



Universität für Bodenkultur Wien

# **Ökophysiologie der jungen Weißtanne (*Abies alba* Mill.) auf wasser- und nährstofflimitierten Standorten in den Nördlichen Kalkalpen**

**Masterarbeit**

zur Erlangung des akademischen Grades  
Diplom-Ingenieur (Dipl.-Ing.) der Forstwissenschaften

eingereicht von

**Lisa Marie Leyerer**

Betreuer:

**Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr.nat.techn. Klaus Katzensteiner**

Institut für Waldökologie

Department für Wald- und Bodenwissenschaften

Universität für Bodenkultur Wien

Wien, März 2021



**Universität für Bodenkultur Wien**

**Eidesstattliche Erklärung**

Ich erkläre hiermit eidesstattlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne fremde Hilfe verfasst habe, keine anderen als die angegebenen Quellen verwendet habe und die den benutzten Quellen wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

.....  
Datum, Unterschrift

# Inhaltsverzeichnis

<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>6</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>7</b>
<b>1 Einleitung und Fragestellung</b> .....	<b>8</b>
<b>2 Grundlagen und Stand des Wissens</b> .....	<b>10</b>
<b>2.1 Limitierende Standortsfaktoren in den Nördlichen Kalkalpen</b> .....	<b>10</b>
2.1.1 <i>Klima</i> .....	11
2.1.2 <i>Lage</i> .....	12
2.1.3 <i>Vegetation</i> .....	12
2.1.4 <i>Geologie und Boden</i> .....	13
<b>2.2 Wasserversorgung der Pflanzen</b> .....	<b>17</b>
2.2.1 <i>Der Wasserkreislauf</i> .....	17
2.2.2 <i>Das Wasserpotential</i> .....	17
<b>2.3 Nährstoffversorgung der Pflanzen</b> .....	<b>18</b>
2.3.1 <i>Essentielle Pflanzennährstoffe</i> .....	18
2.3.2 <i>Nährstofftransport und -aufnahme</i> .....	20
2.3.3 <i>Mykorrhiza</i> .....	21
<b>2.4 Pflanzliche Stressreaktionen auf Wasser- und Nährstoffmangel</b> .....	<b>22</b>
2.4.1 <i>Von der Limitierung zum Stress</i> .....	22
2.4.2 <i>Physiologie: Photosyntheserate und stomatäre Leitfähigkeit</i> .....	23
2.4.3 <i>Wachstumsreaktionen</i> .....	25
2.4.4 <i>Wurzelentwicklung und Mykorrhiza</i> .....	26
<b>2.5 Ökologie der Tanne</b> .....	<b>27</b>
2.5.1 <i>Natürliches Vorkommen</i> .....	27
2.5.2 <i>Eigenschaften, Standortansprüche und Gefährdungen</i> .....	28
<b>3 Material und Methoden</b> .....	<b>29</b>
<b>3.1 Versuchsflächen</b> .....	<b>29</b>
3.1.1 <i>Lage</i> .....	29
3.1.2 <i>Klima</i> .....	30
3.1.3 <i>Geologie und Boden</i> .....	30
3.1.4 <i>Vegetation</i> .....	31

3.1.5 Überblick Standortsmerkmale .....	34
<b>3.2 Versuchsdesign .....</b>	<b>34</b>
<b>3.3 Messungen und Bodenbeprobung .....</b>	<b>36</b>
3.3.1 Biometrische Messungen.....	36
3.3.2 Physiologische Messungen .....	36
3.3.3 Bodenbeprobung .....	38
<b>3.4 Laboranalysen .....</b>	<b>40</b>
3.4.1 Nadelanalyse.....	40
3.4.2 Bodenanalyse .....	41
3.4.3 Wurzelanalyse.....	42
<b>3.5 Datenanalyse .....</b>	<b>44</b>
3.5.1 Formeln und Berechnungen .....	44
3.5.2 Statistische Datenauswertung .....	47
<b>4 Ergebnisse .....</b>	<b>48</b>
<b>4.1 Bodeneigenschaften .....</b>	<b>48</b>
4.1.1 Mächtigkeit, Bodenfeuchte und pH-Wert .....	48
4.1.2 Stickstoff- und Kohlenstoffvorräte .....	49
4.1.3 Nährstoff- und Spurenelementgehalte.....	50
<b>4.2 Pflanzenernährung .....</b>	<b>54</b>
4.2.1 Nährstoff- und Spurenelementgehalte der Nadeln.....	54
4.2.2 Nährstoff- und Spurenelementmangel .....	57
4.2.3 Einflussfaktoren auf den Nadel-Nährstoff- und Spurenelementgehalt .....	58
4.2.4 Korrelationen der Nährstoff- und Spurenelementgehalte Nadeln - Boden.....	59
<b>4.3 Physiologie.....</b>	<b>61</b>
4.3.1 Photosyntheserate $A$ , stomatäre Leitfähigkeit $g_s$ und Blattwasserpotential $\Psi$ .....	61
4.3.2 Einflussfaktoren Baumart und Standort.....	62
4.3.3 Korrelationen von $A$ , $g_s$ und $\Psi$ .....	63
<b>4.4 Morphologie .....</b>	<b>66</b>
4.4.1 Baumhöhe, Terminaltrieblänge, 100-Nadel-Trockengewicht und $SLA$ .....	66
4.4.2 Einflussfaktoren Baumart und Standort.....	67
4.4.3 Korrelationen zwischen Baumhöhe und Nadel-Nährstoffgehalt .....	68

<b>4.5</b>	<b>Wurzelverteilung und Mykorrhizierung.....</b>	<b>69</b>
4.5.1	<i>Mykorrhizierungsgrad.....</i>	69
4.5.2	<i>Korrelationen zwischen Mykorrhizierungsgrad und Nährstoff- und Spurenelementgehalt in Boden und Nadeln .....</i>	70
4.5.3	<i>Bodendurchwurzelung.....</i>	72
4.5.4	<i>Morphologische Wurzeigenschaften.....</i>	72
4.5.5	<i>Einfluss von Baumart und Standort .....</i>	74
4.5.6	<i>Korrelationen zwischen Wurzeigenschaften und Nährstoff- und Spurenelementgehalt in Boden und Nadeln .....</i>	74
<b>5</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>77</b>
<b>5.1</b>	<b>Der Einfluss von Boden und Geologie.....</b>	<b>77</b>
5.1.1	<i>Bodeneigenschaften der beiden Versuchsflächen.....</i>	77
5.1.2	<i>Auswirkungen von Boden und Geologie auf die Pflanzenernährung.....</i>	81
<b>5.2</b>	<b>Photosynthese, Wachstum, Wurzelverteilung und Mykorrhizierung .....</b>	<b>84</b>
5.2.1	<i>Photosynthese .....</i>	84
5.2.2	<i>Wachstum.....</i>	85
5.2.3	<i>Wurzelverteilung und Mykorrhizierung.....</i>	86
<b>5.3</b>	<b>Physiologische baumartenspezifische Unterschiede.....</b>	<b>88</b>
<b>6</b>	<b>Schlussfolgerung .....</b>	<b>90</b>
<b>7</b>	<b>Quellenverzeichnis.....</b>	<b>92</b>
<b>8</b>	<b>Abbildungsverzeichnis .....</b>	<b>104</b>
<b>9</b>	<b>Tabellenverzeichnis.....</b>	<b>106</b>
<b>10</b>	<b>Glossar .....</b>	<b>109</b>

## Zusammenfassung

Die Waldverjüngung in den Nördlichen Kalkalpen wird oft durch eine Vielzahl von ungünstigen Umweltfaktoren beeinflusst. Vor allem länger andauernde Trockenperioden können dort auf flachgründigen Böden mit geringer Wasserspeicherkapazität und eingeschränkter Nährstoffversorgung ein bedeutendes Verjüngungshemmnis darstellen. Die Wechselwirkungen zwischen Substrat, Mineralstoffernährung und Trockenstressreaktion auf derartigen Standorten wurden für die Baumarten Buche, Bergahorn, Fichte und Lärche bereits beschrieben. Entsprechende Untersuchungen an der Tanne fehlen jedoch noch. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist deshalb, Photosyntheseleistung, Wachstum, Wurzelentwicklung und Ektomykorrhizierung der Tanne auf wasser- und nährstofflimitierten Standorten in den Nördlichen Kalkalpen zu messen und die Zusammenhänge zwischen physiologischen Reaktionen dieser Baumart und Bodeneigenschaften darzustellen. Dazu wurden physiologische, biometrische und ernährungskundliche Messungen an 32 Jungpflanzen (24 Tanne, 8 Fichte) auf je einem Kalk- und einem Dolomitstandort durchgeführt. Parallel dazu wurden an jedem Pflanzenstandort Bodeneigenschaften sowie Nährstoff- und Spurenelementgehalte analysiert. Die flachgründigen Rendzinen mit unterschiedlichem Braunlehmeinfluss und Amphihumusdynamik zeigen eine ungünstige Phosphorversorgung und eine Stickstoff- und Manganimmobilisierung im Auflagehumus. Insgesamt herrscht auf Dolomit eine ungünstigere Nährstoff- und Spurenelementversorgung als auf Kalk. Sowohl bei der Tanne als auch bei der Fichte liegt auf beiden Standorten ausgeprägter Nährstoff- und Spurenelementmangel vor. Photosyntheseleistung und Wachstum liegen bei beiden Baumarten auf dem Dolomitstandort niedriger. Bei der Tanne wurden im Vergleich zur Fichte geringere Werte für Photosyntheserate  $A$ , stomatare Leitfähigkeit  $g_s$  und Blattwasserpotential  $\Psi$  gemessen. Hingegen zeigt die Tanne auf dem Dolomitstandort einen höheren Anteil mykorrhizierter Wurzelspitzen, höhere Feinwurzelbiomassen sowie signifikant höhere Terminaltrieblängen als die Fichte. Die gewonnenen Ergebnisse lassen damit auf eine bessere Anpassung der Tanne an die Standortbedingungen der Dolomitböden und eine geringere Anfälligkeit gegenüber Trockenstress schließen.

**Schlüsselwörter:** Dolomit, Nördliche Kalkalpen, Trockenstress, Nährstoffmangel, Photosyntheserate, Blattwasserpotential, Ektomykorrhiza.

## Abstract

Mountain forests in the Northern Calcareous Alps are prone to a number of environmental stresses. Shallow soils with poor water storage capacity and low nutrient supply provide unfavourable conditions for young seedlings and inhibit successful tree regeneration. In previous studies, growth and development of young beech, sycamore, spruce and larch were tested on these sites, respective information on silver fir is however lacking. The aim of the present study is to investigate the physiological status, growth, root development and the abundance of ectomycorrhizal symbiosis of silver fir at water- and nutrient-restricted sites in the Northern Calcareous Alps and to determine the influence of soil properties and tree species upon physiological reactions. For this purpose, we recorded biometric and physiological parameters and foliar nutrient concentrations of 32 young tree individuals (24 of silver fir, 8 of spruce) growing on two different sites, one on dolomite and one on limestone bedrock. In addition, soil morphological and physical properties and nutrient content were measured for each tree site. Shallow Leptosols with well established "Amphi" humus forms show unfavourable phosphorus supply and nitrogen and manganese immobilization in the forest floor, in particular on dolomite substrate. Both spruce and silver fir have very low foliar nutrient concentrations, particularly a severe deficiency of nitrogen, phosphorus and manganese. Physiological performance and growth are lower on dolomite soils for both tree species. Compared to spruce, silver fir showed lower values for photosynthetic rate  $A$ , stomatal conductivity  $g_s$  and leaf water potential  $\Psi$ . Silver fir at dolomite sites had however a higher abundance of ectomycorrhizal root tips as well as higher fine root biomass and significantly higher annual shoot increment compared to spruce. Hence the results of our study provide an indication that silver fir comprises improved adaption to dolomite site properties as well as lower vulnerability to drought stress.

**Keywords:** dolomite, Northern Calcareous Alps, drought stress, nutrient deficiency, photosynthetic rate, leaf water potential, ectomycorrhiza.

# 1 Einleitung und Fragestellung

Bergwälder in den Nördlichen Kalkalpen erfüllen eine Vielzahl von Funktionen, wie z.B. Schutz des Standorts vor Bodenerosion oder Schutz von Siedlungen vor Naturgefahren. Durch intensive Bewirtschaftung, natürliche Störungen, ungünstige Standortbedingungen und Klimaänderung geraten diese Wälder allerdings zunehmend unter Belastung. Insbesondere die fehlende Verjüngung und eine ungeeignete Baumartenzusammensetzung führen zu überalterten, instabilen Beständen und in weiterer Folge zu einem Verlust der wichtigen Waldfunktionen (KATZENSTEINER et al. 2016).

Das länderübergreifende Interreg-Projekt „StratAlp“ versucht dieser Entwicklung entgegenzusteuern und erarbeitet Strategien zur nachhaltigen Bewirtschaftung, Stabilisierung und Verjüngung der Bergwälder in den Nördlichen Kalkalpen. Besonderes Augenmerk wird dabei auf die Sicherung einer standortgerechten Baumverjüngung unter Berücksichtigung der charakteristischen Standortseigenschaften in den Nördlichen Kalkalpen gelegt: Auf vielen Standorten führen eingeschränkte Wasserspeicherkapazität und geringe Nährstoffverfügbarkeit der Böden vor allem bei Jungpflanzen häufig zu Entwicklungsstörungen und stellen ein bedeutendes Verjüngungshemmnis dar. Kenntnisse über die Empfindlichkeit von Jungpflanzen verschiedener Baumarten gegenüber Trockenheit und Nährstoffmangel bilden daher bei der Verjüngungsplanung die Grundlage zur Einschätzung der standörtlichen Risiken und Potentiale. Aus diesem Grund wurde im Rahmen des StratAlp-Projekts unter anderem die Entwicklung von Jungpflanzen bei eingeschränkter Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit erforscht. Pflanzenphysiologische Messungen an Buche, Bergahorn, Fichte und Lärche auf unterschiedlichen Substraten in den Nördlichen Kalkalpen wurden bereits durchgeführt, entsprechende Untersuchungen an der Tanne fehlen jedoch noch.

Die Tanne gehört zu den Hauptbaumarten der montanen Höhenstufe in den Nördlichen Kalkalpen. Aufgrund der Schäden in fichtendominierten Beständen durch Windwürfe und Borkenkäferbefall in den vergangenen Jahrzehnten sowie der prognostizierten Klimaveränderung wird in der Forstwirtschaft eine Erhöhung des Tannenanteils immer wieder intensiv diskutiert. Auch vor diesem aktuellen Hintergrund bedarf es deshalb wissenschaftlicher Untersuchungen zur Ökophysiologie der Tanne.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist daher die Untersuchung von Physiologie, Wachstum, Wurzelverteilung und Mykorrhizierung von Jungpflanzen der Tanne auf wasser- und nährstofflimitierten Dolomit- und Kalkstandorten in den Nördlichen Kalkalpen. Um einen Baumartenvergleich zu ermöglichen, wurden dieselben Untersuchungen auch an der Fichte in geringerer Stichprobenanzahl durchgeführt. Die Ergebnisse sollen als Entscheidungsgrundlage dienen, um mit der richtigen Standorts- und Baumartenwahl und der gezielten Förderung von standortgerechten Baumarten die Resilienz von Bergwaldökosystemen zu stärken und für die Zukunft zu sichern.

