswig - Holsteins., unveröffentlichter Zwischenbericht des Instituts für Pflanzenernährung und Bodenkunde der Universität Kiel für das BMFT.

Boatman, D.J. & W. Armstrong (1968). A bog type in north-west Sutherland. J. Ecol. 56, S. 129 - 143. Braun-Blanquet, J. (1964). Pflanzensoziologie (3. Auflage). Wien.

Brechtel, H.M., Balazs, A., Lehnardt, F. (1986). Precipitation input of inorganic chemicals in the open field and in forest stands - results of investigations in the state Hesse -. In: W.H. Georgii (ed.), Atmospheric pollutants in forest areas. D.Reidel, S. 47 - 67.

Breemen, N. v., P.A. Burrough, E.J. Velthorst, H.F. van Dobben, Toke de Wit, T.B. Ridder & H.F.R. Reijnders (1982). Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. Nature 299, S. 548 - 550.

Breemen, N. v. & E. R. Jordans (1983). Effects of atmospheric ammonium sulphate on calcareous and noncalcareous soils of woodland in The Netherlands. In: Ulrich und Pankrath (eds.), Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. D. Reidel, Dordrecht, S. 171 - 182.

Brehm, K. (1968). Die Bedeutung des Kationenaustausches für den Kationenhaushalt lebender Sphagnen. Planta (Berl.) 79, S. 324 - 345.

Brehm, K. (1971). Ein Sphagnum-Bult als Beispiel einer natürlichen Ionenaustauschersäule. Beitr. Biol. Pflanzen 47, S. 287 - 312.

Bremner, J.M. & L.A. Douglas (1971). Use of plastic films for aeration in soil incubation experiments. Soil Biol. Biochem. 3, S. 289 - 296.

Breuer, B. & A. Melzer (1990). Heavy metal accumulation (lead and cadmium and ion exchange in three species of Sphagnaceae. Oecologia 82, S. 461 - 467.

Brimblecombe, P. & D.H. Stedman (1982). Historical evidence for a dramatical increase in the nitrate component of acid rain. Nature 298, S. 460 - 462.

Brock, T.C.M. & R. Bregman (1989). Periodicity in growth, productivity, nutrient content and decomposition of Sphagnum recurvum var. mucronatum in a fen woodland. Oecologia 80, S. 44 - 52.

Büttner, G. (1990). Bodenchemische Veränderungen infolge der Stickstoff-belastung. Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft e.V.; Verein Deutscher Ingenieure, Ammoniak in der Umwelt (Kreisläufe, Wirkungen, Minderung), S. 4.1 - 4.17. KTBL - Schriften Vertrieb im Landwirtschaftsverlag GmbH, Münster (Westf.).

Buijsman, E., H.F.M. Maas & W. Asman (1987). Anthropogenic Ammonium emissions in Europe. Atmospheric Enviroment 21 (5), 1009 -1022.

Burgeff, H. (1961). Mikrobiologie des Hochmoores. Stuttgart. 197 S.

Campbell, J.A. (1970). Chemical systems. Freeman, San Francisco. Chapin, F.S. III., K. Van Cleve & L.L. Tieszen (1975). Seasonal nutrient dynamic of tundra vegetation at Barrow, Alaska. Arctic and Alpine Res. 7, S. 209 - 226.

Chapin, F.S. III., P.M. Vitousek & K. van Cleve (1986). The nature of nutrient limitation in plant communities. Am. Nat. 127, S. 48 - 58.

Chapin, S. III. (1980). The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Sys. 11, S. 233 - 260. Chapman, S.B. (1965). The ecology of Coom Rigg Moss, Northumberland III. Some waterrelations of the bog system. J. Ecol. 53, S. 371-384.

Chapman, R.R. & H. Hemond (1982). Dinitrogen fixation by surface peat and Sphagnum in an ombrotrophic bog. Can. J. Bot. 60, S. 538 - 543.

Clymo, R.S. (1963). Ion exchange in Sphagnum and its relation to bog ecology. Ann. Bot. 27 (106), S. 309 - 324.

Clymo, R.S. (1965). Experiments on the breakdown of Sphagnum in two bogs. J. Ecol. 53, S. 747 - 758.

Clymo, R.S. (1970). The growth of Sphagnum: Methods of measurement. J. Ecol. 58, S. 13 - 49.

Clymo, R.S. (1973). The growth of Sphagnum: Some effects of environment. J. Ecol. 61, S. 849 - 869.

Clymo, R. S. (1978). A model of peat bog growth. In: O.W. Heal and D.F. Perkins (eds.), Production Ecology of British Moors and Montane Grassland (Ecol. Stud. 27). Springer, Berlin.

Clymo, R.S. & E. J.F. Reddaway (1971). Productivity of Sphagnum (bog - moss) and peat accumulation. Hidrobiologia 12, S. 181 - 192.

Clymo, R.S. & P.M. Hayward (1982). The ecology of Sphagnum. In: A.J.E. Smith (ed.), Bryophyte Ecology, S. 229 - 289.

Collins, V.G., B.T. D'Sylva & P.M.Latter (1978). Microbial populations in peat. In: O.W. Heal & D.F. Perkins (eds.), Production Ecology of British Moors and Montane Grassland, Ecol.Stud. 27, S. 94 - 112. Springer, Berlin.

Comeau, P.L. & D.J. Bellman (1986). An ecological interpretation of the chemistry of mire waters from selected sites in eastern Canada. Can. J. Bot. 64, S. 2576 - 2581.

Coulson, J.C. & J. Butterfield (1978). An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. J. Ecol. 66, S. 631-650.

Crawford R.M.M. (1983). Root survival in flooded soil. In: Goodall, D.W. (ed.), Ecosystems of the world, 4a, (mires), S. 257 - 283, Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.

Damman, A.W.H. (1978). Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. Oikos 30, S. 480 - 495.

Damman, A.W.H. (1986). Hydrology, development and biogeochemistry of ombrogenous peat bogs with special reference to nutrient relocation in a western Newfoundland bog. Can. J. Bot. 64, S. 384-394.

Damman, A.W.H. (1988a). Regulation of nitrogen removal and retention in Sphagnum bogs and other peatlands. Oikos 51, S. 291 - 305.

Damman, A.W.H. (1988b). Spatial and seasonal changes in water chemistry and vegetation in an ombrogenous bog. In: Verhoeven, J.T.A. et al. (eds.), Vegetation structure in relation to carbon and nutrient economy (The Hague 1988), S. 107 - 119.

Dau, J.H.C. (1823). Neues Handbuch über den Torf. Hinrichs Buchh., 240 S., Leipzig.

Deising, H. (1987a). Physiological and biochemical investigations on nitrate reduction in the Bryophyte Sphagnum. Diss. Math.-Nat. Fak. Universität Kiel, 57 S..

Deising, H. (1987b). In vivo studies on the regulation of nitrate reductase in Sphagnum species. Symposia Biologica Hungarica 35, S. 59 - 69.

Deising, H. & H. Rudolph (1987). Nitrate-induced de novo synthesis and regulation of NAD(P)H nitrate reductase from Sphagnum. Physiol. Plant. 71, S. 477 - 482.

Deising ,H. & H. Rudolph (1988). NAD(P)H-nitrate reductase from Sphagnum species - a comparative characterization. Ann. Bot. 61, S. 659 - 667.

De Vries, W. & A. Breeuwsma (1987). The relation between soil acidification and element cycling. Water, Air and Soil Pollution 35, S. 293 - 310.

Dierßen B. & Dierßen K. (1984). Vegetation und Flora der Schwarzwald moore. Beih. Veröff. NatSchLandschPfl. Bd.-Württbg. 39. 512 S., Karlsruhe.

Dierßen, K. (1982). Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Conservatoire et Jardin botanique de la ville de Genève (Ed.) Chambésy.

Dierßen, K., H.von Glahn, W. Härdtle, H. Höper, U. Mierwald, J. Schrautzer und A. Wolf (1988). Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. SchriftenR. Landesamt NatSch. LandschPfl. S.-H. 6, 157 S., Kiel.

Dierßen, K. & H. Reichelt (1988). Zur Gliederung des Rhynchosporion albae W. Koch 1926 in Europa. Phytocoenologia 16 (1), S. 37 -104.

Eder, M. (1980). Mineralstoffwechsel von Hochmoor-Vaccinium-Arten in ökologischer Sicht. Dissertation, Universität Wien.

Eggelsmann (1980). Mikroklima der Moore. In: Göttlich, K. (ed.) Moor- und Torfkunde. Stuttgart:Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, S. 224 - 230.

