

**Auswirkungen von
Bewirtschaftung auf mikrobielle
N- und C-Umsetzungen und den
Pedosphäre-Atmosphäre-
Austausch von CO₂, CH₄ und
N₂O in buchendominierten
Laubwäldern auf
Karbonatstandorten**

M. Dannenmann

Institut für Meteorologie und Klimaforschung

Juli 2007

Forschungszentrum Karlsruhe
in der Helmholtz-Gemeinschaft

Wissenschaftliche Berichte
FZKA 7303

**Auswirkungen von Bewirtschaftung auf mikrobielle N- und
C-Umsetzungen und den Pedosphäre-Atmosphäre-
Austausch von CO₂, CH₄ und N₂O in buchendominierten
Laubwäldern auf Karbonatstandorten**

Michael Dannenmann

Institut für Meteorologie und Klimaforschung

von der Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften der Albert-
Ludwigs-Universität Freiburg genehmigte Dissertation

Forschungszentrum Karlsruhe GmbH, Karlsruhe
2007

Für diesen Bericht behalten wir uns alle Rechte vor

Forschungszentrum Karlsruhe GmbH
Postfach 3640, 76021 Karlsruhe

Mitglied der Hermann von Helmholtz-Gemeinschaft
Deutscher Forschungszentren (HGF)

ISSN 0947-8620

urn:nbn:de:0005-073039

**Auswirkungen von Bewirtschaftung
auf mikrobielle N- und C-Umsetzungen
und den Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch
von CO₂, CH₄ und N₂O
in buchendominierten Laubwäldern
auf Karbonatstandorten**

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften
der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Brsg.

vorgelegt von
Michael Dannenmann

Freiburg im Breisgau
2006

Dekan:
Referent:
Korreferent:
Datum der mündlichen Prüfung:

Prof. Dr. Heinz Rennenberg
Prof. Dr. Hans Papen
Prof. Dr. Heinz Rennenberg
30.01.2007

Zusammenfassung

Waldbewirtschaftung kann – neben forstwirtschaftlichen Zielen wie Naturverjüngung und verbessertem Radialwachstum – unerwünschte Rückkopplungen auf den Kohlenstoff (C)- und Stickstoff (N)-Kreislauf im Boden haben, wie zum Beispiel erhöhte Nitratauswaschung und veränderten Boden-Atmosphäre-Austausch von strahlungswirksamen C- und N-Spurengasen. Das Verständnis des Wirkungszusammenhangs von Waldbewirtschaftungseffekten auf bodenmikrobiologische C- und N-Umsetzungen und assoziierte Spurengasflüsse ist trotz herausragender ökologischer Bedeutung insgesamt noch als gering zu bewerten, da im Rahmen der bisher vorliegenden Studien (1) nur wenige Waldökosysteme und Bewirtschaftungsmaßnahmen untersucht wurden, (2) nur zeitlich punktuelle Messungen durchgeführt wurden und mikrobielle C- und N-Umsetzungen und assoziierte Spurengasflüsse nicht über einen längeren Zeitraum verfolgt wurden und (3) anstatt aussagekräftiger mikrobieller Brutto-N-Umsetzungsraten überwiegend Netto-N-Umsetzungsraten bestimmt wurden, die alle an der Produktion und Konsumption von anorganischem N beteiligten Prozesse integrativ zusammenfassen.

Um einen wesentlichen Beitrag zur Schließung dieser Forschungsdefizite zu leisten, wurden im Rahmen der vorliegenden Doktorarbeit die bodenmikrobiologischen Brutto- und Netto-N-Umsetzungsraten, die mikrobielle Biomasse, der *in situ* Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch der wichtigsten Treibhausgase CO₂, CH₄ und N₂O sowie die mikrobielle Respiration und Netto-N₂O-Produktion der organischen Auflage auf direkt benachbarten Kontrollflächen und starken Schirmhiebsflächen dreier Buchenwälder auf Karbonatstandorten der Schwäbischen Alb quantifiziert. Das experimentelle Design erlaubte die Untersuchung (1) von kurzfristigen (Jahre 1-2) und mittelfristigen (Jahre 4-6) Bewirtschaftungseffekten unter kühl-feuchtem Mikroklima und (2) den Vergleich von mittelfristigen Bewirtschaftungseffekten unter kühl-feuchtem und warm-trockenem Mikroklima.

Zusammengefasst zeigten die Ergebnisse dieser Arbeit, dass

- starke Schirmhiebe im untersuchten Ökosystem in den ersten Monaten nach Durchführung der Bewirtschaftungsmaßnahme zu einem erheblichen initialen C- und N-Mineralisierungsschub führten,
- initial mineralisierter N vorwiegend in die mikrobielle Biomasse immobilisiert wurde,

- es nach dem initialen Mineralisierungsschub zu einer drastischen Störung des Gleichgewichts der mikrobiellen NH_4^+ -Konsumption im Ah-Horizont des Bodens zu Gunsten der Brutto-Nitrifikation und zu Lasten der NH_4^+ -Immobilisierung in die mikrobielle Biomasse und damit zu einer im Mittel der ersten beiden Jahre nach dem Einschlag deutlich reduzierten N-Retentionskapazität kam,
- die Bewirtschaftungseffekte auf die N-Retentionskapazität in den Jahren 4-6 nach dem Einschlag mit der Entwicklung von dichter Unterwuchsvegetation deutlich abnahmen,
- der Verlust von SOC („Soil Organic Carbon“) und die Verengung des C/N-Verhältnisses im Boden die Hauptmechanismen waren, über die die Waldbewirtschaftung auf den mikrobiellen N-Kreislauf wirkte,
- die N-Retentionskapazität wie auch die Widerstandsfähigkeit gegenüber bewirtschaftungsbedingten N-Verlusten im untersuchten Ökosystem mit unterschiedlichem SOC-Gehalt und C/N-Verhältnis und damit auch mit unterschiedlichem Mikroklima variierten,
- die Bewirtschaftung sich in Ah-Horizont und organischer Auflage in unterschiedlicher Intensität und zeitlicher Ausdehnung auswirkte,
- die N_2O -Flüsse zwischen Boden und Atmosphäre im untersuchten Ökosystem generell außerordentlich gering ausfielen, aber durch Waldbewirtschaftung für einen Zeitraum von wenigen Jahren dramatisch erhöht wurden sowie
- die CH_4 -Senkenstärke der untersuchten Böden unter kühl-feuchtem Mikroklima durch höhere Bodenwassergehalte auf den Schirmhiebsflächen reduziert war.

Die Bodenparameter SOC-Gehalt und C/N-Verhältnis im Ah-Horizont und in der organischen Auflage besitzen das Potenzial, als einfach zu bestimmende Indikatoren zur Abschätzung des Risikos bewirtschaftungsbedingter N-Verluste zu dienen. Eine Anpassung der Bewirtschaftungsintensität an den SOC-Gehalt und das C/N-Verhältnis im Boden wäre im untersuchten Waldökosystem ein wichtiger Schritt zu einer nachhaltigeren Forstwirtschaft.

Effects of forest management on microbial N- and C- conversion and pedosphere-atmosphere exchange of CO₂, CH₄ and N₂O in beech-dominated deciduous forests stocking on calcareous soils

Summary

Besides intended silvicultural goals like natural rejuvenation and improved radial growth of trees, forest management can cause undesired feedback on soil carbon (C) and nitrogen (N) cycling, thus enhancing nitrate leaching and altering pedosphere-atmosphere-exchange of radiatively active C- and N-trace gases. Despite its outstanding ecological significance knowledge about the effects of forest management on soil microbial C and N turnover and associated trace gas exchange is still poor, since available studies (1) are far from covering the range in forest ecosystems and management strategies, (2) largely confined themselves to measuring net rates of microbial N turnover, which involve all processes of inorganic N production and consumption but not the actual gross rates, and (3) dealt with selected single points in time only but did not evaluate management effects continuously over several years.

In order to overcome limitations of previous studies and improve understanding of how forest management affects soil C and N cycling, gross and net N conversion rates, microbial biomass, and the *in situ* pedosphere-atmosphere-exchange of the major greenhouse gases CO₂, CH₄ and N₂O were measured continuously at adjacent untreated control and thinned plots of three beech forest sites at the Swabian Jura in Southwest Germany. The experimental design allowed to evaluate (1) short-term (years 1-2) effects of thinning and medium-term effects (years 4-6) of thinning under cool-moist microclimate and (2) medium-term effects of thinning under cool-moist and warm-dry microclimates.

In sum this study shows that

- thinning led to an initial C- and N-mineralization flush in the first months after the silvicultural treatment
- microbial immobilization was initially the dominant fate of mineralized N and thus retained N in the ecosystem

- however, subsequently a disturbance in the partitioning of ammonium in favour of gross nitrification and at the expense of ammonium immobilization into microbial biomass led to an overall clear decrease in the N retention capacity of the soil in the first two years after thinning
- thinning effects on N retention of the soil tended to decline in the years 4-6 after thinning going along with the occurrence and growth of dense understorey vegetation
- the main mechanisms by which thinning mediated microbial N cycling were soil organic carbon (SOC) loss and decreasing soil C/N ratio
- N retention capacities of the soils as well as the resistance of the investigated forest ecosystems to N losses triggered by thinning varied with different SOC contents and soil C/N ratios, e. g. caused by different microclimate
- thinning affected N cycling in the forest floor and Ah layer at different intensities and/or timescales
- the N₂O fluxes in the investigated ecosystem were generally extraordinarily low but were dramatically increased by thinning for a few years and
- the CH₄ sink strength of the investigated soils was overall decreased by higher soil moisture contents at the thinning plots under cold-wet microclimate.

SOC content and C/N ratio in the Ah layer and forest floor have the potential to serve as easily available indicators for the evaluation of potential N loss triggered by thinning. Thus, adapting thinning intensities to SOC content and C/N ratio would be a significant step to increase the sustainability of forest management in the investigated ecosystem.

Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|-----------|
| Inhaltsverzeichnis..... | V |
| Abbildungsverzeichnis | VI |
| Tabellenverzeichnis..... | VI |
| 1. Einleitung | 1 |
| 2. Problemstellung und Zielsetzung..... | 8 |
| 3. Untersuchungsgebiet und Messkampagnen..... | 11 |
| 4. Übersicht über die angewandten Methoden | 14 |
| 4.1. Bestimmung von Vegetations-, Umwelt- und Bodenparametern | 14 |
| 4.2. Bestimmung der Netto-Ammonifikation und Netto-Nitrifikation | 14 |
| 4.3. ¹⁵ N-Pool-Verdünnungs-Technik zur Bestimmung der Brutto-N-Umsetzungsraten .. | 14 |
| 4.4. Barometrische Prozess-Separation (BaPS) | 16 |
| 4.5. Bestimmung des mikrobiellen Biomasse-C und -N..... | 17 |
| 4.6. Quantifizierung des in situ Pedosphäre-Atmosphäre-Spurengasaustausches | 17 |
| 5. Zusammenschau und Diskussion der erzielten Ergebnisse..... | 19 |
| 5.1. Methodische Arbeiten | 19 |
| 5.1.1. Problematik der Bestimmung der Brutto-Nitrifikation | 19 |
| 5.1.2. Nettoraten aus Beutel-Inkubationen versus Nettoraten berechnet aus ¹⁵ N-Ansätzen .. | 20 |
| 5.1.3. Mikrobielle Biomasse: Methodenvergleich Fumigation-Inkubation (FI) versus Fumigation-Extraktion (FE) | 20 |
| 5.2. Vegetations-, Umwelt- und Bodenparameter..... | 20 |
| 5.3. N-Umsetzungen und mikrobielle Biomasse im Ah-Horizont..... | 22 |
| 5.3.1. Steuerungsgrößen der mikrobiellen N-Umsetzungen im Ah-Horizont..... | 22 |
| 5.3.2. Bewirtschaftungseffekte auf mikrobielle N-Umsetzungen im Ah-Horizont..... | 24 |
| 5.3.3. Bedeutung der NO ₃ ⁻ -Immobilisierung..... | 30 |
| 5.4. N-Umsetzungen, Netto-N ₂ O-Produktion und mikrobielle Biomasse in der organischen Auflage..... | 31 |
| 5.4.1. Steuerungsgrößen der mikrobiellen N-Umsetzungen in der organischen Auflage | 31 |
| 5.4.2. Bewirtschaftungseffekte auf mikrobielle N-Umsetzungen in der | 31 |
| 5.5. Pedosphäre-Atmosphäre-Spurengasaustausch | 35 |
| 5.5.1. N ₂ O-Flussraten | 35 |
| 5.5.2. CH ₄ -Flussraten | 37 |
| 5.5.3. CO ₂ –Flussraten..... | 39 |
| 6. Zusammenfassende Schlussfolgerungen und Ausblick | 41 |
| 7. Literatur | 47 |
| 8. Publikationen..... | 59 |

Abbildungsverzeichnis

| | |
|--|----|
| Abb. 1: Schematische Darstellung der zentralen Prozesse des N-Kreislaufs in Waldböden. | 2 |
| Abb. 2: Malm β -Ausgangsgestein (Wohlgeschichtete Kalke) des SW-Hanges (linkes Foto) und die daraus entwickelte flachgründige Braunerde-Rendzina (rechtes Foto), die durch hohen Skelett-, Ton- und SOC-Gehalt sowie hohe pH-Werte gekennzeichnet ist..... | 11 |
| Abb. 3: Die Grenze zwischen Kontrollfläche (links im Bild) und starker Schirmhiebsfläche (rechts im Bild) auf dem NE-Hang im Sommer 2004. | 12 |
| Abb. 4: Das BaPS-Messsystem mit Sensorinterface (linker Hintergrund), Messküvette mit Boden und Sensorkopf (rechts im Bild)..... | 16 |
| Abb. 5: Schematischer Aufbau des vollautomatischen mobilen Messsystems zur Messung des Pedosphäre-Atmosphäre-Austausches von C- und N-Spurengasen mit automatisch geöffneten/geschlossenen und beprobten statischen Kammern..... | 18 |
| Abb. 6: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungsraten und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des NW-Hanges (Jahre 1-2 nach der Bewirtschaftung)..... | 24 |
| Abb. 7: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungsraten und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des NE-Hanges (Jahre 4-6 nach der Bewirtschaftung)..... | 28 |
| Abb. 8: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungsraten und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des SW-Hanges (Jahre 4-6 nach der Bewirtschaftung)..... | 29 |
| Abb. 9: Netto-N ₂ O-Produktion durch organische Auflage und Ah-Horizont..... | 36 |

Tabellenverzeichnis

| | |
|---|----|
| Tabelle 1: Die wichtigsten langlebigen strahlungswirksamen Spurengase CO ₂ , CH ₄ und N ₂ O..... | 5 |
| Tabelle 2: Zusammenfassung der wichtigsten Bewirtschaftungseffekte auf N-Umsetzungen und N-Pools im Ah-Horizont..... | 26 |
| Tabelle 3: Zusammenfassung der wichtigsten Bewirtschaftungseffekte in der organischen Auflage..... | 33 |
| Tabelle 4: Zusammenfassung der Bewirtschaftungseffekte auf den <i>in situ</i> -Pedosphäre-Atmosphäre-Spurengasaustausch..... | 37 |

1. Einleitung

In ungestörten Waldökosystemen wird die mikrobielle Produktion der Pflanzen-Nährstoffe Ammonium (NH_4^+) und Nitrat (NO_3^-) weitgehend durch mikrobielle und pflanzliche Aufnahme von NH_4^+ und NO_3^- ausgeglichen, so dass nur moderate Stickstoff (N)-Verluste durch Netto-N-Gas-Produktion und NO_3^- -Auswaschung auftreten (Vitousek und Melillo 1979). Jedoch können Störungen wie atmosphärische N-Deposition, aber auch Waldbewirtschaftung, das Gleichgewicht zwischen NH_4^+ - und NO_3^- -Aufnahme durch Pflanzen und den verschiedenen NH_4^+ - und NO_3^- -konsumierenden und -produzierenden mikrobiellen Prozessen verändern (Di und Cameron 2002; Borken und Matzner 2004). Waldbewirtschaftung wird in der Regel über eine signifikante Reduktion der Bestandesdichte durchgeführt, wodurch forstliche Ziele wie die Förderung der Naturverjüngung oder verstärktes Radialwachstum des verbleibenden Bestandes erreicht werden sollen. Es muss davon ausgegangen werden, dass durch das partielle Entfernen der Pflanzen Konsequenzen für den ökosystemaren Kohlenstoff (C)- und N-Kreislauf entstehen. So kann durch eine veränderte Konkurrenzsituation zwischen Pflanzen und Mikroorganismen mehr organische und/oder anorganische Substanz für mikrobielle Umsetzungen einschließlich der Produktion/Konsumption der klimawirksamen Spurengase Kohlendioxid (CO_2), Methan (CH_4) und Lachgas (N_2O) zur Verfügung stehen (Geßler et al. 2005), mit bisher kaum abzuschätzenden Folgen für C- und N-Verlust bzw. C- und N-Retention im Ökosystem. Da das Mikroklima zu den wesentlichen Steuerungsgrößen für mikrobielle Prozesse gehört, können darüber hinaus auch über bewirtschaftungsbedingte Veränderungen von Strahlung, Temperatur und Bodenfeuchte mikrobielle C- und N-Umsetzungen beeinflusst werden (Covington 1981; Matson und Vitousek 1981; Childs und Flint 1987; Bauhus und Bartsch 1995; Thibodeau et al. 2000; Mayer et al. 2002; Grenon et al. 2004; Holst et al. 2004b). Weitere mögliche Mechanismen der Beeinflussung von mikrobiellen C- und N-Umsetzungen durch Waldbewirtschaftung sind Bodenverdichtung (Powers et al. 1990; Breland und Hansen 1996; Teepe et al. 2004), Mineralisierung von unterirdischer und oberirdischer Biomasse gefällter Bäume (Entry et al. 1986; Zak et al. 1990; Thibodeau et al. 2000) und Reduzierung des organischen Kohlenstoff-Gehaltes (SOC) im Boden (Harmon et al. 1990). Bewirtschaftungsbedingt erhöhte N-Verfügbarkeit im Mineralboden könnte zudem die CH_4 -Oxidation hemmen (Butterbach-Bahl 2002).

Mikrobielle N-Umsetzungen im Boden sind in mehrfacher Hinsicht von zentraler Bedeutung für den Stoffkreislauf in Waldökosystemen (vgl. Abb. 1). In den meisten

terrestrischen Ökosystemen ist N das das Wachstum der Bestände am meisten limitierende Makro-Nährelement (Vitousek und Howarth 1991). Durch N-Mineralisierung (Ammonifikation) und Nitrifikation werden aus organischem N die anorganischen N-Formen NH_4^+ und NO_3^- produziert (Abb. 1). NH_4^+ und NO_3^- wurden lange Zeit als alleinige N-Quellen für Pflanzen verstanden. In jüngster Zeit haben Studien jedoch gezeigt, dass Pflanzen zumindest in N-limitierten Ökosystemen auch in der Lage sein können, signifikante Mengen an organischem N aufzunehmen (Schimel und Bennett 2004).

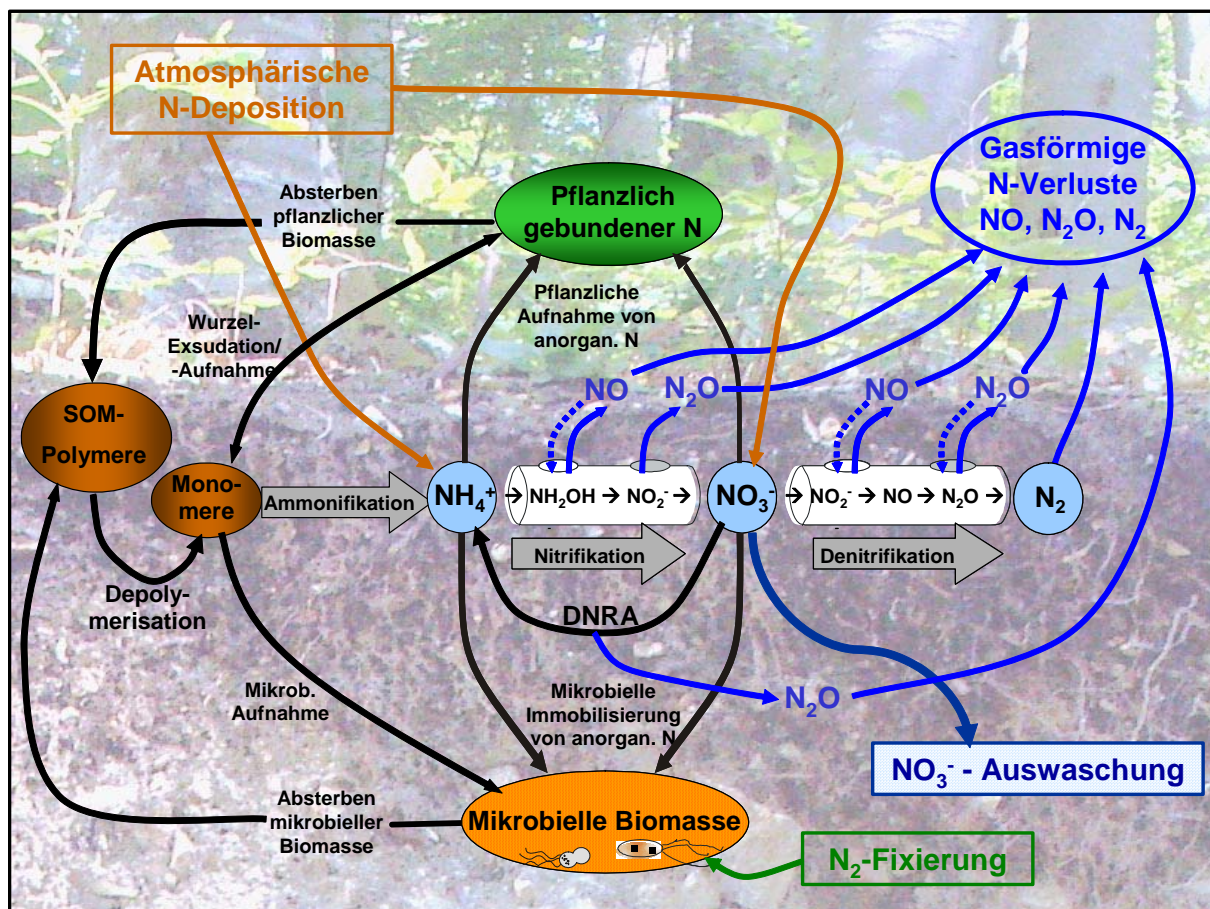


Abb. 1: Schematische Darstellung der zentralen Prozesse des N-Kreislaufs in Waldböden.