Im Rahmen der Vorbereitungen für diese Untersuchung wurden folgende Forschungsfragen formuliert:

- i. Wie entwickeln sich Tannen und Fichten hinsichtlich Photosyntheseleistung, Wachstum, Wurzelverteilung und Mykorrhizierung in Aufforstungen auf Böden mit eingeschränkter Wasserspeicherkapazität und geringer Nährstoffverfügbarkeit in den Nördlichen Kalkalpen?
- ii. Welchen Einfluss haben Bodeneigenschaften und geologisches Ausgangssubstrat auf die Pflanzenentwicklung? Besteht hinsichtlich Photosyntheseleistung, Wachstum, Wurzelverteilung und Mykorrhizierung von Tanne und Fichte ein substratabhängiger Unterschied zwischen Dolomit und Kalk?
- iii. Wie unterscheiden sich physiologische Kenngrößen von Tanne und Fichte auf diesen Standorten gegenüber anderen Baumarten?

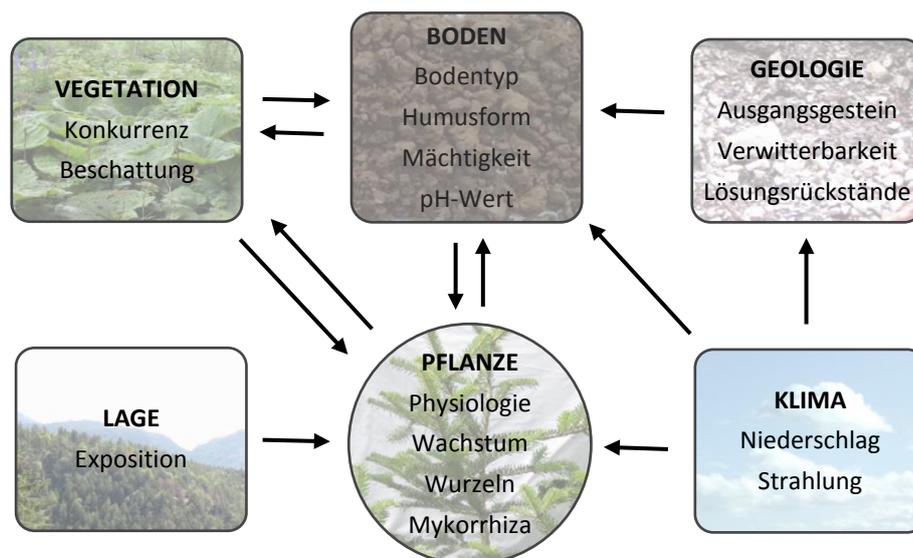
Zur Beantwortung dieser Fragen wurden an Jungpflanzen von Tanne und Fichte auf den unterschiedlichen Substraten Dolomit und Kalk physiologische Messungen, biometrische Messungen ober- und unterirdischer Pflanzenteile, die Analyse des Ernährungszustands sowie die mikroskopische Untersuchung der mykorrhizierten Wurzeln durchgeführt. Zur Erhebung der Bodeneigenschaften erfolgte an jedem Pflanzenstandort eine Bodenansprache, zusätzlich wurden Bodenproben gewonnen und im Labor analysiert. Die gewonnenen Messergebnisse sollen es ermöglichen, Rückschlüsse über die Stresstoleranz der beiden Baumarten zu ziehen, sowie Zusammenhänge zwischen Stressreaktion, Baumart, Bodeneigenschaften und Ausgangsgestein darzustellen und diese zu diskutieren.

## 2 Grundlagen und Stand des Wissens

### 2.1 Limitierende Standortfaktoren in den Nördlichen Kalkalpen

Die Entwicklung von Pflanzen unterliegt stets dem Einfluss von Umweltbedingungen. Lage, Klima, Boden, Geologie und Vegetation bestimmen im Wesentlichen die Verfügbarkeit der vorhandenen Energie-, Wasser- und Nährstoffressourcen für Pflanzen. Daneben nehmen auch die menschliche Nutzungsgeschichte und stochastische Effekte wie Stürme, Frost etc. Einfluss auf den jeweiligen Standort (ENGLISCH 2009, KATZENSTEINER 2018).

In den meisten Lebensräumen unterliegen Ressourcen stets natürlichen Schwankungen und stehen nur begrenzt zur Verfügung. Besonders Gebirgswälder stehen unter dem Einfluss einer Vielzahl von Limitierungen (vgl. Kap. 2.4.1), in den Nördlichen Kalkalpen zählen neben Temperaturextremen vor allem Wasser- und Nährstoffrestriktionen zu den häufigsten Stressfaktoren für Wälder (WEIS et al. 2014, KATZENSTEINER et al. 2016). Der Grund dafür liegt in der für Gebirgsstandorte typischen Ausprägung von Lage, Klima, Boden, Geologie und Vegetation, aber auch in der jahrhundertelangen Bewirtschaftung durch den Menschen. Abbildung 1 zeigt einen Überblick über die Einflussnahme der Standortfaktoren auf die Pflanzenentwicklung in den Nördlichen Kalkalpen:



*Abb. 1 Einfluss der Standortfaktoren auf die Pflanzenentwicklung.*

Die dargestellten Standortfaktoren nehmen einerseits direkten Einfluss auf die Pflanzenentwicklung, zusätzlich treten jedoch eine Vielzahl von Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Faktoren auf, es kommt daher oft zu synergistischen Effekten.

### *2.1.1 Klima*

Das Klima in den Nördlichen Kalkalpen ist kühlhumid und gekennzeichnet durch hohe Jahresniederschläge, die durch die Stauwirkung der Alpen und der damit verbundenen adiabatischen Abkühlung der Luftmassen entstehen. Nach BAIER zählen „die Nördlichen Kalkalpen mit [jährlichen] Niederschlägen zwischen 1200 bis 2500 mm ... [zu den] niederschlagsreichsten Gebiete[n] Mitteleuropas“ (BAIER 2006, S. 5). Es herrscht ein charakteristisches Niederschlagsmaximum in den Sommermonaten sowie Niederschlagsminima im Frühjahr und Herbst. Die Jahresmitteltemperatur sinkt mit zunehmender Meereshöhe und beträgt in mittelmontaner Höhenlage rund 6°C, in der Vegetationszeit von Mai bis Oktober rund 13°C (KILIAN et al. 1994, BAIER 2006, WEIS et al. 2014).

Durch die Klimaveränderung kommt es allerdings seit mehreren Jahrzehnten zu einem Anstieg der Jahresmitteltemperatur. Für das 21. Jahrhundert werden ein weiterer Temperaturanstieg, eine Abnahme der Niederschläge und der relativen Luftfeuchtigkeit während der Vegetationszeit im Sommer, sowie eine ansteigende Globalstrahlung prognostiziert. Auch mit einer generellen Zunahme von längeren Hitze- und Trockenperioden wird gerechnet. Daneben wird durch die Temperaturzunahme ein Anstieg der Schneefallgrenze erwartet (GOBIET et al. 2014, ÁCS et al. 2017).

Damit kann sich durch die fehlende Schneedecke Bodentrockenheit insbesondere im niederschlagsärmeren Frühjahr verstärken. PRIETZEL et al. zeigten außerdem, dass ein Anstieg von Luft- und Bodentemperaturen zu einer Abnahme der Bodenhumusvorräte führen kann. Montane Dolomit- und Kalkstandorte mit hohem Anteil an organischem Material sind davon besonders betroffen, daher ist auf diesen Böden aufgrund von Humusschwund eine weitere Verminderung der Wasserspeicherkapazität zu erwarten (PRIETZEL et al. 2016). Durch die Summe dieser klimatischen Faktoren kann Trockenstress deshalb für Wälder der Nördlichen Kalkalpen trotz der hohen Jahresniederschläge zunehmend zum Problem werden.

### *2.1.2 Lage*

Neben dem Klima beeinflusst auch die Lage den Ressourcenhaushalt. Hangrichtung, Hangneigung und Geländeform wirken sich maßgeblich auf Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse aus. Besonders auf südexponierten, steilen Hängen führt eine hohe Sonneneinstrahlung zu stärkerer Erwärmung und damit zu einer erhöhten Evapotranspiration der Pflanzen. Ebenso sind südexponierte Standorte mit hoher Hangneigung häufiger schneefrei und daher anfällig für starke Schwankungen der Bodentemperatur, Frosttrocknis und Bodenaustrocknung im Frühjahr (BAIER 2006, STIEGLER und BINDER 2013). Zudem sind steile Hänge durch Erosion gefährdet, langanhaltende Erosion kann auf diesen Standorten die Bodenbildung verhindern (LEITGEB et al. 2013).

### *2.1.3 Vegetation*

Die Vegetation am Standort ist vor allem für die erfolgreiche Etablierung der Baumverjüngung von Bedeutung. Eine vorhandene Überschirmung oder Vorausverjüngung sorgt für ausgeglichene Temperatur-, Feuchtigkeits- und Windverhältnisse in Bodennähe und damit für günstige Keim- und Wuchsbedingungen für Jungpflanzen. Auf größeren, durch Störungen entstandenen Freiflächen herrschen einerseits günstige Lichtverhältnisse für die Verjüngung, die fehlende Überschirmung führt jedoch auch zu höheren Temperaturschwankungen, höherer Strahlungsintensität, starker Bodenerwärmung und raschem Humusabbau (BRANG 1998, AUSSENAC 2000, ARX et al. 2012, PRÖLL et al. 2016, SIMON et al. 2019). In diesem Zusammenhang besteht besonders für dunkle Humusaufgaben in südexponierten Lagen durch die schnellere Erwärmung erhöhte Austrocknungsgefahr (BRANG 1995). Vor allem für die Baumverjüngung von Fichte, Tanne und Buche herrschen daher auf überschirmten oder vorausverjüngten Flächen günstigere Entwicklungsbedingungen als auf Freiflächen (PRÖLL et al. 2016). In Abhängigkeit der Art kann sich auch Pioniervegetation durch Bindung von mineralisierten Nährstoffen, Bodenbeschattung und Verbissablenkung durchaus günstig auf die Verjüngung auswirken (BERTNESS und CALLAWAY 1994, RÖHRIG et al. 2006, DIWOLD et al. 2010), häufig stellt jedoch dichte Begleitvegetation durch Licht-, Wasser- und Nährstoffkonkurrenz einen verjüngungshemmenden Faktor dar (DIACI et al. 2005, CUNNINGHAM et al. 2006, PRÖLL et al. 2016).

### 2.1.4 Geologie und Boden

Die entscheidende Rolle für den Wasser- und Nährstoffhaushalt im Boden spielen neben Klima, Lage und Vegetation die jeweiligen Bodeneigenschaften: Bodentyp und Humusform, Skelettanteil, Zusammensetzung und Mächtigkeit von Humusaufgabe und Mineralboden, pH-Wert, Wasserspeicherkapazität, Wasser- und Nährstoffgehalt und viele weitere Parameter bestimmen die Ressourcenverfügbarkeit für Pflanzen und nehmen somit Einfluss auf Wachstum und Physiologie. Diese Bodenparameter werden insbesondere durch das geologische Ausgangssubstrat beeinflusst. In den Nördlichen Kalkalpen bilden vor allem Carbonatgesteine der Trias, wie z.B. Wettersteinkalk und Hauptdolomit das Grundgestein (BAIER 2006, LEITGEB et al. 2013, STAHR 2014, GILD et al. 2018).

Beim weißen bis lichtgrauen Wettersteinkalk handelt es sich um sehr reines  $\text{CaCO}_3$  (bis zu 99%  $\text{CaCO}_3$ -Anteil). Der Wettersteinkalk ist gekennzeichnet durch gute Löslichkeit in Säuren und daher anfällig gegenüber chemischer Verwitterung. Er bildet häufig massige, glatte Formen. Der mittelgraue bis grau-braune Dolomit besteht hauptsächlich aus  $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$  (bis zu 99%  $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ -Anteil) und ist im Vergleich zum Kalkgestein etwas härter, deutlich spröder und sehr viel verwitterungsbeständiger gegenüber Säure (BAIER 2006, PFIFFNER et al. 2012, STAHR 2014). Durch seine hohe Porosität bildet Dolomit oft stark zerklüftete Formationen. Über diesen kluffenreichen Untergrund werden Niederschläge oft rasch abgeleitet, daher neigen Böden auf Dolomit trotz der hohen Jahresniederschläge verstärkt zur Austrocknung (BAIER 2006, WEIS et al. 2014). Sowohl der Wettersteinkalk als auch der Hauptdolomit hinterlassen im Zuge der chemischen Lösungsverwitterung aufgrund ihres hohen Reinheitsgrades kaum Lösungsrückstände, die eine Ausbildung tiefgründiger Mineralböden ermöglichen könnten. Auf reinen Carbonatgesteinen vorkommende, verbrauchte Bodenhorizonte können daher auf die Sedimentation von spätglazialen Flugstäuben zurückgeführt werden. Nach GILD et al. führten in den Kalkalpen nach dem Abschmelzen des Eises große Staubstürme zu beträchtlichen Einträgen von v.a. silikatischen Glimmerfragmenten, welche die Ausbildung von Kalkbraunlehmen (WRB: *Cambisol*, *Terra fusca*) ermöglichten. Auch gegenwärtig erfolgen in den Nördlichen Kalkalpen äolische Einträge, die zu einer Verbesserung der Nährstoffversorgung führen können (BAIER 2006, STAHR 2014, GILD et al. 2018).

Aus diesem Grund ist ein sehr häufig anzutreffender Bodentyp in den Nördlichen Kalkalpen die Rendzina (WRB: *Lithic Leptosol*, *Rendzic Leptosol* für seichtgründige Rendzina), ein Humusboden auf festem oder lockerem Carbonatgestein mit A-C-Profil. Im kleinräumigen Bodenmosaik treten daneben v.a. in konkaven Akkumulationslagen auch Kalklehm-Rendzinen (WRB: *Leptosol*) und Kalkbraunlehme auf; auf Felsen, Block- und Schutthalden, Erosionsflächen und im Bereich von Rutschungen und Blaiken entwickeln sich hingegen vorwiegend Fels-Auflagehumusböden (WRB: evtl. *Lithic Leptosol*) und terrestrische Rohböden (WRB: *Lithic/Calcaric/Dystric Leptosol/Regosol*) (REHFUESS 1990, NESTROY et al. 2011, LEITGEB et al. 2013, STAHR 2014).

Je nach Ausprägung sind Rendzinen auf Kalk und Dolomit typischerweise skelettreich und flachgründig, für Pflanzen bietet dieser Bodentyp daher nur geringen Wurzelraum. Durch den hohen Skelettanteil und die geringe Mineralbodenmächtigkeit besitzt die Rendzina niedrige Wasserspeicherkapazitäten. Geringe Lagerungsdichten und hohes Porenvolumen können die Austrocknung des Bodens zusätzlich begünstigen (NESTROY et al. 2011, STAHR 2014).

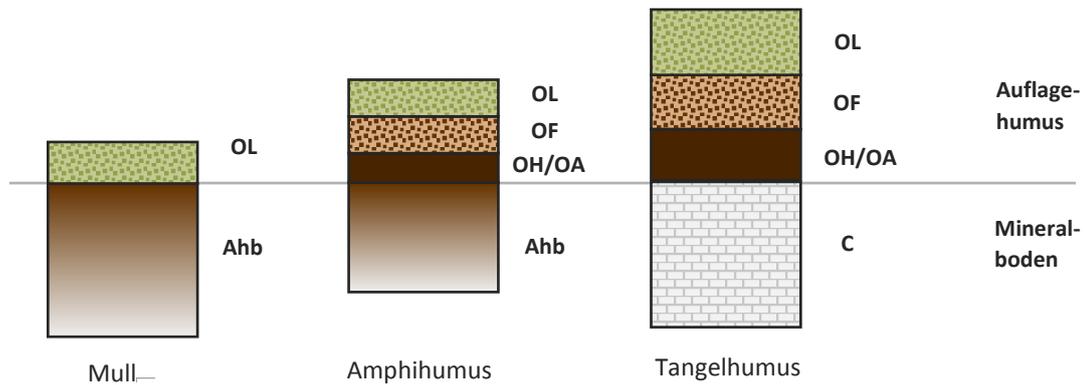
Störungen, wie z.B. Windwurf, Feuer oder Borkenkäferkalamitäten, können auf diesen flachgründigen Standorten zu einem raschen Verlust des Oberbodens führen: Durch den Verlust der Überschildung kommt es zu einer starken Veränderung der mikroklimatischen Verhältnisse und vor allem die Erhöhung der Bodentemperatur kann daraufhin zu einer erhöhten Mineralisierung und damit zu beträchtlichen Humusverlusten führen (KATZENSTEINER et al. 2017, MATTHEWS et al. 2017, MAYER et al. 2017a). Neben natürlichen Störungen führt auch die Bewirtschaftung dieser Waldstandorte (großflächige Nutzungen, Ganzbaumnutzung) zu bedeutenden Kohlenstoffverlusten (KATZENSTEINER 2003, CHRISTOPHEL et al. 2013, MAYER et al. 2020). Eine Vorverjüngung kann diesen Effekt durch die ausgleichende Wirkung auf das Mikroklima jedoch abmildern (MAYER et al. 2017b). Insbesondere auf flachgründigen Rendzina-Standorten spielt daher ein intakter, standortsgemäßer forstlicher Bewuchs eine wichtige Rolle zur Vermeidung von Humusverlust und Erosion.