Ellenberg, H. (1988). Floristic changes due to nitrogen deposition in Central Europe. In: J. Nilsson & P.Grennfeld (eds.), Critical loads for sulphur and nitrogen (Report from a workshop held in Skokloster, Schweden, 19.- 24.3. 1988, org. by UN - ECE). Nordic Council of Ministers, S. 375 - 384.

Elliott, R.J. & A.G. Porter (1971). A rapid cadmium reduction method for the determination of nitrate in bacon and curing brines. Analyst 96, S. 522 - 527.

Eriksson, E. (1952). Composition of atmospheric precipitation. Tellus 4, S. 215 - 232 u. 280 - 309.

Ferguson, P., J.A. Lee & J.N.B. Bell (1978). Effects of sulphur pollutions on the growth of Sphagnum species. Environ. Pollut. 16, S. 151-162.

Ferguson, P. & J.A. Lee (1980). Some effects of bisulphite and sulphate on the growth of Sphagnum species in the field. Environmental Pollution (Series A) 21, S. 59 - 71.

Ferguson, P. & J.A. Lee (1983). The growth of Sphagnum species in the southern Pennines. J. Bryol. 12, S. 579 - 586.

Ferguson, P., R.N. Robinson, M.C. Press & J.A.Lee (1984). Element concentrations in five Sphagnum species in relation to atmospheric pollution. J. Bryol. 13, S. 107 - 114.

Firbas, F. (1931). Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoor-pflanzen. Jb. Wiss. Bot. 74, S. 459 - 696.

Firbas, F. (1952). Einige Berechnungen über die Ernährung der Hochmoore. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, H.25, S. 177 - 200.

Freier, R.K. (1964). Wasseranalyse. Walter de Gruyter: Berlin, New York.

Gabriel, A. (1983). Ammonium-Assimilation und Metabolismus der freien Aminosäuren bei Sphagnum magellanicum Brid. Diss. Math.- Nat. Fak. Univ. Kiel, 113.

Galloway, J.N. & G.E. Likens (1976). Calibration of collection procedures for the determination of precipitation chemistry. Water Air Soil Pollut. 6((2/3)), S. 241 - 258.

Galloway, J.N. & G.E. Likens (1978). The collection of precipitation for chemical analysis. Tellus 30, S. 71 - 82.

Georgii, H. W., S.Grosch & G.Schmitt (1986). Feststellung der Schadstoffbelastung von Waldgebieten in der Bundesrepublik Deutschland durch trockene und nasse Deposition (Abschlußbericht, Teil A, im Auftrag des Umweltbundesamtes).

Gerlach, A. (1973). Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoffnettomineralisation. Scripta Geobot. 5, S. 1 - 115.

Gerlach, A. (1978). Zur Bestimmung der Stickstoff - Nettomineralisation in mehr oder minder nassen Böden. Oecol. Plant. 13, S. 163 - 174.

Gies, T. (1972). Die Vegetation und Ökologie des Schwarzen Moores (Rhön), unter besonderer Berücksichtigung des Kationengehaltes. Diss. Bot. 20, 184 S., Berlin.

Gillet, M. (1978). Contribution à l'écophysiologie des Sphaignes. Essai de mise au point et d'application d'un milieu synthetique adapté à la culture in vitro de quelques espèces du genre Sphagnum L. Bull. Soc. Bot. Fr. 125, S. 17 - 30.

Glatzel, G., M. Kazda, D. Grill, G. Halbwachs & K. Katzensteiner (1987). Ernährungsstörungen der Fichte als Komplexwirkung von Nadelschäden und erhöhter Stickstoffdeposition - ein Wirkungsmechanismus des Waldsterbens? Allg. Forst- und Jagd - Z. 158 (5/6), S. 91 - 97.

Goodman, G. T. (1968). The role of minor nutrients in Eriophorum communities II. The effects of added ground limestone upon the availability and uptake of inorganic elements in an E. angustifolium community. J. Ecol. 56, S. 545 - 563.

Goodmann, G.T. & D.F. Perkins (1968b). The role of mineral nutrients in Eriophorum communities IV. Potassium supply as a limiting factor in an E. vaginatum community. J. Ecol. 56, S. 685 - 696.

Gore, A.J.P. (1961a). Factors limiting plant growth on high-level blanket peat, I., Calcium and phosphate. J. Ecol. 49, S. 399 - 402.

Gore, A.J.P. (1961b). Factors limiting plant growth on high-level blanket peat, II., Nitrogen and phosphate in the first year of growth. J. Ecol. 49, S. 605 - 616.

Goreau, T.J., W.A. Kaplan, S.C. Wofsy, M.B. McElroy, F.W. Valois & S.W. Watson (1980). Production of NO_2- and N_2O by nitrifying bacteria at reduced concentrations of oxygen. Appl. Environ. Microbiol. 40, S. 528 - 532.

Gorham, E., S.J. Eisenreich, J. Ford & M.V. Santelman (1985). The chemistry of bog waters. In: W.Stumm (ed.), Chemical processes in lakes. J. Wiley and sons, New York, S. 339 - 363.

Gorham, E. (1956a). On the chemical composition of some waters from the Moor House Nature Reserve. J. Ecol. 44, S. 375 - 382.

Gorham, E. (1961a). Faktors influencing supply of major ions to inland waters, with special reference to the atmosphere. Geol. Soc. Am. Bull. 72, S. 795 - 840.

Gorham, E. &. W.H. Pearsall (1956). Acidity, specific conductivity and calcium content of some bog and fen waters in northern Britain. J. Ecol. 44, S. 129 - 141.

Gorham, E., J.A. Janssen, G.A. Wheeler & P.H. Glaser (1987). The natural and anthropogenic acidification of peatlands. In: T.C.Hutchinson & K.M. Meema (eds.), Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems. Springer, Berlin.

Gorham, E., S.E. Bayley & D.W. Schindler (1984). Ecological effects of acid deposition upon peatlands: a neglected field in acid-rain research. Can.J. Fish. Aquat. Sci. 41 , S. 1256 - 1268.

Grace, J. & T. C. Marks (1978). Physiological aspects of bog production at Moor House. In: O.W. Heal & D.F. Perkins (eds.), Production Ecology of British Moors and Montane Grassland, Ecol. Stud. 27, S. 38 - 51, Springer, Berlin.

Grahn, O. (1977). Macrophyte succession in swedish lakes caused by deposition of airborne substances. Water Air Soil Poll. 7, S. 295 - 305.

Granhall, U. & A. v. Hofsten (1976). Nitrogenase activity in relation to intracellular organisms in Sphagnum mosses. Physiol. Plant. 36, S. 88-94.

Granhall, U. & H. Selander (1973). Nitrogen fixation in a subarctic mire. Oikos 24, S. 8 - 15.

Gray, G. (1888). On the dissolved matter contained in the rainwater collected at Lincoln, Canterbury, New Zealand. Proc. Austr. Ass. Sydney, S. 138 - 152.

Greb, H. (1957). Der Einfluß tiefer Temperatur auf die Wasser- und Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das "Xeromorphie-problem". Planta 48, S. 523 - 563.

Grennfelt, P. & H. Hultberg (1986). Effects of nitrogen deposition on the acification of terrestrial and aquatic ecosystems. Water, Air and Soil Pollution 30, S. 945 - 963.

Grigal, D.F. (1985). Sphagnum production in forested bogs of northern Minnesota. Can. J. Bot. 63, S. 1204 - 1207.

Grünhage, L., H.-J. Jäger, U. Dämmgen, A. Küster & H.-D. Haenel (1990). Konzentrationen und Flüsse von Ammoniak und Ammoniumverbindungen in der bodennahen Atmosphäre. Kuratorium für Technik und Bauwesen in der Landwirtschaft e.V.; Verein Deutscher Ingenieure, Ammoniak in der Umwelt (S. 3.1 - 3.32). KTBL - Schriften - Vertrieb im Landwirtschaftsverlag GmbH, Münster (Westf.).

Guicherit, R. & D. v.den Haut (1982). The global NOx cycle. In: T. Schneider and L. Grant (eds.), Air Pollution by Nitrogen Oxides. Elsevier Scientific Publishing Company, S. 15 - 29, Amsterdam.

Harley, P.C., J.D. Tenhunen, K.J. Murray & J. Beyers (1989). Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra Sphagnum mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. Oecologia 79, S. 251 - 259.

Havill, D.C., J.A. Lee & G.R. Stewart (1974). Nitrate utilisation by species from acidic and calcareous soils. New Phytol. 73, S. 122 - 131.