DNRA: Dissimilatorische Nitrat-Reduktion zu Ammonium; SOM: soil organic matter. Nach Breuer (2000), Davidson et al. (1992) und Firestone und Davidson (1989), verändert und erweitert. Je nach N-Verfügbarkeit und weiteren Boden- sowie Umweltparametern können die absolute Höhe wie auch die relative Bedeutung der abgebildeten Prozesse stark zwischen Ökosystemen, aber auch in Mikrosites eines Ökosystems, variieren.

Ammonifikation wird durch sehr unspezifische heterotrophe Mikroorganismen sowohl unter aeroben als auch unter anaeroben Bedingungen durchgeführt (Jarvis et al. 1996). NH_4^+ steht dabei im chemischen Gleichgewicht mit Ammoniak (NH_3). Nitrifikation kann entweder über einen autotrophen oder einen heterotrophen Umsetzungsweg geschehen. Die autotrophe Nitrifikation wird in zwei Schritten vollzogen (Costa et al. 2006). Im ersten Schritt wird das

aus der Ammonifikation gebildete NH_4^+ oder NH_3 durch Mikroorganismen aus der Gruppe der NH_3 -Oxidierer (z. B. *Nitrosomonas europaea*) zu Hydroxylamin (NH_2OH) und weiter zu Nitrit (NO_2^-) oxidiert (Abb. 1) und dient als Energiequelle. Beim zweiten Schritt wird NO_2^- durch Mikroorganismen der Gruppe der NO_2^- -Oxidierer (z. B. *Nitrobacter winogradskyi*) zu NO_3^- oxidiert (Abb. 1). Während autotrophe Nitrifizierer die Nitrifikation als Energiequelle zur CO_2 -Fixierung benutzen, verwenden heterotrophe Nitrifizierer organisch gebundenen Kohlenstoff als C- und Energiequelle. Bei der autotrophen und heterotrophen Nitrifikation sind zwar die Zwischen- und Endprodukte dieselben, jedoch unterscheiden sich die beiden Prozesse in ihrer Enzymatik (Wrage et al. 2001). Zur heterotrophen Nitrifikation sind sowohl heterotrophe Bakterien als auch Pilze befähigt (Robertsen und Kuenen 1990; Papen et al. 1989; Papen und von Berg 1998). Mikroorganismen können vor allem über die Prozesse der NH_4^+ -Immobilisierung, NO_3^- -Immobilisierung und Nitrifikation (aber auch Denitrifikation und dissimilatorische NO_3^- -Reduktion zu NH_4^+ ; DNRA) mit höheren Pflanzen um die Verwertung von NH_4^+ und NO_3^- , aber auch um die Aufnahme von bioverfügbarem organischem N, konkurrieren (Rennenberg et al. 2001; Schimel und Bennett 2004) (vgl. Abb. 1). Dabei können sowohl Pflanzen als auch Mikroorganismen bei N-Limitierung im Boden durch räumlich-zeitlich variables „Gewinnen“ des Wettbewerbs um N aktiv das Wachstum des jeweils anderen Konkurrenten einschränken (Schimel und Bennett 2004). Grundsätzlich erscheinen Mikroorganismen im Wettbewerb um N im Vorteil, da sie gegenüber Pflanzen eine höhere Substrataffinität, ein günstigeres Oberflächen zu Volumen-Verhältnis sowie höhere Wachstumsraten aufweisen und zudem selbst für die Depolymerisation und Mineralisierung von organischer Substanz verantwortlich sind (Hodge et al. 2000). Pflanzen können jedoch auf Mikrosite-Ebene möglicherweise den Wettbewerb um N gewinnen (Schimel und Bennett 2004) und profitieren dann von der wesentlich längeren Verweildauer von N in der Pflanze im Vergleich zu Mikroorganismen (Kaye und Hart 1997). Zudem können Mykorrhizen durch Vergrößerung der Absorptionsflächen von Wurzeln oder auch durch direkten Zugang zu organischem N die N-Versorgung von Pflanzen verbessern.

Eine weitere wichtige Funktion von Boden-Mikroorganismen ist die N-Retention im Ökosystem. Über die Prozesse der heterotrophen NH_4^+ -Immobilisierung und NO_3^- -Immobilisierung synthetisieren Mikroorganismen Biomasse und können so über ihren Zellaufbau N-Verluste aus dem Ökosystem mindern (Abb. 1). Nach traditioneller Auffassung ist die NH_4^+ -Immobilisierung aus energetischen Gründen – da N nur in reduzierter Form in die mikrobielle Biomasse eingebaut werden kann – (Paul und Clark 1996) gegenüber der NO_3^- -Immobilisierung der weit bedeutendere Prozess (Tiedje et al. 1981; Myrold und Tiedje

1986). Jedoch wurden in jüngerer Zeit in einigen Grasland-, Acker- und Waldökosystemen hohe NO_3^- -Immobilisierungsraten gemessen, die fast die Größenordnung der Nitrifikation erreichten (Stark und Hart 1997; Hatch et al. 2000; Burger und Jackson 2003; Vervaet et al. 2004).

Außerdem steuern mikrobielle Prozesse die Höhe von N-Verlusten aus Ökosystemen. So können gasförmige N-Verluste während der Nitrifikation (in Form des primär strahlungsaktiven und damit klimawirksamen Spurengases N_2O und des sekundär strahlungsaktiven Spurengases Stickstoffmonoxid, NO), der Denitrifikation (in Form von NO , N_2O und dem nicht strahlungsaktiven molekularen Stickstoff N_2) und durch DNRA (in Form von N_2O) entstehen (Conrad 1996; vgl. Abb. 1). N_2O entsteht während der Nitrifikation wahrscheinlich durch chemische Dekomposition von NH_2OH und NO_2^- und/oder durch unvollständige Oxidation von NH_2OH (Wrage et al. 2001). Denitrifikation ist ein anaerober Prozess, bei dem NO_3^- über eine Reaktionskette schrittweise über NO_2^- zu NO , N_2O und N_2 reduziert wird (Abb. 1). Denitrifizierer nutzen NO_3^- als alternativen Elektronenakzeptor an Stelle von Sauerstoff (O_2). In Abhängigkeit von NO_3^- -Konzentration, O_2 -Verfügbarkeit, pH-Wert und C-Verfügbarkeit kann die Denitrifikation unvollständig ablaufen, so dass neben N_2 auch die Zwischenprodukte NO und N_2O in die Atmosphäre emittiert werden können (Wrage et al. 2001; Abb. 1). Denitrifikation ist der einzige bekannte mikrobielle Prozess, bei dem N_2O durch die Reduktion zu N_2 auch aufgenommen werden kann (Abb. 1; Conrad 1996). Wie bei der Denitrifikation dient auch bei der DNRA NO_3^- unter strikt anaeroben Bedingungen und bei hoher Verfügbarkeit von NO_3^- und organischem C als alternativer Elektronenakzeptor. Die DNRA kann ebenfalls eine Quelle für N_2O sein, deren Bedeutung in terrestrischen Ökosystemen bisher möglicherweise unterschätzt wird (Silver et al. 2001).

Weiterhin regelt – neben der Pflanzenaufnahme von anorganischem N – das Gleichgewicht aus mikrobieller Produktion und Konsumption von anorganischem N wesentlich die NO_3^- Verfügbarkeit im Boden und damit die Nachlieferung des Substrats für gasförmige N-Verluste via Denitrifikation und DNRA, aber insbesondere auch für N-Verluste durch die NO_3^- -Auswaschung entlang hydrologischer Fließwege (Abb. 1).

CO_2 , CH_4 und N_2O sind die wichtigsten langlebigen strahlungswirksamen Spurengase („Treibhausgase“) in der Atmosphäre. Zusammen tragen diese Gase zu 88% zur Erhöhung des Strahlungsantriebs durch langlebige Treibhausgase seit Beginn der Industrialisierung bei (WMO 2006). Alleine zwischen 1990 und 2004 hat der Strahlungsantrieb durch langlebige

Treibhausgase um 20% zugenommen (WMO 2006). Der erhöhte Strahlungsantrieb in der Atmosphäre wird unter dem Schlagwort „anthropogener Treibhauseffekt“ dafür verantwortlich gemacht, dass die Durchschnittstemperatur der bodennahen Luftschichten über dem Land und dem Meer im letzten Jahrhundert im Mittel um $0,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$ anstieg (IPCC 2001). Tabelle 1 gibt einen Überblick über Eigenschaften und atmosphärische Konzentrationen von CO_2 , CH_4 und N_2O .

Tabelle 1: Die wichtigsten langlebigen strahlungswirksamen Spurengase CO_2 , CH_4 und N_2O

| | CO_2 | CH_4 | N_2O |
|---|---------------|---------------|----------------------|
| Atmosphärische Konzentration Dezember 2004 | 377,1 ppm | 1783 ppb | 318,6 ppb |
| Relative Konzentration im Vergleich zum Jahr 1750 | 135% | 255% | 118% |
| Mittlerer jährlicher Anstieg in den letzten 10 Jahren | 1,9 ppm | 3,7 ppb | 0,8 ppb |
| Erwärmungspotenzial (100 Jahre) | 1 | 23 | 296 |
| Mittlere atmosphärische Verweildauer [Jahre] | 50-200 | 9 | 114 |

Quelle: IPCC 2001; WMO 2006

N_2O ist nach CO_2 und CH_4 das drittwichtigste langlebige strahlungswirksame Spurengas in der Atmosphäre. Der Anteil des N_2O am Strahlungsantrieb aller langlebigen Treibhausgase beträgt etwa 6% (WMO 2006). Zusätzlich trägt es zur Ozonzerstörung in der Stratosphäre bei. Angesichts des konstanten jährlichen Anstiegs der atmosphärischen Konzentration, der langen atmosphärischen Verweildauer und des im Vergleich zu CO_2 und CH_4 sehr viel höheren Erwärmungspotenzials (Tab. 1) ist zu erwarten, dass der Anteil des N_2O an der globalen Erwärmung in Zukunft deutlich an Bedeutung gewinnen wird (IPCC 2001). Durch ein Überwiegen der mikrobiellen Produktion von N_2O im Vergleich zur mikrobiellen Konsumption von N_2O sind die Böden temperater Wälder in der Regel eine Netto-Quelle für N_2O . Die N_2O -Quellstärke der Böden temperater Wälder wird auf jährlich 0,05 – 2 Tg N_2O -N geschätzt (Kroeze et al. 1999). Die enorme Unsicherheit in dieser Abschätzung resultiert aus großer räumlicher und zeitlicher Variabilität der N_2O -Flüsse. Diese Variabilität ist auf die hohe Sensitivität der den N_2O -Flüssen zugrunde liegenden Prozessen auf Faktoren wie Klima, Boden, Vegetation und anthropogene Bewirtschaftung zurückzuführen (Ambus und Christensen 1995; Brumme et al. 1999; Papen und Butterbach-Bahl 1999; Butterbach-Bahl et al. 2002a; Schindlbacher et al. 2004).

Die zentrale Rolle von CO_2 für den anthropogenen Treibhauseffekt in der Atmosphäre und den damit verbundenen Klimawandel ist gut dokumentiert und auch in das Interesse einer

breiten Öffentlichkeit gerückt. CO₂ ist für 62 % des gesamten Strahlungsantriebes aller langlebigen Treibhausgase verantwortlich und für >90 % des schnellen Anstieges des Strahlungsantriebes in der Atmosphäre in den letzten 10 Jahren (WMO 2006). Während nahezu des gesamten Holozän führten ausgeglichene Flüsse in der Größenordnung von jährlich ca. 100 Gt C pro Jahr zwischen Atmosphäre und Biosphäre (Respiration und Photosynthese) sowie zwischen Atmosphäre und Ozean (physikalischer Austausch von CO₂) zu einer im Wesentlichen stabilen atmosphärischen CO₂-Konzentration von ca. 280 ppm. Seit Beginn der Industrialisierung im 18. Jahrhundert jedoch stieg die atmosphärische CO₂-Konzentration um 35 % an (Tab. 1). Dieser Anstieg geht im Wesentlichen auf die Verbrennung fossiler Energieträger (derzeit ca. 7 Gt C pro Jahr) und Landnutzungsänderungen (derzeit ca. 0,6-2,5 Gt C pro Jahr) zurück (WMO 2006).

In Böden ist wesentlich mehr C gespeichert als in der Atmosphäre vorhanden ist. Die Größe der C-Speicher in Böden ist durch das Gleichgewicht zwischen C-Eintrag und C-Austrag geregelt. C-Eintrag in Böden ist überwiegend auf absterbende Pflanzenreste wie Laub und Wurzeln zurückzuführen. Bodenrespiration ist das Kompartiment des C-Kreislaufs in terrestrischen Ökosystemen, das überwiegend den C-Verlust aus der Pedosphäre regelt. Darüber hinaus können auch Methanogenese und hydrologische C-Auswaschung wasserlöslicher organischer Verbindungen wichtig für C-Verluste aus Böden sein. Bodenrespiration kann in (autotrophe) Wurzelrespiration und in (heterotrophe) mikrobielle Respiration, z. B. mikrobielle Dekomposition von organischer Bodensubstanz (soil organic matter, SOM), unterteilt werden (Ryan und Law 2005). Für die heterotrophe Respiration in Waldböden spielt die Abbaubarkeit organischer Polymere die zentrale Rolle für die C-Versorgung von Mikroorganismen. Die aus dem Abbau organischer Polymere entstehenden Monomere werden schnell konsumiert und weitgehend veratmet (Schimel und Weintraub 2003), so dass die mikrobielle CO₂-Produktion eng mit der C-Mineralisierung korreliert. Die Quellenstärke der Bodenrespiration wird global auf jährlich 75-120 Gt C geschätzt und übersteigt damit die CO₂-Emissionen aus der Nutzung fossiler Brennstoffe um etwa den Faktor 11-20 (Raich und Potter 1995; Schimel et al. 1996; Schlesinger und Andrews 2000). Aufgrund ihrer kritischen Rolle in der Langzeitspeicherung und Wiederfreisetzung von atmosphärischem C haben Böden in Studien zum C-Kreislauf terrestrischer Ökosysteme wie auch in Studien zum globalen Klimawandel beträchtliches Interesse erfahren (Subke et al. 2006). Je nachdem, ob der zu erwartende Temperaturanstieg überwiegend den mikrobiellen Abbau von organischer Substanz oder den C-Eintrag in Böden über die Nettoprimärproduktion verstärkt, ist mit einer positiven oder negativen Rückkopplung zum

globalen Klimawandel zu rechnen (Davidson und Janssens 2006), die durchaus in der Größenordnung der derzeitigen CO₂-Freisetzung durch fossile Brennstoffe liegen kann (Cox et al. 2000).

CH₄ ist nach CO₂ das zweitwichtigste langlebige strahlungswirksame Spurengas in der Atmosphäre und trägt etwa 20% zum direkten Strahlungsantrieb der anthropogen beeinflussten langlebigen Treibhausgase bei (WMO 2006). Die CH₄-Emissionen in die Atmosphäre stammen zu etwa 40% aus natürlichen Quellen wie Feuchtgebieten und Termitenbauten und zu etwa 60% aus anthropogenen Quellen wie der Verbrennung von fossilen Energieträgern, dem Reisanbau, der Tierhaltung, der Verbrennung von Biomasse und aus Deponien (WMO 2006). Böden sind die wichtigsten biologischen Quellen und Senken für atmosphärisches CH₄ (Bodelier und Laanbroek 2004). Der Austausch von CH₄ an der Grenzschicht zwischen Pedosphäre und Atmosphäre ist das Netto-Resultat von simultaner (1) Produktion von CH₄ durch methanogene Mikroorganismen als letztem Schritt der anaeroben Dekomposition in anaeroben Zonen des Bodens und (2) Konsumption in Folge der CH₄-Oxidation durch methanotrophe Mikroorganismen in oxischen Zonen des Bodens (Butterbach-Bahl 2002). Die gut durchlüfteten Böden temperater Wälder sind insgesamt eine Netto-Senke für atmosphärisches CH₄ (Butterbach-Bahl 2002). Der Anteil der mikrobiellen Oxidation von CH₄ in aeroben Böden an den globalen CH₄-Senken wird auf 3-9% geschätzt (Ridgwell et al. 1999; Ehhalt und Prather 2001) und Waldböden scheinen einen großen Teil zu dieser Senkenstärke beizutragen (Smith et al. 1994; King 1997; Papen et al. 2001). Die CH₄-Oxidation ist vor allem im obersten Mineralboden lokalisiert (z. B. Bender und Conrad 1994; Saari et al. 1998; Brumme und Borken 1999; Steinkamp et al. 2001) und wird weitgehend durch die Diffusionseigenschaften des Bodens kontrolliert (z. B. Dörr et al. 1993; Ball et al. 1997; Boeckx et al. 1997). So hat neben der Bodentextur auch der Bodenwassergehalt einen Einfluss auf die Höhe der CH₄-Oxidation, da ansteigende Bodenwassergehalte nicht nur die Diffusion einschränken, sondern auch die Verfügbarkeit von für die CH₄-Oxidation zu Methanol erforderlichem O₂ mindert (Knowles 1993; Gullledge und Schimel 1998; Butterbach-Bahl 2002). Weiterhin kann die Oxidation von atmosphärischem CH₄ durch erhöhte Gehalte an anorganischem N im Boden kompetitiv gehemmt werden (Stuedler et al. 1989; Sitaula et al. 1995; Castro et al. 1995; MacDonald et al. 1997; Bodelier und Laanbroek 2004).

2. Problemstellung und Zielsetzung

Nach bisheriger Auffassung sind bewirtschaftungsbedingte Auswirkungen auf den C- und N-Kreislauf in Waldböden überwiegend abhängig von der Art des Ökosystems, der Intensität der bewirtschaftungsbedingten Reduktion des Bestandes und der Höhe der atmosphärischen N-Deposition (Rothe und Mellert 2004). Die meisten vorliegenden Studien zu Bewirtschaftungseffekten auf den N-Kreislauf in Waldböden wurden in Nadelwäldern nach erfolgtem Kahlschlag durchgeführt. Diese Studien zeigten häufig eine durch Bewirtschaftung bedingte signifikante Erhöhung der N-Mineralisierung, Nitrifikation, der gasförmigen N-Verluste sowie der NO_3^- -Auswaschung ins Grundwasser (Matson und Vitousek 1981; Paavolainen und Smolander 1998; Striegl und Wickland 1998; Kähkönen et al. 2002; Huttunen et al. 2003; Saari et al. 2004; Westbrook und Devito 2004). In temperaten Laubwäldern sind jedoch Femelhieb und Schirmschlag (gleichmäßiges Ausdünnen des Bestandes) gebräuchlichere Methoden der Waldbewirtschaftung. Auch diese im Vergleich zum Kahlschlag gemäßigeren forstwirtschaftlichen Maßnahmen können den N-Kreislauf in Waldböden beeinflussen und zu erhöhten N-Verlusten durch stärkere Netto-N-Gas-Produktion und durch NO_3^- -Auswaschung ins Grundwasser führen (Parsons et al. 1994; Bauhus und Bartel 1995; Bauhus und Bartsch 1995; Brumme 1995; Boerner und Sutherland 1997; Bauhus et al. 2004; Rothe und Mellert 2004; Geßler et al. 2005; Ritter und Vesterdal 2005).

Trotz der wachsenden Zahl an Veröffentlichungen ist das Verständnis der Auswirkungen von Waldbewirtschaftung auf bodenmikrobielle C- und N-Umsetzungen einschließlich des Pedosphäre-Atmosphäre-Austausches von C- und N-Spurgasen immer noch stark eingeschränkt. So beschränkten sich die meisten Untersuchungen zu den Auswirkungen von Waldbewirtschaftung auf bodenmikrobielle N-Umsetzungen auf die Bestimmung der Nettoraten von Ammonifikation und Nitrifikation, die alle Prozesse der NH_4^+ - und NO_3^- -Produktion und -Konsumption integrativ zusammenfassen und dadurch keinen Einblick in die tatsächlichen Bruttoraten der N-Umsetzungen bieten. Zudem beschränkten sich die meisten vorliegenden Studien auf zeitlich punktuelle Messungen und verfolgten Bewirtschaftungseffekte nicht kontinuierlich über einen Zeitraum von mehreren Jahren. Weiterhin ist ungeklärt, ob bewirtschaftungsbedingt erhöhte anorganische N-Gehalte im Boden und erhöhte N-Verluste aus dem Ökosystem ausschließlich durch verringerte Pflanzenaufnahme und/oder veränderte Höhe der Bruttoraten der mikrobiellen N-Umsetzungen ohne eine Verschiebung der relativen Bedeutung der einzelnen mikrobiellen

Prozesse zu erklären sind, oder ob auch eine bewirtschaftungsbedingte Änderung des Verhältnisses zwischen konkurrierenden, anorganischen N konsumierenden mikrobiellen Prozessen stattfindet (z. B. heterotrophe NH_4^+ -Immobilisierung versus autotrophe Nitrifikation), die letztlich zu verminderter relativer N-Retention im Boden und erhöhten N-Verlusten aus dem Ökosystem beitragen kann.

Ebenfalls keine Erkenntnisse sind bisher darüber vorhanden, wie sich unterschiedliches Mikroklima am Standort auf bewirtschaftungsbedingte Änderungen des N- und C-Kreislaufes in Waldböden sowie den Pedosphäre-Atmosphäre-Spurengasaustausch auswirkt. Kenntnisse dieser Mikroklima-Effekte könnten jedoch wertvolle Hinweise darauf liefern, ob bzw. wie sich Auswirkungen von Waldbewirtschaftung auf den C- und N-Kreislauf in Böden mit der in den kommenden Jahrzehnten zu erwartenden Klimaänderung entwickeln.

Schließlich decken die verfügbaren Arbeiten bei weitem noch nicht die Spannbreite der vorhandenen Waldökosysteme und Bewirtschaftungsvarianten ab. So gibt es zum Beispiel – bis auf eigene Vorarbeiten des IMK-IFU auf den Untersuchungsflächen dieser Arbeit (Heidenfelder 2002, Geßler et al. 2005) - keinerlei Informationen über die Auswirkungen von Waldbewirtschaftung auf mikrobielle NH_4^+ - und NO_3^- -Produktion und -Konsumption sowie N-Verluste und den Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch von C- und N-Spurengasen in Buchenwäldern auf flachgründigen karbonathaltigen Böden. Auch Informationen sowohl über mikrobielle C- und N-Umsetzungen als auch über den Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch von CO_2 , CH_4 und N_2O in ungestörten Waldökosystemen dieser Art sind bisher nur äußerst spärlich oder gar nicht vorhanden (Herman et al. 2002), obwohl diese Waldökosysteme in Mitteleuropa verbreitet vorkommen (z. B. Fränkische und Schwäbische Alb, Schweizer und Französischer Jura).