Aufgrund des Ausgangsgesteins weisen Rendzinen und Kalklehm-Rendzinen hohe pH-Werte ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$  zwischen 7 und 8,5) auf und sind meist basengesättigt (meist vollständig durch Ca und Mg gesättigt). Hoher pH-Wert und gute Bodendurchlüftung bewirken

eine intensive biologische Aktivität, der A-Horizont ist daher stets biogen akkumuliert, locker und krümelig. Durch den hohen Ca-Vorrat erfolgt die Fixierung von Huminsäuren in Form von Ca-Humaten, diese sind für die dunkelbraune bis schwarze Färbung des Ahb-Horizonts verantwortlich. Ca-Humate sind besonders stabile Verbindungen, die gegen den Abbau durch Mineralisation unempfindlich sind und für den hohen Humusgehalt von Rendzinen und ein enges C/N-Verhältnis sorgen. In Rendzinen können daher außerdem auch hohe Stickstoffvorräte angereichert werden (NESTROY et al. 2011, LEITGEB et al. 2013, AMELUNG et al. 2018).

Charakteristisch für Böden auf Dolomit und Kalk ist eine unausgewogene Nährstoffversorgung: Während Magnesium (Mg) und Calcium (Ca) im Überangebot vorhanden sind, kann die Versorgung der Pflanzen insbesondere mit Phosphor (P) und Kalium (K), aber auch mit Eisen (Fe) und Mangan (Mn) oft nicht gewährleistet werden. Grund für eine geringe K-Aufnahme ist eine Kationenkonkurrenz (Ionenantagonismus) zwischen K, Ca und Mg im Boden: An den begrenzt vorhandenen Bindungsstellen der Feinwurzel-Plasmamembranen, wo die Aufnahme der Nährstoffe in Ionenform erfolgt (vgl. Kap. 2.3.2), stehen Ionen mit ähnlichen Eigenschaften in Konkurrenz zueinander. Das im Überschuss vorhandene Ca und Mg kann daher die K-Aufnahme behindern (MARSCHNER 1986, REHFUESS 1990, BAIER 2006). Die Nährstoffe P, Fe und Mn liegen vor allem im saurem Bodenmilieu als leicht lösliche Verbindungen vor. Die pH-Werte der Rendzinen im alkalischen Bereich bewirken eine Fixierung der P-, Fe und Mn-Verbindungen und somit eine erschwerte Pflanzenaufnahme (MARSCHNER 1986, REHFUESS 1990, BAIER 2004, BAIER 2006, EWALD und MELLERT 2013, REGER et al. 2014, WEIS et al. 2014). Die N-Versorgung ist in der Regel durch die intensive biologische Aktivität günstig, durch Bodenaustrocknung kann es jedoch mitunter zur Unterbrechung des N-Kreislaufes und zu N-Mangelerscheinungen kommen (REHFUESS 1990).

Auch die Humusformen in den Bergwäldern der Nördlichen Kalkalpen variieren kleinräumig, die typischen Humusformen auf Kalk- und Dolomitstandorten reichen von Mull über Amphihumus bis hin zum Tangelhumus (BAIER 2006, LEITGEB et al. 2013, ZANELLA et al. 2019). Abbildung 2 zeigt eine schematische Darstellung dieser Humusformen:



**Abb. 2** Schematische Darstellung typischer Humusformen auf Kalk modifiziert nach ZANELLA et al. (2019).

Mullrendzinen sind häufig auf degradierten Standorten (z.B. auf Störungsflächen, ehemaligen Almböden) zu finden und gekennzeichnet durch ein seichtgründiges OL-A-C-Profil mit basischer Bodenreaktion (Nomenklatur nach ZANELLA et al. 2019). Auf Standorten mit eingeschränkter Umsetzungsaktivität (z.B. durch niedrigere Temperaturen, kurze Vegetationszeit, Trockenheit, schwer zersetzbare Streu) bilden sich hingegen Böden mit OL-OF-OH-A-C-Profil. Charakteristisch für diese Amphihumusböden ist nach ZANELLA et al. das gleichzeitige Vorhandensein einer mehrere cm mächtigen organischen Auflage (OF+OH) und eines gut ausgebildeten, biogenen A-Horizonts mit einem  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ -Wert  $\geq 5$ . Beim Tangelhumus (OL-OF-OH-[A]-C-Profil) hingegen dominiert die meist 15-50 cm mächtige organische Auflage (OF+OH), ein zoogener A-Horizont fehlt grundsätzlich, kann in seltenen Fällen jedoch geringmächtig bzw. in Taschen vorhanden sein (ZANELLA et al. 2019). Amphihumus und Tangelhumus sind aufgrund der hohen Basensättigung und dem günstigen Bodenchemismus durch das unterlagernde Carbonatgestein unbedingt von den Humusformen Moder und Rohhumus abzugrenzen (BAIER 2006, ZANELLA et al. 2019). Durch die leicht saure Reaktion der organischen Auflage von Amphi- und Tangelhumus kann die Verfügbarkeit der Nährelemente (v.a. P, Fe, Mn) mittels Absenkung des pH-Wertes im angrenzenden Mineralbodenhorizont deutlich erhöht werden. Mächtige Humusaufgaben dienen zudem als wichtiger Wasserspeicher. Auf Fels-Auflagehumusböden mit O-C-Profil bildet Tangelhumus sogar die alleinige Wachstumsgrundlage für Waldbestände von durchaus guter Wüchsigkeit. Art und Mächtigkeit des Auflagehumus sind daher ausschlaggebend für die Bodeneigenschaften von Kalk- und Dolomitstandorten und können zu einer erheblichen Verbesserung der

Wasserspeicherkapazität und Nährstoffversorgung beitragen (REHFUESS 1990, BAIER 2006, NESTROY et al. 2011, LEITGEB et al. 2013).

## **2.2 Wasserversorgung der Pflanzen**

### *2.2.1 Der Wasserkreislauf*

Wasser ist einer der wichtigsten Faktoren für sämtliche Stoffwechselfvorgänge in Pflanzen. Es ist essentiell für den erfolgreichen Ablauf der Photosynthese, dient zur Aufrechterhaltung des Turgordrucks in den Zellen und als Lösungs- und Transportmittel v.a. für Nährstoffe (SPEKTRUM 1999a). Durch Evapotranspiration, Wasseraufnahme über die Wurzeln und Wassertransport innerhalb der Pflanze zirkuliert das Wasser kontinuierlich im Kreislauf Boden-Pflanze-Atmosphäre. Der Wasserbedarf einer Pflanze hängt v.a. von der Sonneneinstrahlung und weiteren meteorologischen Kennwerten, wie z.B. Sättigungsdefizit der Luft und Windeinwirkung, von der jeweiligen Pflanzenart sowie von der Menge an pflanzenverfügbaren Wasser im Boden ab (AMELUNG et al. 2018). Da das Wasser über die Wurzeln aufgenommen wird, ist neben der Wasserspeicherkapazität des Bodens vor allem seine Gründigkeit und Durchwurzelbarkeit entscheidend für die Wasserversorgung der Pflanze (AMELUNG et al. 2018).

### *2.2.2 Das Wasserpotential*

Das pflanzenverfügbare Wasser im Boden wird hauptsächlich passiv durch den Transpirationssog über die Pflanzenwurzeln aufgenommen. Der durch die Transpiration der Blätter und Nadeln verursachte Wasserverlust bewirkt dabei eine Sogwirkung, durch die das Wasser über das Xylem nach oben gezogen und unidirektional im Sprosssystem verteilt wird (AMELUNG et al. 2018). Diese Sogwirkung kann mithilfe des Wasserpotentials erklärt werden: Das Wasserpotential  $\Psi$  beschreibt die Wassersättigung eines Systems. Laut Definition versteht man darunter „die Arbeit, die geleistet werden muss, um eine Volumeneinheit Wasser aus dem betrachteten System auf das Potentialniveau ... des Bezugssystems ... zu überführen. Das Wasserpotential von reinem Wasser ist definitionsgemäß  $\Psi=0$ “ (SPEKTRUM 1999b, s.p.). Sinkt in einem Medium die Konzentration von Wassermolekülen, wird das Wasserpotential niedriger und nimmt negative Werte an. In der Natur herrscht ein

natürliches Wasserpotentialgefälle zwischen Boden, Pflanze und Luft. Das Wasserpotential der Atmosphäre ist am negativsten, das Wasserpotential im Boden ist am geringsten negativ. Durch das Bestreben von Wasser, vom Kompartiment mit dem weniger negativen Wasserpotential in das Kompartiment mit dem negativeren Wasserpotential zu diffundieren, entsteht ein Wasserkreislauf. Voraussetzung für die Wasseraufnahme der Pflanze aus dem Boden ist daher, dass der Wert für das Wasserpotential der Wurzeln negativer ist als jener des Bodens. Bei zunehmender Bodentrockenheit kann das Bodenwasserpotential so weit abnehmen, dass kein Wasser mehr über die Wurzeln aufgenommen werden kann. Da die Transpiration und damit der Wasserverlust in der Pflanze jedoch weiter voranschreiten, kann der Turgordruck in den Zellen nicht mehr aufrechterhalten werden - die Pflanze welkt. Jener Wassergehalt im Boden, bei dem die Welkeerscheinungen einer Pflanze irreversibel sind und die Turgeszenz auch nach neuerlicher Wasserzufuhr nicht mehr wiederaufgebaut werden kann, wird als *Permanenter Welkepunkt (PWP)* bezeichnet (SPEKTRUM 2000a, AMELUNG et al. 2018). Das Wasserpotential ist daher eine geeignete Messgröße, um Aufschluss über den Wasserhaushalt einer Pflanze zu erhalten. Die Messung des Wasserpotentials erfolgt mithilfe der Druckkammer nach SCHOLANDER (vgl. Kap. 3.3) (SPEKTRUM 1999b, LÜTTGE und KLUGE 2012, AMELUNG et al. 2018).

## **2.3 Nährstoffversorgung der Pflanzen**

### *2.3.1 Essentielle Pflanzennährstoffe*

Auch die ausreichende Versorgung mit Nährstoffen ist für das Wachstum und die Reproduktion von Pflanzen notwendig. Neben C (Kohlenstoff), O (Sauerstoff) und H (Wasserstoff) zählen die Makronährstoffe N (Stickstoff), P (Phosphor), K (Kalium), Ca (Calcium), Mg (Magnesium) und S (Schwefel) sowie die Mikronährstoffe Fe (Eisen), Mn (Mangan), Cu (Kupfer), B (Bor), Zn (Zink), Mo (Molybdän), Cl (Chlor) und Ni (Nickel) zu den essentiellen Pflanzennährstoffen. Fehlt einer dieser essentiellen Nährstoffe, kommt es zu Mangelercheinungen bis hin zum Absterben der Pflanze (AMELUNG et al. 2018). Im folgenden Abschnitt werden jene Nährstoffe kurz erläutert, die typischerweise auf Kalk- und Dolomitstandorten limitiert sind:

N dient vor allem als Baustein für Nukleinsäuren (DNA, RNA), Aminosäuren, Proteine und Enzyme. Als Chlorophyllbestandteil ist N wesentlich an der Photosynthese

beteiligt. Ist die N-Versorgung der Pflanze zu gering, wird das Wachstum eingeschränkt. Das in den ausgewachsenen Blättern eingebaute N wird mobilisiert und in anderen Pflanzenteilen zur Ausbildung neuer Blätter verwendet. Typische Symptome bei N-Mangel sind daher vorzeitige Blattseneszenz, Wachstumshemmungen, verkleinerte Blätter und verringertes Sprosswachstum (MARSCHNER 1986, K+S MINERALS AND AGRICULTURE GMBH 2019).

P spielt ebenfalls eine Schlüsselrolle bei der Bildung von Nukleinsäuren (DNA, RNA), der Energieübertragung (ATP), einer Vielzahl von Reaktionen bei der Photosynthese sowie im Kohlenhydrat-, Protein- und Lipidstoffwechsel und als Baustein der Zellmembran. Aufgrund der vielfältigen Funktionen von P im pflanzlichen Organismus hat ein P-Mangel daher nachteilige Auswirkungen auf zahlreiche Stoffwechselprozesse. Verminderte Zellteilung, Respiration und Photosynthese verursachen reduziertes Wachstum, ein schwach ausgebildetes Wurzelsystem und rötlich bis dunkelgrün gefärbte Blätter bzw. Nadeln (die Chlorophyllproduktion wird durch Phosphormangel in geringerem Maß eingeschränkt als das Zell- und Blattwachstum, daher steigt der relative Chlorophyllanteil in den Blättern) (MARSCHNER 1986).

K stellt das häufigste Kation im Zytoplasma der Pflanzen dar. Als Kation dient  $K^+$  dort dem Ladungsausgleich und sorgt für einen für die meisten Enzymreaktionen günstigen pH-Wert zwischen 7 und 8, daneben dient K aber auch der Proteinsynthese, der Photosynthese und dem Energietransfer. Eine wichtige Funktion übernimmt K bei der Osmoregulation und der Aufrechterhaltung des Turgordrucks, es spielt daher eine entscheidende Rolle im Wasserhaushalt der Pflanzen. Die Erhöhung oder Absenkung der K-Konzentration in den Schließzellen ermöglicht das Öffnen und Schließen der Stomata und damit die Wasserdampfabgabe der Pflanzen an die Umgebung. Durch die eingeschränkte Stomataregulierung sind Pflanzen bei einer Minderversorgung mit K daher besonders empfindlich gegenüber Trockenstress. Typische K-Mangelsymptome sind Aufhellungen der Blattränder, Spitzendürre der Nadeln, verfrühter Blatt- bzw. Nadelabwurf und Wachstumsstörungen (MARSCHNER 1986, LARCHER 1994, BENNLOCH-GONZALEZ 2010, WANG 2013).

Fe dient als Enzymbaustein und spielt für den Photosynthese- und Energiestoffwechsel sowie für die Chlorophyll- und Proteinsynthese eine wichtige Rolle. Mangelercheinungen treten in Form von Chlorosen (Gelb- bis Weißfärbung der

Blattflächen oder Nadeln, grüne Blattadern) auf. Mn ist Cofaktor von Enzymen (Photosynthese, Kohlenhydrat- und Proteinsynthese, Chlorophyllsynthese und Nitratreduktion), Mn-Mangel äußert sich in Flecken- und Streifenchlorosen an jungen Blättern und Nadeln, Spitzen- und Wipfeldürre sowie Wachstumshemmungen (MARSCHNER 1986, KABATA-PENDIAS 2010).