Hayward, P.M. & R.S. Clymo (1983). The growth of Sphagnum: Experiments on, and simulations of, some effects of light flux and water-table depth. J. Ecol. 71, S. 845 - 863.

Hemond, H.F. (1980). Biogeochemistry of Thoreau's Bog, Concord, Massachusetts. Ecol. Monogr. 50 (4), S. 507 - 526. Hemond, H.F. (1983). The nitogen budget of Thoreau's Bog. Ecology 64 (1), S. 99 - 109.

Hendrey, G.R. & F.A. Vertucci (1980). Benthic plant communities in acidic Lake Colden, New York: Sphagnum and algal mat. Proceedings of the International Conference on the Ecological Impact of Acid Precipitation (edit.:D.Drabos & A.Tollon), SNSF Project, Oslo.

Hölzer, A. (1977). Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen im Blindensee-Moor bei Schonach (Mittlerer Schwarzwald) unter besonderer Berücksichtigung des Kationengehaltes. Diss. Bot. 36, 195 S., Berlin.

Husar, R.B. & J.M. Holloway (1983). Sulphur and nitrogen over North America. In: National Swedish Environment Protection Board, Ecological effects of acid deposition, S. 95 - 115, Solna, SNV PM 1636.

Hutchinson, G.L. & F.G. Viets, jr. (1969). Nitrogen enrichment of surface water by absorption of ammonia volatilized from cattle feedlots. Science 166, S. 514 - 515.

Hutchinson, T.C. & K.M. Meema, (eds.) (1987). Wetlands and Agricultural Ecosystems, Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems. Springer, Berlin.

Ingham, G. (1950). Effects of materials absorbed from the atmosphere in maintainig soil fertility. Soil Sci. 70, 205 - 212.

Ilomets, M. (1982). The productivity of Sphagnum communities and the rate of peat accumulation in estonian bogs. In: V. Masing (ed.), Peatland ecosystems; Estonian Contribution to the International Biological Programme, No. 9., S. 102 - 116, Valgus, Tallin.

Isermann, K. (1986). Diagnose (Symptomatik) der "Neuartigen Waldschäden" aus der Sicht der Waldernährung. Vortrag, Jahrestagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 3. - 6. September 1986, Hamburg.

Isermann, K. (1987). Düngerstickstoff im Spannungsfeld von Ökologie und Ökonomie. In: L. H. Landwirtschaftliche Versuchsstation der BASF AG (ed.), Vortrag auf der Wintertagung des LAD Nordrhein, 26.11.1987.

Jacubowski, S. & H. Rudolph (1989). Glutamate dehydrogenase in Sphagnum species. J. Hattori Bot. Lab. 67, S. 395 - 398.

Jäger, H.-J., H.J. Weigel, R. Guderian, U. Arndt & G. Seufert (1988). Methodological approaches: Part I: Experiments with open - top chambers: Results, advantages and limitation. In: P. Mathy (ed.), Air pollution and ecosystems (Proc. Int. Symp., Grenoble, France, 18 - 22 may, 1987), S. 327 - 337, D. Reidel, Dordrecht.

Jörgensen, C.A. (1927). Maglemose i Grib Skov. Undersöglser over Vegetationen paa en nordsjällandk Mose. Ved Henning E. Petersen. IX. Kvälstofproblemet paa Maglemose og andre Höjmoser. Bot. Tidsskr. 39, S. 463 - 487.

Kabsch, U. (1971). Untersuchungen zur Wirkung einer Kältebehandlung auf Wachstum und Stoffwechsel von Sphagnum magellanicum BRID. Ein Beitrag zur Membranochromie der Sphagnen IV. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Kiel.

Kamphake, L. J., S.A.Hannak & J.M.Cohen (1967). Automated analyses for nitrate by hydrazine reduction. Water Res. 1, S. 206 - 211.

Kilham, P. (1982). The biogeochemistry of bog ecosystems and chemical ecology of Sphagnum. Michigan Botanist 21, S. 159 - 168.

Kirchhoff, M. (1989). Untersuchungen zur Umweltbelastung durch Schwermetalle: (Akkumulation, Deposition, Verteilung und physiologische Wirkung auf Sphagnen). Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Kiel.

Kivinen, E. (1933). Untersuchungen über den Gehalt an Pflanzennährstoffen in Moorpflanzen und an ihren Standorten. Acta Agr. Fenn. 27, S. 1 - 141.

Koskimies-Soininen, K. & H. Nyberg (1987). Effects of temperature and light on the lipids of Sphagnum magellanicum. Phytochemistry 26, S. 2213 - 2221.

Larcher, W. (1976). Ökologie der Pflanzen. 2. Aufl., 320 S., Ulmer.

Last, F.T., Y.E. Likens, B. Ulrich & L. Walloe (1980). Acid precipitation - progress and problems. In: D. Drablos and A. Tollan (eds.), Proceedings of an international conference in Oslo- Ås, Norway, March 1980 (Conference summary, S. 10 - 12).

Lee, J.A., M.C. Press, S. Woodin & P. Ferguson (1987). Responses to acidic deposition in ombrotrophic mires in the U.K. In: T.C. Hutchinson & K.M. Meema (eds.), Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems (NATO ASI Series, Vol. G16). Springer, Berlin.

Lee, J.A., R. Baxter & M.J. Emes (1990). Resposes of Sphagnum species to atmospheric nitrogen and sulphur deposition. Biol. J. Linnean Soc. 104, S. 255 - 265.

Lee, J.A. & G.R. Stewart (1978). Ecological aspects of nitrogen assimilation. Advances in Bot. Res. 6, S. 1 - 43.

Lee, J.A. & S.J. Woodin (1988). Vegetation structure and the interception of acidic deposition by ombrotrophic mires. In: J.T.A. Verhoeven (eds.), Vegetation structure in relation to carbon and nutrient economy, SPB Acadademic Publishing, The Hague, S. 137 - 147.

Lindholm, T. & H. Vasander (1990). Production of eight species of Sphagnum at Suurisuo mire, southern Finland. Ann. Bot. Fenn. 27, S. 145 - 157.

Lötschert, W. (1969). Pflanzen an Grenzstandorten, V., Hochmoorvegetation (S.52 - 80). Stuttgart, Gustav Fischer.

Lütt, S. (1992) Produktionsbiologische Untersuchungen zur Sukzession der Torfstichvegetation in Schleswig-Holstein. Mitt. A.G. Geobotanik Schl.-Hol. und Hamburg.

Malmer, N. (1988). Patterns in the growth and accumulation of inorganic constituents in the Sphagnum cover on ombrotrophic bogs in Scandinavia. Oikos 53, S. 105 - 120.

Malmer, N. (1990). Constant or increasing concentrations in Sphagnum mosses on mires in Southern Sweden during the last decades. Aquilo Ser. Bot. 28, S. 57 - 65.

Malmer, N. & E. Holm (1984). Variation in the C/N-quotient of peat in relation to decomposition rate and age determination with Pb 210. Oikos 43, S. 171 - 182.

Malmer, N. & B. Nihlgard (1980). Supply and Transport of mineral nutrients in a subarctic mire. In: M. Sonesson (ed.), Ecology of a Subarctic Mire. Ecol. Bull. 30, S. 63 - 95.

Malmer, N. & H. Sjörs (1955). Some determinations of elementary constituents in mire plants and peat. Bot. Not. 108, S. 46 - 80.

Malo, B.A. & E.R. Purvis (1964). Soil absorption of atmospheric ammonia. Soil Sci. 97, S. 242 - 247.

Marthaler, H. (1939). Die Stickstoffernährung der Hochmoorpflanzen. Jb. Wiss. Bot. 88, S. 723 - 758.

Martin, N.J. & A.J. Holding (1978). Nutrient availability and other factors limiting microbial activity in blanket peat. In: O.W. Heal & D.F. Perkins (eds.), Production Ecology of British Moors and Montane Grassland, Ecol. Stud. 27, S. 113 - 135, Springer, Berlin.

Mattson, S. & E. Koutler-Anderson (1955). Geochemistry of a raised bog. Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler 21, S. 321 - 366.

Mattson, S. & E. Koutler-Anderson (1956). Geochemistry of a raised bog. II. Some nitrogen relationships. Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler 22, S. 219 - 224.

Matzner, E. (1980). Untersuchungen zum Elementhaushalt eines Heide-Ökosystems (Calluna vulgaris) in Nordwestdeutschland. Göttinger Bodenkdl. Ber. 63, S. 1 - 120.