Als zentrale Fragestellung dieser Arbeit war zu klären, wie sich die Bewirtschaftungsmaßnahme „starker Schirmhieb“ auf die Höhe der (1) Bruttoreaten der mikrobiellen Produktion und Konsumption von anorganischem N, (2) der N- und C-Pools sowie (3) der Flüsse von CO_2 , CH_4 und N_2O an der Pedosphäre-Atmosphäre-Grenzschicht in einem Buchenwaldökosystem der Schwäbischen Alb auswirkt. Über die Quantifizierung der mikrobiellen Umsatzraten, der Poolgrößen sowie des Spurengasaustausches hinaus sollten zudem die zentralen Steuerungsgrößen der gemessenen Prozesse, Parameter und Flussraten gefunden werden, so dass ein funktionaler Einblick in den N- und C-Kreislauf im Boden

dieses Ökosystems gegeben werden kann. Es sollte zudem die Hypothese geprüft werden, dass Waldbewirtschaftung zu einer Verschiebung des Zusammenwirkens und der Konkurrenz zwischen verschiedenen an der Produktion und Konsumption von anorganischem N beteiligten bodenmikrobiellen Prozessen führt.

Das experimentelle Design der Untersuchungsflächen nahe Tuttlingen/Schwäbische Alb (s. Dannenmann et al. 2006, 2007a, 2007b [**I**, **II**, **III**]) bot zudem die Möglichkeit, als weitere Teilziele folgende Fragen zu klären:

- Wie unterscheiden sich kurzfristige (Jahre 1-2 nach dem Einschlag) und mittelfristige (Jahre 4-6) Bewirtschaftungseffekte unter kühl-feuchtem Mikroklima?
- Wie unterscheiden sich mittelfristige Bewirtschaftungseffekte unter kühl-feuchtem und warm-trockenen Mikroklima?

Die vorliegende Arbeit umfasst als kumulative Dissertationsschrift die im Anhang dokumentierten bisherigen veröffentlichten bzw. zur Veröffentlichung eingereichten Artikel aus der Doktorarbeit. Die nachfolgenden Seiten geben eine Übersicht über das Untersuchungsgebiet, die Zeiträume der Messkampagnen, die eingesetzten Methoden sowie eine integrative Zusammenschau der publizierten bzw. zur Publikation eingereichten Ergebnisse.

3. Untersuchungsgebiet und Messkampagnen

Die Arbeiten wurden im Rahmen eines interdisziplinären Verbundprojektes auf Flächen der Forschungsstation Tuttlingen durchgeführt, an der seit 1999 meteorologische, bodenkundliche und baumphysiologische Untersuchungen sowie Untersuchungen zu biogeochemischen Stoffkreisläufen im Ökosystem durchgeführt werden. Die untersuchten Flächen liegen in 760-820 m Meereshöhe auf drei 23-30 Grad steilen Schichtstufenhängen der Schwäbischen Alb (Südwestdeutsches Schichtstufenland, 8°45' Ost; 47°59' Nord) mit der Exposition Südwest (SW), Nordost (NE) und Nordwest (NW). Die Geologie des Untersuchungsgebiets wird durch gut geschichtete Kalksteine und Mergel der Malm β - und γ -Serien gebildet. Aus diesen Ausgangsgesteinen sowie aus periglazialen Deckschichten und Hangschutt bildeten sich auf den Untersuchungsflächen flachgründige, Skelett-, Ton- und SOC-reiche Böden des Typs Rendzina bis Braunerde-Rendzina (SW-Hang) und Braunerde-Rendzina bis Terra-Fusca-Rendzina (NE- und NW-Hang). Abb. 2 zeigt das Ausgangsgestein und das Bodenprofil des SW-Hanges. In Tabelle 1 in Dannenmann et al. (2007a [II]) sind grundlegende Bodenparameter aufgeführt.



Abb. 2: Malm β -Ausgangsgestein (Wohlgeschichtete Kalke) des SW-Hanges (linkes Foto) und die daraus entwickelte flachgründige Braunerde-Rendzina (rechtes Foto), die durch hohen Skelett, Ton- und SOC-Gehalt sowie hohe pH-Werte gekennzeichnet ist.

Die mittlere jährliche Lufttemperatur (1961-1990) an der etwa 4 km entfernten Klimastation Möhringen des DWD (Deutscher Wetterdienst, Offenbach) beträgt 6,6 °C. Der durchschnittliche jährliche Niederschlag beträgt ca. 860 mm. Durch die unterschiedlichen

Expositionen sind die Untersuchungsflächen durch warm-trockenes (SW-Hang) oder kühl-feuchtes (NE- und NW-Hang) Mikroklima gekennzeichnet.



Abb. 3: Die Grenze zwischen Kontrollfläche (links im Bild) und starker Schirmhiebsfläche (rechts im Bild) auf dem NE-Hang im Sommer 2004.

Deutlich zu erkennen ist der dichte, mehrere Meter hohe Unterwuchs auf der Schirmhiebsfläche.

Auf allen untersuchten Hängen bildet die Buche (*Fagus sylvatica* L.) mehr als 90% der Bestandesgrundfläche (im Mittel ca. $25 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). Auf den drei Untersuchungsflächen wurden jeweils folgende zwei $70 \text{ m} \times 70 \text{ m}$ große, direkt benachbarte Parzellen eingerichtet: (1) unbehandelte Kontrollflächen (control; „C“) und (2) starke Schirmhiebsflächen (thinning; „T“), auf denen die Bestandesgrundfläche gleichmäßig auf ca. $10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ reduziert wurde. Abb. 3 zeigt die Grenze zwischen Kontrollparzelle und Schirmhiebsparzelle auf dem NE-Hang. Auf den SW- und NE-Hängen wurde der Einschlag im März 1999 vorgenommen, während auf dem NW-Hang der Einschlag im März 2003 erfolgte.

Aufbauend auf Vorarbeiten aus dem Jahr 2002 wurden jeweils im Juni/Juli/August 2003, September/Oktober 2003, April/Mai 2004, Juni/Juli 2004 und September/Oktober 2004

drei- bis sechswöchige Messkampagnen zum Zweck von *in situ*-Messungen und Probennahmen für anschließende Laborversuche auf allen sechs Parzellen durchgeführt. So deckte der *in situ*-Messzeitraum der Jahre 2002-2004 die Jahre 4-6 nach dem Einschlag auf dem NE- und SW-Hang ab, während für den NW-Hang Daten für das Jahr vor dem Einschlag und für die ersten beiden Jahre nach dem Einschlag vorliegen.

Weitere Informationen über die Untersuchungsflächen geben Geßler et al. (2001, 2005), Holst et al. (2004a, b), und Dannenmann et al. (2006, 2007a, 2007b **I, II, III**).

4. Übersicht über die angewandten Methoden

4.1. *Bestimmung von Vegetations-, Umwelt- und Bodenparametern*

Für alle während der Messkampagnen und im Labor untersuchten Bodenproben wurden der Bodenwassergehalt und der pH-Wert sowie die NH_4^+ - und NO_3^- -Konzentrationen bestimmt (Dannenmann et al. 2006 [I]). Zudem wurden während der Messkampagnen Karbonatgehalte, SOC- und Gesamt-N-Gehalte, räumlich hoch aufgelöster gravimetrischer Bodenwassergehalt der Untersuchungsflächen, die Masse der organischen Auflage, der Skelett- und Feinbodengehalt im Ah-Horizont, die Dichte des Skeletts, die Trockenrohichte des Feinbodens sowie der Sand-, Schluff- und Tongehalt im Feinboden bestimmt (Dannenmann et al. 2006, 2007a, 2007b [I, II, III]). Die Kenntnis von Dichte, Skelett- und Feinbodengehalt bzw. der Masse der organischen Auflage wurde unter anderem dazu genutzt, gewichtsbezogene N-Umsatzraten in flächenbezogene N-Umsatzraten umzurechnen. Die maximale Wasserhaltekapazität des Mineralbodens und der organischen Auflage wurde für alle sechs untersuchten Parzellen bestimmt. Bodentemperaturen wurden teilweise selbst erfasst, zudem aber ebenso wie Lufttemperaturen, Niederschlag, Bestandesniederschlag und zeitlich hoch aufgelöste volumetrische Bodenfeuchte vom Meteorologischen Institut der Universität Freiburg (Prof. Dr. Helmut Mayer, Dr. Thomas Holst) zur Verfügung gestellt (Dannenmann et al. 2007a [III]). Die Entwicklung der Höhe und Dichte des Unterwuchses wurde photographisch dokumentiert.

4.2. *Bestimmung der Netto-Ammonifikation und Netto-Nitrifikation*

Netto-Ammonifikation und Netto-Nitrifikation als Index für die NH_4^+ - und NO_3^- -Verfügbarkeit im Boden wurden unter Verwendung der „buried bag“-Inkubationsmethode bestimmt (Eno 1960, Gasche et al. 2001). Die Extraktions- und Inkubationsschritte sind für den Ah-Horizont in Dannenmann et al. (2006 [I]) und für die organische Auflage in Dannenmann et al. (2007b [III]) beschrieben.

4.3. *^{15}N -Pool-Verdünnungs-Technik zur Bestimmung der Brutto-N-Umsatzraten*

Die ^{15}N -Pool-Verdünnungstechnik (Davidson et al. 1991) wurde zur Bestimmung der Bruttoreaten der Ammonifikation und Nitrifikation sowie der mikrobiellen Immobilisierung eingesetzt. Diese Methode basiert auf der ^{15}N -Markierung (deutliche Erhöhung der

natürlichen ^{15}N -Anreicherung von ca. 0,367 atom%) des Zielpools eines Prozesses, also zum Beispiel der Applikation von $^{15}\text{NH}_4^+$ zur Bestimmung der Bruttoreate der Ammonifikation. Im Verlauf der Ammonifikation wird NH_4^+ mit natürlicher ^{15}N -Konzentration dem markierten („gelabelten“) Pool zugeführt, was zur kontinuierlichen Verdünnung des künstlich erhöhten $^{15}\text{NH}_4^+ / ^{14}\text{NH}_4^+$ -Verhältnisses führt. Im Gegensatz dazu führen die NH_4^+ verbrauchenden Prozesse wie autotrophe Nitrifikation und NH_4^+ -Immobilisierung nicht zu einer signifikanten Veränderung des $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Verhältnisses, sondern lediglich zu einer Veränderung der Größe des NH_4^+ -Gesamtpools, da nicht von einer signifikanten Diskriminierung von $^{15}\text{NH}_4^+$ gegenüber $^{14}\text{NH}_4^+$ ausgegangen wird (Stark 2000). Nach Bestimmung von (1) NH_4^+ -Gesamtpoolgröße und (2) $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Verhältnis zu jeweils zwei Zeitpunkten wurde dann mit dem Modell von Kirkham und Bartholomew (1954) die Bruttoreate der Ammonifikation berechnet (Dannenmann et al. 2006 [I]). Die Quantifizierung der Brutto-Nitrifikation erfolgt analog unter Markierung des NO_3^- -Pools.

NH_4^+ - und NO_3^- -Verbrauchsdaten wurden über die Abnahme von $^{15}\text{NH}_4^+$ bzw. $^{15}\text{NO}_3^-$ im markierten Pool berechnet (Kirkham und Bartholomew 1954). Die mikrobielle Immobilisierung von NH_4^+ und NO_3^- wurde unter Verwendung der NH_4^+ - und NO_3^- -Verbrauchsdaten berechnet unter der Annahme, dass gasförmige N-Verluste und andere NH_4^+ - und NO_3^- -verbrauchende Prozesse vernachlässigbar sind (Davidson et al. 1991). Diese Annahme konnte für die untersuchten Böden in zusätzlichen Experimenten bestätigt werden (Dannenmann et al. 2006 [I]). Die mikrobielle Immobilisierung von NH_4^+ wurde durch Subtraktion der Brutto-Nitrifikationsrate von der NH_4^+ -Verbrauchsrate berechnet, während die mikrobielle NO_3^- -Immobilisierung dem NO_3^- -Verbrauch entsprach. Der experimentelle Ablauf der ^{15}N -Versuche ist für den Ah-Horizont und die organische Auflage detailliert in Dannenmann et al. (2006, 2007b [I, III]) beschrieben. Dannenmann et al. (2006 [I]) diskutieren potenzielle Fehlerquellen der ^{15}N -Technik und die Gültigkeit der notwendigen experimentellen Annahmen für die untersuchten Böden.

Auf Basis der errechneten Brutto-N-Umsatzraten wurden spezifische Größen errechnet, um das Verhältnis zwischen mikrobiellen anorganischen N produzierenden und verbrauchenden Prozessen zu charakterisieren. Das Verhältnis (NH_4^+ -Immobilisierung + NO_3^- -Immobilisierung) : (Brutto-Ammonifikation + Brutto-Nitrifikation) wird als „relative N-Retention“ bezeichnet. Das Verhältnis NH_4^+ -Immobilisierung : Brutto-Ammonifikation wird als „relative NH_4^+ -Immobilisierung“ bezeichnet. Das Verhältnis Brutto-Nitrifikation : Brutto-Ammonifikation wird als „relative Nitrifikation“ bezeichnet. Das Verhältnis NO_3^- -

Immobilisierung : Brutto-Nitrifikation wird als „relative NO_3^- -Immobilisierung“ bezeichnet. Eine relative NO_3^- -Immobilisierung von 1 bedeutet, dass die NO_3^- -Produktion durch Brutto-Nitrifikation durch mikrobielle Immobilisierung vollständig kompensiert wird.

4.4. *Barometrische Prozess-Separation (BaPS)*

Die Methode der Barometrischen Prozess-Separation (BaPS; Ingwersen et al. 1999; Abb. 4) wurde zur Bestimmung von heterotropher Bodenrespiration und Brutto-Nitrifikation in der organischen Auflage angewendet. Zudem wurde durch die Entnahme von Gasproben gaschromatographisch die Netto- N_2O -Produktion im Luftraum über den inkubierten Bodenproben gemessen (Dannenmann et al. 2007b [III]).



Abb. 4: Das BaPS-Messsystem mit Sensorinterface (linker Hintergrund), Messküvette mit Boden und Sensorkopf (rechts im Bild).

Die Methode der Barometrischen Prozess-Separation basiert auf der Bestimmung der CO_2 -, O_2 - und Gesamtgasbilanz in einem isothermalen, gasdichten aeroben Bodensystem. Nitrifikation (Druckabnahme durch Netto-Verbrauch von O_2), Denitrifikation (Druckzunahme durch Netto- CO_2 - und Netto-N-Gas-Produktion), Bodenrespiration (druckneutral bei einem Respirationskoeffizienten = 1) und die physikochemische Lösung von CO_2 im Bodenwasser sind die entscheidenden Prozesse, die zu einer Druckänderung in diesem Bodensystem führen. Deshalb entspricht die Gesamtgasbilanz in der BaPS-Küvette den Netto-Änderungen

der O₂-, CO₂- und N-Gas-Bilanz via Denitrifikation (Ingwersen et al. 1999). Da die Gesamtgasbilanz und die Netto-Änderungen der O₂- und CO₂-Bilanz im System gemessen werden, kann die Netto-Produktion von N-Gas-Verbindungen via Denitrifikation errechnet werden. Über eine inverse Bilanzierung der Gesamt-Gasbilanz können schließlich die Raten der Bodenrespiration und der Nitrifikation errechnet werden.

4.5. Bestimmung des mikrobiellen Biomasse-C und -N

Der Gehalt der untersuchten Böden an mikrobiellem Biomasse-C und -N wurde für den Ah-Horizont über die Fumigations-Inkubations-Technik (FI, Jenkinson und Powlson 1976; Voroney und Paul 1984) und die Fumigations-Extraktions-Technik (FE, Brookes et al. 1985; Vance et al. 1987a, b; Tate et al. 1988) bestimmt. Die Anwendung beider Methoden beruhte darauf, dass die die FI-Methode zunehmend als überholt gilt (Jenkinson et al. 2004; Dannenmann et al. 2006 [I], unter anderem, weil sie nicht die tatsächlichen C/N-Verhältnisse der mikrobiellen Biomasse zu erfassen erlaubt. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde für den untersuchten Mineralboden ein intensiver Methodenvergleich zwischen der FI-Methode und der moderneren FE-Methode durchgeführt, um (1) die tatsächlichen C/N-Verhältnisse in der mikrobiellen Biomasse zu erhalten und (2) die Vergleichbarkeit der mit der FE Methode erzielten Ergebnisse mit den älteren, unter Anwendung der FI-Methode erzielten Ergebnisse des Untersuchungsgebiets (FI-Daten) zu testen. Für die erstmalig im Jahr 2004 durchgeführten Bestimmungen der Poolgröße der mikrobiellen Biomasse in der organischen Auflage kam nur die moderne FE-Methode zum Einsatz, da keine älteren FI-Daten für die organische Auflage des Untersuchungsgebietes vorlagen. Die Experimente und Analysen wurden ausschließlich in den Labors des IMK-IFU in Garmisch-Partenkirchen im Anschluss an die jeweiligen Freiland-Messkampagnen durchgeführt. Die Anwendung beider Methoden ist im Detail in Dannenmann et al. (2006, 2007b [I, III]) beschrieben.

4.6. Quantifizierung des *in situ* Pedosphäre-Atmosphäre-Spuren-gasaustausches

Der *in situ*-Austausch von CO₂, CH₄ und N₂O an der Grenzschicht Pedosphäre/Atmosphäre wurde während der Messkampagnen auf direkt benachbarten Kontroll- und Schirmhiebsflächen simultan und kontinuierlich in hoher zeitlicher Auflösung (2,5 h) gemessen. Zu diesem Zweck kam ein computergestütztes, vollautomatisch betriebenes, mobiles Messsystem zum Einsatz (Butterbach-Bahl et al. 1997, 1998, 2004; Breuer et al. 2000, Steinkamp et al. 2001, Rosenkranz et al. 2006, Dannenmann et al. 2007a [III]). Das Messsystem bestand aus acht statischen Messkammern (jeweils vier auf direkt

benachbarten Kontroll- und Schirmhiebsflächen) und einem in einem Mess-Lkw untergebrachten automatischen Gasbeprobungs- und -verteilungssystem sowie den notwendigen Detektoren (Abb. 5). Details zum Messsystem und dem spezifischen Aufbau für die Untersuchungen in Tuttlingen geben Dannemann et al. (2007a [II]).

Neben den Routinemessungen unter gegebenen Witterungsbedingungen wurde im April 2004 ein Bewässerungsexperiment auf den Parzellen des NE-Hanges durchgeführt. Dieses sollte Aufschluss über feuchteinduzierte Veränderungen des Pedosphäre-Atmosphäre-Spurgasaustausches in der Folge von Starkniederschlägen geben. Dabei wurden jeweils zwei Messkammern auf der NEC-Parzelle und der NET-Parzelle an zwei aufeinanderfolgenden Tagen mit jeweils einmalig $20 \text{ l m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ bewässert, während die anderen 4 Messkammern als Kontrolle unbewässert blieben.

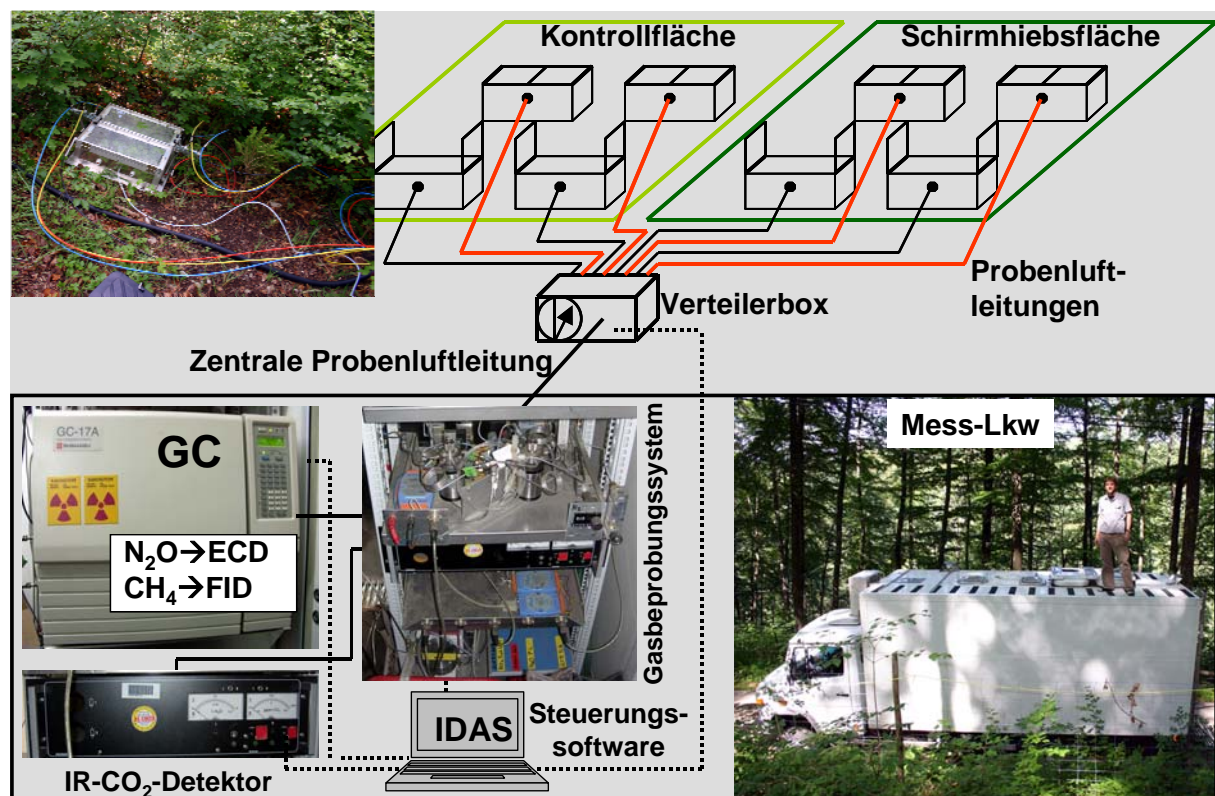


Abb. 5: Schematischer Aufbau des vollautomatischen mobilen Messsystems zur Messung des Pedosphäre-Atmosphäre-Austausches von C- und N-Spurgasen mit automatisch geöffneten/geschlossenen und beprobten statischen Kammern.