### *2.3.2 Nährstofftransport und -aufnahme*

In einem Kreislauf werden die Nährstoffe im Boden durch Verwitterung des Ausgangsgesteins, Mineralisierung organischer Substanz durch Bodenorganismen und atmosphärische Einträge kontinuierlich nachgeliefert. Allerdings liegt nur ein geringer Anteil der Nährstoffvorräte in direkt pflanzenverfügbarer Form vor, der Großteil ist mineralisch und organisch (ca. 98%, langfristig verfügbar) oder adsorptiv an Tonminerale bzw. Huminstoffe (ca. 2%, kurzfristig verfügbar) im Boden gebunden. Durch Verwitterung, Mineralisierung und Ionenaustauschprozesse werden die gebundenen Nährstoffe mobilisiert und können anschließend als freie Ionen in der Bodenlösung von den Pflanzen direkt aufgenommen werden (SPEKTRUM 2000b, AMELUNG et al. 2018).

Der Transport der gelösten Nährstoffe zur Pflanzenwurzel erfolgt hauptsächlich durch Massenfluss (z.B. Mg, Ca) und Diffusion (z.B.  $\text{NO}_3^-$ , P, K), als Lösungs- und Transportmittel dient Wasser. Beim Massenfluss gelangen die Nährstoffe passiv gemeinsam mit dem Wasserstrom zur Wurzel, treibende Kraft ist hierbei der Transpirationssog (vgl. Kap. 2.2.2). Durch die Nährstoffaufnahme in den Wurzelkörper entsteht eine Verarmungszone im unmittelbaren Bereich der Rhizosphäre. Dadurch wandern die Nährstoffe durch Diffusion entlang eines Konzentrationsgradienten (höhere Konzentration im Boden und geringere Konzentration im Bereich der Verarmungszone) zur Wurzel hin. Neben Temperatur und Pufferkapazität des Bodens übt der Wassergehalt einen erheblichen Einfluss auf die Diffusionsrate aus - die erfolgreiche Nährstoffaufnahme der Pflanzen ist daher stets auf eine ausreichende Wasserversorgung angewiesen. Die Aufnahme von Wasser und den darin gelösten Ionen der Nährsalze erfolgt schließlich über die Wurzelhaare (AMELUNG et al. 2018).

An der Oberfläche der Wurzelhaare stellt die Plasmamembran der Wurzelhaarzellen eine unüberwindbare Barriere für Ionen dar. Diese müssen entweder passiv (in Richtung

des Konzentrationsgradienten) oder unter Energieverbrauch aktiv (gegen den Konzentrationsgradienten) durch die Plasmamembran in das Innere der Wurzelhaarzelle geschleust werden. Der passive Transport erfolgt durch einfache Diffusion oder mittels *Carrier* und Aquaporinen (Wasserkanäle). Bei den sogenannten *Carrier* handelt es sich um katalytische Proteine in der Zellmembran, die den Membrantransport der von der Pflanze benötigten Ionen katalysieren. Jedes *Carrier*-Protein ist hoch selektiv und auf bestimmte Ionenarten bzw. Moleküle spezialisiert. Da die Anzahl der *Carrier* in der Zellmembran begrenzt ist, kann es zwischen Ionen mit ähnlichen Eigenschaften beim Andocken an den *Carrier* zu einer Ionenkonkurrenz kommen (Ionenantagonismus, vgl. Kap. 2.1.4). Eine weitere Möglichkeit des Ionentransports stellt der aktive Transport dar. Dabei transportieren *Carrier* unter Verbrauch von Energie (ATP) die Ionen dem Konzentrationsgradienten oder elektrischen Gradienten entgegengesetzt durch die Plasmamembran. Der weitere radiale Transport innerhalb der Wurzel erfolgt entweder symplastisch von Zelle zu Zelle oder apoplastisch in den Zellwänden. Im Xylemparenchym angekommen, treten Wasser und Nährstoffe in die Xylemgefäße über und werden mit dem Transpirationsstrom in das oberirdische Sprosssystem transportiert (MARSCHNER 1986, LÜTTGE und KLUGE 2012).

### 2.3.3 *Mykorrhiza*

Eine besondere Rolle bei der Nährstoffaufnahme spielt die Symbiose von Waldbäumen mit Ektomykorrhizapilzen (ECM). Durch ihr weitreichendes und fein verzweigtes Mycelium können diese ein deutlich höheres Bodenvolumen erschließen und damit im Vergleich zu Pflanzenwurzeln eine um hundert- bis tausendfach höhere absorbierende Oberfläche erreichen (LARCHER 1994). ECM sind außerdem in der Lage, durch Humusabbau oder Ausscheiden von organischen Säuren schwer verfügbare Bodennährstoffe zu mobilisieren und an die Wirtspflanze weiterzugeben (READ und PEREZ-MOREÑO 2003, BECQUER et al. 2019). Die ECM umschließen die Pflanzenwurzeln mit einem dichten Mantel aus Hyphen, die mykorrhizierten Pflanzenwurzeln schwellen daraufhin keulig an und bilden keine Wurzelhaare mehr aus. Die Hyphen dringen auch in die Wurzel bis zur Endodermis vor und bilden im interzellulären Raum der Wurzelrinde ein dichtes Hyphengeflecht, das HARTIG'sche Netz. Im Bereich des HARTIG'schen Netzes und der Apoplasten der Wurzelrinde erfolgt

schließlich der Stoffaustausch zwischen Pilz- und Pflanzenzellen (SMITH und READ 1997, LARCHER 1994, LÜTTGE und KLUGE 2012, BECQUER et al. 2019). Vor allem auf wasser- und nährstofflimitierten Standorten in borealen und temperierten Waldökosystemen erlangt die Symbiose mit ECM daher eine herausragende Bedeutung für die Baumgesundheit: Nach BECQUER et al. (2019) beziehen mykorrhizierte Pflanzen je nach Art der ECM bis zu 80% des N- und P-Bedarfs über den Pilzpartner. Der von der ECM gelieferte K-Anteil wird in der Literatur mit Werten von 5- 6% (*Picea abies*) angegeben (JENTSCHKE et al. 2001). JOURAND et al. 2014 sowie GARCIA et al. 2014 berichten von einem 35-36% höheren K-Gehalt in mykorrhizierten Pflanzen (*Acacia spirorbis* und *Eucalyptus globulus* bzw. *Pinus pinaster*) im Vergleich zu nicht mykorrhizierten Individuen. Im Gegenzug für die Lieferung von Nährstoffen erhält der Pilzpartner Photosyntheseprodukte vom Wirtsbaum. Dabei können bis zu 20% der Kohlenstoffassimilate aus der Nettoprimärproduktion an die ECM abgegeben werden (HOBBIE 2006). Neben der Versorgung mit Nährstoffen, Spurenelementen und Aminosäuren bietet die ECM für die Pflanze aber auch Schutz vor Austrocknung und erhöht die Widerstandskräfte gegen eine Vielzahl von biotischen und abiotischen Stressfaktoren (SMITH und READ 1997, LÜTTGE und KLUGE 2012, BECQUER et al. 2019).

## **2.4 Pflanzliche Stressreaktionen auf Wasser- und Nährstoffmangel**

### *2.4.1 Von der Limitierung zum Stress*

Wie in Kap. 2.1.1 beschrieben, ist die Entwicklung von Pflanzen auf nahezu allen Standorten durch limitierte Ressourcen eingeschränkt. Durch diese ökologischen Limitierungen kommt es bei Pflanzen zu einer Verlangsamung bzw. Einschränkung von Physiologie, Wachstum und Vermehrung. Dabei ist zu beachten, dass sich nicht jede Limitierung nachteilig auf die betroffene Pflanze bzw. Art auswirken muss: Zwar erreichen Pflanzen dadurch geringere Produktivitätsraten, andererseits besitzen Limitierungen einen konditionierenden Effekt auf das einzelne Individuum und ermöglichen so z.B. spezialisierten Pflanzenarten einen kompetitiven Vorteil. Treten allerdings besonders stark ausgeprägte Limitierungen auf, spricht man in der Ökologie von Stress (KÖRNER 2015, SEIDL 2018). LARCHER definiert Stress „als eine außergewöhnliche Abweichung vom Lebensoptimum ..., die zunächst reversible Veränderungen und Reaktionen auf allen Funktionsebenen des [pflanzlichen]

Organismus bewirkt, dann aber auch bleibende Folgen verursachen kann“ (LARCHER 1994, S. 255). In der Natur treten Stressfaktoren selten isoliert auf, häufig führt eine Kombination von mehreren Stressfaktoren (z.B. starke Sonneneinstrahlung, Hitzebelastung und Wassermangel) zu synergistischen Effekten (LARCHER 1994).

Stressfaktoren lösen eine messbare Stressreaktion auf molekularer, zellulärer und organischer Ebene aus: Ist eine Pflanze einer Stresssituation ausgeliefert, werden Phytohormone, wie z.B. Auxine, Cytokinine, Abszisionsäure (ABA), Ethylen u.a., freigesetzt. Die dadurch ausgelösten physiologischen Prozesse setzen stressmildernde und lebenserhaltende Anpassungs- und Reparaturmechanismen in Gang (LARCHER 1994, VERMA et al. 2016). Diese Änderung von Prozessabläufen führt entweder direkt (z.B. durch Schließen der Stomata bei Wassermangel) oder indirekt (z.B. durch den Mehrbedarf an Assimilaten für die Erneuerung von Pflanzenteilen) zu Einbußen an Photosyntheseleistung, Wachstum, Ertrag und Reproduktionserfolg (LARCHER 1994).

Je nach Dauer und Intensität der Stresseinwirkung, kann sich das Individuum entweder erfolgreich anpassen oder aber durch starke Schädigung in einen Erschöpfungszustand übergehen, der schließlich zum Tod führt (LARCHER 1994). Beobachtungen zeigten, dass die Fähigkeit zur Stressbewältigung dabei zwischen den einzelnen Baumarten unterschiedlich ausgeprägt ist und sich daraus unterschiedliche ökologische Präferenzen der verschiedenen Arten ergeben. Bezogen auf eine gesamte Art, können starke und anhaltende Stresseinwirkungen deren Konkurrenzfähigkeit mindern und letztendlich zu einer Änderung der Baumartenverbreitung und Baumartenzusammensetzung führen (KÖRNER 2015, AREND et al. 2016).

#### *2.4.2 Physiologie: Photosyntheserate und stomatäre Leitfähigkeit*

Der physiologische Prozess der Photosynthese befähigt Pflanzen zur Kohlenstoffgewinnung aus  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$  im Zuge von photochemischen und enzymatischen Prozessen und Diffusionsvorgängen. Startpunkt des Photosynthesevorganges ist die Strahlungsabsorption in den Chloroplasten. Die absorbierte Strahlung wird dort in chemische Energie in Form von ATP und NADPH umgewandelt, dabei wird  $\text{H}_2\text{O}$  reduziert und  $\text{O}_2$  entsteht (Lichtreaktion, Photosystem I und II). Mit der gewonnenen Energie werden anschließend im Calvin-Zyklus aus  $\text{CO}_2$  Kohlenhydrate gebildet (Dunkelreaktion). Die Absorptionseffizienz der Chloroplasten

hängt wesentlich vom Gehalt der photosensiblen Pigmente wie Chlorophyll, Carotin u.a. ab. Daher kann ein z.B. durch Stickstoffmangel bedingter Chlorophyllmangel (Chlorose, vgl. Kap. 2.3.1) eine erhebliche Herabsetzung der Photosyntheseleistung bewirken. Durch die Beteiligung von Mineralstoffen am Aufbau von Enzymen wie z.B. RubisCO (N), als Bestandteil von ATP und anderen Phosphaten (P), oder als Cofaktoren für Enzyme (Fe, Mn), hat die Nährstoffversorgung erhebliche Auswirkungen auf den Photosyntheseprozess (MARSCHNER 1986, LARCHER 1994, LÜTTGE und KLUGE 2012).

Das für die Photosynthese erforderliche  $\text{CO}_2$  wird durch Diffusion über die Stomata aufgenommen,  $\text{O}_2$  wird dabei abgegeben (Gaswechsel). Mithilfe von Gaswechselfmessungen kann der  $\text{CO}_2$ -Verbrauch und damit das Photosynthesevermögen von Pflanzen gemessen werden. Die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme wird dabei als *Photosyntheserate A* angegeben und entspricht der Nettophotosyntheseleistung ( $\text{CO}_2$ -Aufnahme aus der Luft abzüglich  $\text{CO}_2$ -Abgabe durch Respiration) einer Pflanze. Für immergrüne Nadelbäume liegt die *Photosyntheserate A* nach LARCHER (2003) bei ca. 7-12(15)  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bezogen auf die Blattfläche. Die *Photosyntheserate A* unterliegt den stets wechselnden Umweltbedingungen (Temperatur, Strahlung, Wasser- und Nährstoffversorgung) und zeigt daher typische Schwankungen im tages- und jahreszeitlichen Verlauf (LARCHER 1994).

Die Regulation des Gaswechsels wird durch das Öffnen bzw. Schließen der Stomata gesteuert. Das Öffnen und Schließen der Stomata erfolgt durch Turgorregulierung der Schließzellen mittels aktivem Ionentransport und Osmose (Steuerung durch Erhöhung bzw. Absenkung der  $\text{K}^+$ -Ionen in den Schließzellen, vgl. Kap. 2.3.1). Die *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  gibt Aufschluss über den Öffnungsgrad der Stomata und ist von deren Menge, Verteilung, Größe, Gestalt und Beweglichkeit abhängig. Bei geschlossenen Stomata sinkt  $g_s$  gegen Null, bei vollständig geöffneten Stomata beträgt die *maximale stomatäre Leitfähigkeit*  $g_{smax}$  bei immergrünen Nadelbäumen zwischen 60 und 200  $\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (LARCHER 1994). Im Zuge des Gaswechsels erfolgt nicht nur der Austausch von  $\text{CO}_2$  und  $\text{O}_2$ , auch  $\text{H}_2\text{O}$  wird über die Stomata an die Atmosphäre abgegeben. Das Konzentrationsgefälle zwischen Atmosphäre und Blattinnerem ist für  $\text{H}_2\text{O}$  deutlich steiler als für  $\text{CO}_2$ . Daneben bewirken auch die geringe Molekülgröße und der kürzere Diffusionsweg von  $\text{H}_2\text{O}$  (im Gegensatz zu  $\text{H}_2\text{O}$  muss  $\text{CO}_2$  ja bis in die Chloroplasten

gelangen), dass dieses deutlich schneller über die Stomata diffundiert als CO<sub>2</sub>. Das bedeutet zwangsläufig, dass weit geöffnete Stomata zwar eine maximale CO<sub>2</sub>-Aufnahme ermöglichen, gleichzeitig kommt es dadurch aber auch zu erheblichen Wasserverlusten für die Pflanze. Um das *Wasserpotential*  $\Psi$  (vgl. Kap. 2.2.2) konstant zu halten und eine Austrocknung zu verhindern, muss daher die Transpiration über die Stomata streng reguliert werden. Daher bewirkt bereits eine geringe Absenkung des *Wasserpotentials*  $\Psi$  (z.B. in Folge von Wassermangel im Boden) die Ausschüttung von ABA in den Wurzeln (*root-shoot-signal*) (HARFOUCHE et al. 2014). Durch ABA wird der Iontentransport in den Stomata aktiviert und ein vorzeitiger Spaltenschluss und damit die Unterbindung des Gasaustausches induziert. *Photosyntheserate*  $A$ , *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  und *Wasserpotential*  $\Psi$  stehen daher in enger Beziehung zueinander und werden maßgeblich durch den pflanzlichen Wasser- und Nährstoffhaushalt bestimmt (LARCHER 1994, LÜTTGE und KLUGE 2012).