Melzer, A. & E. Rothmeyer (1983). Die Auswirkung der Versauerung der beiden Arberseen im Bayerischen Wald auf die Makrophytenvegetation. Ber. Bayer. Bot. Ges. 54, S. 9 - 18.

Melzer, A., S. Braun, R. Kaiser & S. Zimmermann (1989). Ökophysiologische Untersuchungen zur Nitratbelastung und Nitratbelastbarkeit von Hochmooren. Materialien, Bd.:64, Nitratbelastung von Hochmooren, Bayrisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen, 48 S.

Metsävaino, K. (1931). Untersuchungen über das Wurzelsystem der Hochmoorpflanzen. Ann. Bot. Fenn., Vanamo 1, 417 S.
Miller, M.S. (1963). Reasons for the xeromorphism of plants in high bogs. Uch. Zap. Leningr. Gos. Pedagog. Inst. Im. A. I. Gertsena 249, 331 - 351. (russisch). Summary in Biological Abstracts 46, 44868.

Minssen, H. (1913). Beiträge zur Kenntnis typischer Torfarten. Landw. Jb., 44, S. 269 - 330.

Moore, T. R. (1989). Growth and net production of Sphagnum at five fen sites, subarctic eastern Canada. Can. J. Bot. 67, S. 1203 - 1207.

Müller, K. (1973). Ökologische und vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an Niedermoor-Standorten des ombrotrophen Moores unter besonderer Berücksichtigung seiner Kolke und Seen in NW-Deutschland. Beitr. Biol. Pflanzen 49, S. 147 - 235.

Müller-Stoll, W.R. (1947). Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta 35 (1-2), S. 225 - 251.

Mulder, J. (1985). Deposition of NH_3^- in forests and heathlands in the Netherlands and its role in soil acidification. B. 1., NH_4^+ Tagung Kasteel Groeneveld, Baarn 1985 (Informatiemap Staatsbosbeheer, Postbus 20020, NL 3502 La, Utrecht, The Netherlands).

Murray, K.J., J.D. Tenhunen & J. Kummerow (1989). Limitations on Sphagnum growth and net primary production in the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. Oecologia 80, S. 256 - 262.

Naik, M.S., Y.P. Abrol, T.V.R. Nair & C.S. Ramaro (1982). Nitrate assimilation - its regulation and relationship to reduced nitrogen in higher plants. Phytochemistry 21, 495 - 504.

Neubauer, D. (1982). Untersuchungen zur Mineralstickstoff-Verfügbarkeit in den Böden einiger Hochmoorkomplexe im württembergischen und bayrischen Alpenvorland (Diplomarbeit). Universität Tübingen.

Nihlgard, B. (1985). The ammonium hypothesis - an additional explanation to the forest dieback in Europe. Ambio 14 (1), S. 2 - 8.

Nilsson, J. & P. Grennfeld, (eds.) (1988). Critical loads for sulphur and nitrogen. Report from a workshop held in Skokloster, Schweden, 19.-24.3. 1988, org. by UN - ECE, Nordic Council of Ministers. 418 S.

Oldfield, F., A. Brown & R. Thompson (1979). The effect of microtopography and vegetation on the catchment of airborne particles measured by remanent magnetism. Quartern. Res. 12, S. 326 - 332.

Osvald, H. (1923). Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl. 1, S. 1 - 434, Uppsala.

Overbeck, F. & H. Happach (1955). Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. Flora 144, S. 335 - 402.

Pakarinen, P. (1977). Element contents of Sphagna: variation and its sources. Bryophyt. Bibliotheca 13, S. 751 - 762.

Pakarinen, P. & K. Tolonen (1976). Regional survey of heavy metals in peat mosses (Sphagnum). Ambio 5 (1), S. 38 - 40.

Pakarinen, P., K. Tolonen & S. Heikkinen (1981). Accumulation of metals in Finnish raised bogs. 5. Int. Symp. Environ. Biogeochem. (1 - 5 June, 1981). Stockholm.

Pedersen, A. (1975). Growth measurements of five Sphagnum species in South Norway. Norw. J. Bot. 22, S. 277-284.

Press, M.C., S.J. Woodin & J.A. Lee (1986). The potential importance of an increased atmospheric nitrogen supply to the growth of ombrotrophic Sphagnum species. New Phytologist 103, S. 45 - 55.

Press, M.C. & J.A. Lee (1982). Nitrate reductase activity of Sphagnum species in the South Pennines. New Phytol. 92, S. 487- 494.

Rapp, K. & K. Steenberg (1977). Studies on phosphorus uptake from different depth in cloudberry mires using P32-labelled fertilizer. Acta Agr. Scand. 27, S. 319 - 325.

Reichelt, G. & O. Wilmanns (1973). Vegetationsgeographie. Praktische Arbeitsweisen. (212 S.). Braunschweig.

Rempe, U. & D. Hosenfeld (1977). Biometrische Beiträge zur Anwendung von multiplen Covarianzanalysen bei quantitativen humangenetischen Fragestellungen. Acta Genet. Med. Gemellol. 26, S. 29 - 41.

Rochefort, L., D.H. Vitt & S.E. Bayley (1990). Growth, production, and decomposition dynamics of Sphagnum under natural and experimentally acidified conditions. Ecology 71 (5), S. 1986 - 2000.

Roelofs, J.G.M. (1983). Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands. I. Field observation. Aquatic Botany 17, S. 139 - 156.

Roelofs, J.G.M., A.W. Boxman & H.F.G. van Dijk (1988). Effects of airborne ammonium on natural vegetation and forests. In P. Mathy (ed.), Air pollution and ecosystems (Proc. Int. Symp., Grenoble, France, 18 - 22 may, 1987, S. 876 - 880). D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.

Rosswall, T. & U. Granhall (1980). Nitrogen cycling in a subarctic ombrotrophic mire. Sonessen, M. (ed.), Ecology of subarctic mire, Ecol. Bull., 30, S. 209-234, Stockholm.

Rudolph, H. (1964). Zur Frage der Membranochromie der Sphagnen, I. Welche Faktoren bestimmen den Farbwechsel ? Flora 155, S. 250 - 293.

Rudolph, H., U. Kabsch, G. Schmidt-Stohn (1977). Änderungen des Chloroplastenpigment-Spiegels bei Sphagnum magellanicum im Verlauf der Synthese von Sphagnorubin und anderer membranochromer Pigmente. Z. Pflanzenphysiol. 82, S. 107-116.

Rudolph, H., H.J. Krause, M. Blaicher, E. Herms (1981a). Investigations of the shikimic acid metabolism in Sphagnum magellanicum Brid. during synthesis of sphagnorubin induced by chilling. Biochem. Physiol. Pfl. 176, S. 728 - 736.

Rudolph, H., K. Müller, J. Kazda & H. Pschorn-Walcher (1984). Das Hochmoor - Biologie eines Extremstandortes. Christiana Albertina 19, S. 33 - 46.

Rudolph, H. & J.U. Voigt (1986). Effects of $NH4^+$-N and NO_3^--N on growth and metabolism of Sphagnum magellanicum. Physiol. Plant. 66, S. 339 - 343.

Rudolph, H., H. Deising & J.U. Voigt (1987). The tolerance of raised bog Sphagnum species in respect to inorganic nitrogen. In: A. 5.-1. , Proceedings of the IAB Conference of Bryology, August 5 - 10, 1985 (S. 71 - 80). Budapest, Hungary. Symp. Biol. Hung. 35.

Rühling, A. & G. Tyler (1971). Regional differences in deposition of heavy metals over Skandinavia. J. Appl. Ecol. 8, S. 497 - 507.

Runge, M., (1974). Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. I + II. - Ecol. Plant. 9 (3), 201 - 230.

Ruzicka, J. & E.H. Hansen (1981). Flow Injection Analyzer. John Wiley and Sons, New York.

Rydin, H. (1985). Effects of water level on desiccation of Sphagnum in relation to surrounding Sphagna. Oikos 45, S. 374 - 379.

Rydin, H. (1986). Competition and niche separation in Sphagnum. Can. J. Bot. 64, S. 1817-1827.

Rydin, H. & A.J.S. McDonald (1985a). Tolerance of Sphagnum to water level. J. Bryol. 13, S. 571 - 578.

Rydin, H. & A.J.S. McDonald (1985b). Photosynthesis in Sphagnum at different water content. J. Bryol. 13, 579 - 585.

Rydin, H. & R.S. Clymo (1989). Transport of carbon and phosphorus compounds about Sphagnum. Proc. R. Soc. Lond. B 237, S. 63-84.