GC: Gaschromatograph; ECD: electron capture detector; FID: flame ionization detector; IR: Infrarot; IDAS: IFU data acquisition system. Gasbeprobungssystem, Messsysteme und Computer zur Steuerung des Messsystems und zur Datenspeicherung sind während des Betriebs im Mess-Lkw untergebracht. Nicht im Aufbauschema enthalten ist das kompressorbetriebene Druckluftsystem zum Öffnen/Schließen der Kammern (farbige Leitungen im Foto links oben).

5. Zusammenschau und Diskussion der erzielten Ergebnisse

5.1. *Methodische Arbeiten*

Vor der eigentlichen Zusammenschau der erzielten Ergebnisse sollen im Folgenden einige im Rahmen der Dissertation durchgeführte methodische Arbeiten erörtert werden.

5.1.1. **Problematik der Bestimmung der Brutto-Nitrifikation**

Ein hoher Anteil der mit der ^{15}N -Pool-Verdünnungs-Technik bestimmten Bruttoreaten der Nitrifikation in der organischen Auflage zeigte Werte weit kleiner als Null. Negative Brutto-Nitrifikationsraten sind jedoch grundsätzlich nicht möglich. Eine zeitlich hoch aufgelöste Beobachtung der ^{15}N -Dynamik im NO_3^- -Pool der organischen Auflage über 72 h erbrachte, dass keine konstante lineare Verdünnung des angereicherten $^{15}\text{NO}_3^-$ stattfindet. Damit sind die Voraussetzungen für die Anwendung der ^{15}N -Pool-Verdünnungs-Technik nicht erfüllt. Die alternative Anwendung der BaPS-Technik erbrachte regelmäßig Brutto-Nitrifikationsraten, die deutlich über den parallel mit der ^{15}N -Technik bestimmten Brutto-Ammonifikationsraten lagen. Dies deutet darauf hin, dass der respiratorische Koeffizient (CO_2 -Produktion : O_2 -Konsumption) in den untersuchten Böden, abweichend von der Standardannahme der BaPS-Methode, deutlich niedriger als „1“ ist, und deshalb separat bestimmt werden muss, um in der Berechnung von Brutto-Nitrifikationsraten mit der BaPS-Methode verwendet werden zu können. Die einzige Methode für eine exakte Bestimmung des respiratorischen Koeffizienten ist eine kombinierte Anwendung der BaPS-Methode und der ^{15}N -Pool-Verdünnungs-Technik (Müller et al. 2004). Da die ^{15}N -Pool-Verdünnungs-Technik wie oben ausgeführt nicht für die zu untersuchende organische Auflage verwendet werden kann, ist derzeit keine Methode zur exakten Bestimmung der Brutto-Nitrifikation in der organischen Auflage des Untersuchungsgebietes verfügbar (Dannenmann et al. 2007b [III]).

Ein weiterer Versuch zur zeitlich hochaufgelösten Erfassung der ^{15}N -Dynamik im ^{15}N -markierten NO_3^- -Pool des Ah-Horizontes ergab, dass etwa die Hälfte des applizierten $^{15}\text{NO}_3^-$ innerhalb von 15 Minuten nicht mehr durch KCl-Extraktion wiedergefunden werden kann. Dieses Phänomen wurde auch in anderen Studien beobachtet und wird abiotischer NO_3^- -Immobilisierung zugeschrieben (Davidson et al. 2003). Im Zeitraum zwischen 3 und 72 Stunden nach Zugabe der ^{15}N -Markierung zeigten sich jedoch (1) eine konstante lineare Abnahme der ^{15}N -Anreicherung des NO_3^- -Pools und (2) eine konstante Wiederfindungsrate von $^{15}\text{NO}_3^-$, so dass für den Inkubationszeitraum von 24-48 h nach Zugabe der Markierung

die Voraussetzungen für die Anwendung der ^{15}N -Pool-Verdünnungsmethode gegeben waren. Auch weitere potenzielle Fehlerquellen der Methode konnten für den Ah-Horizont durch zusätzliche Versuche ausgeschlossen werden (Dannenmann et al. 2006 [I]).

5.1.2. Nettoraten aus Beutel-Inkubationen versus Nettoraten berechnet aus ^{15}N -Ansätzen

Die mittleren Raten der Netto-Nitrifikation im Ah-Horizont für die einzelnen Parzellen, die nach der „Buried Bag-Methode“ nach Eno (1960) bestimmt wurden, korrelierten signifikant mit den aus den ^{15}N -Ansätzen berechneten mittleren Netto-Nitrifikationsraten ($R=0.98$, $p=0.0004$, Dannenmann et al. 2006 [I]). Jedoch waren die Mittelwerte der Netto-Nitrifikation aus den ^{15}N -Ansätzen bis zu 4,3mal höher als die aus den Inkubationsversuchen ermittelten Werte. Dies könnte durch den Ausschluss oder zumindest die starke Hemmung des Eintrags von organischer Substanz in die Inkubationsbeutel bedingt sein. So könnte es während Langzeit-Inkubationen, wie sie in dieser Studie durchgeführt wurden (ca. 7 Wochen), zu einer Abnahme der N-Mineralisierung und Nitrifikation kommen, die eine weitere Zunahme des anorganischen N-Pools vermindert, mit der Folge, dass die Nettoraten abnehmen (Dannenmann et al. 2006 [I]). Für die organische Auflage ist zu vermuten, dass diese Problematik aufgrund des wesentlich höheren Substratangebots für die N-Mineralisierung weit weniger ausgeprägt ist.

5.1.3. Mikrobielle Biomasse: Methodenvergleich Fumigation-Inkubation (FI) versus Fumigation-Extraktion (FE)

Der direkte Vergleich der FI- und FE-Methoden erbrachte, dass für 9 von 10 untersuchten Proben aus dem Ah-Horizont aller sechs Untersuchungsflächen beide Methoden statistisch nicht signifikant verschiedene Resultate für mikrobiellen Biomasse-C erbringen. Im Mittel waren die Ergebnisse der FI-Technik um 3% höher als die der FE-Technik. Damit zeigte der Methodenvergleich, dass die Ergebnisse aus beiden Methoden für den Ah-Horizont des Untersuchungsgebietes vergleichbar sind (Dannenmann et al. 2006 [I]). Als Konsequenz wurde die FI-Methode am IMK-IFU im Sommer 2004 endgültig zugunsten der moderneren FE-Methode aufgegeben.

5.2. *Vegetations-, Umwelt- und Bodenparameter*

Während die gering ausgeprägte Unterwuchs-Vegetation aller drei Kontrollflächen im Untersuchungszeitraum 2002-2004 keine erkennbare Dynamik zeigte, wuchs auf der SWT-Parzelle die Unterwuchsvegetation von ca. 1,5 m (2002) auf >3 m (2004) und auf der NET-

Parzelle von ca. 2,5 m (2002) auf >4 m im Jahr 2004 (Dannenmann et al. 2007a [III]). Auf der NWT-Parzelle war während der gesamten Untersuchungsperiode kein Unterwuchs vorhanden.

Die Mittelwerte der im Jahr 2004 bestimmten Masse der organischen Auflage waren 1.34 und 1.07 kg m⁻² für die SWC- und SWT-Parzellen, 1.37 und 1.02 kg m⁻² für die NEC- und NET-Parzellen und 1.51 und 1.39 kg m⁻² für die NWC- und NWT-Parzellen (Dannenmann et al. 2007a, 2007b [II, III]). Der generell beobachtete Bewirtschaftungseffekt -verringertes Massen an organischer Auflage auf den Schirmhiebsflächen gegenüber den Kontrollflächen war signifikant ($p < 0,05$) für den SW- und NE-Hang, jedoch nicht für den NW-Hang.

Die Bodentemperatur in 3 cm Tiefe war auf den Schirmhiebsflächen im Vergleich zu den Kontrollflächen vor allem durch größere Amplituden des Tagesganges gekennzeichnet. Messkampagnen-Mittelwerte angrenzender Kontroll- und Schirmhiebsflächen unterschieden sich für alle Hänge nie um mehr als 0,5 °C (Dannenmann et al. 2007a [III]). Der mittlere gravimetrische Bodenwassergehalt im Ah-Horizont war im Vergleich zu den Kontrollflächen auf den Schirmhiebsflächen aller drei Hänge signifikant ($p < 0,05$ bis $p < 0,001$) erhöht. Außerdem ließ sich ein Gradient von NW > NE > SW feststellen bezüglich (1) der absoluten Höhe der Bodenwassergehalte, (2) der relativen Unterschiede zwischen Schirmhiebs- und Kontrollfläche sowie (3) des Signifikanzniveaus der Unterschiede zwischen Kontroll- und Schirmhiebsflächen (Dannenmann et al. 2007a [III]). Die standörtlich unterschiedliche Ausprägung der Bewirtschaftungseffekte auf den Bodenwassergehalt im Ah-Horizont ließ sich erklären durch Wechselwirkungen zwischen unterschiedlich entwickeltem Unterwuchs, verschiedenem Mikroklima und unterschiedlicher Mächtigkeit der organischen Auflage (Dannenmann et al. 2006, 2007a, 2007b [I, II, III]). Die Höhe des mittleren gravimetrischen Bodenwassergehaltes in der organischen Auflage folgte der Reihe NW-Hang > NE-Hang > SW-Hang. Im Gegensatz zum Bodenwassergehalt im Ah-Horizont waren für die organische Auflage sowohl im Mittel aller Messungen als auch in der Regel für einzelne Messkampagnen (Ausnahme Sommer 2004: signifikant ($p < 0,05$) niedrigerer Wassergehalt in der Auflage der NWT-Parzelle) auf keinem der drei Hänge signifikante Unterschiede zwischen Kontroll- und Schirmhiebsfläche festzustellen. Der Einfluss von höherem Bestandesniederschlag (Dannenmann et al. 2007a [III]) auf den Wassergehalt der organischen Auflage auf den Schirmhiebsparzellen wird offenbar durch höhere Strahlung (Holst und Mayer 2005) und damit höherer Evaporation und - auf den Schirmhiebsflächen des NE- und

SW-Hanges - durch die dichte Unterwuchsvegetation (Interzeption, Wasseraufnahme) ausgeglichen (Dannenmann et al. 2007b [III]).

Der Skelettgehalt im Ah-Horizont sowie die pH-Werte, SOC-Gehalte und C/N-Verhältnisse sowohl im Ah-Horizont als auch in der organischen Auflage waren auf den Flächen des SW-Hanges deutlich höher als auf den Flächen des NE- und NW-Hanges (Dannenmann et al. 2006, 2007a, 2007b [I, II, III]). Die höheren SOC-Gehalte und C/N-Verhältnisse des SW-Hanges sind eine Folge eingeschränkten SOM-Abbaus aufgrund von im Vergleich zum kühl-feuchten Mikroklima der NE- und NW-Hänge häufigeren bzw. längeren Trockenperioden und damit eine langfristige Auswirkung des Mikroklimas auf die Pedogenese (Dannenmann et al. 2006, 2007b [I, III]). Im Vergleich zu den benachbarten Kontrollflächen sind auf den Schirmhiefsflächen aller drei Hänge SOC-Gehalt und C/N-Verhältnis sowohl im Mineralboden als auch in der organischen Auflage niedriger (Ausnahme: Mineralboden NE-Hang) (Dannenmann et al. 2007a [III]). Weitere Details der Bewirtschaftungseffekte auf SOC-Gehalte und C/N-Verhältnisse sowie die Konsequenzen für mikrobielle N-Umsetzungen werden im Abschnitt 5.3 und 5.4 sowie bei Dannenmann et al. 2006, 2007b [I, III] diskutiert.

Im Mittel aller Messkampagnen konnten für alle drei untersuchten Hänge keine signifikanten Bewirtschaftungseffekte auf die Höhe der NH_4^+ -Konzentrationen im Ah-Horizont gefunden werden. Jedoch waren die NO_3^- -Konzentrationen im Ah-Horizont auf den Schirmhiefsflächen aller drei untersuchten Hänge während aller Messkampagnen generell höher als auf den benachbarten Kontrollflächen mit im Mittel aller Messkampagnen signifikanten Unterschieden ($p < 0,05$) auf dem NW- und dem NE-Hang (Dannenmann et al. 2006 [I]).

5.3. N-Umsetzungen und mikrobielle Biomasse im Ah-Horizont

5.3.1. Steuerungsgrößen der mikrobiellen N-Umsetzungen im Ah-Horizont

Lineare Korrelationsanalysen unter Verwendung der Daten von allen sechs Untersuchungsflächen zeigten signifikant positive Korrelationen ($p < 0,01$) zwischen der Größe des mikrobiellen Biomasse-N-Pools und den Werten für Brutto-Ammonifikation, Brutto-Nitrifikation und NO_3^- -Konzentrationen im Ah-Horizont, jedoch keine signifikanten Korrelationen zwischen den Werten für mikrobiellen Biomasse-N und NH_4^+ - bzw. NO_3^- -

Immobilisierung (Dannenmann et al. 2006 [I]). Signifikante Korrelationen zwischen der mikrobiellen Biomasse und der Brutto-Ammonifikation wie auch der Brutto-Nitrifikation wurden auch von Booth et al. (2005) bei der zusammenfassenden Auswertung einer Vielzahl von ^{15}N -Pool-Verdünnungs-Studien gefunden. Das Fehlen signifikanter Korrelationen zwischen der Höhe der mikrobiellen Immobilisierung von anorganischem N und der Poolgröße des mikrobiellen Biomasse-N ist angesichts einer mittleren Verweildauer der mikrobiellen Biomasse von mehreren Monaten (Dannenmann et al. 2006 [I]) bei Messung der mikrobiellen Immobilisierung innerhalb eines Inkubationszeitraumes von 24 h wenig erstaunlich. Eine signifikante lineare Korrelation zwischen Bodentemperatur und Bodenfeuchte und der Höhe der mikrobiellen N-Umsetzungen konnte nicht nachgewiesen werden. Jedoch konnte die Brutto-Nitrifikation – neben den signifikanten linearen Beziehungen zu Brutto-Ammonifikation und mikrobieller Biomasse – über eine polynomische Funktion signifikant ($p < 0,05$) mit der Bodenfeuchte korreliert werden. Das Feuchte-Optimum für die Nitrifikation lag im Ah-Horizont bei ca. 60-70% der maximalen Bodenwasserhaltekapazität (Dannenmann et al. 2006 [I]). Oberhalb dieses Optimums führte offensichtlich O_2 -Mangel im Ah-Horizont zu abnehmender Nitrifikation. Die Höhe der Brutto-Nitrifikation war signifikant ($p < 0,001$) mit den Werten der NO_3^- -Konzentrationen korreliert.

Als wesentliche Steuerungsgröße der Brutto-Ammonifikation konnte neben der Poolgröße des mikrobiellen Biomasse-N der Gesamt-N-Gehalt im Boden identifiziert werden. Die NH_4^+ -Immobilisierung wiederum war eng an die Brutto-Ammonifikation gekoppelt und wurde ansonsten wesentlich durch den SOC-Gehalt des Bodens reguliert (Dannenmann et al. 2006 [I]).

Eine negative Korrelation zwischen relativer NH_4^+ -Immobilisierung und relativer Nitrifikation verdeutlichte die Konkurrenz dieser beiden Prozesse um NH_4^+ im untersuchten Ah-Horizont (Dannenmann et al. 2006 [I]). Autotrophe Nitrifizierer verwenden N sowohl für die Biomasse- als auch für die Energie-Produktion, während heterotrophe Mikroorganismen N nur zur Biomasse-Produktion benötigen. Deshalb sind autotrophe Nitrifizierer prinzipiell gegenüber NH_4^+ -assimilierenden Mikroorganismen im Wettbewerb um NH_4^+ unterlegen (Verhagen und Laanbroek 1991; Hart et al. 1994; Verhagen et al. 1995; Booth et al. 2005). Bei zunehmender SOC-Verfügbarkeit wird die autotrophe Nitrifikation energetisch weniger effizient. Im Gegensatz dazu spielt die Verfügbarkeit von SOC, und insbesondere von „light fraction“-SOM (LFSOM), das durch ein hohes C/N Verhältnis charakterisiert ist, eine

wichtige positive Rolle für die mikrobielle Immobilisierung (Whalen et al. 2000; Ross et al. 2001; Compton und Boone 2002; Neff et al. 2002; Accoe et al. 2004; Booth et al. 2005). Für die untersuchten Böden konnten sowohl der SOC-Gehalt als auch das C/N-Verhältnis als wichtigste Faktoren für den Verbleib von NH_4^+ (heterotrophe NH_4^+ -Immobilisierung versus autotrophe Nitrifikation) – und damit auch weitgehend für die relative N-Retention – identifiziert werden (Dannenmann et al. 2006 [I]).

5.3.2. Bewirtschaftungseffekte auf mikrobielle N-Umsetzungen im Ah-Horizont

Die Auswirkungen der Waldbewirtschaftung auf den N-Kreislauf im Ah-Horizont waren auf dem *NW-Hang*, also in den Jahren 1-2 nach dem Einschlag, am deutlichsten ausgeprägt. Während Dannenmann et al. (2006 [I]) eine zusammenfassende Abbildung zu Bewirtschaftungseffekten auf die Raten der mikrobiellen N-Umsetzungen und die Größe der N-Pools im Ah-Horizont bezogen auf das Bodentrockengewicht geben, zeigt Abb. 6 eine Übersicht der flächenbezogenen, mittleren jährlichen N-Pools und N-Umsetzungen für den NW-Hang. Tabelle 2 enthält relative Unterschiede zwischen den NWT- und NWC-Parzellen getrennt nach den Jahren 1 und 2 nach der Bewirtschaftung.

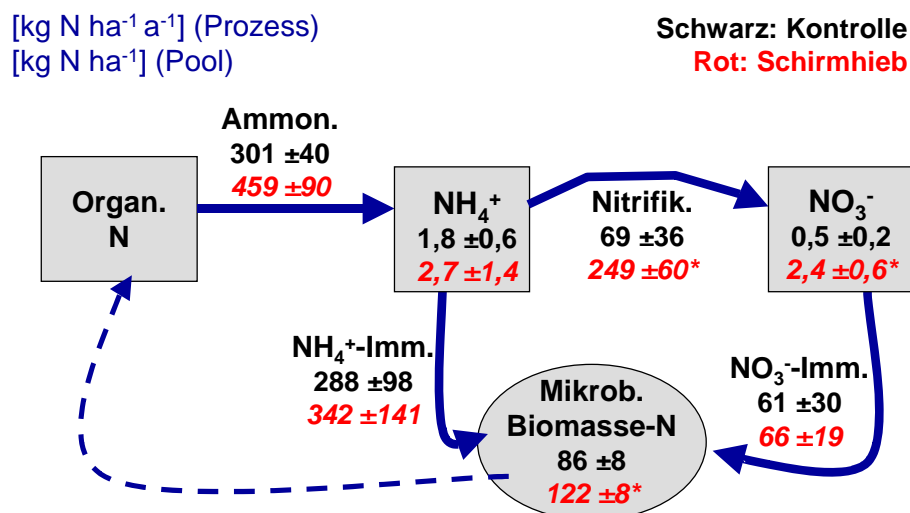


Abb. 6: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungen und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des *NW-Hanges* (Jahre 1-2 nach der Bewirtschaftung).

Ammon.: Brutto-Ammonifikation; Nitrifik.: Brutto-Nitrifikation; Imm.: mikrobielle Immobilisierung. Asterisken zeigen signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen Kontroll-Parzelle und Schirmhiebs-Parzelle an. Die jährlichen Umsatzraten wurden durch saisonale Gewichtung auf Basis der Messkampagnen und unter Annahme von vernachlässigbaren Umsatzraten im Winter sowie unter Berücksichtigung von Trockenrohddichte des Feinbodens und Skelettgehalt berechnet.

Unmittelbar nach dem Einschlag auf dem NW-Hang konnte während der Messkampagne im Sommer 2003 auf der Schirmhiebsfläche eine im Vergleich zur Kontrollfläche etwa um den Faktor vier erhöhte Brutto-Ammonifikation bestimmt werden. Zusätzlich wurden signifikant ($p < 0,01$) erhöhte Werte für die Brutto-Ammonifikation im September 2003 und Juli 2004 bestimmt (Dannenmann et al. 2006 [I]). Diese erhöhte N-Mineralisierung ebenso wie signifikant ($p < 0,05$) erhöhte anorganische N-Konzentrationen im Boden der NWT-Parzelle (Dannenmann et al. 2006 [I]) und signifikant ($p < 0,001$) erhöhte CO_2 -Emissionen im Jahr 2003 (Dannenmann et al. 2007a [II]) zeigen einen bewirtschaftungsbedingten Mineralisierungsschub (Abbau von Feinwurzeln gefällter Bäume und anderer Bewirtschaftungsrückstände im ersten Jahr nach dem Einschlag) mit der Folge einer erhöhten N- und C-Verfügbarkeit im Boden (Dannenmann et al. 2006 [I]). Äußerst deutlich fiel der Bewirtschaftungseffekt auf die Höhe der Brutto-Nitrifikation aus (Abb. 6, Tabelle 2), die für die NWT-Parzelle während vier von fünf Messkampagnen im Vergleich zur NWC-Parzelle signifikant erhöht war ($p < 0,01$ bis $p < 0,001$). Die Werte des mikrobiellen Biomasse-N waren während aller fünf Messkampagnen im Boden der NWT-Parzelle im Vergleich zum Boden der NWC-Parzelle erhöht (in vier Fällen statistisch signifikant; $p < 0,01$ bis $p < 0,001$; Dannenmann et al. 2006 [I]). Die im Sommer 2003 - wie die Werte der Brutto-Ammonifikation - ebenfalls um den Faktor vier erhöhten Werte der NH_4^+ -Immobilisierung und die im Herbst 2003 erreichten maximalen Unterschiede in der Größe des mikrobiellen Biomasse-N-Pools zwischen NWT-Parzelle und NWC-Parzelle zeigen, dass ein Großteil des initial nach dem Einschlag mineralisierten N über die mikrobielle Biomasse im Ökosystem zurückgehalten wurde. Signifikant ($p < 0,01$ bis $p < 0,001$) erhöhte Werte für die mikrobielle Biomasse sind auf allen untersuchten Schirmhiebsparzellenflächen, also bis zu sechs Jahre nach dem Einschlag, nachweisbar (Dannenmann et al. 2006 [I]). Die auf dem NW-Hang und NE-Hang durchgeführten Messungen zur mikrobiellen NH_4^+ -Immobilisierung im Ah-Horizont zeigten, dass signifikant erhöhte Werte nur unmittelbar während des initialen Mineralisierungsschubes im ersten Jahr nach dem Einschlag auftraten, die mikrobielle Biomasse jedoch trotzdem langfristig (mindestens 6 Jahre) erhöht blieb. Dies könnte auf gekoppelte, schnelle Immobilisierung und Remobilisierung zurückzuführen sein (Jansson und Persson 1982; He et al. 1988; Mary et al. 1998). Auch Kelley und Stevenson (1985) konnten zeigen, dass immobilisierter N in der mikrobiellen Biomasse stabilisiert werden kann, was aus ökologischer Sicht von höchster Wichtigkeit ist, da dies die Fähigkeit der mikrobiellen Biomasse herausstellt, in Zeiten bewirtschaftungsbedingter Störung den N-Verlust aus dem Ökosystem auch längerfristig abfangen bzw. mindern zu können.