Die negativen Auswirkungen einer eingeschränkten Wasser- und Nährstoffversorgung auf  $A$  und  $g_s$  von Tanne (PEGUERO-PINA et al. 2006, NOURTIER et al. 2012) und Fichte (WERTHER und HAVRANEK 2000, DITMAROVA et al. 2009) konnten auch bereits in vorhergehenden Untersuchungen gezeigt werden. PRÖLL et al. untersuchten die Reaktion von Fichte, Rotbuche, Bergahorn und Lärche auf Trockenstress und Nährstoffmangel auf verschiedenen Bodentypen in den Nördlichen Kalkalpen. Insbesondere Pflanzen auf seichtgründigen Böden sowie auf Dolomitstandorten wiesen dabei geringeres Wachstum und reduzierte Photosyntheseleistungen auf. Während Fichte und Bergahorn stärker durch geringe N- und K-Versorgung beeinflusst wurden, zeigten Rotbuche und Lärche größere Sensibilität gegenüber Trockenstress (PRÖLL et al. 2015). Untersuchungen an rumänischen Tannensämlingen von MIRON et al. (2018) und TODEA et al. (2020) ergaben eine durch Wassermangel ausgelöste Verringerung der Chlorophyllpigmente und lassen ebenfalls auf eine durch Trockenstress induzierte Verringerung der Photosyntheseaktivität schließen.

### 2.4.3 Wachstumsreaktionen

Vermindertes Wachstum ist eine häufige und unspezifische Reaktion von Pflanzen auf eine Vielzahl verschiedener Stressfaktoren. Wachstumsmessungen und -vergleiche sind daher eine gängige Methode, um die Auswirkungen von Stress quantifizierbar zu

machen (LARCHER 1994, TODEA et al. 2020). In vielen Untersuchungen konnte ein vermindertes Wachstum unter Wasser- und Nährstoffmangel verzeichnet werden (TOROMANI et al. 2011, FERRENBURG et al. 2015, PRÖLL et al. 2015, VERMA et al. 2016). Ein vermindertes Wachstum von Tanne und Fichte auf wasser- und nährstoffarmen Standorten in den Nördlichen Kalkalpen wurden u.a. von PRÖLL et al. (2015) bestätigt. Auch im Rahmen von SicAlp Versuchspflanzungen zeigten sich deutliche Wachstumseinbußen für die Baumarten Waldkiefer, Vogelbeere, Lärche, Fichte, Ahorn und Tanne in Abhängigkeit des Substrats. Für alle Baumarten wurde ein geringeres Wachstum auf dem Dolomitstandort gemessen (PRÖLL et al. 2016).

Einen Erklärungsansatz für den Einfluss von Stressfaktoren auf das Pflanzenwachstum liefert die Theorie des *Growth-defence trade-off*: demnach erfolgt der hohe Ressourcenverbrauch durch Stressbewältigungsmechanismen (z.B. Bildung von sekundären Pflanzenstoffen, Reparatur von Pflanzenteilen) auf Kosten des Wachstums (FERRENBURG et al. 2015, BECHTOLD et al. 2018). Nach LARCHER (1994) dient vermindertes Wachstum (z.B. genetisch bedingte Kleinwüchsigkeit) insbesondere auf nährstoffarmen Standorten als Überlebensstrategie von Pflanzen: Durch geringeren Stoffverbrauch und weniger Biomasse erfolgt eine Konzentrierung der Nährstoffmenge - die für Stoffwechselfvorgänge notwendige Nährstoffkonzentration kann so auch bei geringer Nährstoffversorgung erreicht werden. Auch Blattseneszenz und Abszission bewirken eine Reduktion der Biomasse und dienen zur Regulation des Wasser- und Nährstoffhaushalts unter Stresseinwirkung (durch Nährstoffremobilisierung aus adulten Blättern bzw. Verringerung von Transpirationsverlusten aufgrund der Verkleinerung der Blattoberfläche) (MUNNÉ-BOSCH und ALEGRE 2004).

#### 2.4.4 Wurzelentwicklung und Mykorrhiza

Die Wurzelentwicklung wird stark von den Bodeneigenschaften, wie z.B. pH-Wert, Gründigkeit, Bodendurchlüftung, und Wasser- und Nährstoffgehalt beeinflusst, hauptsächlich hängt die Wurzelverteilung und -dichte jedoch von der jeweiligen Baumart ab (LARCHER 1994, BAIER 2006). Gerichtetes, chemotropes Wurzelwachstum befähigt Pflanzen, wasser- und nährstoffreichere Bodenschichten aufzusuchen. Eine tiefere und stärkere Bodendurchwurzelung führt zu einer Vergrößerung der aktiven, absorbierenden Oberfläche sowie der lebenden Wurzelbiomasse (LARCHER 1994, BECHTOLD und FIELD 2018). Für die Fichtenverjüngung auf Dolomitstandorten in den

bayrischen Kalkalpen beschreibt BAIER (2006) geringe Wurzelbiomassen auf Mull-Rendzinen. Im Gegensatz dazu weisen Böden mit sauren Moderauflagen deutlich höhere Wurzelbiomassen auf, der Hauptanteil der Feinwurzeln besiedelt dabei den OH-Horizont im Auflagehumus (BAIER 2006).

Wie bereits in Kap. 2.3.3 dargestellt, nimmt die Besiedelung der Wurzeln mit ECM entscheidenden Einfluss auf die Ernährung und auch auf die Wasserversorgung von Bäumen. Auch die Ausprägung der Mykorrhiza selbst hängt von den Bodeneigenschaften, aber auch von der Vitalität des Wirtsbaumes ab. So kann es z.B. bei einem N-Überangebot zu einer Verminderung der Mykorrhizierung kommen (LARCHER 1994), während mit einer Verbesserung der Photosynthesebedingungen generell eine stärkere Mykorrhizierung einhergeht (LÜTTGE und KLUGE 2012). BAIER et al. (2006) zeigten außerdem, dass die vertikale Verteilung der ECM von den vorkommenden ECM-Arten abhängig ist, insgesamt weist jedoch der Auflagehumus die höchste ECM-Besiedelung auf. Kommt es daher z.B. in Folge der Holzernte zu Humusverlust, kann sich dieser Umstand auch auf die ECM-Gemeinschaften negativ auswirken.

## 2.5 Ökologie der Tanne

### 2.5.1 Natürliches Vorkommen

Das Hauptverbreitungsgebiet der Tanne (*Abies alba* Mill.) erstreckt sich über die collinen bis subalpinen Waldregionen Mittel- und Südeuropas. Ihren Verbreitungsschwerpunkt hat sie als Mischbaumart montaner Wälder in den kühl-humiden Gebirgsregionen. Intensive Nutzungen und Kahlschlagbewirtschaftung haben die Tanne in den vergangenen Jahrhunderten stark zurückgedrängt. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts führte ihre hohe Empfindlichkeit gegenüber SO<sub>2</sub>-Immissionen durch starke Luftverschmutzung schließlich zu einem weiteren, massiven Rückgang („Tannensterben“) (SCHÜTT et al. 2013). Aktuell nimmt die Tanne lediglich 2,4% der österreichischen Waldfläche ein (BMLRT 2020). Ein ähnliches Bild zeigt sich in Bayern, wo 2,1% der Waldfläche mit Tanne bestockt sind (KÖLLING et al. 2011), im Vergleich dazu betrug der Tannenanteil in Bayern um 1830 immerhin 14,3 % (SCHÜTT et al. 2013). Ihr Anteil an der potentiell natürlichen Waldvegetation wird in Bayern auf 8 bis 15% geschätzt (KÖLLING et al. 2011).

### *2.5.2 Eigenschaften, Standortsansprüche und Gefährdungen*

Die genetische Diversität der Tanne weist, bedingt durch ihre nacheiszeitliche Rückwanderungshistorie, deutliche regionale Unterschiede auf: Tannenpopulationen aus Gebieten, in denen sich die verschiedenen Rückwanderungswege trafen (sog. Introgressionszonen), zeichnen sich durch eine hohe genetische Diversität aus. Populationen in den Randarealen des Verbreitungsgebietes (v.a. im Norden) zeigen hingegen - vermutlich aufgrund von Flaschenhalseffekten - sehr niedrige genetische Diversität. Auch die Ausprägung von Merkmalen wie Wachstum und Anpassung an Umweltfaktoren variiert stark zwischen den verschiedenen Herkünften (NEOPHYTOU 2015).

Als ausgeprägte Schattbaumart kann die Tanne ihre Konkurrenzkraft gegenüber lichtbedürftigeren Baumarten vor allem bei der Verjüngung bzw. beim Anbau unter Schirm entfalten. Die Tanne gilt als bodenvag und ist sowohl auf carbonatischen als auch auf basenarmen, silikatischen Böden anzutreffen, bevorzugt werden jedoch frische, nährstoffreiche und humose Substrate. Mit ihrem Pfahlwurzelsystem und einer hohen Durchwurzelungsintensität dringt sie auch in tiefere, tonige oder pseudovergleyte Bodenschichten vor, Staunässe und Sauerstoffmangel werden gut toleriert (SCHÜTT et al. 2013). Aufgrund ihres kräftigen und tiefreichenden Wurzelsystems ist die Tanne somit äußerst sturmfest (BROSINGER 2011) und im Vergleich zur Fichte unempfindlicher gegenüber Trockenperioden (ROTHE et al. 2011). Gegenwärtig ist die Tanne vor allem durch überhöhte Schalenwildbestände gefährdet, der selektive Verbissdruck führt dabei zu einer stark erhöhten Mortalität der Verjüngung sowie Wachstumseinbußen und Qualitätsminderung an Jungpflanzen (AMMER 1996, KUPFERSCHMID et al. 2015). Besonders für die Bergwälder der Nördlichen Kalkalpen stellen die dadurch verursachte Entmischung und der Ausfall der Bestandesverjüngung daher zusätzliche Stressfaktoren dar.

### 3 Material und Methoden

Sämtliche Studien, auf denen die vorliegende Arbeit basiert, wurden auf zwei Versuchsflächen im Tiroler Außerfern in Österreich durchgeführt. Die Versuchspflanzen Weißtanne (*Abies alba* Mill.) und Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) wurden dort bereits im Jahr 2010 gepflanzt. In den Jahren 2019 und 2020 wurden auf den Flächen biometrische und physiologische Pflanzenmessungen an insgesamt 32 Individuen (24 x Tanne, 8 x Fichte) durchgeführt und 96 Bodenproben geworben. Die Laboranalyse der Proben und die Auswertung der Daten erfolgte im Anschluss im Labor des Instituts für Waldökologie der BOKU Wien.

#### 3.1 Versuchsflächen

##### 3.1.1 Lage

Das Aufnahmegebiet liegt im Lechtal, im Bezirk Reutte in Tirol, Österreich (Abb. 3). Die Fläche „Weißbach“ (47°26'17''N, 10°35'50''E) gehört zum Gemeindegebiet von Weißbach am Lech (Abb. 3). Die 0,45 ha große, südexponierte Fläche an einem Mittelhang liegt auf einer Seehöhe von 1100 m. Das Gelände ist durchgehend gleichmäßig mit ca. 30° geneigt.

Die Fläche „Höfen“ (47°27'28''N, 10°40'13''E) befindet sich in der Gemeinde Höfen auf einer Seehöhe von 950 m (Abb. 3). Die 0,7 ha große Fläche am Mittelhang weist eine Ausrichtung nach Ost-südost und eine Neigung zwischen 25° und 40° auf.



Abb. 3 Lage des Aufnahmegebietes.



Lage der beiden Versuchsflächen.  
Fläche 1= Weißbach, Fläche 2= Höfen.

Bildquelle: [www.austria.info/de](http://www.austria.info/de) (2020)

### *3.1.2 Klima*

Das Aufnahmegebiet liegt im Randbereich der Nördlichen Kalkalpen und ist durch kühl-humides Randalpenklima geprägt. Charakteristisch hierfür sind häufige Nord-West-Staulagen mit langandauernden Niederschlägen, die Jahresniederschlagssummen liegen zwischen 1100 und 2500mm (KILIAN et al. 1994).

Die nächstgelegene Wetterstation der ZAMG in Reutte (Entfernung ca. 8km) liefert für den Bezugszeitraum 1981-2010 langjährige Mittelwerte für Lufttemperatur, Niederschlag und Sonnenstunden: Diese liegen bei 7,4°C mittlerer Jahrestemperatur, 1411mm Jahresniederschlagssumme und einer jährlichen Sonnenscheindauer von 1600-2000h (ZAMG 2021). Die Fläche Weißenbach verfügt über ganztägige Sonneneinstrahlung, die Fläche in Höfen wird aufgrund der Exposition in den späten Nachmittags- und Abendstunden nicht mehr besonnt.

### *3.1.3 Geologie und Boden*

Das Untersuchungsgebiet liegt in den Allgäuer Alpen, einer Gebirgsgruppe der Nördlichen Kalkalpen. Die dort vorkommenden Gesteinsarten sind v.a. Hauptdolomit, Fleckenmergel und verschiedene Kalke, wie z.B. Aptychen- und Wettersteinkalk (JACOBSHAGEN 1965). Hauptdolomit bildet das Ausgangsgestein auf der Versuchsfläche Weißenbach, Wettersteinkalk auf der Versuchsfläche Höfen (KATZENSTEINER 2019).

Beide Versuchsflächen sind gekennzeichnet durch besonders flachgründige A-C-Böden auf anstehendem Carbonat-Felsuntergrund. Rendzina (Abb. 4) ist der dominierende Bodentyp, daneben treten zum geringen Teil auch Kalklehm-Rendzinen (Abb. 4), Kalkbraunlehm mit geringer Pseudovergleyung, sowie Fels-Auflagehumusböden auf. Die geringmächtige Bodenauflage ist meist locker, humos, dunkelbraun bis schwarz und stark durchwurzelt. Die vorherrschende Humusform ist ein Amphihumus mit 3-gliedriger Auflage und biogenem A-Horizont; an einzelnen Aufnahmepunkten gibt es auch Vorkommen von Mull (Oberhang) oder mehr als 10 cm mächtigem Tangelhumus (Felsspalten) (vgl. Kap. 2.1.4). Der Übergang zwischen Auflagehumus und Mineralbodenhorizont ist stets sehr undeutlich abgegrenzt. Es wird für beide Flächen ein Wasser- und Nährstoffgradient – d.h. eine vom Oberhang zum Unterhang hin zunehmende Wasser- und Nährstoffversorgung – angenommen.



**Abb. 4** Weißenbach: Mull-Kalklehm-Rendzina, OL-Ahb-Bv,rel-(C).



Höfen: seichtgründige Amphihumus-Rendzina, L-F-OH-Ahb-C.

### 3.1.4 Vegetation

Die beiden Versuchsflächen wurden jeweils auf einer ehemaligen Schlagfläche angelegt. Beide Flächen sind mit einem Wildschutzzaun versehen, somit vor selektivem Verbiss geschützt und weisen daher eine artenreiche Vegetation auf. Eine Vegetationsaufnahme wurde am 9. August 2019 durchgeführt, die Baumarten der künstlich angelegten Verjüngung wurden dabei nicht berücksichtigt. Die natürlich vorkommenden Arten sind in der nachfolgenden Tabelle 1 aufgelistet.

In Weißenbach findet man in der natürlich verjüngten Baumschicht vereinzelte Individuen von *Picea abies* (<8m), am Rand großflächig *Pinus sylvestris* (<3m). *Pinus sylvestris*-Baumholz bildet auch den an die gezäunte Fläche angrenzenden Bestand und beschattet jene geringfügig im unteren Bereich. Auf der gesamten Fläche herrscht starke Vergrasung durch *Calamagrostis villosa* und *Carex spp.*, daneben dominieren in der Krautschicht *Pteridium aquilinum* (v.a. vergesellschaftet mit Kalkbraunlehm), *Anthericum liliago*, *Calluna vulgaris* und *Erica carnea* (Abb. 5).

Tab. 1 Vorkommende Pflanzenarten auf den Versuchsflächen Weißenbach und Höfen.