Saebö, S. (1970). The autecology of Rubus chamaemorus L. II. Nitrogen economy of R. chamaemorus in an ombrotrophic mire. Scientific Reports of the Agricultural College of Norway 49, S. 1 - 37.

Schimming, C.-G. (1991). Wasser-, Luft-, Nähr- und Schadstoffdynamik charakteristischer Böden Schleswig-Holsteins. Dissertation, Agrarw. Fak. Univ. Kiel.

Schimper, A.F.W. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

Schimpf, E. (1983). Waldsterben infolge hoher Schadstoffkonzentrationen im Nebel? Staub - Reinhalt. Luft 43 (6), 240 S.

Schmeidl, H. (1965). Oberflächentemperaturen in Hochmooren. Wetter und Leben 17, S. 87 - 97.

Schmidt, G. (1986). The temporal distribution of trace elements in fogwater during individual fog events. In: H.W.Georgii (ed.), Atmospheric Pollutants in Forest Areas, S. 129 - 141, D. Reidel, Dordrecht.

Schmidt-Stohn, G. (1977). Änderungen der Plastidenpigmente bei Sphagnum magellanicum Brid. in Abhängigkeit von Standort, Verfärbungsgrad und Alter. Z. Pflanzenphysiol. 81, S. 289-303.

Schreiner, D. (1976). Determination of ammonia and Kjeldahl nitrogen by indophenol method. Water Research 10, S. 31 - 36.

Schröder, H., P. Harremoes & F. Simmson (1985). Water pollution caused by nitrogen from urban wastewater and from agriculture. Intern. Kongress "Nitrates dans les Eaux", 22.-24.10.1985 in Paris, Bulletin 1, S. 1 - 26.

Schuurkes, J.A.A.R., M.A. Elbers, J.J.F. Gudden & J.G.M. Roelofs (1987). Effects of simulated ammonium sulphate and sulphuric acid rain on adicification, water quality and flora of small-scale soft water systems. Aquat. Bot. 28, S. 199 - 226.

Schwintzer, C.R. (1981). Vegetation and nutrient status of northern Michigan bogs and conifer swamps with a comparison to fens. Can. J. Bot. 59, S. 842 - 853.

Schwintzer, C.R. & T.J. Tomberlin (1982). Chemical and physical characteristics of shallow ground waters in northern Michigan bogs, swamps and fens. Am. J. Bot. 69, S. 1231 - 1239.

Sikora, L.J. & D.R. Keeney (1983). Further aspects of soil chemistry under anaerobic conditions. In: D.W. Goodall (ed.) Ecosystems of the world, 4a (mires). Elsevier Scientific Publishing, S. 247 - 256, Amsterdam.

Silvola, J. & H. Altonen (1984). Water content and photosynthesis in peat mosses Sphagnum fuscum and Sphagnum angustifolium. Ann. Bot. Fennici 2137, S. 1 - 6.

Silvola, J. & I. Hanski (1979). Carbon accumulation in a raised bog. Oecologia (Berl.) 37, S. 285 - 295.

Silvola, J. & S. Heikkinen (1979). CO_2 Exchange in the Empetrum nigrum-Sphagnum fuscum community. Oecologia 37, S. 273 - 283.

Simola, L.K. (1977). The effect of lead, cadmium, arsenat and fluorid ions on the growth and fine structure of Sphagnum nemoreum in aseptic culture. Can. J. Bot. 55, S. 427-435.

Simon, E. (1986). Zur Biologie sphagnicoler Basidiomyceten. Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Kiel, 192 S.

Simonis, W. (1948). Kohlendioxid-Assimilation und Xeromorphie von Hochmoorpflanzen in Abhängigkeit von Wasser- und Stickstoffgehalt des Bodens. Biol. Zbl. 67 (1-2), S. 77 - 83.

Simonis, W. & H. Hirsch (1962). Beobachtungen über Xeromorphie und Stickstoffgehalt von Andromeda polifolia in Hochmooren. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, ETH Zürich, 37, S. 223 - 233.

Sjörs, H. (1948). Myrvegetation i Berglagen. Acta phytogeogr. Suec. 21, 299 S., Uppsala.

Sjörs, H. (1950). On the relation between vegetation and electrolytes in north swedish mire waters. Oikos 2, S. 241 - 258.

Sjörs, H. (1983). Mires in Sweden. In: A.J.P. Gore (ed.), Ecosystems of the world (4B. Mires: Swamp, bog, fen and moor, regional studies), S. 69 - 94, Amsterdam.

Small, E. (1972a). Ecological significance of four critical elements in plants of raised Sphagnum bogs. Ecology 53 (3), S. 498 - 503.

Small, E. (1972b). Water relations of plants in a raised Sphagnum peat bog. Ecology 53, S. 726 - 728.

Small, E. (1972c). Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peatbog plants. Can. J. Bot. 50, S. 2227 - 2233.

Solorzano, L. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. Limnol. Oceanogr. 14, S. 799 - 801.

Stewart, G.R., J.A. Lee, T.O. Oribamjo & D.C. Havill (1974). Ecological aspects of nitrogen metabolism. In: A.R. Ferguson, M.M. Cresswell & R.L. Bielski (eds.), Mechanisms of Regulation of Plant Growth. The Royal Society of New Zealand, Wellington, S. 41 - 47.

Stribley, G. & D.J. Read (1976). The biology of mykorrhiza in Ericacaee. New Phytol. 77, S. 63 - 72.

Takami, S., T. Nishizaki, M. Harada, V.W. Ngumi & S. Takio (1990). Glutamate dehydrogenase and glutamine synthetase in Sphagnum species. J. Hattori Bot. Lab. 68, S. 441 - 447.

Tallis, J.H. (1964). Studies on Southern Pennine peats. III. The behaviour of Sphagnum. J. Ecol. 52, S. 345 - 353.

Tamm, C.O. (1954). Some observations on the nutrient turn-over in a bog community dominated by Eriophorum vaginatum. Oikos 5, S. 189 - 194.

Technicon Instrument Corp. (1977). Individual/simultaneous determination of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digests (Industrial Method No.:329 - 374). Tarrytown, N.Y.

Thönes, S. & H. Rudolph (1983). Untersuchung der freien Aminosäuren und N-Gehaltes von Sphagnum magellanicum Brid. Telma 13, S. 201 - 210.

Titus, J.E., D.J. Wagner & M.D. Stephens (1983). Contrasting water relations of photosynthesis for two Sphagnum mosses. Ecology 64 (5), S. 1109 - 1115.

Titus, J.E. & D.J. Wagner (1984). Carbone balance for two Sphagnum mosses: Water balance resolves a physiological paradox. Ecology 65 (6), S. 1765 - 1774.

Touffet, J. (1971). Étude experimentale de l'influence de la nature et la concentration minérale du milieu sur le developpement et la teneur en cations des Sphaignes. Bot. Rhedonica 10, S. 293 - 302.

Tüxen, J. (1983). Die Schutzwürdigkeit der niedersächsischen Kleinstmoore im Hinblick auf ihre Vegetation. Tüxenia 3, S. 423 - 435.

Tutschek, R. (1983). Untersuchungen zum Stoffwechsel von Stärke und löslichen Kohlenhydraten während der durch Kältebehandlung ausgelösten Sphagnorubinsynthese in Sphagnum magellanicum Brid. Biochem. Physiol. Pfl. 178, S. 347 - 358.

UBA (1981). Luftreinhaltung '81. Materialien zum Zweiten Immissionsschutzbericht der Bundesregierung. Umweltbundesamt, Berlin. Erich Schmidt Verlag, Berlin, 620 S..

Ullrich, W.R., S. Lesch, L. Jarczyk, M. Herterich & G.D. Trogisch (1990). Transport of inorganic nitrogen compounds: physiological studies on uptake and assimilation. In: C. R.W.R. Ullrich A. Fuggi, P.J. Aparicio (eds.), Inorganic nitrogen in plants and microorganisms (uptake and metabolism). S. 37 - 50, Springer, Berlin.

Ulrich, B. & J. Pankrath (1983). Effects of accumulation of air pollutants on forest ecosystems. D. Reidel Publ. Co., Dordrecht, The Netherlands.

Urban, N.R., S.J. Eisenreich & E. Gorham (1987). Proton cycling in bogs: geographic variation in northeastern North America. In: T.C. Hutchinson & K.M. Meema (eds.), Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems (NATO ASI Series, Vol. G16, S. 577 - 598). Springer, Berlin.

VDI-Kommission Reinhaltung der Luft (1983). Säurehaltige Niederschläge - Entstehung und Wirkungen auf terrestrische Ökosysteme. Verband Deutscher Ingenieure, 277 S..