Tabelle 2: Zusammenfassung der wichtigsten Bewirtschaftungseffekte auf N-Umsetzungen und N-Pools im Ah-Horizont

| Mikroklima | kühl-feucht | | | warm-trocken |
|---|--------------|-------------|---------------|---------------|
| | 1 (NW-Hang) | 2 (NW-Hang) | 4-6 (NE-Hang) | 4-6 (SW-Hang) |
| Brutto-Ammonifikation | 242* | 110 | 69 | 103 |
| Brutto-Nitrifikation | 3738* | 238* | 111 | 116 |
| NH₄⁺-Immobilisierung | 229* | 65* | 50 | 88 |
| NO₃⁻-Immobilisierung | [^] | 89 | 47 | 117 |
| mikrobieller Biomasse-N | 168* | 128* | 126 | 129* |
| NH₄⁺-Konzentration | 224* | 71 | 136 | 79 |
| NO₃⁻-Konzentration | 1593* | 353* | 297* | 207 |
| Bodenwassergehalt | 148* | 121* | 115* | 110* |
| Relative N-Retention | 71 | 57 | 88 | 102 |

Ausgedrückt in % der benachbarten Kontrollfläche. [^] Berechnung des Prozentsatzes nicht möglich: 0,19 mg N kg⁻¹ BTG d⁻¹ auf der Schirmhiebsfläche; 0,0 mg N kg⁻¹ sdw d⁻¹ auf der Kontrollfläche. Relative N-Retention: (NH₄⁺-Immobilisierung + NO₃⁻-Immobilisierung) / (Brutto-Ammonifikation + Brutto-Nitrifikation). Asterisken zeigen signifikante Unterschiede (p<0,05) zwischen benachbarter Kontroll- und Schirmhiebsfläche

Eine Schlüsselrolle für die N-Retention bzw. die Höhe der N-Verluste in einem Ökosystem kommt dem Verhältnis zwischen der mikrobiellen Assimilation von anorganischem N und der Brutto-Nitrifikation zu (Tietema und Wessel 1992; Stockdale et al. 2002). Auf der bewirtschafteten NWT-Parzelle sollte dieses sogar von besonderer Bedeutung sein, da es unwahrscheinlich erscheint, dass die verbleibenden Bäume eine erhöhte Verfügbarkeit von anorganischem N im Boden unmittelbar durch eine gesteigerte Aufnahme kompensieren können. So ist es angesichts des im Untersuchungszeitraum völlig fehlenden Unterwuchses auf der NWT-Parzelle und der sich schnell entwickelnden Unterwuchs-Vegetation auf den SWT- und NET-Parzellen wenig überraschend, dass auf der NWT-Parzelle (1) regelmäßig im Vergleich zur NWC-Parzelle erhöhte Konzentrationen an anorganischem N im Boden gemessen (Abb. 6, Tabelle 2) und (2) im Vergleich aller sechs untersuchten Parzellen die höchsten Konzentrationen an anorganischem N bestimmt wurden (Abb. 6, 7, 8). Im Ah-Horizont des SW- und NE-Hanges waren dagegen die Unterschiede der anorganischen N-Konzentrationen zwischen Kontrollparzelle und Schirmhiebsparzelle weniger ausgeprägt (NE-Hang, Abb. 7) bzw. nicht nachweisbar (SW-Hang, Abb. 8) (Dannenmann et al. 2006 [I]).

Der dominierende Verbleib des während des unmittelbar nach dem Einschlag im Sommer 2003 im Boden der NWT-Parzelle gebildeten NH_4^+ war die mikrobielle Immobilisierung. Dies lässt sich durch die aufgrund des bewirtschaftungsbedingten Mineralisierungsschubes erhöhte C-Verfügbarkeit im Boden erklären. Die Bedeutung der NH_4^+ -Immobilisierung erfuhr auf der NWT-Parzelle jedoch eine grundlegende Änderung im Jahr 2004: die relative Nitrifikation nahm zu Lasten der relativen NH_4^+ -Immobilisierung deutlich zu (Dannenmann et al. 2006 [I]). Diese Verschiebung des Verhältnisses zwischen den NH_4^+ -konsumierenden mikrobiellen Prozessen fiel zusammen mit im Ah-Horizont der NWT-Parzelle im Vergleich zum Ah-Horizont der NWC-Parzelle deutlich niedrigerem SOC-Gehalt und signifikant ($p < 0,01$) niedrigerem C/N-Verhältnis. Der Verlust an SOC im Boden der NWT-Parzelle sowie die Verengung des C/N-Verhältnisses infolge des Einschlages sind einerseits durch die beobachtete signifikant ($p < 0,001$) erhöhte Bodenrespiration im Jahr 2004 (Dannenmann et al. 2007a [II]) zu erklären. Andererseits könnten auf den Schirmhiebsflächen auch C-Erosionsverluste aufgetreten sein. Der Verlust von LFSOM wurde in anderen Studien bei Vegetationsänderungen (Compton und Boone 2000; Jackson et al. 2001, Roscoe et al. 2001) oder bei gestörten Böden (Alvarez et al. 1998; Wang et al. 1999), insbesondere auch bei abgetrennten Wurzeln (Ross et al. 2001) beobachtet. Analog zu den Werten der relativen NH_4^+ -Immobilisierung waren auch die Werte der relativen NO_3^- -Immobilisierung auf der NWT-Parzelle im Vergleich zur NWC-Parzelle deutlich niedriger. Diese Verschiebung in der Bedeutung der mikrobiellen Immobilisierung von anorganischem N und der Brutto-Nitrifikation (vgl. Abb. 6) führte auf der NWT-Parzelle zur niedrigsten relativen N-Retention aller Untersuchungsflächen (Dannenmann et al. 2006 [I]). Diese fiel zusammen mit signifikant ($p < 0,001$) erhöhten N_2O -Emissionen im Sommer 2003, Sommer 2004 und Herbst 2004 (Dannenmann et al. 2007a [II]).

Im Gegensatz zum NW-Hang waren im Ah-Horizont der Schirmhiebsparzellen der SW- und NE-Hänge die C/N-Verhältnisse im Vergleich zu den benachbarten Kontrollparzellen nahezu identisch (NE-Hang) bzw. nicht signifikant niedriger (SW-Hang) (Dannenmann et al. 2006 [I]). Auf diesen Untersuchungsflächen dürften sowohl Wurzelexsudationen als auch der Eintrag von organischem Material des sich schnell entwickelnden Unterwuchses einer nach dem Einschlag vorgelegenen initialen Abnahme des SOC-Gehaltes und des C/N-Verhältnisses entgegengewirkt haben. Insgesamt zeigen diese Ergebnisse sehr deutlich, dass die Bewirtschaftungseffekte auf den N-Kreislauf im Boden des untersuchten Waldökosystems vor allem über Veränderungen im C-Kreislauf gesteuert werden.

Im Mittel aller Messkampagnen waren im Ah-Horizont der Schirmhiebsparzelle des **NE-Hanges** im Vergleich zur Kontrollparzelle die Werte der Brutto-Ammonifikation, der NH_4^+ -Immobilisierung und der NO_3^- -Immobilisierung niedriger, während die Brutto-Nitrifikation erhöht war (Dannenmann et al. 2006 [I], Abb. 7, Tabelle 2). Aufgrund großer saisonaler und interannueller Schwankungen waren diese mittelfristigen Bewirtschaftungseffekte der Jahre 4-6 nach dem Einschlag zwar für viele einzelne Messkampagnen signifikant ($p < 0,05$), im Mittel aller Messkampagnen jedoch nicht signifikant. Jedoch waren die mittleren NO_3^- -Konzentrationen im Ah-Horizont der NET-Parzelle im Vergleich zur NEC-Parzelle signifikant ($p < 0,05$) erhöht. Erhöhte NO_3^- -Konzentrationen konnten während sämtlicher Messkampagnen auf der NET-Parzelle beobachtet werden, jedoch waren diese Unterschiede aufgrund der hohen räumlichen Variabilität nur in zwei von acht Fällen signifikant ($p < 0,05$). Die Größe des mikrobiellen Biomasse-N-Pools war während fünf von acht Messkampagnen im Vergleich zur Kontrollfläche signifikant ($p < 0,01$ bis $p < 0,001$) erhöht, im Mittel aller Messkampagnen war dieser Effekt jedoch nicht signifikant ($p = 0,066$; Dannenmann et al. 2006 [I]).

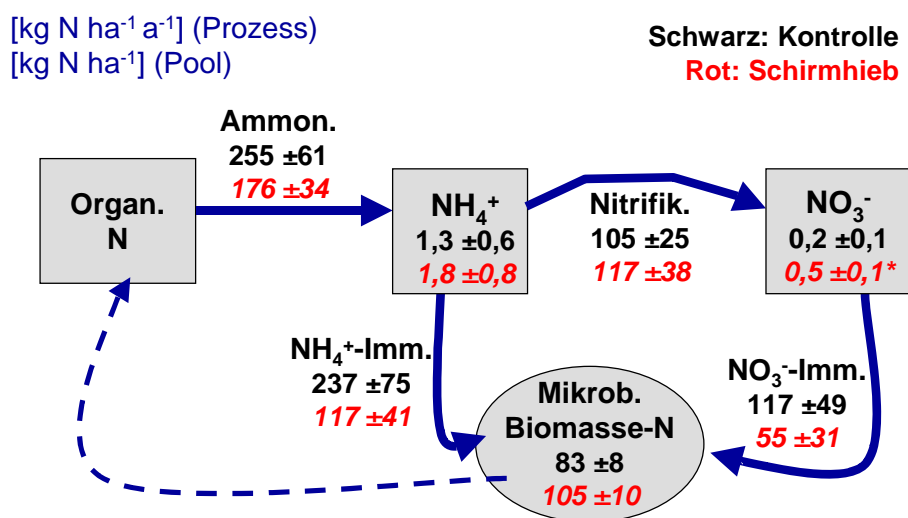


Abb. 7: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungsraten und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des **NE-Hanges** (Jahre 4-6 nach der Bewirtschaftung).

Ammon.: Brutto-Ammonifikation; Nitrifik.: Brutto-Nitrifikation; Imm.: mikrobielle Immobilisierung. Asterisken zeigen signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen Kontroll-Parzelle und Schirmhiebs-Parzelle an. Die jährlichen Umsatzraten wurden durch saisonale Gewichtung auf Basis der Messkampagnen und unter Annahme von vernachlässigbaren Umsatzraten im Winter sowie unter Berücksichtigung von Trockenrohdichte des Feinbodens und Skelettgehalt berechnet.

Wie für den Ah-Horizont des NW-Hanges zeigte sich auch für den Ah-Horizont des NE-Hanges eine bewirtschaftungsbedingte Verschiebung der relativen Bedeutung der NH_4^+ -konsumierenden mikrobiellen Prozesse: im Vergleich zur Kontrollparzelle waren die Werte

der relativen NH_4^+ -Immobilisierung auf der NET-Parzelle niedriger, während die Werte der relativen Nitrifikation höher waren; zudem waren auch die Werte der relativen NO_3^- -Immobilisierung niedriger (Dannenmann et al. 2006 [I]). Insgesamt führte dies im Ah-Horizont der NET-Parzelle im Vergleich zur Kontrollparzelle zu einer niedrigeren relativen N-Retention (nicht signifikant), die mit einem im Vergleich zur Kontrollfläche nur mäßig niedrigerem SOC-Gehalt und etwa gleichem C/N-Verhältnis zusammenfiel (Dannenmann et al. 2006 [I]).

Es ist anzunehmen, dass die sich schnell entwickelnde Unterwuchs-Vegetation der NET-Parzelle auf mehrfache Weise zu den im Vergleich zum NW-Hang deutlich geringeren Bewirtschaftungseffekten (Tabelle 2) beigetragen hat: Erstens reduzierte sie die für mikrobielle N-Umsetzungen verfügbare Menge an anorganischem N, zweitens erhöhte sie über absterbende Biomasse den SOC-Gehalt und des C/N-Verhältnis mit der Folge von ansteigender relativer N Retention, drittens reduzierte sie die Unterschiede im Bodenwassergehalt zwischen Kontrollparzelle und Schirmhiebsparzelle (Dannenmann et al. 2006 [I]). Dementsprechend ist damit zu rechnen, dass auch für den NW-Hang die Bewirtschaftungseffekte auf mikrobielle N-Umsetzungen mit der Entwicklung von Unterwuchsvegetation, die im Jahr 2006 flächenmäßig begann, deutlich abnehmen werden.

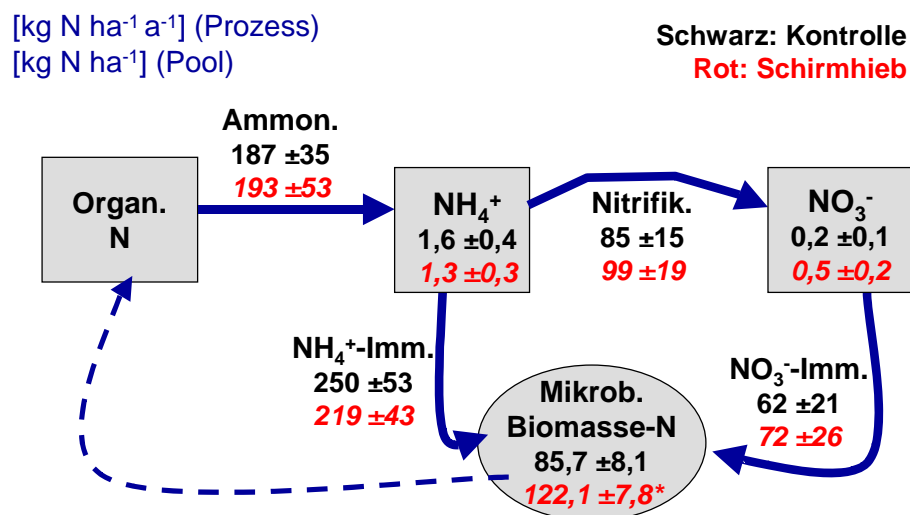


Abb. 8: Bewirtschaftungseffekte auf flächenbezogene mikrobielle N-Umsetzungen und N-Pools für die obersten 8 cm des Ah-Horizontes des **SW-Hanges** (Jahre 4-6 nach der Bewirtschaftung).

Ammon.: Brutto-Ammonifikation; Nitrifik.: Brutto-Nitrifikation; Imm.: mikrobielle Immobilisierung. Asterisken zeigen signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen Kontroll-Parzelle und Schirmhiebs-Parzelle an. Die jährlichen Umsatzraten wurden durch saisonale Gewichtung auf Basis der Messkampagnen und unter Annahme von vernachlässigbaren Umsatzraten im Winter sowie unter Berücksichtigung von Trockenrohdichte des Feinbodens und Skelettgehalt berechnet.

Die SWT-Parzelle wurde zum gleichen Zeitpunkt bewirtschaftet wie die NET-Parzelle (Frühjahr 1999). Dennoch zeigten sich auf dem *SW-Hang* insgesamt nahezu keine Bewirtschaftungseffekte auf die Höhe der mikrobiellen N-Umsatzraten. Im Mittel aller Messkampagnen ebenso wie bei fast allen Einzelmesskampagnen unterschieden sich weder die Werte für die Brutto-Ammonifikation, die Brutto-Nitrifikation, die NH_4^+ -Immobilisierung und die NO_3^- -Immobilisierung noch die Nettoraten aus den „Buried-Bag“-Inkubationen signifikant zwischen Kontroll- und Schirmhiebsparzelle des SW-Hanges (Dannenmann et al. 2006 [II]; Abb. 8; Tabelle 2). Nur die Werte für den mikrobiellen Biomasse-N waren sowohl während sieben von acht Messkampagnen als auch im Mittel aller Messkampagnen auf der SWT-Parzelle signifikant ($p < 0,05$) höher als auf der SWC-Parzelle.

Im Vergleich zur SWC-Parzelle waren im Ah-Horizont der SWT-Parzelle die Werte der relativen NH_4^+ -Immobilisierung geringfügig (nicht signifikant) niedriger und die Werte der relativen NO_3^- -Immobilisierung geringfügig höher, während für die Werte der relativen Nitrifikation kaum Unterschiede zwischen SWC- und SWT-Parzelle festgestellt werden konnten. Gleichzeitig wurden im Ah-Horizont der SWT-Parzelle im Vergleich zur benachbarten Kontrollfläche geringfügig und nicht signifikant niedrigere Werte für die relative N-Retention, das C/N-Verhältnis und den SOC-Gehalt bestimmt (Tabelle 2; Dannenmann et al. 2006 [II]). Die Werte für das C/N-Verhältnis und der SOC-Gehalt im Ah-Horizont der SWT-Parzelle waren immer noch weit höher als im Ah-Horizont der NEC- und NWC-Parzellen. Der hohe SOC-Gehalt und das hohe C/N-Verhältnis des Bodens des SW-Hanges bewirkten somit eine hohe mikrobielle Immobilisierungskapazität, so dass der Ah-Horizont des SW-Hanges (wie auch die organische Auflage, Dannenmann et al. 2007b [III]) sehr resistent gegenüber bewirtschaftungsbedingten N-Verlusten war.

5.3.3. Bedeutung der NO_3^- -Immobilisierung

Die absolute Höhe der NH_4^+ -Immobilisierung lag im Ah-Horizont in der Regel mehrfach über der NO_3^- -Immobilisierung (Dannenmann et al. 2006 [II]), womit grundsätzlich die traditionelle Meinung, dass Mikroorganismen bevorzugt NH_4^+ assimilieren (Paul und Clark 1996), bestätigt wird. Allerdings verdeutlichen vor allem die für den SW-Hang bestimmten Werte der relativen NO_3^- -Immobilisierung um oder sogar >1 (Dannenmann et al. 2006 [II]) die ökosystemare Bedeutung der NO_3^- -Immobilisierung für die Kompensation mikrobieller NO_3^- -Produktion und damit der Reduktion von N-Verlusten. Jedoch war die NO_3^- -Immobilisierung in keiner Weise in der Lage, die drastisch erhöhte Brutto-Nitrifikation

im Ah-Horizont der neu bewirtschafteten NWT-Parzelle zu kompensieren (Abb. 6; Dannenmann et al. 2006 [I]).

5.4. N-Umsetzungen, Netto-N₂O-Produktion und mikrobielle Biomasse in der organischen Auflage

Untersuchungen zu den N-Umsetzungen in der organischen Auflage wurden auf allen sechs Untersuchungsflächen während dreier Messkampagnen im Jahr 2004 durchgeführt. Es wurden die Netto-N₂O-Produktion, der mikrobielle Biomasse-N, die Raten der Brutto-Ammonifikation und der Netto-Ammonifikation sowie der Netto-Nitrifikation bestimmt. Auch wenn die N-Umsatzraten im Ah-Horizont (0-8 cm Bodentiefe) höher sind, trägt die organische Auflage signifikant zur Gesamtbilanz der mikrobiellen N-Umsetzungen im untersuchten Ökosystem bei.

5.4.1. Steuerungsgrößen der mikrobiellen N-Umsetzungen in der organischen Auflage

Die Werte der Brutto-Ammonifikation korrelierten wie in der zusammenfassenden Literaturstudie von Booth et al. (2005) signifikant positiv ($p < 0,05$) mit dem N-Gehalt und signifikant negativ ($p < 0,05$) mit dem C/N-Verhältnis der organischen Auflage. Weiterhin konnte die Brutto-Ammonifikation signifikant positiv ($p < 0,05$) mit den Werten der NH_4^+ -Konzentrationen in der organischen Auflage korreliert werden. Die Werte der Netto-Nitrifikation korrelierten signifikant positiv mit den Werten der Netto-N₂O-Produktion ($p < 0,05$), den pH-Werten ($p < 0,05$) sowie den NH_4^+ - und NO_3^- -Konzentrationen ($p < 0,01$ und $p < 0,001$) und signifikant negativ mit den Werten für SOC-Gehalt und C/N-Verhältnis ($p < 0,05$) der organischen Auflage (Dannenmann et al. 2007b [III]). Damit wurden in der organischen Auflage weitgehend dieselben Faktoren wie im Ah-Horizont als wichtigste Steuerungsgrößen des mikrobiellen N-Umsatzes identifiziert. Ein polynomisches Regressionsmodell auf Basis von Wassergehalt und Inkubationstemperatur konnte sehr gut die Variationen in der Netto-N₂O-Produktion der organischen Auflage erklären ($R^2 = 0,46$) (Dannenmann et al. 2007b [III]).

