

Naturwissenschaftlicher
Verein für das Fürstentum
Lüneburg von 1851 e. V.

Jahrbuch

Band 46



Herausgeber: Werner Härdtle und Johannes Prüter 2016

Herausgeber: Werner Härdtle und Johannes Prüter
Satz und Lektorat: Sabine Arendt, lektorat@sabinearendt.org
Designvorlagen: borowiakzieheKG
Druck: Druckerei Wulf, Lüneburg



© 2016
Naturwissenschaftlicher Verein
für das Fürstentum Lüneburg von 1851 e. V.
Wandrahmstraße 10
21335 Lüneburg
<http://www.naturwissenschaftlicher-verein-lueneburg.de>

ISSN: 0340-4374

Inhalt

Vorwort	5
<hr/>	
Thomas Kaiser	
<hr/>	
Vegetationswandel und -kontinuität im Brandbusch bei Celle	7
<hr/>	
Antje Weber	
<hr/>	
Der Biber in der Niedersächsischen Elbtalaue – aktuelle Erfassung des Bestandes, Habitatqualität und anthropogene Beeinträchtigungen als Bewertungskriterien der FFH-Richtlinie	21
<hr/>	
Anna Franziska Brauer	
<hr/>	
Biber in der Niedersächsischen Elbtalaue – Wiederbesiedlung und Habitatqualität	55
<hr/>	
Ralf Abbas	
<hr/>	
Der Wolf im Raum Gartow	67
<hr/>	
Hans-Jürgen Kelm	
<hr/>	
Zum Vorkommen der Schwarz-Pappel (<i>Populus nigra</i> L.) im Biosphärenreservat Niedersächsische Elbtalaue und im Hannoverschen Wendland	83
<hr/>	
Ina Herbert, Wilfried Steiner und Jörg R. G. Kleinschmit	
<hr/>	
Vorkommen der Schwarzpappel (<i>Populus nigra</i> L.) in Niedersachsen	115
<hr/>	
Anika Maneke und Alexandra-Maria Klein	
<hr/>	
Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen Honigbienen und Wildbienen in der Lüneburger Heide	121

Werner Härdtle und Maren Meyer-Grünefeldt

Sensibilität der Besenheide (<i>Calluna vulgaris</i>) gegenüber Klimawandel und Interaktionen mit Stickstoffeinträgen	133
Studienfahrten 2014 und 2015	143
Vorträge und Kolloquien in den Wintersemestern 2013/14 bis 2015/16	145

Vorwort

Mit dem vorliegenden Band 46 erscheint das traditionsreiche Jahrbuch des Naturwissenschaftlichen Vereins in einem neuen und frischeren Gewand. Es entspricht dem vom Museum Lüneburg und von den hier mitwirkenden Vereinen gemeinsam entwickelten neuen Erscheinungsbild, durch das die Zusammenarbeit unter einem gemeinsamen Dach augenfällig wird. Die Eigenständigkeit und Tradition der kultur-musealen, der archäologischen und der naturwissenschaftlichen Perspektiven der Regionalforschung bleiben dabei erhalten.

Konzeptionell aber bleibt alles beim Alten. Wir wollen mit dem Jahrbuch auch weiterhin eine Publikationsreihe anbieten, in der aktuelle Befunde aus der naturkundlich-wissenschaftlichen Arbeit in der Region schnell und formal nicht allzu sehr reglementiert veröffentlicht werden können.

Im vorliegenden Jahrbuch haben alle Beiträge einen sehr engen Bezug zu den drängenden Fragen der Erhaltung und Entwicklung biologischer Vielfalt unter den sich rasant wandelnden Rahmenbedingungen.

Beispielhaft wird dabei der Blick auf Waldökosysteme mit besonderer Entwicklungskontinuität, die historisch alten Wälder, gerichtet, auf Arten wie den Biber und den Wolf, die unsere Region in kaum für möglich gehaltenem Tempo jüngst wiederbesiedelt haben, auf die Schwarzpappel, eine auf der Roten Liste der gefährdeten Pflanzenarten in Deutschland geführte Baumart mit einem Schwerpunktorkommen im Niedersächsischen Elbtal, auf Konkurrenzfragen bei Bienen in der Heide und schließlich auf die Ergebnisse ökophysiologischer Untersuchungen an der Calluna-Heide, die aufzeigen, auf welche Weise eine landschaftsprägende Pflanzenart durch Wandel in Klima und Stoffhaushalt beeinflusst werden kann.