Vitt, D.H. & S. Bayley (1984). The vegetation and water chemistry of four oligotrophic basin mires in northwest Ontario. Can. J. Bot. 62, S. 1485-1500.

Vitt, D.H. & N.G. Slack (1975). An analysis of the vegetation of Sphagnum-dominated kettle-hole bogs in relation to environmental gradients. Can. J. Bot. 53, S. 332 - 359.

Voigt, A. & I. Johnsen (1987). Environmental impact on ombrotrophic bogs in NW-Europe (ENV 891). Risö National Laboratory, DK-4000 Roskilde Denmark.

Wagner, D.J. & J.E. Titus (1984). Comparative desiccation tolerance of two Sphagnum mosses. Oecologia (Berl.) 62, S. 182 -187.

Wallén, B., U. Falkengreen-Grerup & N. Malmer (1988). Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of Sphagnum at different water levels on a south swedish peat bog. Holarctic Ecol. 11, S. 70 - 76.

Waughman, G. & D.J. Bellamy (1980). Nitrogen fixation and nitrogen balance in peatland ecosystems. Ecology 61 (5), S. 1185 - 1198. Waughman, G.J. (1980). Chemical aspects of the ecology of some south german peatlands. J. Ecol. 68, S. 1025-1046.

Waughman, G.J. & D.J. Bellman (1980). Nitrogen fixation and the nitrogen balance in peatland ecosystems. Ecology 61 (5), S. 1185 - 1198.

Weber, C. A. (1902). Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores Augstumal im Memeldelta. Berlin.

Wieder, R.K. & G.E. Lang (1983). Net primary production of the dominant bryophytes in a Sphagnum-dominated wetland in West Virginia. The Bryologist 86, S. 280 - 286.

Wiewiorka, Z.E. & J.M. Glime (1989). The pH-lowering ability of Sphagnum magellanicum. Am. J. Bot. 76 (6)(Suppl.:Abstracts of the meeting of Toronto, Canada, 1989), Section 16, Nr.42.

Winner, W.E. & C.J. Atkinson (1987). Annual absorption of gaseous air pollutants by mosses and vascular plants in diverse habitats. In: T.C. Hutchinson & K. M. Meema (eds.), Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems (NATO ASI Series, Vol. G16). S. 427 - 437, Springer, Berlin.

Woodin, S., M.C. Press & J.A. Lee (1985). Nitrate reductase activity in Sphagnum fuscum in relation to wet deposition of nitrate from the atmospheric. New Phytol. 99, S. 381 - 388.

Woodin, S.J. & J.A. Lee (1987a). The fate of some components of acid deposition in ombrotrophic mires. Environ. Poll. 45, S. 61 - 72.

Woodin, S.J. & J.A. Lee (1987b). The effects of nitrate, ammonium and temperature on nitrate reductase activity in Sphagnum species. New Phytol. 105, S. 103-115.

Yerly, M. (1970). Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 44, S. 1 - 119.

Zailer, V. & L. Wilk (1907). Über den Einfluß der Pflanzenkonstituenten auf die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Torfes. Z. für Moorkultur und Torfverwertung 5, 111 - 128, S. 197 - 260.

Anhangstabelle 1

Niederschläge 1987

Datum 1987	Wochen-summe Regen l/qm	Wochen-summe NH4 mg N/qm	gew.Mittel der NH4-Konz µM	Wochen-summe NO3 mg N/qm	gew. Mittel der NO3-konz µM
21.4	21.8	50.4	165.2	31.2	102.1
29.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
5.5	6.9	14.0	145.4	6.5	67.8
12.5	17.6	19.6	79.5	46.7	65.3
19.4	19.4	16.2	59.5	15.1	55.8
26.4	10.3	9.4	65.2	6.3	43.6
2.6.	14.6	24.9	121.7	21.5	105.4
9.6	22.4	45.5	145.2	14.4	46.1
16.6	21.3	65.7	220.2	26.1	87.6
23.6	30.9	23.6	54.7	31.0	71.7
30.6	23.5	15.7	47.6	26.6	80.9
7.7	6.8	3.3	34.4	7.2	76.0
14.7	23.6	25.9	78.3	33.2	100.4
21.7	53.0	49.0	66.0	40.1	54.1
28.7	34.6	40.0	82.5	22.4	46.3
4.8	15.0	7.7	36.8	17.0	81.2
11.8	13.9	25.6	131.7	7.8	40.0
20.8	25.5	37.4	104.9	25.3	70.8
28.8	9.0	11.2	89.2	12.1	96.1
6.9	3.3	2.0	43.8	4.2	89.9
13.9	27.0	28.4	75.1	21.1	55.9
22.9	23.7	19.2	57.9	22.2	67.0
30.9	16.0	11.2	50.0	8.3	37.0
8.10	12.0	5.8	34.4	6.4	38.4
15.10	19.5	9.8	36.0	12.5	46.0
23.10	10.0	12.6	89.6	9.0	64.4
1.11	18.0	9.0	35.5	23.2	92.2
11.11	2.9	11.5	282.6	7.3	180.8
15.11	9.0	5.7	45.5	5.6	44.6

Anhangstabelle 2

Niederschläge 1988

Datum 1988	Wochen-summen Regen l/qm	Wochen-summen NH4 mg N/qm	gew. Mittel der NH4-Konz µM	Wochen-summen NO3 mg N/qm	gew. Mittel der NO3-Konz µM
23.4	4.8	3.5	51.9	4.5	67.0
30.4	4.0	7.0	124.9	4.3	76.6
7.5	10.4	17.2	117.9	16.9	116.2
14.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
21.5	28.3	19.0	48.1	19.6	49.3
28.5	3.4	1.7	35.6	1.9	40.7
4.6	21.4	24.2	80.9	10.5	34.9
11.6	44.7	81.0	129.5	35.8	57.1
18.6	1.8	4.6	184.1	3.7	145.2
25.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2.7	6.0	3.9	46.4	4.2	49.8
9.7	29.6	20.1	48.5	15.4	37.2
16.7	19.9	26.2	94.0	13.7	49.2
23.7	30.3	37.0	87.1	22.3	52.6
30.7	16.1	23.1	102.3	11.3	50.0
6.8	14.3	17.9	89.4	29.5	147.1
13.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
20.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
27.8	13.0	10.4	57.1	15.5	85.1
3.0	22.9	13.7	42.9	14.7	45.8
10.9	4.5	5.1	80.2	3.7	59.1
17.9	26.9	24.8	65.8	22.4	59.4
24.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1.10	45.0	28.7	45.5	44.2	70.2
8.10	14.3	24.7	123.5	9.5	47.3
16.10	52.0	72.4	99.4	50	68.1
24.10	8.5	13.2	111.2	11	90.5
31.10	6.5	7.9	86.6	8.9	97.7
7.11	11.0	7.2	46.4	9.2	59.5
15.11	10.8	10.3	68.0	9.3	61.5

Anhangstabelle 3

Klimadaten des Monats Mai 1988

Datum	Maximum-Temperatur		Durchschn.-Temperatur		Minimum-Temperatur	
	innen	außen	innen	außen	innen	außen
1	30	28	13.0	12.0	4	4
2	23	21	14.8	12.8	6	6
3	25	23	13.0	12.3	5	4
4	24	22	6.0	9.0	4	3
5	18	17	8.5	7.5	5	5
6	18	17	9.0	8.3	5	5
7	20	19	9.5	9.1	0	-1
8	22	20	10.8	10.0	4	4
9	20	20	10.5	9.3	4	4
10	18	17	8.3	7.0	4	3
11	18	17	9.8	8.3	1	0
12	23	20	11.8	10.4	3	3
13	23	21	12.5	11.0	3	3
14	22	20	11.8	10.0	4	4
15	22	21	10.8	10.0	4	3
16	23	21	10.8	9.2	4	3
17	28	25	10.8	9.3	1	0
18	20	18	7.3	6.6	0	0
19	18	17	6.8	6.3	2	-1
20	14	14	6.0	6.0	8	6
21	18	17	8.0	7.0	3	2
22	19	18	9.0	7.8	7	6
23	21	20	9.8	8.2	4	3
24	26	24	13.3	11.5	3	2
25	29	27	14.5	12.5	2	1
26	33	30	-	-	4	4
27	33	31	21.3	19.3	8	8
28	34	31	22.3	20.0	9	9
29	33	30	22.0	20.3	13	12
30	33	30	22.5	19.0	10	10
31	25	24	15.0	14.5	10	10
Mittelw.	23.6	21.9	12.0	10.8	4.6	4.0
Bereich:	14-34	14-31	6,0-22,5	6,0-20,3	0-13	-1-12