5.4.2. Bewirtschaftungseffekte auf mikrobielle N-Umsetzungen in der organischen Auflage

Die Brutto-Ammonifikation in der organischen Auflage benachbarter Kontroll- und Schirmhiebsparzellen war während einzelner Messkampagnen häufig signifikant ($p < 0,05$) unterschiedlich, jedoch ohne Ausprägung eines Trends erhöhter bzw. erniedrigter Werte auf einer der waldbaulich unterschiedlich behandelten Parzellen. Die Werte der Netto-

Ammonifikation, der Netto-Nitrifikation wie auch der NH_4^+ - und NO_3^- -Konzentrationen waren in der organischen Auflage des SW-Hanges am niedrigsten, gefolgt von der organischen Auflage des NW-Hanges und des NE-Hanges. Die Wassergehalte in der organischen Auflage waren dagegen auf dem NW-Hang am höchsten, gefolgt vom NE- und SW-Hang. Da sich auf benachbarten Kontroll- und Schirmhiebsparzellen Temperatur und Wassergehalt als zentrale Steuerungsgrößen der Netto- N_2O -Produktion in der organischen Auflage (Dannenmann et al. 2007b [III]) nur geringfügig unterschieden, waren für alle drei untersuchten Hänge im Mittel auch keine statistisch signifikanten bewirtschaftungsbedingten Unterschiede in der Netto- N_2O -Produktion festzustellen (Tab. 3). Lediglich eine Tendenz zu bewirtschaftungsbedingt erhöhter Netto- N_2O -Produktion wurde für den NE-Hang gefunden. Für den SW- und NW-Hang ließen sich sowohl für die einzelnen Messkampagnen als auch im Mittel aller Messkampagnen ebenfalls keine signifikanten Bewirtschaftungseffekte auf die Netto- N_2O -Produktion, die Netto-Ammonifikation, die Netto-Nitrifikation, die NH_4^+ - und NO_3^- -Konzentrationen und die Größe des mikrobiellen Biomasse-N-Pools in der organischen Auflage nachweisen (Tab. 3). Dagegen waren während aller drei Messkampagnen auf der NET-Parzelle im Vergleich zur NEC-Parzelle sowohl die NH_4^+ - als auch die NO_3^- -Konzentrationen in der organischen Auflage - in zwei von drei Fällen signifikant ($p < 0,05$) - erhöht. Auch die Netto-Nitrifikation war während aller drei Messkampagnen in der organischen Auflage der NET-Parzelle höher als in der organischen Auflage der benachbarten Kontrollparzelle. Dieser Effekt war mit einer um den Faktor 20 erhöhten Netto-Nitrifikation auf der NET-Parzelle ganz besonders deutlich und statistisch signifikant ($p < 0,01$) ausgeprägt im Sommer 2004. Im Mittel aller Messkampagnen waren für die organische Auflage der NET-Parzelle die Werte der Netto-Nitrifikation, der NO_3^- -Konzentrationen und des mikrobiellen Biomasse-N im Vergleich zur NEC-Parzelle statistisch signifikant erhöht ($p < 0,05$) (Dannenmann et al. 2007b [III], Tabelle 3).

Das C/N-Verhältnis der organischen Auflage auf den unbehandelten Kontrollparzellen lag zwischen 25 und 31 und war auf allen Schirmhiebsparzellen im Vergleich zu den benachbarten Kontrollparzellen mit Werten von 22-29 niedriger. Diese niedrigeren C/N-Verhältnisse könnten auf höhere Dekompositionsraten in der organischen Auflage der Schirmhiebsparzellen hinweisen. Auf der NET-Parzelle und SWT-Parzelle könnten sie jedoch möglicherweise auch auf Spezies der Unterwuchsvegetation zurückzuführen sein, die ein niedrigeres Blatt-C/N-Verhältnis aufweisen.

Tabelle 3: Zusammenfassung der wichtigsten Bewirtschaftungseffekte in der organischen Auflage

| Mikroklima | kühl-feucht | | warm-trocken |
|---|-------------|-------------|--------------|
| | 2 (NW-Hang) | 6 (NE-Hang) | 6 (SW-Hang) |
| Jahr nach Schirmhieb (Fläche) | | | |
| Brutto-Ammonifikation | 100 | 114 | 90 |
| Netto-Nitrifikation | 300 | 575* | 64 |
| NO₃⁻-Konzentration | 102 | 1071* | 176 |
| Netto-N₂O-Produktion | 152 | 298 | 101 |
| Mikrobieller Biomasse-N | 110 | 130* | 90 |

Ausgedrückt in % der benachbarten Kontrollfläche. Asterisken zeigen signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen Kontrollfläche und Schirmhiebsfläche.

Das mit einem Wert von 22,1 niedrigste C/N-Verhältnis in der organischen Auflage der NET-Parzelle fiel zusammen mit den deutlichsten Bewirtschaftungseffekten in Form von erhöhter Netto-Nitrifikation und NO₃⁻-Konzentrationen. Die Netto-Nitrifikation als integrativer Begriff für die Bilanz aus allen NO₃⁻-produzierenden und -konsumierenden mikrobiellen Prozessen wird weitgehend durch das Verhältnis zwischen mikrobieller Assimilation von anorganischem N und Brutto-Nitrifikation bestimmt (Tietema und Wessel, 1992). Dieses Verhältnis unterliegt - wie schon für den Ah-Horizont beschrieben (Dannenmann et al. 2006 [I]) - wesentlich dem Einfluss von C-Verfügbarkeit (Compton und Boone 2002; Accoe et al. 2004, 2005; Booth et al. 2005) und SOM-Qualität (Whalen et al. 2000; Ross et al. 2001; Compton und Boone 2002; Neff et al. 2002). Ebenso wie die Bewirtschaftungseffekte auf die relative N-Retention im Ah-Horizont (Dannenmann et al. 2006 [I]) waren auch die Bewirtschaftungseffekte auf die Netto-Nitrifikation in der organischen Auflage durch bewirtschaftungsbedingt veränderte SOC-Gehalte und insbesondere C/N-Verhältnisse und damit über die enge Verbindung zwischen C- und N-Kreislauf geregelt. Exponentielle Abnahme-Funktionen beschreiben sowohl die Abhängigkeit der mittleren Netto-Nitrifikation ($R^2=0,96$) wie auch der mittleren NO₃⁻-Konzentration ($R^2=0,99$) der sechs untersuchten Parzellen vom C/N-Verhältnis sehr gut (Dannenmann et al. 2007b [III]). Zahlreiche Studien versuchten bereits, das C/N-Verhältnis in der organischen Auflage temperater Waldböden als Indikator für die Gefahr und Größenordnung von N-Verlusten zu verwenden (Dise et al. 1998; Gundersen et al. 1998; Emmett et al. 1998; Lovett et al. 2002). Borken und Matzner (2004) sowie Augustin et al. (2005) identifizierten Schwellenwerte von C/N-Verhältnissen in der organischen Auflage von etwa 25, bei deren Unterschreitung in den untersuchten temperaten Laub- und Nadelwäldern verstärkt NO₃⁻-

Auswaschung stattfand. In der vorliegenden Arbeit konnte ebenfalls ein Schwellenwert des C/N-Verhältnisses der organischen Auflage von etwa 25 identifiziert werden, bei dessen Unterschreitung es zu stark erhöhter Netto-Nitrifikation kommt. Im Gegenzug bedeutet dies, dass die organischen Auflagen des SW-Hanges wie auch der Ah-Horizont (Dannenmann et al. 2006 [I]) (1) allgemein wenig anfällig für N-Verluste sind und (2) auch sehr resistent gegenüber bewirtschaftungsbedingten Störungen des N-Kreislaufes sind, da die beobachteten bewirtschaftungsbedingten Verengungen des C/N-Verhältnisses nicht ausreichen, um den Schwellenwert von $C/N=25$ zu unterschreiten (Dannenmann et al. 2007b [III]). Analog zum Ah-Horizont konnte also auch für die organische Auflage ein Mikroklima-Effekt sowohl auf die allgemeine N-Retentionskapazität als auch auf die Widerstandfähigkeit gegenüber bewirtschaftungsbedingten N-Verlusten aufgezeigt werden. Dieser wird wie beim Ah-Horizont vor allem über das C/N-Verhältnis gesteuert. Die Ergebnisse implizieren auch, dass in unbewirtschafteten Buchenwaldökosystemen wie dem NE- und NW-Hang, die durch ein C/N-Verhältnis der organischen Auflage von etwa 25 gekennzeichnet sind, eine aufgrund erhöhter atmosphärischer N-Deposition verursachte Verengung des C/N-Verhältnisses die N-Retentionskapazität im Boden erschöpfen könnte, mit der Folge eines erhöhten Risikos für ökosystemare N-Verluste.

Die Bestimmung der Netto-Nitrifikation in der organischen Auflage ermöglicht keinen umfassenden Einblick in die Dynamik der mikrobiellen Produktion und Konsumption von NO_3^- , so wie er im Rahmen der vorliegenden Arbeit für den Ah-Horizont (Dannenmann et al. 2006 [I]) geschaffen wurde. Trotzdem konnte gezeigt werden, dass die Bewirtschaftungseffekte auf das Risiko für N-Verluste im Vergleich der organischen Auflage mit dem liegenden Ah-Horizont auf dem NE- und NW-Hang invers ausgeprägt sind (Dannenmann et al. 2007b [III]). So wurde die erhöhte Netto-Nitrifikation in der organischen Auflage der NET-Parzelle (Dannenmann et al. 2007b [III]) sechs Jahre nach dem Einschlag zu einem Zeitpunkt gemessen, zu dem die bewirtschaftungsbedingt niedrigere N-Retention im Mineralboden bereits wieder abgenommen hatte (Dannenmann et al. 2006 [I]). Im Gegenzug war auf der NWT-Parzelle im zweiten Jahr nach der Bewirtschaftung (2004) in der organischen Auflage die Netto-Nitrifikation kaum erhöht (Dannenmann et al. 2007b [III]), während zum selben Zeitpunkt im Ah-Horizont ein markanter bewirtschaftungsbedingter Rückgang der N-Retentions-Kapazität festgestellt wurde (Dannenmann et al. 2006 [I]). Diese Befunde zeigen, dass (1) Waldbewirtschaftung die N-Umsetzungen in organischer Auflage und Mineralboden nicht nur in unterschiedlicher Intensität, sondern auch auf unterschiedlichen Zeitskalen beeinflussen kann, und (2) das Risiko für N-Verluste aus dem

Ökosystem nicht nur auf Basis des C/N-Verhältnisses in der organischen Auflage abgeschätzt werden sollte, sondern mit einer Kombination aus den C/N-Verhältnissen sowohl der organischen Auflage als auch des Mineralbodens.

5.5. *Pedosphäre-Atmosphäre-Spuren-gasaustausch*

5.5.1. N₂O-Flussraten

Während der gesamten Untersuchungsperiode wurden sowohl auf den Kontroll- als auch auf den Schirmhiebsparzellen der NE- und SW-Hänge mit Messkampagnenmittelwerten von 0,1 – 1,8 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹ äußerst niedrige Werte der N₂O-Emissionen gemessen. Eine schwach ausgeprägte, jedoch signifikante N₂O-Aufnahme wurde zeitweise in einzelnen Kammern auf allen untersuchten Flächen nachgewiesen (Dannenmann et al. 2007a [III]).

Ein völlig anderes Bild zeigte sich für die N₂O-Flüsse auf dem NW-Hang: im Sommer 2003 - zeitparallel mit dem initialen Mineralisierungsschub nach dem Einschlag (Dannenmann et al. 2006 [I]) - wurde für die NWT-Parzelle bei maximalen Flussraten von bis zu 146.3 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹ eine mittlere N₂O-Emission von 44.6 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹ gemessen, während auf der Kontrollfläche die mittlere N₂O-Emission etwa viermal niedriger war (Dannenmann et al. 2007a [III]). Im Sommer 2004 - zum Zeitpunkt niedrigster relativer N-Retention im Ah-Horizont der NWT-Parzelle (Dannenmann et al. 2006 [I]) - konnte ein weiterer signifikanter (p<0,001) Effekt der Bewirtschaftung auf die N₂O-Emission nachgewiesen werden (7,7 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹ für die NWT-Parzelle versus 0,7 µg N₂O-N m⁻² h⁻¹ für die NWC-Parzelle). Tabelle 4 fasst die Bewirtschaftungseffekte auf die N₂O-Flüsse zusammen.

Die auf Basis der *in situ*-Messungen geschätzten Werte der jährlichen N₂O-Emissionen betragen 0,05 und 0,04 kg N₂O-N ha⁻¹ yr⁻¹ für die NEC- und NET-Parzellen, 0,07 und 0,05 kg N₂O-N ha⁻¹ yr⁻¹ für die SWC- und SWT-Parzellen, sowie 0,22 und 0,86 kg N₂O-N ha⁻¹ yr⁻¹ für die NWC- und NWT-Parzellen (Dannenmann et al. 2007a [III]). Damit lagen die N₂O-Emissionen der Untersuchungsflächen - mit Ausnahme der NWT-Parzelle - am unteren Ende der N₂O-Flüsse aus europäischen Waldökosystemen (Machefert et al. 2002). Diese niedrigen N₂O-Emissionen könnten auf die hohen pH-Werte der untersuchten Böden zurückzuführen sein, da pH-Werte >6 N₂ als Endprodukt der Denitrifikation fördern (z. B. Stevens et al. 1998; Simek et al. 2002). Eine Serie von Denitrifikationsmessungen nach der Methode von Butterbach-Bahl et al. (2002b) mit Bodenproben aus dem Untersuchungsgebiet der Jahre 2000 (Geßler et al. 2005) und 2004 (bisher unveröffentlichte Daten aus der

vorliegenden Doktorarbeit), die denitrifikatorische N_2/N_2O -Verhältnisse zwischen 2,6 und 575,5 aufzeigte, unterstützte die Hypothese von hoher N_2O -Reduktase-Aktivität.

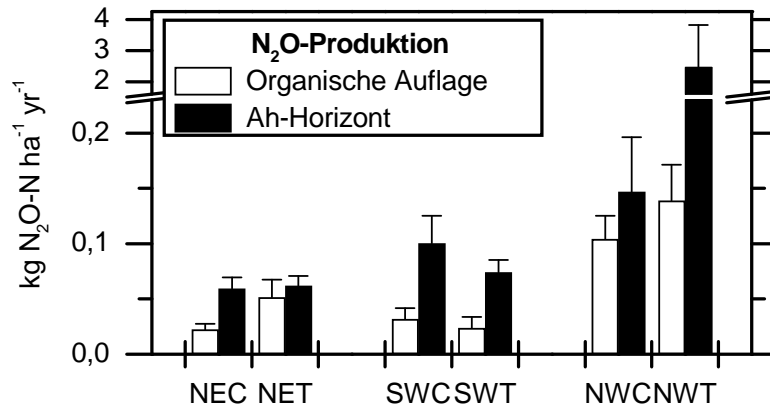


Abb. 9: Netto- N_2O -Produktion durch organische Auflage und Ah-Horizont.

Die Umrechnung in flächenbezogene Produktionsraten erfolgte unter Berücksichtigung der verfügbaren Auflagenmasse bzw. Feinbodenmenge und Skelettgehalt der obersten 8 cm des Ah-Horizontes.

Getrennte Messungen der Netto- N_2O -Produktion für die organische Auflage (Dannenmann et al. 2007b [III]) und den Ah-Horizont in den BaPS-Messküvetten im Jahr 2004 ergaben, dass beide Horizonte signifikante Netto-Quellen von N_2O waren, der Mineralboden aber die dominante N_2O -Quelle darstellte (Abb. 9). Die Inkubationsversuche zeigten damit deutlich, dass die bewirtschaftungsbedingt erhöhten *in situ*- N_2O -Emissionen der NWT-Parzelle (Dannenmann et al. 2007a [II]) aus dem Ah-Horizont stammten.

Angesichts der minimalen N_2O -Flüsse auf der NET-Parzelle ist zu erwarten, dass auch auf der NWT-Parzelle mit dem Aufkommen der Unterwuchsvegetation und damit ansteigender Konkurrenz zwischen pflanzlicher Wurzelaufnahme und bodenmikrobiellen N-Umsetzungsprozessen um im Boden verfügbaren anorganischen N, mit abnehmendem Bodenwassergehalt sowie mit ansteigender relativer N-Retention (Dannenmann et al. 2006 [I]) die N_2O -Emissionen wieder auf das niedrigere Niveau der Kontrollfläche zurückfallen. Damit verursacht Waldbewirtschaftung durch starken Schirmhieb im untersuchten Ökosystem nur für wenige Jahre erhöhte N_2O -Emissionen.

Tabelle 4: Zusammenfassung der Bewirtschaftungseffekte auf den *in situ*-Pedosphäre-Atmosphäre-Spuren gasaustausch

| Mikroklima | kühl-feucht | | | warm-trocken |
|--------------------------------|-------------|-------------|---------------|---------------|
| | 1 (NW-Hang) | 2 (NW-Hang) | 4-6 (NE-Hang) | 4-6 (SW-Hang) |
| N₂O-Emission | 377* | 509* | 96 | 69 |
| CO₂-Emission | 148 | 98 | 92 | 96 |
| CH₄-Aufnahme | 141* | 90 | 91* | 100 |

Ausgedrückt als % der benachbarten Schirmhiebsfläche, während des ersten und zweiten Jahres nach dem starken Schirmhieb (NW-Hang, kühl-feuchtes Mikroklima) und während der Jahre 4-6 nach dem starken Schirmhieb (NE-Hang, kühl-feuchtes Mikroklima; SW-Hang, warm-trockenes Mikroklima). Asterisken zeigen signifikante ($p < 0,05$) Bewirtschaftungseffekte.

5.5.2. CH₄-Flussraten

Während der gesamten Messperiode waren die Böden aller Parzellen durchweg eine Senke für atmosphärisches CH₄. Die gemessenen Flussraten lagen in einer Spannweite von – 3,3 bis –54,5 $\mu\text{g CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und ließen sich gut durch polynomische Regressionsmodelle auf Basis von Bodentemperatur und Bodenfeuchte erklären (Dannenmann et al. 2007a [II]). Diese Regressionsmodelle zeigten (1) ansteigende CH₄-Aufnahme mit ansteigenden Temperaturen und (2) einen optimalen Bodenwassergehalt, bei dessen Über- oder Unterschreitung die CH₄-Aufnahme abnimmt. Reduzierte CH₄-Aufnahme unter sehr trockenen Bedingungen wurde bisher selten für Böden temperater Wälder dokumentiert und dürfte auf Trockenstress für CH₄-Oxidierer zurückzuführen sein (Conrad 1996; Schnell und King 1996; Bowden et al. 1997; Gulledge und Schimel 1998). Dagegen ist die reduzierte CH₄-Aufnahme mit ansteigendem Bodenwassergehalt ein häufig beobachtetes Phänomen, das auf einen verminderten Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch von O₂, CO₂ und CH₄ auf Grund reduzierter Diffusion zurückzuführen ist (z. B. Dörr et al. 1993; Boeckx et al. 1997; Ball et al. 1997). Damit ließen sich die unterschiedlichen Reaktionen der CH₄-Flussraten auf künstliche Bewässerung während des Bewässerungsexperimentes im April 2004 (Abnahme der CH₄-Aufnahme in zwei Kammern, keine Reaktion in einer dritten Kammer, Zunahme der CH₄-Aufnahme in einer vierten Kammer bei niedrigem Ausgangsniveau) mit räumlicher Variabilität des Bodenwassergehalts an den Kammerstandorten erklären (Dannenmann et al. 2007a [II]).

Eine signifikant negative ($p < 0,05$) Korrelation zwischen den Werten der CH₄-Aufnahme und der Auflagenmasse impliziert, dass der organischen Auflage im untersuchten

Ökosystem die Rolle einer zusätzlichen Diffusionsbarriere zukommt, da die CH₄-Oxidation fast ausschließlich im obersten Mineralboden stattfindet (vgl. Steinkamp et al. 2001).

Auf dem SW-Hang wurden im Mittel aller Messungen die höchsten Raten der CH₄-Aufnahme gemessen (SWC-Parzelle: -27,8 µg CH₄ m⁻² h⁻¹, SWT-Parzelle: -27,9 µg CH₄ m⁻² h⁻¹). Diese geringen Unterschiede zwischen Kontrollparzelle und Schirmhiebsparzelle waren nicht signifikant, was durch die auf dem SW-Hang im Vergleich aller drei Hänge geringsten bewirtschaftungsbedingten Unterschiede im Bodenwassergehalt erklärt werden konnte (Dannenmann et al. 2007a [III]). Die Bodentemperatur spielte aufgrund der geringen Temperaturunterschiede zwischen Kontrollparzellen und Schirmhiebsparzellen für bewirtschaftungsbedingte Änderungen der CH₄-Aufnahme keine signifikante Rolle.

Dagegen war der aus allen Messungen berechnete Mittelwert der CH₄-Aufnahme der Böden der NET-Parzelle (-24,2 µg CH₄ m⁻² h⁻¹) im Vergleich zur NEC-Parzelle (-26,6 µg CH₄ m⁻² h⁻¹) signifikant niedriger (p<0,001). Auf der NET-Parzelle wurden während sechs von acht Messkampagnen im Vergleich zur benachbarten Kontrollparzelle signifikant niedrigere (p<0,05 bis p<0,001) Raten der CH₄-Aufnahme bestimmt. Dies war in fünf Fällen durch höheren Bodenwassergehalt auf der Schirmhiebsfläche bei insgesamt hohem Grundniveau des Bodenwassergehaltes zu erklären. Im September des extrem trockenen Jahres 2003 jedoch wurde ein invers wirkender Bewirtschaftungseffekt auf Bodenwassergehalt und CH₄-Aufnahme beobachtet: sowohl Bodenwassergehalt als auch CH₄-Aufnahme waren im Boden der NET-Parzelle im Vergleich zum Boden der NEC-Parzelle niedriger. Dies konnte durch ausreichenden Wassergehalt für die CH₄-Oxidation im Ah-Horizont der NEC-Parzelle und Trockenstress für die CH₄-Oxidierer im Ah-Horizont der NET-Parzelle erklärt werden (Dannenmann et al. 2007a [III]). Trockenstress auf den Schirmhiebsparzellen in Perioden mit Niederschlagsmangel dürfte durch die im Vergleich zu den Kontrollparzellen höhere Strahlung (Mayer et al. 2002; Holst und Mayer 2005) verursacht worden sein.

Eine dritter Wirkungsmechanismus eines feuchtegeregelten Bewirtschaftungseffektes auf die CH₄-Aufnahme zeigt sich für die im Jahr 2003 ebenfalls sehr trockenen Böden des NW-Hanges. Hier kam es vor Beginn der Messzeiträume zu kleinräumigen Konvektionsniederschlägen, die auf der NWC-Parzelle aufgrund der hohen Interzeption im dichten Kronenraum jedoch nur die organische Auflage anfeuchteten, während der Ah-Horizont äußerst trocken blieb, mit der Konsequenz sehr niedriger CH₄-Aufnahme. Die

geringere Interzeption im reduzierten Kronenraum der NWT-Parzelle führte zu einem höheren Bestandesniederschlag, so dass nicht nur die organische Auflage, sondern auch der Ah-Horizont Wasser aufnahm, wodurch in diesem Fall die CH₄-Aufnahme erhöht wurde (Dannenmann et al. 2007a [III]).