Damit bietet dieser Band wertvolle fachliche Grundlagen für manche auch konfliktreiche Themen, die in der aktuellen öffentlichen Diskussion eine Rolle spielen.

Die Herausgeber

Sensibilität der Besenheide (*Calluna vulgaris*) gegenüber Klimawandel und Interaktio- nen mit Stickstoffeinträgen

Werner Härdtle und Maren Meyer-Grünefeldt

Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurde in Gewächshausexperimenten untersucht, wie sensibel die Besenheide (*Calluna vulgaris*) gegenüber Trockenheit reagiert und ob Stickstoff (N)-Düngung die Trockenheitsempfindlichkeit der Besenheide erhöhen kann. Die Experimente zeigten, dass N-Düngung die Biomasseproduktion der Besenheide erhöhte, wobei die oberirdische Biomasseproduktion sehr stark zunahm, und die unterirdische Biomasse (Wurzelbiomasse) bei N-Düngung abnahm. Dadurch vergrößerte sich das Spross-Wurzel-Verhältnis der Pflanzen um den Faktor 2,7. Dies kann zur Folge haben, dass N-gedüngte Pflanzen wesentlich sensibler gegenüber Trockenheitsereignissen reagieren als ungedüngte Pflanzen, da einer relativ hohen oberirdischen (und transpirierenden) Biomasse eine nur kleine, der Wasseraufnahme dienende Wurzelmasse gegenübersteht. Auf diese Weise ist es möglich, dass N-Einträge aus der Luft mit Parametern des Klimawandels (z. B. Zunahme von Trockenereignissen) interagieren. Ließen sich diese Befunde – aufgrund der für viele Pflanzen zutreffenden Ressourcen-Optimierungs-Strategie – verallgemeinern, so würden atmosphärische Stickstoffeinträge oder N-Düngung allgemein zu einer erhöhten Klimasensibilität bei Pflanzen führen.

1 Einleitung

Atmogene Stickstoffeinträge und Klimawandel zählen heute zu den wichtigsten Ursachen für einen weltweit beobachtbaren Artenwandel und Artenschwund

(SALA et al. 2000). Stickstoffeinträge (u. a. aus der Atmosphäre) haben sich während der vergangenen 150 Jahre verdreifacht, und es ist davon auszugehen, dass diese in vielen Ländern in Europa,

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

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

Pflanzenarten haben (GORISSEN et al. 2004; ALBERT et al. 2011).

Zurzeit ist wenig darüber bekannt, wie langjährige N-Einträge die Klimasensibilität von Pflanzen verändern, mithin N-Einträge und Klimawandel in Bezug auf Pflanzenwuchs und -konkurrenz interagieren (ZAVALETA et al. 2003). Grundsätzlich ist denkbar, dass Interaktionen zwischen N-Eintrag und Klimawandel (z. B. Trockenereignissen) additiv sind, d. h., die Reaktion einer Pflanzenart (bspw. ihr Wuchs) lässt sich aus der Summe der Einzeleffekte erklären. Denkbar ist aber auch, dass Reaktionen nicht-additiv sind (d. h. antagonistisch oder synergistisch), womit sich Einzeleffekte aufheben oder verstärken würden. So konnten FRIEDRICH et al. (2012) am Beispiel von *Molinia caerulea* in Gewächshausexperimenten zeigen, dass geringer Trockenstress die Produktivität des Grases nicht signifikant beeinflusste, N-gedüngte Pflanzen aber gegenüber geringem Trockenstress hoch sensibel reagierten, indem ein Teil der im Frühjahr gebildeten Phytomasse abstarb. Dieses Beispiel zeigt, dass N-Einträge nicht nur über eine Veränderung der Trophieverhältnisse, sondern auch über (nicht-additive) Interaktionen mit Klimawandel den Wuchs und die zwischenartliche Konkurrenz von Pflanzenarten mitunter erheblich beeinflussen können.