Anhangstabelle 4

Klimadaten des Monats Juli 1988

Datum	Maximum-Temperatur		Durchschn.-Temperatur		Minimum-Temperatur	
	innen	außen	innen	außen	innen	außen
1	35	32	22.3	20.8	15	13
2	35	31	20.0	18.3	11	10
3	29	26	18.5	17.5	11	9
4	39	35	22.8	21.3	15	13
5	32	30	22.0	20.8	15	13
6	37	33	19.5	18.0	15	13
7	35	32	18.8	17.3	10	8
8	28	25	17.3	15.8	9	9
9	30	26	16.5	15.3	9	10
10	31	28	21.8	19.5	8	6
11	35	30	18.8	16.8	14	13
12	37	32	21.3	19.3	9	7
13	36	32	22.5	21.3	12	10
14	33	29	20.0	18.5	15	13
15	33	29	18.0	16.8	14	13
16	32	29	16.8	15.8	13	13
17	33	30	18.3	16.8	14	13
18	35	33	18.0	17.0	12	10
19	29	26	16.8	16.5	9	11
20	29	26	19.5	18.5	9	10
21	32	28	20.0	18.8	10	9
22	23	22	20.3	19.5	14	13
23	35	31	23.0	21.8	18	18
24	38	33	20.5	19.3	14	14
25	35	32	21.8	19.5	13	12
26	27	24	20.0	18.5	12	11
27	36	31	20.0	18.0	9	8
28	36	31	19.8	17.5	10	9
29	29	26	16.8	16.5	12	12
30	33	30	18.0	16.5	12	12
31	35	30	17.8	15.8	12	10
Mittelw.	33.0	29.4	19.6	18.2	12.1	11.1
Bereich:	27-39	26-35	6,5-23,0	15,8-21,	8-15	6-18

Anhangstabelle 5

Bodenwasserparameter

Bodenwasserparameter in der Schlenke, Oberfläche

Datum	Wasserst. u. d. Oberfl. cm	Temperatur °C	Leitfähigkeit µS/cm	pH	Ammonium µM	Kalium µM	Natrium µM
5.5.	9	9.8	110	3.5	44	38	315
13.5.	-	14.4	98	4.1	10	41	313
17.5.	15	11.3	103	3.3	4	45	362
25.5.	10	15.1	90	4.1	6	23	313
1.6.	11	14.7	98	4.0	13	58	457
15.6.	10	17.6	-	4.1	11	42	336
23.6.	13	14.9	102	4.1	22	64	555
29.6.	16	16.9	96	4.2	28	80	325
11.7.	14	18.2	100	4.0	11	57	500
19.7.	-	-	-	-	15	20	139
26.7.	6	18.2	95	4.2	11	15	534
2.8.	6	18.0	103	3.9	15	10	191
8.8.	10	19.3	95	3.7	-	-	-
13.8.	15	15.4	103	4.1	17	20	202
22.8.	12	15.8	110	3.8	17	20	242
29.8.	15	16.6	98	4.0	36	55	536
5.9.	13	15.8	115	3.7	15	26	592
13.9.	10	13.3	117	3.5	23	15	108
21.9.	18	13.6	106	3.5	0	29	374
27.9.	7	13.0	97	3.6	13	8	74
3.10.	5	12.4	100	3.7	10	30	517
24.10.	5	10.9	102	3.7	17	16	407
3.11.	5	-	100	3.7	17	10	336
Mittelwert:	11	15.0	101.8	3.8	16	33	351
Bereich	5 - 18	9,8 - 19,3	90 - 117	3,4 - 4,2	0 - 44	10 - 80	74 - 592

Bodenwasserparameter in der Schlenke, in 10 cm Tiefe

Datum	Temperatur °C	Leitfähigkeit µS/cm	pH	Ammonium µM	Kalium µM	Natrium 10µM
5.5.	11.0	100	4.0	0	39	270
13.5.	11.2	102	4.1	17	36	318
17.5.	10.9	102	3.3	17	39	303
25.5.	12.8	91	4.2	12	21	282
1.6.	13.8	97	4.2	20	56	625
15.6.	-	-	4.2	12	19	259
23.6.	14.8	91	4.2	56	123	673
29.6.	16.0	95	4.2	28	68	477
11.7.	16.4	98	4.3	10	21	459
19.7.	-	-	-	17	15	161
26.7.	17.1	88	4.1	22	26	400
2.8.	16.0	98	4.0	45	20	419
8.8.	16.8	91	4.1	-	-	-
13.8.	15.4	103	4.1	28	31	787
22.8.	15.0	96	4.0	24	26	428
29.8.	15.5	99	4.1	21	16	470
5.9.	15.3	116	4.2	30	21	428
13.9.	13.3	117	3.5	25	34	571
21.9.	13.5	103	3.8	26	30	602
27.9.	13.0	99	3.8	13	56	518
3.10.	11.4	103	3.8	22	25	567
24.10.	10.7	98	3.8	20	30	435
3.11.	-	100	3.7	15	26	413
Mittelwert:	14.0	99	4.0	22	35.4	448
Bereich:	10,7 - 17,1	88 - 103	3,3 - 4,3	8 - 56	16 - 123	161-673

Anhangstabelle 6

Bodenwasserparameter

Bodenwasserparameter unter Bult, Oberfläche

Datum	Wasserst. u. d. Oberfl. cm	Temperatur °C	Leitfähigkeit µS/cm	pH	Ammonium µM	Kalium µM	Natrium µM
5.5.	20	8.2	135	4.1	26	-	494
13.5.	-	11.5	111	3.5	-	-	-
17.5.	30	10.2	104	3.8	7	36	287
25.5.	28	11.6	92	4.1	12	31	324
1.6.	26	14.6	94	4.3	21	58	587
15.6.	26	-	-	4.1	8	20	294
23.6.	30	13.1	80	4.3	36	56	619
29.6.	29	16.5	97	4.1	25	59	687
11.7.	29	16.0	93	4.2	12	58	524
19.7.	-	-	-	-	24	41	586
26.7.	25	16.4	87	4.1	22	41	691
2.8.	25	10.0	110	3.8	10	10	83
8.8.	-	19.2	111	3.9	-	-	-
13.8.	34	14.5	97	4.3	24	26	470
22.8.	30	16.0	112	3.6	22	46	494
29.8.	31	16.0	101	4.0	19	26	626
5.9.	30	17.1	106	3.5	24	22	545
13.9.	27	13.3	93	3.6	19	15	492
21.9.	33	13.0	126	3.6	24	26	541
27.9.	25	13.0	130	3.7	17	15	472
3.10.	23	12.8	107	3.7	12	24	545
24.10.	23	13.3	95	3.8	15	27	543
3.11.	23	-	96	3.7	34	-	560
Mittelwert:	27	14.4	103.7	3.9	20	34	498
Bereich:	20 - 34	8,2 - 19,2	80 - 135	3,5 - 4,3	7-36	10 - 59	83-691

Bodenwasserparameter unter Bult, in 10 cm Tiefe

Datum	Temperatur °C	Leitfähigkeit µS/cm	pH	Ammonium µM	Kalium µM	Natrium µM
5.5.	8.5	92	4.0	20	-	499
13.5.	8.8	92	4.0	14	27	311
17.5.	9.5	91	3.8	7	32	284
25.5.	11.2	91	4.3	9	-	-
1.6.	12.9	87	4.3	40	49	750
15.6.	-	-	4.3	7	21	303
23.6.	12.9	89	4.3	40	41	823
29.6.	15.7	89	4.3	24	32	386
11.7.	14.3	92	4.3	12	17	559
19.7.	-	-	-	21	31	701
26.7.	16.6	88	4.3	19	36	635
2.8.	15.0	99	4.0	7	20	581
8.8.	15.6	96	4.3	-	-	-
13.8.	14.5	97	4.3	22	26	527
22.8.	14.1	97	4.1	33	36	600
29.8.	14.4	100	4.2	17	20	550
5.9.	14.3	99	4.0	17	28	335
13.9.	13.3	106	4.0	-	21	677
21.9.	13.3	108	3.8	19	26	571
27.9.	13.0	130	3.9	17	15	564
3.10.	11.9	110	3.8	18	21	689
24.10.	11.2	93	3.9	10	36	565
3.11.	-	95	3.8	29	67	339
Mittelwert:	13.1	97	4.1	19	30.1	536
Bereich:	8,5 - 16,6	87 - 130	3,8 - 4,3	7 - 40	15 - 67	284-750