5.5.3. CO₂ –Flussraten

Der im Rahmen dieser Dissertation mit statischen Messkammern bestimmte Austausch von CO₂ zwischen Pedosphäre und Atmosphäre ist die Summe aus Wurzelrespiration und mikrobieller Respiration im Ah-Horizont und in der organischen Auflage. Ein bisher in Waldökosystemen kaum beachteter abiotischer Prozess des C-Kreislaufs ist die Lösung von Kalziumkarbonat (CaCO₃) in kohlensaurem Wasser mit der Folge von Bikarbonatbildung, wobei pro gelöstem Mol CaCO₃ etwa ein Mol pedogenes bzw. atmosphärisches CO₂ verbraucht wird (West und McBride 2005). Eine Abschätzung der Signifikanz dieses Prozesses für die Untersuchungsflächen unter Verwendung der mittleren Kalksteinverwitterungsrate in temperatem Klima sowie der Dichte und Reinheit des Ausgangsgesteins im Untersuchungsgebiet erbrachte eine potenzielle CO₂-Konsumption durch Verkarstungsprozesse in einer Höhe von 3% des mittleren CO₂-Flusses an der Grenzschicht zwischen Boden und Atmosphäre (Dannenmann et al. 2007a [III]). Aufgrund der großen Unsicherheiten in dieser Abschätzung könnte bei für die Kalksteinlösung günstigen Bedingungen (hoher Bodenwassergehalt, hoher CO₂-Partialdruck) die Karbonatverwitterung durchaus ein signifikanter Prozess des C-Kreislaufs in terrestrischen Ökosystemen auf Karbonatstandorten sein. Für die Abschätzung des Beitrages der Karbonatverwitterung zum C-Kreislauf in terrestrischen Ökosystemen besteht angesichts des bisher äußerst mangelhaften Wissens erheblicher Forschungsbedarf.

Die mit der BaPS-Methode ermittelten mikrobiellen Respirationsraten der organischen Auflage konnten für alle sechs Untersuchungsflächen und für alle Messzeiträume exzellent durch ein polynomisches Regressionsmodell basierend auf der Inkubationstemperatur und dem Wassergehalt beschrieben werden ($R^2=0,78$; Dannenmann et al. 2007a [III]). Eine flächenbezogene Berechnung für die Messkampagnen des Jahres 2004 unter Anwendung dieses Modells und der Verwendung von Masse der organischen Auflage, Temperatur und Feuchte der entsprechenden Zeiträume und der Vergleich des mit der statischen Kammer-Methode ermittelten Gesamt-Netto-CO₂-Flusses zwischen Pedosphäre und Atmosphäre ergab, dass die mikrobielle Respiration in der organischen Auflage den größten Anteil am Netto-CO₂-Fluss zwischen Pedosphäre und Atmosphäre im untersuchten Ökosystem ausmacht

(Dannenmann et al. 2007a [III]). Dies erklärt, dass die im Rahmen der vorliegenden Arbeit gemessenen Werte der *in situ*-CO₂-Flüsse zwischen Pedosphäre und Atmosphäre zwar signifikant ($p < 0,001$) von den Bodentemperaturen abhängig waren, jedoch nicht vom volumetrischen Wassergehalt im Mineralboden (Dannenmann et al. 2007a [III]).

Das *in situ*-Bewässerungsexperiment erbrachte eine sofortige Verdopplung bis Verdreifachung in der Höhe der CO₂-Flussraten in den bewässerten Kammern mit wiederum direkt anschließender Abnahme der Flüsse für die Dauer von etwa einem Tag bis auf einen im Vergleich zum Ausgangsniveau leicht erhöhten CO₂-Fluss (Dannenmann et al. 2007a [III]). Diese Reaktion deutet darauf hin, dass stark erhöhte CO₂-Emissionen nach Starkniederschlägen nicht nur eine Folge von stimulierter Bodenrespiration sind, sondern auch durch Verdrängung von akkumuliertem pedogenen CO₂ aus dem Bodenporenraum entstehen.

Die auf den Untersuchungsflächen bestimmten *in situ*-CO₂-Flussraten reichen von 1.5 bis 102.6 mg CO₂-C m⁻² h⁻¹. Für den SW-Hang und NE-Hang konnten im Mittel aller Messungen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schirmhiebsparzellen gezeigt werden, und für signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen benachbarten Kontroll- und Schirmhiebsparzellen während einzelner Messkampagnen ergab sich kein einheitlicher Trend. Dagegen konnten für die NWT-Parzelle während der Messkampagnen im ersten Jahr nach der Bewirtschaftung (2003) im Vergleich zur NWC-Parzelle signifikant erhöhte ($p < 0,001$) CO₂-Flüsse gezeigt werden (Dannenmann et al. 2007a [III]), die - wie schon die erhöhte Brutto-Ammonifikation (Dannenmann et al. 2006 [I]) - einen Mineralisierungsschub infolge erhöhter Wassergehalte in Auflage und Mineralboden und des Abbaus von Feinwurzeln gefällter Bäume zeigen. Insgesamt sind die Auswirkungen der Bewirtschaftung auf die CO₂-Flüsse im Wesentlichen eine Konsequenz der bewirtschaftungsbedingten Auswirkungen auf Wurzelrespiration, den Abbau von Feinwurzeln gefällter Bäume im ersten Jahr nach der Bewirtschaftung, Qualität und Quantität der organischen Auflage sowie Wassergehalt in Ah-Horizont und organischer Auflage. Die Interaktion und relative Bedeutung dieser Faktoren ist weitgehend abhängig von der zurückliegenden Zeitspanne seit der Bewirtschaftung sowie meteorologischen Parametern.

6. Zusammenfassende Schlussfolgerungen und Ausblick

Bisherige Studien zu den Auswirkungen von Waldbewirtschaftung auf die Bruttoreaten von mikrobiellen N-Umsetzungen und den Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch von C- und N-Spurengasen waren überwiegend auf Kahlschlagflächen beschränkt und basierten auf zeitlich punktuellen Messungen der Bruttoreaten der mikrobiellen N-Umsetzungen (z. B. Pedersen et al. 1999; Carmosini et al. 2002; Westbrook und Devito 2004) und nichtkontinuierlichen, manuellen Messungen des Spurengasaustausches (z. B. Striegl und Wickland 1998; Kähkönen et al. 2002; Huttunen et al. 2003; Saari et al. 2004). Grenon et al. (2004) jedoch betonten, dass nur über langfristige mehrjährige Beprobungszeiträume funktionale Schlüsse über ein Ökosystem gezogen werden können. Die vorliegende Arbeit präsentiert die Brutto- und Nettoreaten der mikrobiellen N-Umsetzungen, die Poolgröße des mikrobiellen Biomasse-N, zentrale Boden- und Umweltparameter sowie zeitlich hochaufgelöste Pedosphäre-Atmosphäre-Flussraten von CO₂, CH₄ und N₂O von benachbarten unbehandelten Kontrollparzellen und Schirmhiebsparzellen dreier Untersuchungsflächen, die sich hinsichtlich ihres am Standort ausgeprägten Mikroklimas und/oder des Zeitpunktes der Durchführung der Bewirtschaftung unterschieden. Diese Daten wurden während acht Messkampagnen in drei aufeinanderfolgenden Jahren erhoben. Damit repräsentiert die vorliegende Studie den bisher umfassendsten Ansatz zur Erfassung von Waldbewirtschaftungseffekten auf bodenmikrobielle C- und N-Umsetzungen und bietet darüber hinaus – basierend auf einem robusten Datensatz - funktionale Einblicke in die Dynamik der Reaktion des bodenmikrobiellen C- und N-Kreislaufs und assoziierter Pedosphäre-Atmosphäre-Spurengasflüsse auf Waldbewirtschaftungsmaßnahmen in buchendominierten Waldökosystemen auf Karbonatstandorten. Zudem schließt die vorliegende Arbeit die Wissenslücke der bisher fehlenden allgemeinen Kenntnisse über bodenmikrobielle C- und N-Umsetzungen und den Pedosphäre-Atmosphäre-Austausch von CO₂, CH₄ und N₂O im untersuchten Ökosystem. Als Konsequenz von in dieser Studie gefundenen saisonalen und interannuellen Variationen in der relativen und absoluten Bedeutung einzelner mikrobieller Prozesse muss analog zu Grenon et al. (2004) die Notwendigkeit von vielfachen Beprobungen über mehrere Jahre für die funktionale Interpretation des C- und N-Kreislaufes eines Ökosystems betont werden.

Der starke Schirmhieb löste auf der NW-Fläche (kühl-feuchtes Mikroklima) als unmittelbaren Bewirtschaftungseffekt im Ah-Horizont einen initialen Mineralisierung-Immobilisierungsschub mit signifikant erhöhten ($p < 0,001$) Brutto-Ammonifikationsraten,

NH_4^+ -Immobilisierungsraten, CO_2 - und N_2O -Emissionsraten sowie wachsender mikrobieller Biomasse aus. Die mikrobielle Biomasse blieb über einen Zeitraum von über sechs Jahren erhöht und spielt somit eine ökologisch äußerst wichtige Rolle für die N-Retention nach der bewirtschaftungsbedingten Störung des untersuchten Waldökosystems. Nach dem initialen Mineralisierungs-Immobilisierung-Schub kam es jedoch vor allem im zweiten Jahr nach dem Einschlag zu einer Veränderung der mikrobiellen NH_4^+ -Konsumption zu Gunsten der autotrophen Nitrifikation und zu Lasten der heterotrophen Immobilisierung, die zu einer deutlich verringerten relativen N-Retention und, wahrscheinlich im Zusammenspiel mit niedrigerer pflanzlicher Aufnahme von anorganischem N, zu beträchtlich erhöhten NH_4^+ - und NO_3^- -Konzentrationen im Boden führte. Gleichzeitig wurden die höchsten relativen Unterschiede in der *in situ*- N_2O -Emission zwischen NWT- und NWC-Parzelle gemessen. Das veränderte Gleichgewicht der mikrobiellen Produktion und vor allem -Konsumption von anorganischem N und die veränderte N-Retention scheinen eine direkte Folge von bewirtschaftungsbedingt abnehmendem SOC-Gehalt und C/N-Verhältnis zu sein. Für den Ah-Horizont des NE-Hanges (kühl-feuchtes Mikroklima) wurde für den Zeitraum der Jahre 4-6 nach dem Einschlag, der durch die schnelle Entwicklung von dichtem Unterwuchs gekennzeichnet ist, im Mittel nur leicht niedrigere relative N-Retention und keine Unterschiede in den *in situ* N_2O - und CO_2 -Emissionen bestimmt. Der Vergleich der kurzfristigen (Jahre 1-2) Bewirtschaftungseffekte auf dem NW-Hang mit den mittelfristigen (Jahre 4-6) Bewirtschaftungseffekten auf dem NE-Hang zeigt somit die Tendenz zu abnehmenden Bewirtschaftungseffekten auf relative N-Retention und N_2O -Emissionen seit Durchführung des Einschlags. Die einige Jahre nach dem Einschlag sich rasch entwickelnde Unterwuchs-Vegetation scheint dabei eine zentrale Rolle einzunehmen, da sie (1) in Konkurrenz zu Mikroorganismen um die Verwertung von anorganischem N tritt; (2) Feuchteunterschiede zwischen Kontrollparzellen und Schirmhiebsparzellen reduziert und (3) den SOC-Gehalt im Boden erhöht.

Für den SW-Hang (warm-trockenes Mikroklima) waren bis auf signifikant erhöhte Werte für den mikrobiellen Biomasse-N ($p < 0,05$) keine Bewirtschaftungseffekte nachweisbar. Im Vergleich der mittelfristigen Bewirtschaftungseffekte der SW- und NE-Hänge zeigt sich somit, dass das Mikroklima einen Einfluss auf die Widerstandsfähigkeit der untersuchten Waldökosysteme gegen bewirtschaftungsbedingte N-Verluste hat. Das Mikroklima scheint die Reaktion des bodenmikrobiellen N-Kreislaufs auf Bewirtschaftung weniger über die aktuellen mikroklimatischen Unterschiede zu steuern, sondern über seinen Langzeit-Effekt auf die Pedogenese: unter dem warm-trockenen Mikroklima des SW-Hanges ist der Abbau

organischer Substanz während der häufigen Trockenperioden im Vergleich zum kühl-feuchten Mikroklima des NE- und NW-Hanges gehemmt. Dies verursachte die im Vergleich zum Boden des NE-Hanges höheren SOC-Gehalte und C/N-Verhältnisse in der organischen Auflage und im Ah-Horizont des SW-Hanges, die (1) zu einer allgemein sehr hohen N-Retentionskapazität und (2) zu einer großen Widerstandsfähigkeit gegenüber bewirtschaftungsbedingten Störungen des Gleichgewichtes zwischen mikrobieller Produktion und -Konsumption von anorganischem N führten. Höhere SOC-Gehalte und C/N-Verhältnisse unter warm-trockenem Mikroklima sind in den am Standort vorzufindenden Rendzinen auf Kalk der Schichtstufenhänge der Schwäbischen und Fränkischen Alb ein verbreitetes Phänomen (Schachtschabel et al. 1998).

Im Vergleich zum Mineralboden waren die Bewirtschaftungseffekte für die organische Auflage des NE- und NW-Hanges invers ausgeprägt. Dies zeigt, dass es nicht ausreicht, alleine das C/N-Verhältnis der organischen Auflage als Indikator für potenzielle N-Verluste zu verwenden, sondern dass auch das C/N-Verhältnis des Mineralbodens miteinbezogen werden sollte. Die C/N-Verhältnisse der organischen Auflage der NE- und NW-Hänge nahe 25 implizieren, dass eine geringfügige Verengung, z. B. durch erhöhte atmosphärische N-Deposition, stark ansteigende Netto-Nitrifikation zur Folge hat.

Die CH₄-Senkenstärke des untersuchten Ökosystems kann in Abhängigkeit von höherem/niedrigerem Bodenwassergehalt auf der Schirmhiebssparzelle ab- bzw. zunehmen, wobei insgesamt unter kühl-feuchtem Klima eine Netto-Abnahme der CH₄-Senkenstärke durch Bewirtschaftung gezeigt werden konnte. Deutlich erhöhte CO₂-Flüsse treten insbesondere im ersten Jahr nach der Bewirtschaftung auf. Die Größenordnung der N₂O-Flüsse ist im untersuchten Ökosystem außerordentlich niedrig. Waldbewirtschaftung führt zu einer dramatischen Erhöhung der N₂O-Flüsse, jedoch nur für wenige Jahre nach dem Einschlag. Bei Bewirtschaftungszyklen von mehreren Jahrzehnten bleibt die N₂O-Quellenstärke des untersuchten Waldökosystems somit von geringer Bedeutung für die Gesamttreibhausgasbilanz des untersuchten Waldökosystems. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit verdeutlichen, dass prozessorientierte biogeochemische Modelle, die zur regionalen Inventarisierung von N₂O-Flüssen aus Ökosystemen, wie sie im Rahmen dieser Studie untersucht wurden, eingesetzt werden, in der Lage sein sollten, (1) die generell sehr geringen N₂O-Flüsse (und hohen N₂-Flüsse) abzubilden, und (2) bewirtschaftungsbedingt erhöhte N₂O-Emissionen bis zur flächenmäßigen Entwicklung von Unterwuchsvegetation nachzuvollziehen.

Der SOC-Gehalt und das C/N-Verhältnis im Ah-Horizont und in der organischen Auflage haben das Potenzial, als einfach zu bestimmende Indikatoren zur Optimierung der Bewirtschaftungsintensität für ein Waldökosystem eingesetzt zu werden, um grundwasser- und klimaschädliche N-Verluste zu minimieren. Eine Optimierung der Bewirtschaftungsintensität ist im untersuchten Ökosystem aufgrund der Kluftgrundwasserleitereigenschaft des Ausgangsgesteins, die schnellen NO_3^- -Ausstrag mit dem Sickerwasser fördert, von besonderer Bedeutung. Als erste Konsequenz dieser Arbeit kann für das untersuchte Waldökosystem empfohlen werden, die Intensität von Schirmhieben mit abnehmendem C/N-Verhältnis und SOC-Gehalt im Boden zu reduzieren. Weitere Bewirtschaftungsstudien in Waldökosystemen mit anderen C/N-Verhältnissen, die neben Studien zum N- und C-Kreislauf im Boden möglichst auch Messungen der gasförmigen und hydrologischen N- und C-Verluste beinhalten, sind erforderlich, um zu evaluieren, ob die Erkenntnisse dieser Arbeit auf andere Waldökosysteme übertragbar sind.

7. Literatur

- Accoe F, Boeckx P, Busschaert J, Hofman G, Van Cleemput O (2004): Gross N transformation rates and net N mineralization rates related to the C and N contents of soil organic matter fractions in grassland soils of different age. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 2075-2087.
- Accoe F, Boeckx P, Videla X, Pino I, Hofman G, Van Cleemput O (2005): Estimation of gross nitrogen transformations and nitrogen retention in grassland soils using FLUAZ. *Soil Science Society of America Journal* **69**, 1967-1976.
- Alvarez C R, Alvarez R, Grigera M S, Lavado R S (1998): Associations between organic matter fractions and the active soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 767-773.
- Ambus P, Christensen S (1995): Spatial and seasonal nitrous oxide and methane fluxes in Danish forest-, grassland-, and agroecosystems. *Journal of Environmental Quality* **24**, 993-1001.
- Augustin S, Bolte A, Holzhausen M, Wolf B. (2005): Exceedance of critical loads of nitrogen and sulphur and its relation to forest conditions. *European Journal of Forest Research* **124**, 289-300.
- Ball B C, Smith K A, Klemendtsson L, Brumme R, Sitaula B K, Hansen S, Prieme A, MacDonald J, Horgan G W (1997): The influence of soil gas transport properties on methane oxidation in a selection of northern European soils. *Journal of Geophysical Research – Atmospheres* **102**, 23309-23317.
- Bauhus J, Barthel R (1995): Mechanisms for carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps. 2. The role of soil microbial biomass. *Plant and Soil* **169**, 585-592.
- Bauhus J, Bartsch N (1995): Mechanisms for carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps. 1. Microclimate, water balance and seepage water chemistry. *Plant and Soil* **169**, 579-584.
- Bauhus J, Vor T, Bartsch N, Cowling A (2004): The effects of gaps and liming on forest floor decomposition and soil C and N dynamics in a *Fagus sylvatica* forest. *Canadian Journal of Forest Research* **34**, 509-518.
- Bender M, Conrad R (1994): Microbial oxidation of methane, ammonium and carbon-monoxide, and turnover of nitrous-oxide and nitric-oxide in soils. *Biogeochemistry* **27**, 97-112.

- Boeckx P, Van Cleemput O, Villaralvo I (1997): Methane oxidation in soils with different textures and land use. *Nutrient cycling in Agrecosystems* **49**, 91-95.
- Bodelier P L E, Laanbroek H J (2004): Nitrogen as a regulatory factor of methane oxidation in soils and sediments. *FEMS Microbiology Ecology* **47**, 265-277.
- Boerner R E J, Sutherland E K (1997): Soil chemical characteristics of control and experimentally-thinned plots in mesic oak forests along a historical deposition gradient. *Applied Soil Ecology* **7**, 59-71.
- Booth M S, Stark J M, Rastetter E (2005): Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs* **75**, 139-157.
- Borken W, Matzner E (2004): Nitrate leaching in forest soils: an analysis of long-term monitoring sites in Germany. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **167**, 277-283.
- Bowden R D, Newkirk K M, Rullo G M (1998): Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1591-1597.
- Breland T A, Hansen S (1996): Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* **28**, 655-663.
- Breuer L, Papen H, Butterbach-Bahl K (2000): N₂O emission from tropical forest soils of Australia. *Journal of Geophysical Research - Atmospheres* **105**, 26353-26367.
- Breuer L (2000): N₂O-Freisetzung aus tropischen Waldböden Australiens – Anteil von Nitrifikation und Denitrifikation. Doktorarbeit, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Schriftenreihe des Fraunhofer-Instituts für Atmosphärische Umweltforschung, Band **64**, Garmisch-Partenkirchen, Deutschland.
- Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S (1985): Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method for measuring microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **17**, 837-842.
- Brumme R (1995): Mechanisms of carbon and nutrient release and retention in beech forest gaps. 3. Environmental regulation of soil respiration and nitrous oxide emissions along a microclimatic gradient. *Plant and Soil* **169**, 593-600.
- Brumme R, Borken W (1999): Site variation in methane oxidation as affected by atmospheric deposition and type of temperate forest ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 493-501.

- Brumme R, Borken W, Finke S (1999): Hierarchical control on nitrous oxide emission in forest ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 1137-1148.
- Burger M, Jackson L E (2003): Microbial immobilization of ammonium and nitrate in relation to ammonification and nitrification rates in organic and conventional cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 29-36.
- Butterbach-Bahl K (2002): CH₄. In: Gasche R, Papen H, Rennenberg H. (eds): Trace gas exchange in forest ecosystems. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht Boston London, pp 141-156.
- Butterbach-Bahl K, Gasche R, Breuer L, Papen H (1997): Fluxes of NO and N₂O from temperate forest soils: impact of forest type, N deposition and of liming on the NO and N₂O emissions. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **48**, 79-90.
- Butterbach-Bahl K, Gasche R, Huber C H, Kreutzer K, Papen H (1998): Impact of N-input by wet deposition on N-trace gas fluxes and CH₄-oxidation in spruce forest ecosystems of the temperate zone in Europe. *Atmospheric Environment* **32**, 559-564.
- Butterbach-Bahl K, Kock M, Willibald G, Hewett B, Buhagiar S, Papen H, Kiese R (2004): Temporal variations of fluxes of NO, NO₂, N₂O, CO₂ and CH₄ in a tropical rain forest ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles* **18**, GB3012.
- Butterbach-Bahl K, Willibald G, Papen H, Gasche R (2002a): Exchange of N-gases at the spruce and beech sites at the Höglwald Forest – A summary. *Plant and Soil* **240**, 117-123.
- Butterbach-Bahl K, Willibald G, Papen H (2002b): Soil core method for direct simultaneous determination of N₂ and N₂O emissions from forest soils. *Plant and Soil* **240**, 105-116.
- Carmosini N, Devito K J, Prepas E E (2002): Gross nitrogen transformations in harvested and mature aspen-conifer mixed forest soils from the Boreal Plain. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1949-1951.
- Castro M S, Steudler P A, Melillo J M, Aber J D, Bowden R D (1995): Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils. *Global Biogeochemical Cycles* **9**, 1-10.
- Childs S W, Flint L E (1987): Effect of shadecards, shelterwoods, and clearcuts on temperature and moisture environments. *Forest Ecology and Management* **18**, 205-217.