Fläche	Pflanzenarten
Weißenbach	<b>Baumschicht:</b> <i>Pinus sylvestris, Picea abies, Juniperus communis;</i>
	<b>Strauchschicht:</b> <i>Amelanchier ovalis;</i>
	<b>Krautschicht:</b> <i>Sorbus aria, Pteridium aquilinum, Calamagrostis villosa, Brachypodium sylvaticum, Avenella flexuosa, Vaccinium myrtillus, Anthericum liliago, Sorbus aucuparia, Potentilla spp., Prunella grandiflora, Acer pseudoplatanus, Knautia arvensis, Melampyrum pratense, Carex spp. Calluna vulgaris, Erica carnea, Hippocrepis comosa, Laserpitium latifolium, Lilium martagon, Cephalantera rubra, Polygonatum verticillatum;</i>
Höfen	<b>Baumschicht:</b> <i>Picea abies, Pinus sylvestris, Fraxinus excelsior, Salix spp., Sorbus aucuparia, Larix decidua, Ulmus glabra;</i>
	<b>Strauchschicht:</b> <i>Acer pseudoplatanus, Sambucus nigra, Corylus avellana, Sorbus aria, Rhamnus cathartica, Viburnum opulus, Fagus sylvatica, Rosa spp., Crataegus monogyna;</i>
	<b>Krautschicht:</b> <i>Rubus idaeus, Impatiens glandulifera, Lonicera xylosteum, Atropa belladonna, Knautia arvensis, Calamagrostis villosa, Brachypodium sylvaticum, Eupatorium cannabinum, Polygonatum verticillatum, Galium spp., Senecio fuchsii, Stachys sylvatica, Viola spp., Fragaria vesca, Urtica dioica, Geranium robertianum, Salvia glutinosa, Aegopodium podagraria, Convallaria majalis, Cirsium carniolicum, Solidago virgaurea, Origanum vulgare, Silene vulgaris, Ranunculus arvensis, Melampyrum pratense, Campanula spp., Vincetoxicum hirundinaria, Epipactis spp. Hypnum cupressiforme, Rhytidium rugosum;</i>

Auf der Fläche Höfen hat sich v.a. im unteren Hangbereich eine mischungsreiche Dickung von *Picea abies, Pinus sylvestris, Salix spp., Fraxinus excelsior, Ulmus glabra, Larix decidua* und *Sorbus aucuparia* (<5m) eingestellt. Der angrenzende Bestand besteht aus *Picea abies*-Baumholz. In der Strauch- und Krautschicht finden sich besonders im unteren Bereich der Fläche viele nitrophile Arten, wie z.B. *Sambucus nigra, Atropa belladonna, Rubus idaeus* und *Urtica dioica*. Der obere Bereich der Fläche ist z.T. vergrast (*Calamagrostis villosa, Brachypodium sylvaticum*) (Abb. 6). Besonders in Höfen wird beim

Vergleich der Naturverjüngung innerhalb und außerhalb der eingezäunten Fläche der Verbissdruck deutlich (Abb. 6).



**Abb. 5** Versuchsfäche Weißenbach. Links: Blick vom Einstiegsbereich auf die eingezäunte Fläche mit *Pteridium aquilinum* und *Pinus sylvestris* in der angehenden Baumschicht. Rechts: stark vergraste Bereiche am Mittelhang.



**Abb. 6** Versuchsfäche Höfen. Links: Blick auf die eingezäunte Fläche am oberen Ende der Versuchsfäche. Rechts: artenreiche Baum- und Krautschicht mit *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Sambucus nigra* und *Polygonatum verticillatum* innerhalb der Fläche.

KILIAN et al. teilen das Außerfern dem forstlichen Wuchsgebiet „4.1 Nördliche Randalpen Westteil“ zu. Fichten-Tannen-Buchenwälder (*Abieti-Fagetum*) mit *Polygonatum verticillatum*, sowie edapisch bedingte Schneeheide-Rotföhrenwälder (*Erico-Pinetum sylvestris*) auf Dolomit, oder Kalkfels-Fichtenwälder (*Carici albae-Picetum*) bilden hier in der mittelmontanen Höhenstufe die häufigsten natürlichen Waldgesellschaften (KILIAN et al., 1994). Die bei der Vegetationsaufnahme vorgefundenen Arten entsprechen somit weitgehend der von KILIAN et al. beschriebenen, potentiell natürlichen Waldvegetation in diesem Gebiet.

### 3.1.5 Überblick Standortmerkmale

In Tabelle 2 erfolgt eine Gegenüberstellung der wichtigsten Standortmerkmale der beiden Versuchsflächen:

Tab. 2 Standortmerkmale der Versuchsflächen im Vergleich.

Standortmerkmal	Weißbach	Höfen
<b>Lage</b>	47°26'17''N, 10°35'50''E	47°27'28''N, 10°40'13''E
<b>Seehöhe ü. NN</b>	1100m	950m
<b>Hangneigung</b>	30°	25° bis 40°
<b>Exposition</b>	S	OSO
<b>Klima</b>	7,4°C mittlere Jahrestemperatur, 141 lmm Jahresniederschlagssumme, jährliche Sonnenscheindauer 1600-2000h	
<b>Geologie</b>	(Haupt-)Dolomit	(Wetterstein-)Kalk
<b>Bodentypen</b>	Rendzina, (Kalklehm-Rendzina, Kalkbraunlehm)	Rendzina, (Fels-Auflagehumusboden)
<b>Humusformen</b>	Amphihumus, (Mull)	Amphihumus, (Tangelhumus)
<b>Typ. pot. natürliche Waldgesellschaften</b>	<i>Abieti-Fagetum, Erico-Pinetum, Carici albae -Picetum</i>	

### 3.2 Versuchsdesign

Die beiden Versuchsflächen wurden annähernd rechteckig angelegt und in ca. 30 bis 40 Plots unterteilt. In den Jahren 2009 und 2010 wurden die Flächen wie in Abb. 7 ersichtlich mit den folgenden acht Baumarten aufgeforstet: *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Larix decidua*, *Alnus incana*, *Betula pendula* und *Sorbus aucuparia*. Jeder Plot wurde dabei mit 30 bis 40 Individuen einer Baumart bepflanzt (*Abies alba*: Topfballen, 20/40, 13 cm Höhe; *Picea abies*: wurzelnackt, 2/2, Herkunftsgebiet 4.1). Für die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden die mit Tanne und Fichte bepflanzten Plots ausgewählt. Es wurde für beide Flächen eine vom oberen zum unteren Hangbereich hin verlaufende Zunahme der Wasser- und Nährstoffversorgung angenommen. Die Auswahl der zu untersuchenden Plots orientierte sich daher an diesem Wasser- und Nährstoffgradienten: Um den gesamten Gradienten abzudecken wurden jeweils vom oberen, mittleren und unteren Hangbereich ein bis zwei Plots ausgeschieden. Die genaue Plotauswahl auf beiden Flächen wird in Abb. 7 dargestellt:

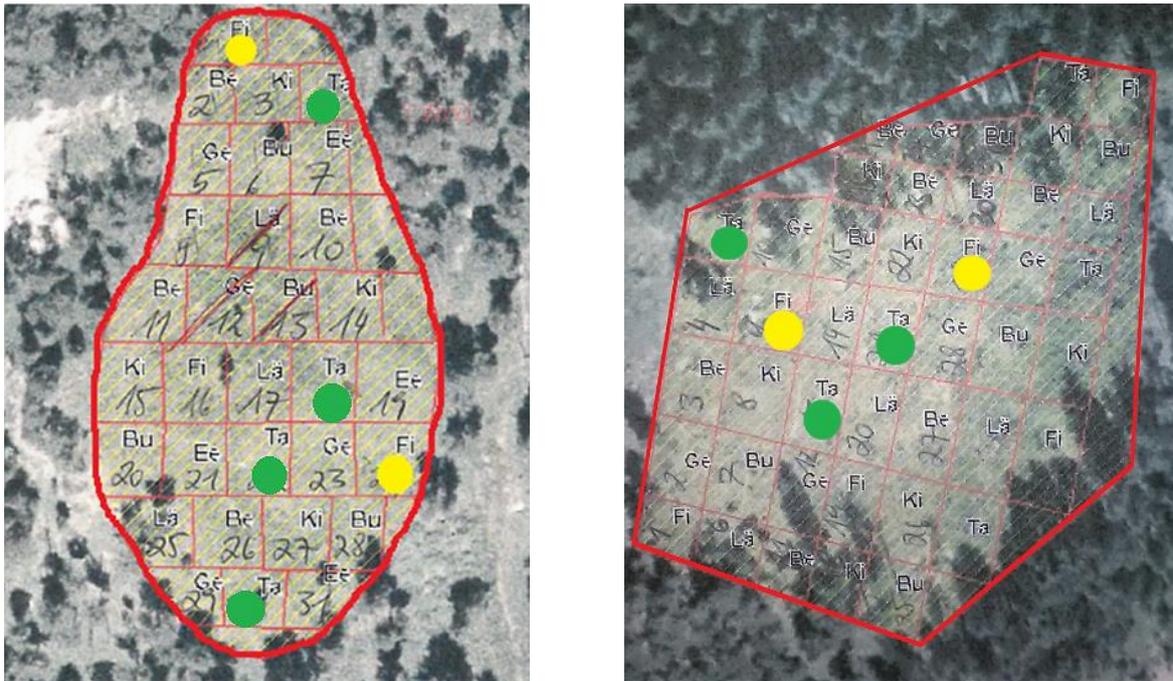


Abb. 7 Plotauswahl in Weissenbach (links) und Höfen (rechts). Grün=Tanne, gelb=Fichte.

Insgesamt wurden sieben Plots mit *Abies alba* und vier Plots mit *Picea abies* ausgewählt. Von allen Pflanzen in diesen Plots wurde die Vitalität in Anlehnung an die Vitalitätsstufen nach CARTER und KLINKA (1992) in fünf Kategorien eingeteilt:

- 5= Pflanze bereits abgestorben oder in sehr schlechtem Zustand, typische Symptome wie Zurücksterben von Trieben, eingestelltes Wachstum, Blattabwurf, Plagiotropie. Pflanze wird voraussichtlich nicht länger als 2 Jahre überleben.
- 4= Pflanze in schlechtem Zustand, weist die unter Kat. 5 genannten Symptome auf, setzt jedoch Wachstum und Blatt- und Triebbildung fort.
- 3= Pflanze in mäßigem Zustand, geringes Höhen- und Durchmesserwachstum, jedoch nur wenige oder keine der oben genannten Symptome.
- 2= Pflanze in gutem Zustand, Höhe und Durchmesser der Standortsgüte angemessen, keine der oben genannten Symptome.
- 1= Pflanze in sehr gutem Zustand, Höhen- und Durchmesserzuwachs überproportional zur Standortsgüte, keine der oben genannten Symptome.

Anschließend wurden aus jedem Plot zwei bis vier Individuen der Vitalitätsklassen 1 bis 3 ausgesucht (Abb. 8), Pflanzen der Vitalitätsklasse 4 und 5 waren aufgrund ihrer geringen Blattmasse für weitere Messungen ungeeignet. Insgesamt wurden auf diese Weise 24 Individuen von *Abies alba* und 8 Individuen von *Picea abies* ausgewählt und untersucht.



Abb. 8 Tannen verschiedener Vitalitätsklassen auf dem Kalkstandort in Höfen. Links: 1, Mitte: 2, rechts: 3.

### 3.3 Messungen und Bodenbeprobung

Auf beiden Versuchsflächen wurden an allen 32 Pflanzen im August 2019 folgende biometrischen und physiologischen Messungen durchgeführt:

#### 3.3.1 Biometrische Messungen

- **Baumhöhe:** Gemessen wurde die lotrechte bzw. vertikale Höhe der Pflanze vom Stammfuß bis zur höchstgelegenen, lebenden Knospenspitze. Messung mithilfe eines Zollstocks, Angabe in cm genau.
- **Terminaltrieblänge:** Messung der Länge des Terminaltriebzuwachses im Jahr 2019 mit dem Zollstock. Angabe in cm genau.
- **Kronendurchmesser:** der Kronendurchmesser wurde mit dem Zollstock an der breitesten Stelle gemessen, Angabe in cm genau.
- **Stammdurchmesser:** Messung des  $d_{0,1}$ , d.h. des Stammdurchmessers in 10 cm Höhe über dem Boden, mit dem Messschieber. Angabe in mm genau.

#### 3.3.2 Physiologische Messungen

- **Photosyntheserate  $A$  und stomatäre Leitfähigkeit  $g_s$**

An jeder Pflanze erfolgte die Messung der *Photosyntheserate*  $A$  und der *stomatären Leitfähigkeit*  $g_s$  mit dem Gasaustauschmessgerät „LI 6400 Portable Photosynthesis

System“ der Firma LI-COR Biosciences Inc., Lincoln, USA (Abb. 9). Dazu wurde jeweils der oberste, voll entwickelte, sonnenexponierte Seitentrieb in eine Blattkammer („conifer chamber“) eingeschlossen. Daraufhin wurde CO<sub>2</sub> in die Kammer eingeleitet und durch die Photosyntheseleistung der eingespannten Nadeln verbraucht (LI-COR BIOSCIENCES INC., 1999). Bei konstanten Umgebungsbedingungen im Inneren der Kammer (Lichtquelle: PAR 1500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , 400 ppm CO<sub>2</sub>, 30°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ) Nadeltemperatur, 40-50% relative Luftfeuchtigkeit) kann so mit Sensoren der Verbrauch des eingeleiteten CO<sub>2</sub> gemessen und die *Photosyntheserate A* und die *stomatäre Leitfähigkeit g<sub>s</sub>* bestimmt werden.



**Abb. 9** Gasaustauschmessung an einer Tanne mit dem LI 6400 der Firma LI-COR Biosciences Inc. Links oben im Bild: Conifer chamber auf Stativ, rechts unten: tragbare Konsole mit CO<sub>2</sub>-Kartusche und Trocknungsmitteln an der bildzugewandten Seite.

Alle Messungen wurden von 8. bis 14. August 2019 zwischen 11:00 vormittags und 15:00 nachmittags durchgeführt. An den verschiedenen Messtagen herrschte eine vergleichbare Witterung (niederschlagsfrei, größtenteils sonnig bei ca. 25°C Lufttemperatur und z.T. schwachem Wind).

Zeitgleich mit den Photosynthesemessungen wurde der Bodenwassergehalt im Stammbereich jeder Pflanze gemessen. Mittels TDR (*Time-domain reflectometry*) können aus der Dielektrizität des Bodens Rückschlüsse über dessen Wassergehalt gezogen werden. Hierfür wird mit Sonden ein elektromagnetisches Signal im Boden

ausgesendet. Durch die Reflexion des Signals kann seine Ausbreitungsgeschwindigkeit und damit die Dielektrizitätszahl des Bodens gemessen werden (SCHEUERMANN et al., 2009). Für die vorliegende Untersuchung wurden mit dem TDR-Gerät „Fieldscout, TDR 100/200 Soil Moisture Meter“ der Firma Spectrum Technologies Inc., USA, mit zwei Sonden (Länge 7cm) pro Pflanze innerhalb eines 10cm Radius um den Stamm jeweils dreimal die Signallaufzeiten (*period*) in  $\mu\text{s}$  gemessen und gemittelt. Die Umrechnung der *period* in den Bodenwassergehalt (VWC) wurde im Anschluss mithilfe der Kalibrierkurve nach DELANEY et al. (2012) durchgeführt (vgl. Kap. 3.5.3).