Die vorliegende Studie will – am Beispiel von Heideökosystemen und des für

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

2 Methoden

Die Wirkung von N-Düngung und die Trockenheitsempfindlichkeit der Besenheide wurden in Gewächshausexperimenten mit ein- bzw. zweijähriger Laufzeit durchgeführt (vgl. FRIEDRICH et al. 2011 und HÄRDITLE et al. 2013). Hierfür wurden Besenheide-Samen in der Lüneburger Heide im Herbst gesammelt und in Keimschalen über Winter zur Keimung gebracht. Die Keimlinge wurden dann im Frühjahr in Töpfe (12 x 12 x 12 cm³) eingepflanzt (jeweils 16 Individuen mit vier Individuen in vier Reihen und mit 2 cm Pflanzabstand zur Simulation der Verjüngungsverhältnisse in Heiden). Alle Pflanztöpfe waren – zur Simulation der Bodenbedingungen in Heiden – mit einem 4 cm mächtigen organischen Oberboden und einem ca. 7 cm mächtigen Unterboden aus Sand

ausgestattet (Herkunft des Bodenmaterials aus der Lüneburger Heide). Jede Behandlung wurde insgesamt zehnmal repliziert. Im einjährigen Experiment wurden folgende Behandlungen durchgeführt:

a) N-Düngung: Applikation von insgesamt 48 kg N ha⁻¹ yr⁻¹, verteilt über insgesamt 12 Applikationstermine zwischen April und September

b) Kontrolle: Applikation entsprechender Mengen von entionisiertem Wasser im gleichen Zeitraum

Als abhängige Variable wurde die Biomasseproduktion (oberirdisch und unterirdisch) untersucht und daraus das Spross-Wurzel-Verhältnis ermittelt.

Im zweijährigen Experiment zur Untersuchung der kombinierten Wirkung von N-Düngung und Trockenheit wurde dasselbe Pflanzmuster und eine identische Topfgröße mit gleichem Bodenaufbau gewählt (vgl. oben). Folgende Behandlungen wurden in diesem Experiment in beiden Jahren durchgeführt:

1. Jahr:

a) N-Düngung (Menge und Applikationszeitraum vgl. oben)

b) Trockenbehandlungen: zwei zweiwöchige Trockenphasen pro Vegetationsperiode mit Reduktion des Bodenwassergehaltes um 30-40 %

c) Kombination aus N-Düngung und Trockenbehandlung

d) Kontrolle (keine Behandlung, aber kontinuierliche Wässerung)

2. Jahr:

a) N-Düngung wie im ersten Jahr (Menge und Applikationszeitraum vgl. oben)

b) Trockenbehandlungen wie im ersten Jahr

c) Kombination aus N-Düngung und Trockenbehandlung wie im ersten Jahr

d) N-Düngung wie im ersten Jahr, aber Beginn der Trockenbehandlung im zweiten Jahr

e) Kontrolle (keine Behandlung, aber kontinuierliche Wässerung wie im ersten Jahr)

Als abhängige Variable wurde neben der Biomasseproduktion auch die Menge an nekrotischem (d. h. abgestorbenem) Gewebe am Ende des Experimentes ermittelt.

3 Ergebnisse

N-Düngung erhöhte die Biomasseproduktion der Besenheide (oberirdisch und unterirdisch) im einjährigen Versuch um den Faktor 1,2 (Tab. 1). Auffällig ist aber, dass sich die oberirdische Biomasse vergrößerte, während sich die unterirdische Biomasse (also Wurzelbiomasse) verkleinerte. Dadurch erhöhte sich das Spross-Wurzel-Verhältnis (Verhältnis von oberirdischer zu unterirdischer Biomasse) von 1,6 auf 4,3 (Tab. 1).