- Compton J E, Boone R D (2000): Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* **81**, 2314-2330.
- Compton J E, Boone R D (2002): Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 933-943.
- Conrad R (1996): Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiological Reviews* **60**, 609-640.
- Costa E, Pérez J, Kreft J U (2006): Why is metabolic labour divided in nitrification? *Trends in Microbiology* **14**, 213-219.
- Covington W W (1981): Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* **62**, 41-48.
- Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J (2000): Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* **408**, 184-187.
- Dannenmann M, Gasche R, Ledebuhr A, Papen H. (2006): Effects of forest management on soil N cycling in beech forests stocking on calcareous soils. *Plant and Soil* **287**, 279-300, DOI 10.1007/s11104-006-9077-4.
- Dannenmann M, Gasche R, Ledebuhr A, Holst T, Mayer H, Papen H (2007a): The effect of forest management on trace gas exchange at the pedosphere-atmosphere interface in beech (*Fagus sylvatica* L.) forests stocking on calcareous soils. *European Journal of Forest Research*, published "online first", DOI 10.1007/s10342-006-0153-3.
- Dannenmann M, Gasche R, Papen H. (2007b): Nitrogen turnover and N₂O production in the forest floor of beech stands as influenced by forest management. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **170**, 134-144. DOI 10.1002/jpln.200620644.
- Davidson E A, Hart S C, Shanks C A, Firestone M K (1991): Measuring gross nitrogen mineralization, immobilization, and nitrification by ¹⁵N isotopic pool dilution in intact soil cores. *Journal of Soil Science* **42**, 335-349.
- Davidson E A, Hart S C, Firestone M K (1992): Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology* **73**, 1148-1156.
- Davidson E A, Chorover J, Dail D B (2003): A mechanism of abiotic immobilization of nitrate in forest ecosystems: The ferrous wheel hypothesis. *Global Change Biology* **9**: 228-236.
- Davidson E A, Janssens I A (2006): Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* **440**, 165-173.

- Di H J, Cameron K C (2002): Nitrate leaching in temperate agroecosystems: sources, factors and mitigating strategies. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **46**, 237-256.
- Dise N B, Matzner E, Forsius M (1998): Evaluation of organic horizon C:N ratio as an indicator of nitrate leaching in conifer forests across Europe. *Environmental Pollution* **102**, 453-456.
- Dörr H, Katruff L, Levin I (1993): Soil texture parameterization of the methane uptake in aerated soils. *Chemosphere* **26**, 697-713.
- Ehhalt D, Prather M (2001): Atmospheric chemistry and greenhouse gases. In: Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, Van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A (eds): *Climate Change 2001*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 239-287.
- Emmett B A, Boxman M, Bredemeier M, Gundersen P, Kjoonaas O J, Moldan F, Schleppi P, Tietema A, Wright F. (1998): Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition on conifer stands: evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments. *Ecosystems* **1**, 352-360.
- Eno C F (1960): Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Science Society of America Proceedings* **24**, 277-279.
- Entry J A, Stark N M, Loewenstein H (1986): Effect of timber harvesting on microbial biomass fluxes in a northern Rocky Mountain forest soil. *Canadian Journal of Forest Research* **16**, 1076-1081.
- Firestone M K, Davidson E A (1989): Microbiological basis of NO and N₂O production and consumption in soil. In: Andreae M O, Schimel D S (eds.): *Exchange of trace gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere*. Wiley, Chichester, pp. 7-21.
- Gasche R, Butterbach-Bahl K, Papen H (2002): Development and application of a method for determination of net nitrification rates. *Plant and Soil* **240**, 57-65.
- Geßler A, Schrempp S, Matzarakis A, Mayer H, Rennenberg H, Adams M A (2001): Radiation modifies the effect of water availability on the carbon isotope composition of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist* **50**, 653-664.
- Geßler A, Jung K, Gasche R, Papen H, Heidenfelder A, Börner E, Metzler B, Augustin S, Hildebrand E, Rennenberg H (2005): Climate and forest management influence nitrogen balance of European beech forests: microbial N transformations and inorganic N net uptake capacity of mycorrhizal roots. *European Journal of Forest Research* **124**, 95-111.

- Grenon F, Bradley R L, Titus B D (2004): Temperature sensitivity of mineral N transformation rates and heterotrophic nitrification: possible factors controlling the post-disturbance mineral N flush in forest floors. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 1465-1474.
- Gulledge J, Schimel J P (1998): Moisture control over atmospheric CH₄ consumption and CO₂ production in diverse Alaskan soils. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1127-1132.
- Gundersen P, Callensen I, deVries W (1998): Leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution* **102**, 403-7.
- Harmon M E, Ferrel W K, Franklin J F (1990): Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests. *Science* **247**, 699-702.
- Hart S, Nason G E, Myrold D D, Perry D A (1994): Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* **75**, 880-891.
- Hatch D J, Jarvis S C, Parkinson R J, Lovell R D (2000): Combining field incubations with nitrogen-15 labelling to examine nitrogen transformations in low to high intensity grassland management systems. *Biology and Fertility of Soils* **30**, 492-499.
- He X T, Stevenson F J, Mulvaney R L, Kelley K R (1988) Extraction of newly immobilized nitrogen-15 from an Illinois millisol using aqueous phenol. *Soil Biology and Biochemistry* **20**, 857-862.
- Heidenfelder, A (2002): Einfluss von Klima und Bewirtschaftung auf am N-Umsatz beteiligte mikrobielle Prozesse in Waldböden. Doktorarbeit, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Wissenschaftliche Berichte FZKA **6766**, Deutschland.
- Herman F, Smidt S, Englisch M, Feichtinger F, Gerzabek M, Haberhauer G, Jandl R, Kalina M, Zechmeister-Boltenstern S (2002): Investigation of nitrogen fluxes and pools on a limestone site in the alps. *Environmental Science & Pollution Research Special Issue* **2**, 46-52.
- Hodge A, Robinson D, Fitter A (2000): Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science* **5**, 304-308.
- Holst T, Hauser S, Kirchgäßner A, Matzarakis A, Mayer H, Schindler D (2004a): Measuring and modelling plant area index in beech stands. *International Journal of Biometeorology* **48**, 192-201.

- Holst T, Mayer H, Schindler D (2004b): Microclimate within beech stands – Part II: thermal conditions. *European Journal of Forest Research* **123**, 13-28.
- Holst T, Mayer H (2005): Radiation components of beech stands in Southwest Germany. *Meteorologische Zeitschrift* **14**, 107-115.
- Huttunen J T, Nykänen H, Martikainen P J, Nieminen M (2003): Fluxes of nitrous oxide and methane from drained peatlands following forest clear-felling in southern Finland. *Plant and Soil* **255**, 457-462.
- Ingwersen J, Butterbach-Bahl K, Gasche R, Richter O, Papen H (1999) Barometric process separation: new method for quantifying nitrification, denitrification, and nitrous oxide sources in soils. *Soil Science Society of America Journal* **63**, 117-128.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2001): Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York, 944 pp.
- Jackson R B, Banner J L, Jobbágy E G, Pockmann W T, Wall D H (2001): Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature* **418**, 623-626.
- Jansson S L, Persson J (1982): Mineralization and immobilization of soil nitrogen. In: Stevenson F J (ed.): Nitrogen in Agricultural soils. Agronomy: a Series of Monographs, No. **22**, American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Soil Science Society of America, Inc, Madison, WI, pp. 229-252.
- Jarvis S C, Stockdale E A, Shepherd M A, Powlson D S (1996): Nitrogen mineralization in temperate agricultural soils: processes and measurement. *Advances in Agronomy* **57**, 187-235.
- Jenkinson D S, Powlson D S (1976): The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **8**, 209-213.
- Jenkinson D S, Brookes P C, Powlson D S (2004): Measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 5-7.
- Kähkönen M A, Wittmann C, Ilvesniemi H, Westman C J, Salkinoja-Salonen M S (2002): Mineralization of detritus and oxidation of methane in acid boreal coniferous forest soils: seasonal and vertical distribution and effects of clear-cut. *Soil Biology and Biochemistry* **34**: 1191-1200.

- Kaye J P, Hart S C (1997): Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 139-143.
- Kelley K R, Stevenson F J (1985): Characterization and extractability of immobilized nitrogen-15 from the soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **17**, 517-524.
- King G M (1997): Responses of atmospheric methane consumption by soils to global climate change. *Global Change Biology* **3**, 351-362.
- Kirkham D, Bartholomew W V (1954): Equations for following nutrient transformations in soil utilizing tracer data. *Soil Science Society of America Proceedings* **18**, 33-34.
- Knowles R (1993) Methane: processes of production and consumption. In: Harper L A, Mosier A R, Duxbury J M, and Rolston D E (eds.): *Agricultural Ecosystem Effects of Trace Gases and Global Climate Change*, ASA Special Publication **55**, American Society of Agronomy. Madison, USA. pp. 145-165.
- Kroeze C, Mosier A, Bouwman L (1999) Closing the atmospheric N₂O budget: A retrospective analysis 1500-1994. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 1-8
- Lovett G M, Weathers K C, Arthur M A (2002): Control of nitrogen loss from forested watersheds by soil carbon : nitrogen ratio and tree species composition. *Ecosystems* **5**, 712-718.
- Machefert S E, Dise N B, Goulding K W T, Whitehead P G (2002): Nitrous oxide emission from a range of land uses across Europe. *Hydrology and Earth System Sciences* **6**, 325-337.
- MacDonald J A, Skiba U, Sheppard L J, Ball B, Roberts J D, Smith K A, Fowler D (1997): The effect of nitrogen deposition and seasonal variability on methane oxidation and nitrous oxide emissions rates in an upland spruce plantation and moorland. *Atmospheric Environment* **31**, 3693-3706.
- Mary B, Recous S, Robin D (1998): A model for calculating nitrogen fluxes in soil using ¹⁵N tracing. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1963-1979.
- Matson P A, Vitousek P M (1981): Nitrogen mineralization and nitrification potentials following clearcutting in the Hoosier National Forest, Indiana. *Forest Science* **27**, 781-791.
- Mayer H, Holst T, Schindler D (2002): Microclimate within Beech Stands – Part I: Photosynthetically Active Radiation. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **121**, 301-321.

- Müller C, Abbasi M K, Kammann C, Clough T J, Sherlock R R, Stevens R J, Jäger H J (2004): Soil respiratory quotient determined via Barometric Process Separation combined with Nitrogen-15 labeling. *Soil Science Society of America Journal* **68**, 1610-1615.
- Myrold D D, Tiedje J M (1986): Simultaneous estimation of several nitrogen cycles using ¹⁵N: Theory and application. *Soil Biology and Biochemistry* **18**, 559-568.
- Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, Lehman S J, Turnbull J, Bowman W D (2002): Variable effects of nitrogen additions on the stability of turnover of soil carbon. *Nature* **419**, 915-917.
- Paavolainen L, Smolander A (1998): Nitrification and denitrification in soil from a clear-cut Norway spruce (*picea abies*) stand. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 775-781.
- Papen H, von Berg R, Hinkel I, Thoene B, Rennenberg H (1989): Heterotrophic nitrification by *Alcaligenes faecalis*: NO₂⁻, NO₃⁻, N₂O, and NO production in exponentially growing cultures. *Applied & Environmental Microbiology* **55**, 2068-2072.
- Papen H, Von Berg A (1998): A most probable number method (MPN) for the estimation of cell numbers of heterotrophic nitrifying bacteria in soil. *Plant and Soil* **199**, 123-130.
- Papen H, Butterbach-Bahl K (1999): A 3-year continuous record of nitrogen trace gas fluxes from untreated and limed soil of a N-saturated spruce and beech forest ecosystem in Germany, 1. N₂O emissions. *Journal of Geophysical Research – Atmospheres* **104**, 18487-18503.
- Papen H, Daum M, Steinkamp R, Butterbach-Bahl K (2001): N₂O and CH₄-fluxes from soils of a N-limited and N-fertilized spruce forest ecosystem of the temperate zone. *Journal of Applied Botany* **75**, 159-163.
- Parsons W F J, Knight D H, Miller S L (1994): Root gap dynamics in lodgepole pine forest – nitrogen transformations in gaps of different size. *Ecological Applications* **4**, 354-362.
- Paul E A, Clark F E (1996): *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic press, San Diego, 188 pp.
- Pedersen H, Dunkin K A, Firestone M K (1999): The relative importance of autotrophic and heterotrophic nitrification in a conifer forest soil as measured by N-15 tracer and pool dilution techniques. *Biogeochemistry* **44**, 135-150.

- Powers R F, Alban D H, Miller R E, Tiarks A E, Wells C G, Avers P E, Cline R G, Fitzgerald R O, Loftus jr N S (1990): Sustaining site productivity in North American forests: problems and prospects. In: Gessel S P, Lacate D S, Weetman G F, Powers R F (eds): Proceedings of the 7th North American Forest Soils Conference on Sustained Productivity of forest soils, Vol. **525**. University of British Columbia, BC, pp. 234-252.
- Raich J W, Potter C S (1995): Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles* **9**, 23-36.
- Rennenberg H, Stoermer H, Weber P, Daum M, Papen H (2001): Competition of spruce trees for substrates of microbial N₂O-production and -emission in a forest ecosystem. *Journal of Applied Botany* **75**, 101-106.
- Ridgwell A J, Marshall S J, Gregson K (1999): Consumption of atmospheric methane by soils: A process-based model. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 59-70.
- Ritter E, Vesterdal L (2005): Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research*, DOI 10.1007/s10342-005-0077-3.
- Robertson L A, Kuenen J G (1990): Combined heterotrophic nitrification and aerobic denitrification in *Thiobacillus pantotrophus* and other bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology* **57**, 139-152.
- Roscoe R, Buurman P, Velthorst E J, Vasconcellos C A (2001): Soil organic matter dynamics in density and particle size fractions as revealed by the ¹³C/¹²C isotopic ratio in a Cerrado's oxisol. *Geoderma* **104**, 185-202.
- Rosenkranz P, Brüggemann N, Papen H, Xu Z, Seufert G, Butterbach-Bahl K (2006): N₂O, NO and CH₄ exchange, and microbial N turnover over a Mediterranean pine forest soil. *Biogeosciences* **3**, 121-133.
- Ross D J, Scott N A, Tate K R, Rodda N J, Townsend J A (2001): Root effects on soil carbon and nitrogen cycling in a *Pinus radiata* D. Don plantation on a coastal sand. *Australian Journal of Soil Research* **39**, 1027-1039.
- Rothe A, Mellert K H (2004): Effects of forest management on nitrate concentrations in seepage water of forests in Southern Bavaria, Germany. *Water Air and Soil Pollution* **156**, 337-255.
- Ryan M G, Law B E (2005): Interpreting, measuring and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* **73**: 3-27.

- Saari A, Heiskanen J, Martikainen P J (1998): Effect of the organic horizon on methane oxidation and uptake in soil of a boreal Scots pine forest. *FEMS Microbiology Ecology* **26**, 245-255.
- Saari A, Rinnan R, Martikainen P J (2004): Methane oxidation in boreal forest soils: kinetics and sensitivity to pH and ammonium. *Soil Biology and Biochemistry* **36**, 1037-1046.
- Schimel D S, Alves D, Enting I, Heimann M, Joos F, Raynaud D, Wigley T (1996): Radiative forcing of Climate Change. In: Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, Van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A (eds.): *Climate Change: The Science of Climate Change*, Cambridge University Press, New York, pp 1-40.
- Schimel J P, Weintraub N N (2003): The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* **35**, 549-563.
- Schimel J P, Bennett J (2004): Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* **85**, 591-602.
- Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Butterbach-Bahl K (2004): Effects of soil moisture and temperature on NO, NO₂, and N₂O emissions from European forest soils. *Journal of Geophysical Research – Atmospheres* **109**, D17302.
- Schlesinger W H, Andrews J A (2000): Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* **48**, 7-20.
- Schnell S, King GM (1996): Responses of methanotrophic activity in soils and cultures to water stress. *Applied Environmental Microbiology* **62**, 3203-3209.
- Silver W L, Herman D J, Firestone M K (2001): Dissimilatory nitrate reduction to ammonium in upland tropical forest soils. *Ecology* **82**, 2410-2416.
- Simek M, Jisova L, Hopkins D W (2002): What is the so-called optimum pH for denitrification in soil? *Soil Biology and Biochemistry* **27**, 871-880.
- Sitaula B K, Bakken L R, Abrahamsen G (1995): CH₄ uptake by temperate forest soil: effect of N input and soil acidification. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 1227-1234.
- Smith K A, Robertson G P, Melillo J M (1994): Exchange of trace gases between the terrestrial biosphere and the atmosphere in the mid-latitudes. In: Prinn R G (ed.): *Global Atmospheric-Biospheric Chemistry*, Plenum Press, New York, pp 179-203.

- Stark J M (2000): Nutrient transformations. In: Sala O E, Jackson R B, Mooney H A, Howarth R W (eds): *Methods in ecosystem science*. Springer, New York, pp. 215-233.
- Stark J M, Hart S C (1997): High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* **385**, 61-64.
- Steinkamp R, Butterbach-Bahl K, Papen H (2001): Methane oxidation by soils of an N limited and N fertilized spruce forest in the Black Forest, Germany. *Soil Biology and Biochemistry* **33**, 145-153.
- Stuedler P A, Bowden R D, Melillo J M, Aber J D (1989): Influence of nitrogen fertilization on methane uptake in temperate forest soils. *Nature* **341**, 314-316.
- Stevens R J, Laughlin R J, Malone J P (1998): Soil pH affects the processes reducing nitrate to nitrous oxide and di-nitrogen. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1119-1126.
- Stockdale E A, Hatch D J, Murphy D V, Ledgard S F, Watson C J (2002): Verifying the nitrification to immobilization ratio (N/I) as a key determinant of potential nitrate loss in grassland and arable soils. *Agronomie* **22**, 831-838.
- Striegl R G, Wickland K P (1998): Effect of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine-lichen woodland. *Canadian Journal of Forest Research* **28**, 534-539.
- Subke J A, Inglima I, Cotrufo M F (2006): Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a metaanalytical review. *Global Change Biology* **12**, 921-943.
- Tate K R, Ross D J, Feltham C W (1988): A direct extraction method to estimate soil microbial biomass C: effects of experimental variables and some different calibration procedures. *Soil Biology and Biochemistry* **20**, 329-335.
- Teepe R, Brumme R, Beese F, Ludwig B (2004): Nitrous oxide emission and methane consumption following compaction of forest soils. *Soil Science Society of America Journal* **68**, 605-611.
- Thibodeau L, Raymond P, Camire C, Munson A D (2000): Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil N dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition. *Canadian Journal of Forest Research* **30**, 229-238.
- Tiedje J M, Sorensen J, Chang Y Y L (1981): Assimilatory and dissimilatory nitrate reduction: Perspectives and methodology for simultaneous measurement of several

- nitrogen cycle processes. In Clark F E, Rosswall T (eds): Terrestrial Nitrogen Cycles. *Ecological Bulletins* **33**, Stockholm, pp. 331-342.
- Tietema A, Wessel W W (1992): Gross nitrogen transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biology and Biochemistry* **24**, 943-950.
- Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S (1987a): Microbial biomass measurements in forest soils: Determination of k_C values and test of hypotheses to explain the failure of the chloroform fumigation-incubation method in acid soils. *Soil Biology and Biochemistry* **19**, 689-696.
- Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S (1987b): An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **19**, 703-707.
- Verhagen F J M, Laanbroek H J (1991): Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *Applied Environmental Microbiology* **57**, 3255-3263.
- Verhagen F J M, Laanbroek H J, Woldendorp J W (1995): Competition for ammonium between plant roots and nitrifying and heterotrophic bacteria and the effects of protozoan grazing. *Plant and Soil* **170**, 241-250.
- Vervaet H, Boeckx P, Boko A M C, van Cleemput O, Hofmann G (2004): The role of gross and net N transformation processes and NH_4^+ and NO_3^- immobilization in controlling the mineral N pool of a temperate mixed deciduous forest soil. *Plant and Soil* **264**, 349-357.
- Vitousek P M, Melillo J M (1979): Nitrate losses from disturbed forests: patterns and mechanisms. *Forest Science* **25**, 605-619.
- Vitousek P M, Howarth R W (1991): Nitrogen limitation on land and on the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* **13**, 87-115.
- Voroney R P, Paul E A (1984): Determination of k_C and k_N *in situ* for calibration of the chloroform incubation-fumigation method. *Soil Biology and Biochemistry* **16**, 9-14.
- Wang Y, Amundson R, Trumbore S E (1999): The impact of land use change on C turnover in soils. *Global Biogeochemical Cycles* **13**, 47-57.
- West T O, McBride A C (2005): The contribution of agricultural lime to carbon dioxide emissions in the United States: dissolution, transport, and net emissions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **108**, 145-154.

- Westbrook C J, Devito K J (2004): Gross nitrogen transformations in soils from uncut and cut boreal upland and peatland coniferous forest stands. *Biogeochemistry* **68**, 33-50.
- Whalen J K, Bottomley P J, Myrold D D (2000): Carbon and nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction additions to soil. *Soil Biology and Biochemistry* **32**, 1345-1352.
- WMO (World Meteorological Organization) (2006): The state of greenhouse gases in the atmosphere using global observations up to December 2004. *WMO Greenhouse Gas Bulletin* **1:14**, 1-4.
- Wrage N, Velthof G L, van Beusichem M L, Oenema O (2001): Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide. *Soil Biology and Biochemistry* **33**, 1723-1732.
- Zak D R, Grigal D F, Gleeson S, Tilman D (1990): Carbon and nitrogen cycling during old-field succession: constraints on plant and microbial biomass. *Biogeochemistry* **11**, 111-129.

8. Publikationen

Publikation I

Copyright (2006), with kind permission from Springer Science and Business Media

M. DANNENMANN, R. GASCHE, A. LEDEBUHR AND H. PAPAN (2006)

Effects of forest management on soil N cycling in beech forests stocking on calcareous soils

Plant and Soil **287**, 279-300. DOI 10.1007/s11104-006-9077-4.

Publikation II

Copyright (2007), with kind permission from Springer Science and Business Media

M. DANNENMANN, R. GASCHE, A. LEDEBUHR, T. HOLST, H. MAYER AND H. PAPAN (2007)

The effect of forest management on trace gas exchange at the pedosphere-atmosphere interface in beech (*Fagus sylvatica* L.) forests stocking on calcareous soils

European Journal of Forest Research, **126**, 331–346

DOI 10.1007/s10342-006-0153-3.

Publikation III

Copyright (2007), with kind permission from Wiley-VCH

M. DANNENMANN, R. GASCHE AND H. PAPAN (2007)

Nitrogen turnover and N₂O production in the forest floor of beech stands as influenced by forest management

Journal of Plant Nutrition and Soil Science **170**, 134-144.

DOI 10.1002/jpln.200620644.