- **Blattwasserpotential  $\Psi$**

Anschließend an die Gasaustauschmessungen wurden die jeweiligen Triebe abgetrennt und zum Schutz vor Verdunstung in Beuteln aus Alufolie gekühlt aufbewahrt. Zwischen 16:00 und 17:30 erfolgte die Messung des *Blattwasserpotentials*  $\Psi$  mittels Scholander-Druckkammer. Dazu wurde die Zweigschnittstelle hauchdünn nachgeschnitten, um eine frische, gerade Schnittstelle zu erhalten. Der Zweig wurde gasdicht in die Druckkammer eingespannt. Auf den Zweig wurde kontinuierlich ansteigender Druck angelegt, die Schnittfläche ragte dabei aus der Kammer und befand sich unter normalem Atmosphärendruck. Jener Druck, bei dem ein Austritt von Xylemsaft an der Schnittstelle beobachtet werden konnte, wurde als Wert für das *Blattwasserpotential*  $\Psi$  in MPa notiert. Das gemessene Zweigstück wurde bis zur weiteren Analyse im Labor an der BOKU Wien gekühlt im Alubeutel aufbewahrt.

### 3.3.3 Bodenbeprobung

Nach den im August durchgeführten biometrischen und physiologischen Messungen wurden im September 2019 Bodenproben geworben. Mittels Bohrstockmethode nach BOLTE et al. (2003) wurden mit einem hohlen, angeschliffenen Metallrohr (Durchmesser 3,8 cm) pro Pflanze 3 Bodenproben innerhalb des Kronendurchmessers vertikal aus dem Oberboden entnommen (Abb. 10 und 11). Die Tiefe der Beprobung orientierte sich an der Gründigkeit und lag meistens im Bereich von ca. 30 cm.

Vor Ort erfolgte die Ansprache des jeweiligen Kleinstandortes und der Bodeneigenschaften. Jeder Probeneinstich wurde in die einzelnen Horizonte (L/F, H/OA, Ahb, B, C) unterteilt, für jede der 32 Pflanzen wurde aus den

übereinstimmenden Horizonten der 3 Teilproben eine Baum-Mischprobe erstellt. Auf diese Weise entstanden 113 Bodenmischproben, die bis zur Laboranalyse an der BOKU Wien gekühlt in PE-Beuteln gelagert wurden.



*Abb. 10 Werkzeuge für die Bodenbeprobung (Gummihammer, Kunststoffhalbschale, Holzzylinder, unten angeschliffenes Metallrohr, Fäustel 1kg).*



*Abb. 11 Bodenprobenahme mittels Bohrstockmethode nach BOLTE et al. (2003). Links: Einschlagen des Metallrohres. Rechts: geworbene Bodenprobe.*

### 3.4 Laboranalysen

Im Labor wurde im Anschluss an die Messungen und Probenahmen im Feld eine Analyse der Nadeln, des Bodens und der Wurzeln durchgeführt:

#### 3.4.1 Nadelanalyse

Für die Analyse der Nadeln wurden diese vom Zweig gezupft und mit dem Epson Expression Scanner gescannt. Die Software WinRhizo diente zur Ermittlung von:

- **Nadelanzahl** aller Nadeln eines Zweiges
- **Nadeloberfläche** bzw. **Leaf Area** [cm<sup>2</sup>]

Danach wurden die Nadeln bei 80°C für 24h getrocknet, abgekühlt und gewogen. Es folgte die Berechnung von:

- **Nadeltrockenmasse** [g] aller Nadeln eines Zweiges
- **100-Nadel-Trockengewicht** [g] = Nadeltrockenmasse:Nadelanzahl\*100
- **SLA (Specific Leaf Area)** [cm<sup>2</sup>/g] = Leaf Area:Nadeltrockenmasse
  
- **Nährstoff- und Spurenelementgehalte**

Zur Analyse des Nadel-Nährstoff- und Spurenelementgehalts wurde die optische Emissionsspektrometrie mit induktiv gekoppeltem Plasma (ICP-OES) eingesetzt. Dabei werden die zu analysierenden Elemente durch stark erhitztes Argon-Plasma zur optischen Emission angeregt und anhand ihrer charakteristischen elektromagnetischen Strahlung mittels hochauflösender Optik identifiziert und quantifiziert (SPECTRO ANALYTICAL INSTRUMENTS GMBH 2020).

Vor der Analyse des Nährstoff- und Spurenelementgehaltes wurden die getrockneten Nadeln mit flüssigem Stickstoff übergossen und im Mörser fein vermahlen. Im Anschluss wurden die Nadelproben mittels Mikrowellenaufschluss mit 65%iger HNO<sub>3</sub> (Reinheitsgrad Supra pur) in lösliche Verbindungen überführt, filtriert und anschließend im Perkin Elmer Optima 8300 ICP-OES gemessen (HIRSCH 2020a). Aufgrund der geringen Probemengen konnte eine Analyse des C- und N-Gehaltes 2019 nicht durchgeführt werden, diese wurde nach einer neuerlichen Probenahme im August 2020 nachgeholt (KATZENSTEINER 2020). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden in die vorliegende Arbeit aufgenommen und diskutiert.

### 3.4.2 Bodenanalyse

- **Fraktionierung, Frisch- und Trockenmassen, pH-Wert**

Zur Probenaufbereitung wurden die Bodenproben gewogen, gesiebt, gereinigt und in ihre einzelnen Kompartimente aufgeteilt: Grobboden (>2mm), Feinboden, Auflagehumus, tote org. Substanz > 2cm (TOS), Wurzeln (Graswurzeln, Baumgrobwurzeln > 2mm und Baumfeinwurzeln < 2mm) (Abb. 12).



**Abb. 12** Aufbereitung der Bodenproben: 1. Wiegen 2. Sieben 3. Auftrennen der einzelnen Fraktionen 4. Reinigen der Fraktionen 5. Fraktionen im Uhrzeigersinn: Grobboden, Feinboden, Gras-, Baumwurzeln, TOS 6. Wiegen und Aufbewahrung zur Trocknung und weiteren Bearbeitung.

Nach Bestimmung der Frischmasse erfolgte die Trocknung von Grob-, Feinboden, Auflagehumus und TOS bei 80°C bis zur Massenkonstanz. Ein Teil der Proben wurde für weitere Analysen luftgetrocknet und bei 40°C im Trockenraum aufbewahrt bzw. für die Bestimmung des pH-Wertes verwendet. Die pH-Messung erfolgte mittels Glaselektrode in H<sub>2</sub>O sowie 0,01-molarer CaCl<sub>2</sub>-Lösung. Für die nachfolgenden Analysen wurden die Bodenproben entweder im Mörser (Feinboden) oder in einer Achat-Kugelmühle (Auflagehumus) vermahlen.

- **C<sub>org</sub>-, C<sub>anorg</sub>- und N-Gehalt, Nährstoff- und Spurenelementgehalte**

Die Messung der C- und N-Gehalte erfolgte mittels LECO TruSpec CN Analyser. Dabei werden in einem Hochtemperatur-Verbrennungsofen durch die vollständige Verbrennung der Probe C in CO<sub>2</sub> und N in N<sub>2</sub> umgewandelt. Im Anschluss werden mit hochselektiven IR- und Wärmeleitfähigkeitsdetektoren C- und N-Gehalt dieser freigesetzten Verbrennungsgase quantifiziert (LECO CORPORATION 2021). Der Gehalt an anorganischem Kohlenstoff wurde nach ÖNORM L1084 mit einer SCHEIBLER-Apparatur unter Verwendung von 18%iger HCl-Lösung ermittelt: Da das im Boden vorhandene CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> mit HCl reagiert und in CO<sub>2</sub> umgewandelt wird, kann mithilfe der SCHEIBLER-Apparatur das freigewordene CO<sub>2</sub> aufgefangen und volumetrisch gemessen werden (MEISBURGER et al. 2020). Über die CO<sub>2</sub> Menge wurde der Gehalt an C<sub>anorg</sub> berechnet (Formel vgl. Kap. 3.5.1).

Zur Analyse der Nährstoff- und Spurenelementgehalte wurden die fein vermahlene Bodenproben mittels Mikrowellenaufschluss mit 65%iger HNO<sub>3</sub> (Reinheitsgrad Suprapur) in lösliche Verbindungen überführt, filtriert und anschließend im Perkin Elmer Optima 8300 ICP-OES gemessen.

### 3.4.3 Wurzelanalyse

- **Mykorrhizierungsgrad**

Unter dem Lichtmikroskop wurde der Mykorrhizierungsgrad der Feinwurzeln als Anteil mykorrhizierter Wurzelspitzen an der Gesamtheit der gezählten vitalen Baum-Feinwurzelspitzen (<2mm) ermittelt. Die Wurzeln, die zuvor mit einer Pinzette aus der Bodenprobe gelesen wurden, wurden hierfür vorsichtig in Gras- und Gehölzwurzeln aufgeteilt, in Leitungswasser eingeweicht, unter fließendem Leitungswasser gewaschen und auf nassem Krepppapier in Petrischalen bis zur weiteren Bearbeitung gekühlt gelagert (Abb. 13, links). Im nächsten Arbeitsschritt erfolgte das Mikroskopieren der Wurzeln mit dem Zeiss Stemi 2000-CS Stereomikroskop (Abb. 13, Mitte). Unter dem Binokular wurden zuerst Fremdwurzeln (z.B. von Ericaceen) entfernt. Von den verbliebenen Wurzeln von *Abies alba* bzw. *Picea abies* wurden nach Zufallsprinzip Wurzelstücke ausgewählt und je Probe bis zu 300 Wurzelspitzen ausgezählt. Dabei wurden vitale, gebrochene bzw. tote, und mykorrhizierte Wurzelspitzen unterschieden und so der Mykorrhizierungsgrad der Wurzelproben ermittelt (Abb.13, rechts).



**Abb. 13** Links: Gehölz- und Graswurzeln werden auf nassem Krepppapier gekühlt zwischengelagert. Mitte: Mikroskopieren der Gehölzwurzeln. Rechts: Mykorrhizierte Wurzelspitzen unter dem Mikroskop. Weiße Pfeile: vitale Wurzelspitzen, rote Pfeile: abgebrochene Wurzelspitzen.

Im nächsten Schritt erfolgte die Berechnung der

- **Ectomycorrhizal root tips (ERT)** = Anzahl der mykorrhizierten Wurzelspitzen pro Einheit Baum-Feinwurzellänge [ERT/cm].

Im Anschluss wurden die Wurzeln jeder Probe in einem Wasserbad getrennt nach Grob- und Feinwurzeln aufgelegt und mit dem Epson Expression Scanner gescannt. Die Software WinRhizo lieferte die Ergebnisse für

- **Wurzeloberfläche** [cm<sup>2</sup>]
- **Wurzellänge** [cm]

Danach erfolgte die Trocknung der Wurzeln bei 80°C für 24h und die Bestimmung der

- **Wurzeltrockenmasse** [g]

Aus diesen Ergebnissen wurden für die Baum-Feinwurzeln (<2mm) berechnet:

- **Wurzelmassendichte (WMD)** = Trockenmasse der Wurzeln pro Volumseinheit Boden [mg Wurzeltrockenmasse/cm<sup>3</sup> Boden]
- **Wurzellängendichte (WLD)** = Wurzellänge pro Volumseinheit Boden [cm Wurzeln/cm<sup>3</sup> Boden]
- **Wurzelmassendichte für Graswurzeln** zur Veranschaulichung der Konkurrenz durch Begleitvegetation [mg Graswurzeltrockenmasse/cm<sup>3</sup> Boden]

### 3.5 Datenanalyse

#### 3.5.1 Formeln und Berechnungen

Die *Photosyntheserate*  $A$  und die *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  wurden automatisch mit der LI-COR Software „OPEN“ (Version 6.3) für eine voreingestellte Blattfläche von  $1\text{cm}^2$  berechnet. Da die tatsächliche Blattfläche jedoch von diesem Wert abweicht, wurden  $A$  und  $g_s$  anschließend mit der nach WinRhizo berechneten, tatsächlich projizierten Blattfläche (projected LeafArea) und einem Stomataverhältnis (StmRat) von 0 korrigiert. Die verwendeten Haupt- und Teilformeln aus dem LI-COR Manual werden nachfolgend erklärt (LI-COR BIOSCIENCES INC. 1999):

- **Formel für die *Photosyntheserate*  $A$  [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]**

$$A = (\text{CO2R} - \text{CO2S} * (1000 - \text{H2OR}) / (1000 - \text{H2OS})) * \text{fda}$$

$$\text{fda} = \text{Flow} * 0,000001 / (\text{LeafArea} * 0,0001)$$

Mithilfe der obenstehenden Formeln wurde  $A$  mit einer korrigierten Leaf Area Neuberechnet.

- **Formeln für die *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  [ $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]**

$$g_s = 1 / (1 / \text{CndTotal} - 1 / \text{BLCond})$$

$$\text{CndTotal} \neq 0$$

CndTotal	= (1000 - (h2o_i + H2OS) / 2) / h2odiff * Trans	h2odiff $\neq$ 0
h2o_i	= SVTleaf * 1000 / Press	
h2odiff	= (h2o_i - H2OS)	
Trans	= (H2OS - H2OR) / (1000 - H2OS) * fda	
fda	= Flow * 0,000001 / (LeafArea * 0,0001)	
SVTleaf	= 0,61365 * e^(17,502 * CTleaf / (240,97 + CTleaf))	
BLCond	= BLC_1 * (StmRat + 1) * (StmRat + 1) / (StmRat * StmRat + 1)	
BLC_1	= (LeafArea * BLCslope + BLCoffst)	

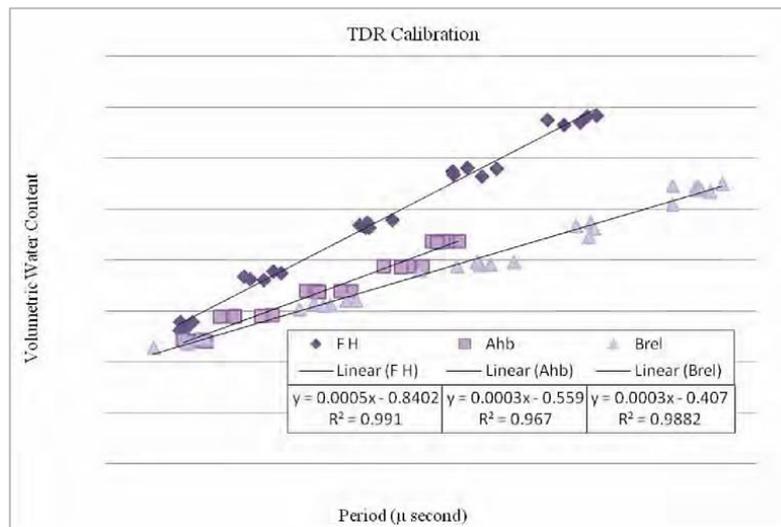
Mithilfe der obenstehenden Formeln wurde  $g_s$  mit korrigierten Werten für LeafArea und StmRat Neuberechnet.