Auch im zweijährigen Gewächshausversuch, in dem die Wirkung von N-Düngung und Trockenheit einschließlich möglicher Interaktionen untersucht wurde, reagierte die Besenheide positiv

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

4 Diskussion

Die Ergebnisse beider Experimente zeigen, dass der Wuchs der Besenheide N-limitiert war. Dieser Befund lässt sich auf Freilandbedingungen übertragen, da sich auch in Freilandexperimenten in der Lüneburger Heide der Wuchs der Besenheide als N-limitiert erwies (FALK et al. 2009, VON OHEIMB et al. 2010). Im zweiten Gewächshausexperiment wurde untersucht, welche Auswirkungen N-Düngung und Trockenheitsereignisse auf den Wuchs und die Vitalität von *Calluna*-Pflanzen haben. Dabei wurde

Tab. 1: Mittelwerte und Standardfehler (in Klammern) der oberirdischen, unterirdischen und gesamten Biomasse (in mg Trockengewicht (TG)) sowie das Verhältnis aus der oberirdischen und unterirdischen Biomasse für Einzelpflanzen (in einem Versuchstopf) von *Calluna vulgaris* für die Behandlungen „N-Düngung“ und „Kontrolle“ (Daten nach FRIEDRICH et al. 2011). Signifikante Unterschiede wurden mithilfe einer ANOVA ermittelt (hochgestellte Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede auf dem Niveau $P < 0.05$; SPSS 22.0).

Behandlungen	Biomasse oberirdisch (mg TG)	Biomasse unterirdisch (mg TG)	Biomasse total (mg TG)	Spross-Wurzel-Verhältnis
N-Düngung	52,2 (4,7) ^b	12,4 (1,1) ^b	64,6 (5,5) ^b	4,3 (0,3) ^b
Kontrolle	32,5 (3,1) ^a	20,2 (1,4) ^a	52,7 (4,3) ^a	1,6 (0,1) ^a

Tab. 2: Mittelwerte und Standardabweichung (in Klammern) der oberirdischen und unterirdischen Biomasse (in mg Trockengewicht (TG)) beerntet nach dem 2. Versuchsjahr für Einzelpflanzen (in einem Versuchstopf) von *Calluna vulgaris* für die Behandlungen: a) N-Düngung (= N; 1. + 2. Versuchsjahr), b) Trockenbehandlung (= T; 1. + 2. Versuchsjahr), c) N-Düngung und Trockenbehandlung (= N + T; 1. + 2. Versuchsjahr), d) N-Düngung (1. + 2. Versuchsjahr) mit Trockenbehandlung (beginnend im 2. Versuchsjahr) und e) Kontrolle. Signifikante Unterschiede wurden mithilfe einer ANOVA mit Tukey's post-hoc Test ermittelt (hochgestellte Buchstaben indizieren signifikante Unterschiede auf dem Niveau $P < 0.05$; SPSS 22.0). Interaktionen zwischen N und T sind signifikant für die oberirdische Biomasse ($P < 0.001$), aber nicht für die unterirdische Biomasse (ermittelt mittels Linearer Modelle; SPSS 22.0).

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

bewusst eine Trockenbehandlung gewählt, die den Wuchs der (nicht gedüngten) Versuchspflanzen nicht oder wenig beeinflusst. So hatten zwei Trockenbehandlungen, in denen der Bodenwassergehalt um 30-40 % reduziert wurde, keine signifikante Auswirkung auf die oberirdisch und unterirdisch produzierte Biomasse. Bemerkenswert aber ist, dass bei solchen Pflanzen, die in beiden Versuchsjahren gedüngt, aber erst im zweiten Jahr eine Trockenbehandlung erfahren, ein signifikanter Teil der Biomasse abstarb. Dieser Befund legt die Schlussfolgerung nahe, dass N-gedüngte Pflanzen gegenüber (den bei nicht gedüngten Pflanzen unwirksamen) Trockenereignissen deutlich sensibler reagieren und somit N-Einträge und Klimawandel (hier: eine Zunahme von Trockenereignissen) interagieren können. Folgende Mechanismen könnten hierfür verantwortlich sein:

(i) N-Düngung erhöht, wie das erste Experiment sehr deutlich zeigte, das Sproß-Wurzel-Verhältnis bei *Calluna vulgaris*, sodass betroffene Individuen einer stärkeren Transpirationsbeanspruchung unterliegen (d. h. höhere Wasserdampfabgabe durch größere oberirdische Biomasse bei gleichzeitig kleinerem Wurzelwerk; MEYER-GRÜNEFELDT et al. 2015). Somit erhöht sich der Wasserstress einer N-gedüngten Pflanze bei gegebenem Trockenereignis. Diese Vergrößerung des Spross-Wurzel-Ver-