Anhangstabelle 7

Nitratreduktaseaktivität

S. magellanicum

Datum		27.4.	5.5.	11.5.	18.5.	26.5.	1.6.	8.6.	15.6.	23.6.	29.6.	10.7. 1988
Bult	x	0.87	1.70	1.15	0.45	1.20	1.39	1.63	0.99	2.80	0.81	1.65
	s	0.19	0.19	0.15	0.16	0.16	0.11	0.21	-*	0.28	0.02	0.14
Rasen	x	0.70	1.38	0.89	0.50	0.73	1.95	0.91	0.71	0.90	0.66	1.33
	s	0.09	0.16	0.07	0.04	0.08	0.16	0.19	0.09	0.08	0.05	0.29
Schlenk	x	0.75	-	0.99	0.58	0.89	2.20	1.00	0.92	1.35	0.83	1.44
	s	0.09	-	0.08	0.11	0.19	0.19	0.13	0.06	0.07	0.09	0.24

S. fallax

Datum		27.4.	5.5.	11.5.	18.5.	26.5.	1.6.	8.6.	15.6.	23.6.	29.6.	10.7. 1988
Rasen	x	0.61	1.28	0.72	0.56	0.36	1.16	0.69	0.62	0.82	0.48	1.10
	s	0.02	0.11	0.07	0.06	0.05	0.17	0.03	0.06	0.07	0.06	0.01
Schlenk	x	0.96	1.54	0.69	0.24	0.75	1.00	0.95	0.61	1.47	1.32	0.78
	s	0.19	0.10	0.08	0.06	0.14	0.26	0.06	0.11	0.18	0.17	0.16

Nitratreduktase-Aktivität in den Köpfchen von S. magellanicum und S. fallax (μmol NO_2^- · g TS^{-1} · h^{-1}) in Abhängigkeit von der Lage des Wuchsortes im Mikrorelief, Mittelwert (x) aus in der Regel 4 Parallelen und Standardabweichung (s). Die Probenahme erfolgte in nicht überdachten Probeflächen im Felmer Moor

* Mittelwert aus nur zwei Parallelen.

Anhangstabelle 8

Nitrat- und Ammoniumaufnahme

Nitrataufnahme 'Reinregen'-Matrix		1 Std.	2 Std.	3 Std.	4 Std.	6 Std.	18 Std.
S. fallax	$\bar{x}$	7.1	11.9	16.2	19.9	23.0*	58.8*
	s	0.9	2.2	3.3	4.4	7.2	7.8
S. mag.	$\bar{x}$	5.0	9.1	12.2	14.7	17.5	30.0
	s	0.7	0.9	0.9	0.9	1.5	3.0
Nitrataufnahme aqua dest. Matrix							
S. fallax	$\bar{x}$	11.3*	14.3*	15.1*	16.8*	21.7*	57.7*
	s	2.4	1.0	1.1	0.9	0.8	10.4
S. mag.	$\bar{x}$	10.8	13.7	16.4	19.7	22.0	30.0
	s	0.8	1.2	1.4	1.6	2.3	3.6

Ammoniumaufnahme 'Reinregen'-Matrix		1 Std.	2 Std.	3 Std.	4 Std.
S. fallax	$\bar{x}$	21.0	38.8	56.1	69.9
	s	1.3	1.8	3.5	3.5
S. mag.	$\bar{x}$	17.6	31.6	45.1	61.0
	s	0.9	1.4	3.0	2.4
Ammoniumaufnahme aqua dest. Matrix					
S. fallax	$\bar{x}$	20.1	40.8	56.7	74.1
	s	1.3	1.2	2.4	4.9
S. mag.	$\bar{x}$	16.5	51.3	67.2	79.9
	s	1.1	2.6	3.1	5.5

Nitrat- und Ammoniumaufnahme von S. fallax und S. magellanicum (µmol/g TS).

Mittelwerte aus 4 Parallelen
* = Mittelwert aus 3 Parallelen

MITTEILUNGEN DER ARBEITSGEMEINSCHAFT GEOBOTANIK IN SCHLESWIG-HOLSTEIN UND HAMBURG e.V.

Folgende Hefte sind noch lieferbar:

11, 1963 SCHREITLING, K.-Th., Im Spülsaum der nordwestdeutschen Flachküste, 105 S., DM 6,00

23, 1973 FRAHM, J.-P. und E. WALSEMANN, Nachträge zur Moosflora von Schleswig-Holstein, 205 S., DM 10,20

24, 1974 CLAUSEN, W., Zur Geschichte und Vegetation ostholsteinischer Stockausschlagwälder, 125 S., DM 8.20

25, 1975 USINGER, H., Pollenanalytische und stratigraphische Untersuchungen an zwei Spätglazialvorkommen in Schleswig-Holstein, 183 S., DM 16,80

26, 1976 MÖLLER, H., Soziologisch-ökologische Untersuchungen der Sandküstenvegetation an der schleswig-holsteinischen Ostsee, 166 S., DM 25,30

27, 1976 KLINGER, P.-U., Bearbeitung der mitteleuropäischen Sphagna cuspidata..., 59 S., DM 4,50

28a 1977 SCHREITLING, K.-Th., Wir bestimmen Laubbäume im Winter, 47 S., DM 4,00

28b 1977 SCHREITLING, K.-Th. Wir bestimmen Bäume im Sommer, 28 S., DM 2,40

29, 1978 MARTENSEN, H.-O. u. W. PROBST, Synoptische Rubus-Flora für Nordwestdeutschland und Nordeuropa, 144 S., DM 10,80

30, 1979 CHRISTENSEN, E. und J. WESTDÖRP, Flora von Fehmarn, 262 S., DM 13,40

31, 1981 RAABE, E.W., Über die Vegetation des Vorlandes an der östlichen Nordseeküste, 124 S. und farbige Vegetationskarte, DM 20,80

32, 1982 RAABE, E.W., C. BROCKMANN u. K. DIERSSEN, Verbreitungskarten ausgestorbener, verschollener und sehr seltener Gefäßpflanzen in Schleswig-Holstein, 317 S., DM 30,00

33, 1984 Zur Flora und Vegetation Schleswig-Holsteins und angrenzender Gebiete - Dem Andenken an E.W. RAABE gewidmet, 315 S., DM 34,00

34, 1984 HÄRDTLE, W., Vegetationskundliche Untersuchungen in Salzwiesen der ostholsteinischen Ostseeküste, 142 S., DM 10,30.

35, 1985 GULSKI, M., Landschaftsökologische Untersuchungen im Hellbachtal (Kreis Herzogtum Lauenburg), 109 S., DM 10,80.

36, 1986 JANSEN, W., Flora des Kreises Steinburg, 403 S., DM 34,00

37, 1987 ALTROCK, M., Vegetationskundliche Untersuchungen am Vollstedter See unter besonderer Berücksichtigung der Verlandungs-, Niedermoor- und Feuchtgrünland-Gesellschaften, 128 S., DM 15,50.

38, 1988 SCHRAUTZER, J., Pflanzensoziologische und standörtliche Charakteristik von Seggenriedern und Feuchtwiesen in Schleswig-Holstein, 189 S., DM 37,50.

39, 1988 MIERWALD, U., Die Vegetation der Kleingewässer landwirtschaftlich genutzter Flächen. Eine pflanzensoziologische Studie aus Schleswig-Holstein, 286 S., DM 30,00.

40, 1989 HÄRDTLE, W., Potentielle natürliche Vegetation. Ein Beitrag zur Kartierungsmethode am Beispiel der Topographischen Karte 1623 Owschlag, 72 S., DM 25,00.

41, 1990 AEY, W., Historisch-ökologische Untersuchungen an Stadtökotopen Lübecks. Floristisch-vegetationskundliche und bodenkundliche Untersuchungen unterschiedlich alter Stadtbereiche. 230 S., DM 22,00

42, 1992 JACOBSEN, P., Flechten in Schleswig-Holstein: Bestand, Gefährdung und Bedeutung als Bioindikatoren. 234 S., DM 13,50

43, 1992 LÜTT, S., Produktionsbiologische Untersuchungen zur Sukzession der Torfstichvegetation in Schleswig-Holstein. 272 S., DM 20,00

Die Preise gelten für Mitglieder der AG Geobotanik, für Studierende und für den Buchhandel. Sie entsprechen den reinen Herstellungskosten.

Anschrift der Arbeitsgemeinschaft:

Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.
Neue Universität, Biologiezentrum N 41a, D-24098 Kiel.