hältnisses folgt einem allgemein beobachtbaren Muster, welches auch als „Ressourcen-Optimierungs-Strategie“ (ÅGREN & FRANKLIN 2003) beschrieben wurde: Pflanzen an nährstoffreichen Standorten tendieren dazu, ein kleineres Wurzelwerk auszubilden, da die zum Wuchs benötigten Nährsalze bei höherem Nährstoffangebot auch mit einem (zur oberirdischen Biomasse relativ) kleineren Wurzelwerk in ausreichender Menge aufgenommen werden können. Der dadurch „eingesparte“ Kohlenstoff, kann somit zur Entwicklung der oberirdischen Biomasse verwendet werden, eine Reaktion, welche wiederum die Konkurrenzfähigkeit einer Pflanze um die Ressource „Licht“ verbessern kann.

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

(iii) N-Düngung nimmt zudem Einfluss auf die Wurzel-Morphologie (NOGUCHI et al. 2013). Zumindest für Baumarten

ließ sich zeigen, dass an N-gedüngten Standorten der Anteil an sehr feinen Wurzeln zunimmt (Wurzeln mit einer höheren spezifischen Oberfläche). Diese wiederum erweisen sich aber gerade bei Trockenereignissen als relativ empfindlich und zeigen demzufolge höhere Absterberaten (MEIER & LEUSCHNER 2008).

Die genannten Faktoren können jeweils einzeln oder in Zusammwirkung die Wasserversorgung der N-gedüngten *Calluna*-Pflanzen beeinträchtigt haben, sodass diese nach Düngung sensibler gegenüber Trockenheit werden. Der Effekt

ist besonders dann offensichtlich, wenn N-gedüngte Pflanzen (also mit bereits vergrößertem Spross-Wurzel-Verhältnis) Trockenstress erfahren. Demgegenüber kann der Interaktions-Effekt bei gleichzeitiger Wirkung von N-Düngung und Trockenheit schwächer (antagonistisch) sein, da Pflanzen bei Trockenheit ihre Spaltöffnungen schließen und damit auch die Aufnahme von Nährsalzen (und so auch anorganischem N) minimiert wird. Ein Effekt der N-Düngung ist dann schwächer im Vergleich zu Pflanzen mit guter Wasserversorgung (MEYER-GRÜNEFELDT et al. 2015).

Literatur

- ÅGREN, G. I. & O. FRANKLIN (2003): Root : shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. – *Annals of Botany* **92**: 795-800.
- ALBERT, K. R., T. N. MIKKELSEN, A. MICHELSEN, H. RO-POULSEN & L. VAN DER LINDEN (2011): Interactive effects of drought, elevated CO₂ and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. – *Journal of Plant Physiology* **168**: 1550-1561.
- BOBBINK, R., K. HICKS, J. GALLOWAY, T. SPRANGER, R. ALKEMADE, M. ASHMORE, M. BUSTAMANTE, S. CINDERBY, E. DAVIDSON, F. DENTENER, B. EMMETT, J. M. ERISMAN, M. FENN, F. GILLIAM, A. NORDIN, L. PARDO & W. DE VRIES (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. – *Ecological Applications* **20**: 30-59.
- DUPRÈ, C., C. J. STEVENS, T. RANKE, A. BLEEKER, C. PEPLER-LISBACH, D. J. G. GOWING, N. B. DISE, E. DORLAND, R. BOBBINK & M. DIEKMANN (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. – *Global Change Biology* **16**: 344-357.

- FALK, K., U. FRIEDRICH, G. VON OHEIMB, K. MISCHKE, K. MERKLE, H. MEYER & W. HÄRDTLE (2009): *Molinia caerulea* responses to N and P fertilisation in a dry heathland ecosystem (NW-Germany). – *Plant Ecology* **209**: 47-56.
- FRIEDRICH, U., G. VON OHEIMB, C. DZIEDEK, W. U. KRIEBITZSCH, K. SELBMANN & W. HÄRDTLE (2011): Mechanisms of purple moor-grass (*Molinia caerulea*) encroachment in dry heathland ecosystems with chronic nitrogen inputs. – *Environmental Pollution* **159**: 3553-3559.
- FRIEDRICH, U., G. VON OHEIMB, W. U. KRIEBITZSCH, K. SCHLESSELMANN, M. S. WEBER & W. HÄRDTLE (2012): Nitrogen deposition increases susceptibility to drought – experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench. – *Plant and Soil* **353**: 59-71.
- GALLOWAY, J. N., F. J. DENTENER, D. G. CAPONE, E. W. BOYER, R. W. HOWARTH, S. P. SEITZINGER, G. P. ASNER, C. C. CLEVELAND, P. A. GREEN, E. A. HOLLAND, D. M. KARL, A. F. MICHAELS, J. H. PORTER, A. R. TOWNSEND & C. J. VOROSMARTY (2004): Nitrogen cycles: past, present, and future. – *Biogeochemistry* **70**: 153-226.
- GORISSEN, A., A. TIETEMA, N. N. JOOSTEN, M. ESTIARTE, J. PENUELAS, A. SOWERBY, B. A. EMMETT & C. BEIER (2004): Climate change affects carbon allocation to the soil in shrublands. – *Ecosystems* **7**: 650-661.
- HÄRDTLE, W., M. MEYER-GRÜNEFELDT & G. VON OHEIMB (2013): Atmosphärische Stickstoffeinträge als Ursache für Artenwandel und Artenschwund – Mechanismen und Interaktionen mit Klimawandel am Beispiel von Heideökosystemen. – *Berichte der Reinhold-Tuexen-Gesellschaft* **25**: 37-47.
- HOFLAND-ZIJLSTRA, J. D. & F. BERENDSE (2009): The effect of nutrient supply and light intensity on tannins and mycorrhizal colonisation in Dutch heathland ecosystems. – *Plant Ecology* **201**: 661-675.
- IPCC (2007): *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- MEIER, I. C. & LEUSCHNER C. (2008): Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. – *Global Change Biology* **14**: 2081-2095.
- MEYER-GRÜNEFELDT, M., L. CALVO, E. MARCOS, G. VON OHEIMB & W. HÄRDTLE (2015): Impacts of drought and nitrogen addition on *Calluna*-heathlands differ with plant life-history stage. – *Journal of Ecology* **103**: 1141-1152.

- NOGUCHI, K., NAGAKURA, J. & KANEKO, S. (2013): Biomass and morphology of fine roots of sugi (*Cryptomeria japonica*) after 3 years of nitrogen fertilization. *Front Plant Sci.* doi:10.3389/fpls.2013.00347.
- PHOENIX, G. K., B. A. EMMETT, A. J. BRITTON, S. J. M. CAPORN, N. B. DISE, R. HELLIWELL, L. JONES, J. R. LEAKE, I. D. LEITH, L. J. SHEPPARD, A. SOWERBY, M. G. PILKINGTON, E. C. ROWE, M. R. ASHMOREK & S. A. POWER (2012): Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. – *Global Change Biology* **18**: 1197-1215.
- SALA, O. E., F. S. CHAPIN, J. J. ARMESTO, E. BERLOW, J. BLOOMFIELD, R. DIRZO, E. HUBER-SANWALD, L. F. HUENNEKE, R. B. JACKSON, A. KINZIG, R. LEEMANS, D. M. LODGE, H. A. MOONEY, M. OESTERHELD, N. L. POFF, M. T. SYKES, B. H. WALKER, M. WALKER & D. H. WALL (2000): Global biodiversity scenarios for the year 2100. – *Science* **287**: 1770-1774.
- VON OHEIMB, G., S. A. POWER, K. FALK, U. FRIEDRICH, A. MOHAMED, A. KRUG, N. BOSCHATZKE & W. HÄRDTLE (2010): N:P Ratio and the Nature of Nutrient Limitation in *Calluna*-Dominated Heathlands. – *Ecosystems* **13**: 317-327.
- ZAVALETA, E. S., B. D. THOMAS, N. R. CHIARIELLO, G. P. ASNER, M. R. SHAW & C. B. FIELD (2003): Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America* **100**: 9892-9893.

Anschrift der Verfasserin/des Verfassers:

Werner Härdtle und Maren Meyer-Grünefeldt

Universität Lüneburg

Institut für Ökologie

Scharnhorststraße 1

21335 Lüneburg

E-Mail: haerdtle@leuphana.de