- **Erklärung der von LI-COR verwendeten Abkürzungen**

BLC_1:	one-sided boundary layer conductance, einseitige Grenzschichtleitfähigkeit [ $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
BLCoffst:	boundary layer conductance offset
BLCCond:	total boundary layer conductance, Leitfähigkeit der dünnen Grenzschicht direkt über der Blattoberfläche, [ $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
BLCslope:	boundary layer conductance slope, Anstieg der Grenzschichtleitfähigkeit
CndTotal:	Gesamtleitfähigkeit, [ $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
CO2R:	CO <sub>2</sub> reference cell, CO <sub>2</sub> Konzentration in der Referenzkammer, [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ ]
CO2S:	CO <sub>2</sub> sample cell, CO <sub>2</sub> Konzentration in der Probenkammer, eingestellt auf 400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$
CTleaf:	Blatttemperatur, [ $^{\circ}\text{C}$ ]
fda:	Flow divided area, Flussrate:Blattfläche, in der Formel erfolgt die Umwandlung der Einheiten, [ $\mu\text{mol s}^{-1}\text{m}^{-2}$ ]
Flow:	Flow rate, Flussrate in der Probenkammer, [ $\mu\text{mol s}^{-1}$ ]
h2odiff:	Differenz von interzellulärem H <sub>2</sub> O-Gehalt und H <sub>2</sub> O-Konzentration in der Probenkammer
h2o_i:	interzellulärer H <sub>2</sub> O-Gehalt berechnet aus SVTLeaf
H2OR:	H <sub>2</sub> O reference cell, H <sub>2</sub> O Konzentration in der Referenzkammer, [ $\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$ ]
H2OS:	H <sub>2</sub> O sample cell, H <sub>2</sub> O Konzentration in der Probenkammer, [ $\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$ ]
LeafArea:	Blattfläche, [ $\text{cm}^2$ ]
Press:	herrschender Druck [kPa]
StmRat:	Stomatal ratio, Verhältnis der Stomata einer Blattseite zur anderen, Schätzwert; Der Wert 1 wird verwendet bei gleicher Stomata-Dichte auf Blattoberseite und -unterseite, 0 wenn Stomata nur auf einer Seite vorhanden sind. In der vorliegenden Untersuchung wurde für die Tanne der Wert 0 verwendet.
SVTleaf:	saturation vapor pressure, Sättigungsdampfdruck, Funktion von CTLeaf
Trans:	Transpirationsrate [ $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]

- **Berechnung des Volumetric Water Content (VWC)**

Mithilfe der Funktionen aus der Kalibriergerade nach DELANEY et al. (2012) wurde für die jeweiligen Horizonte der VWC aus der mit dem TDR ermittelten Laufzeit berechnet (Abb. 14).



**Abb. 14** Kalibriergerade und Funktionen zur Berechnung des VWC [%] aus der Laufzeit [ $\mu$ s] (DELANEY et al. 2012).

- **Formeln für die Berechnung des  $C_{\text{anorg}}$  mit der SCHEIBLER-Apparatur (HIRSCH 2020b)**

$$\%CaCO_3 = (p \cdot V) / [(273+t) \cdot m \cdot R]$$

V = Volumen der gemessenen CO<sub>2</sub>-Menge [ml]

t = Temperatur [°C]

p = Luftdruck [mbar]

m = Boden-Probenmenge [g]

R = Gaskonstante (8,3144 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>)

$$\%C_{\text{anorg}} = \%CaCO_3 \cdot 0,122 \text{ oder } 0,131$$

0,122 = M(CaCO<sub>3</sub>) / M(C) .... für Kalk

0,131 = M(CaCO<sub>3</sub>\*MgCO<sub>3</sub>) / M(2\*C) ....für Dolomit

### 3.5.2 Statistische Datenauswertung

Alle Daten wurden mit der Software IBM SPSS Statistics 26 statistisch ausgewertet. Folgende statistische Testverfahren wurden durchgeführt (JANSSEN et al. 2017, METHODENBERATUNG UZH 2020):

- Berechnung von **Mittelwert und Standardabweichung** aller Kennwerte, grafische Darstellung im Balken-, Box-Plot- oder Spider-Diagramm.
- **Shapiro-Wilk-Test** und optische **Beurteilung der Q/Q-Diagramme** zur Überprüfung auf Normalverteilung der Datensätze.
- **Levene-Test** zur Überprüfung der Varianzhomogenität der Datensätze.
- **t-Test/Welch-Test** für unabhängige Stichproben zur Ermittlung signifikanter Unterschiede zwischen den Mittelwerten zweier Gruppen (Baumart, Standort) bei nicht zwingend normalverteilten Datensätzen und/oder fehlender Varianzgleichheit.
- **Scheffé-Post-hoc-Test** zur Ermittlung signifikanter Unterschiede zwischen Mittelwerten mehrerer verschiedener Gruppen.
- **Games-Howell-Post-hoc-Test** zur Ermittlung signifikanter Unterschiede zwischen Mittelwerten mehrerer verschiedener Gruppen bei fehlender Varianzhomogenität.
- **Mehrfaktorielle ANOVA** zur Ermittlung von Unterschieden zwischen Mittelwerten mehrerer Gruppen, die durch mehrere Variablen (Baumart, Standort) definiert werden.
- **Effektstärke f nach COHEN** zur Interpretation der einfachen linearen Regression nach der Formel  $f = \sqrt{[R^2 : (1-R^2)]}$ , schwacher Effekt bei  $f < 0.02$ , mittlerer Effekt bei  $f < 0.15$ , starker Effekt bei  $f < 0.35$  (COHEN 1992).
- **Spearman-Korrelation** zur Ermittlung von linearen Zusammenhängen zwischen zwei Variablen für nicht zwingend normalverteilte Datensätze. Variablen mit Ausnahme von Vitalität (ordinal), Standort (binär) und Baumart (binär) metrisch skaliert.
- **Lineare Regression mit  $R^2$**  (Streudiagramm) zur grafischen Darstellung von Zusammenhängen zwischen zwei Variablen.

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Bodeneigenschaften

#### 4.1.1 Mächtigkeit, Bodenfeuchte und pH-Wert

Tabelle 3 zeigt die Mittelwerte inkl. Standardabweichungen von Mächtigkeit, Trocknungsverlust und pH-Wert aus jeweils 16 Stichproben des Auflagehumus und Mineralbodens der beiden Versuchsflächen. Die geringere Stichprobenanzahl beim Mineralboden ist durch das teilweise Fehlen eines Mineralbodenhorizonts im Bodenprofil bedingt (Fels-Auflagehumusboden).

Die Mächtigkeit des Auflagehumus beträgt auf Dolomit 7.7, auf Kalk 7.4 cm. Insgesamt liegen am Kalkstandort sowohl beim Auflagehumus als auch beim Mineralboden geringere Mächtigkeiten vor, ein A-Horizont ist auf Kalk meist nicht vorhanden. Dazu passend zeigt sich im t-Test für unabhängige Stichproben ein signifikanter Unterschied der Mineralbodenmächtigkeit zwischen Dolomit mit 5.2 cm und Kalk mit 1.8 cm ( $t=(30)$ ,  $p=.038$ ).

**Tab. 3** Eigenschaften von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen von Mächtigkeit, Trockenverlust und pH-Wert in  $\text{CaCl}_2$ . Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit.

Standort	Horizont	N	Mächtigkeit [cm]	TV Feinboden [%]	pH-Wert in $\text{CaCl}_2$
<b>Dolomit</b> (Weißenbach)	Auflagehumus	16	7,7 $\pm$ 4,6	48 $\pm$ 10	6,8 <sup>1</sup> $\pm$ 0,4
	Mineralboden	9	5,2 $\pm$ 5,6 <sup>a</sup>	40 $\pm$ 9	7,0 $\pm$ 0,3
<b>Kalk</b> (Höfen)	Auflagehumus	16	7,4 $\pm$ 3,0	52 $\pm$ 5	6,7 <sup>1</sup> $\pm$ 0,3
	Mineralboden	3	1,8 $\pm$ 3,0 <sup>b</sup>	45 $\pm$ 2	7,0 $\pm$ 0,2

<sup>1</sup>N = 11, 13

Der Dolomitstandort weist um 4 bis 5% geringere Feuchtegehalte des Feinbodens auf, der Unterschied zwischen den beiden Standorten ist jedoch nicht signifikant. Sowohl auf Dolomit als auch auf Kalk liegt der Feuchtegehalt des Auflagehumus um 7 bis 8% über jenem des Mineralbodens. Der pH-Wert in  $\text{CaCl}_2$  des Auflagehumus ist mit 6.8 auf Dolomit geringfügig höher als auf Kalk, bei der Bodenreaktion des Mineralbodens von pH 7.0 zeigt sich kein Unterschied zwischen den Standorten.

#### 4.1.2 Stickstoff- und Kohlenstoffvorräte

Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte der beiden Versuchsfelder werden in der Tabelle 4 angegeben. Der Stickstoffanteil ist auf Kalk sowohl im Auflagehumus als auch im Mineralboden mit 1.8 und 1.3% höher als auf Dolomit mit 1.2 und 0.7%, beim N-Anteil im Auflagehumus konnte ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Standorten nachgewiesen werden (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(30)$ ,  $p<.001$ ). Der Anteil an organischem Kohlenstoff im Auflagehumus ist am Dolomitstandort geringfügig höher, im Mineralboden weist der Kalkstandort höhere C-Gehalte auf. Entsprechend dazu ist das C/N-Verhältnis auf Kalk mit rund 16 enger als auf Dolomit mit rund 24, die Unterschiede zwischen den beiden Standorten sind signifikant (t-Test für unabhängige Stichproben, Auflagehumus  $t=(30)$ ,  $p=.015$ , Mineralboden  $t=(6)$ ,  $p=.002$ ).

**Tab. 4** Eigenschaften von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen von N-Anteil, org. C-Anteil und C:N Verhältnis. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit.

Standort	Horizont	N	N <sub>tot</sub> [%]	C <sub>org</sub> [%]	C:N
<b>Dolomit</b> (Weißenbach)	Auflagehumus	16	1,2 $\pm$ 0,3 <i>b</i>	33,6 $\pm$ 13,0	27 $\pm$ 14 <i>a</i>
	Mineralboden	5	0,7 $\pm$ 0,4	17,4 $\pm$ 9,0	21 $\pm$ 2 <i>a</i>
<b>Kalk</b> (Höfen)	Auflagehumus	16	1,8 $\pm$ 0,4 <i>a</i>	33,4 $\pm$ 6,4	18 $\pm$ 2 <i>b</i>
	Mineralboden	3	1,3 $\pm$ 0,2	19,2 $\pm$ 1,8	14 $\pm$ 1 <i>b</i>

**Tab. 5** C/N-Vorräte von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen der N- und C-Vorräte am Ort. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit.

Standort	Horizont	N	N <sub>tot</sub> [kg ha <sup>-1</sup> ]	C <sub>org</sub> [t ha <sup>-1</sup> ]
<b>Dolomit</b> (Weißenbach)	Auflagehumus	16	2930 $\pm$ 2173	61 $\pm$ 40
	Mineralboden	5	1253 $\pm$ 1958	26 $\pm$ 40
		<b>Summe</b>	<b>4184 <math>\pm</math> 1165</b>	<b>87 <math>\pm</math> 17<i>a</i></b>
<b>Kalk</b> (Höfen)	Auflagehumus	16	2862 $\pm$ 1272	51 $\pm$ 22
	Mineralboden	3	660 $\pm$ 1637	10 $\pm$ 23
		<b>Summe</b>	<b>3522 <math>\pm</math> 1213</b>	<b>60 <math>\pm</math> 18<i>b</i></b>

Die in Tabelle 5 dargestellten Stickstoff- und Kohlenstoffvorräte am Ort betragen auf Dolomit in Summe 4184 kg N/ha und 87 t C/ha, auf Kalk 3522 kg N/ha und 60 t C/ha. Der Dolomitstandort weist somit sowohl höhere Stickstoffvorräte als auch signifikant höhere Kohlenstoffvorräte auf (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(20)$ ,  $p<.001$ ).

#### *4.1.3 Nährstoff- und Spurenelementgehalte*

Der Gehalt an Nährstoff- und Spurenelementen im Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit und Kalk wird in Tab. 6 und Abb. 15 dargestellt (die strichlierten, waagrechten Linien in den Balkendiagrammen in Abb.15 kennzeichnen die Mittelwerte für carbonatbeeinflusste Böden aus der Österreichischen Waldboden-Zustandsinventur nach KILIAN et al. (1992a,b) und werden im Kapitel 5 diskutiert). Die Werte liegen für die Elemente N, P, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Al, Cd und Pb auf dem Dolomitstandort sowohl im Auflagehumus als auch im Mineralboden stets niedriger als auf dem Kalkstandort. Signifikante Unterschiede zwischen den Nährstoff- und Spurenelementgehalten der beiden Standorte können im Auflagehumus für die Elemente N, P, Mg, S, Mn, Zn, Mo, Ni, Cd und Pb nachgewiesen werden. Im Mineralboden zeigen sich für P, Cu und Zn signifikante Unterschiede. Bei den Nährelementen N, P, K, S weist der Auflagehumus höhere Werte auf als der Mineralboden; bei den Elementen Mg, Ca, Fe, Mn, Ni, Na, Al, Cd und Pb verläuft dieser Gradient in umgekehrter Richtung, d.h. die Gehalte liegen höher im Mineralboden.

Die Analyse des N-Gehalts ergab sowohl für den Auflagehumus als auch für den Mineralboden auf Dolomit geringere Werte im Vergleich zu Kalk. Der Unterschied zwischen den beiden Substraten ist im Mineralboden signifikant (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(30)$ ,  $p<.001$ ). Der P-Gehalt ist auf dem Dolomitstandort im Auflagehumus signifikant geringer als auf Kalk (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(9)$ ,  $p<.001$ ). Auch für den Mineralboden zeigen sich auf Dolomit signifikant niedrigere Werte als auf Kalk (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(6)$ ,  $p=.007$ ). Im Gegensatz dazu liegt der K-Gehalt sowohl in der Auflage als auch im Mineralboden auf Dolomit höher als auf Kalk.

Beim Mg-Gehalt weist der Dolomitstandort bis zu dreimal höhere Werte auf als der Kalkstandort: im Auflagehumus ist der Unterschied signifikant (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(9)$ ,  $p=.041$ ), im Mineralbodenhorizont konnte jedoch mittels t-Test kein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden. Wie für K und Mg liegen auch für Ca sowohl in der Auflage als auch im Mineralboden höhere Werte auf dem Dolomitstandort vor. Für S wurden im Auflagehumus auf Dolomit signifikant geringere Werte im Vergleich zu Kalk festgestellt (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(9)$ ,  $p=.010$ ). Auch im Mineralboden ist der S-Gehalt auf Dolomit geringer als auf Kalk.

Geringe Standortsunterschiede zeigen sich beim Fe-Gehalt im Auflagehumus, keine Unterschiede zwischen Dolomit und Kalk gibt es beim Fe-Gehalt im Mineralboden. Deutliche Unterschiede zwischen den beiden Standorten gibt es jedoch beim Mn-Gehalt: für den Dolomit-Auflagehumus konnten sechsfach geringere Werte als auf Kalk ermittelt werden, der Unterschied ist signifikant (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(9)$ ,  $p<.001$ ). Noch deutlicher fallen die Unterschiede beim Mineralboden aus: Hier zeigen sich auf Dolomit neunfach geringere Werte als auf Kalk – allerdings ohne Signifikanz.

Die Spurenelemente Cu, Zn, Mo und Ni zeigen einen gemeinsamen Trend: Der Dolomitstandort weist hier im Vergleich zum Kalkstandort stets geringere Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalte auf. Für Cu konnte im Mineralboden ein signifikanter Unterschied zwischen den Standorten nachgewiesen werden (t-Test für unabhängige Stichproben,  $t=(6)$ ,  $p=.028$ ), für Zn, Mo und Ni im Auflagehumus (t-Test für unabhängige Stichproben, Zn:  $t=(9)$ ,  $p<.001$ , Mo:  $t=(9)$ ,  $p=.001$ , Ni:  $t=(9)$ ,  $p=.005$ ). Wie bei K, Mg und Ca wurde auch bei Na ein höherer Nährstoffgehalt auf dem Dolomitstandort ermittelt. Die Unterschiede zwischen Auflagehumus und Mineralboden sind für Na gering.

Bei den pflanzentoxischen Metallen Al, Cd und Pb zeigen sich höhere Gehalte auf dem Kalkstandort. Vor allem für Cd und Pb sind die Werte auf Kalk im Vergleich zu Dolomit drei- bis neunmal so hoch, die Unterschiede sind signifikant (t-Test für unabhängige Stichproben, Cd:  $t=(9)$ ,  $p<.001$ , Pb:  $t=(9)$ ,  $p<.001$ ).

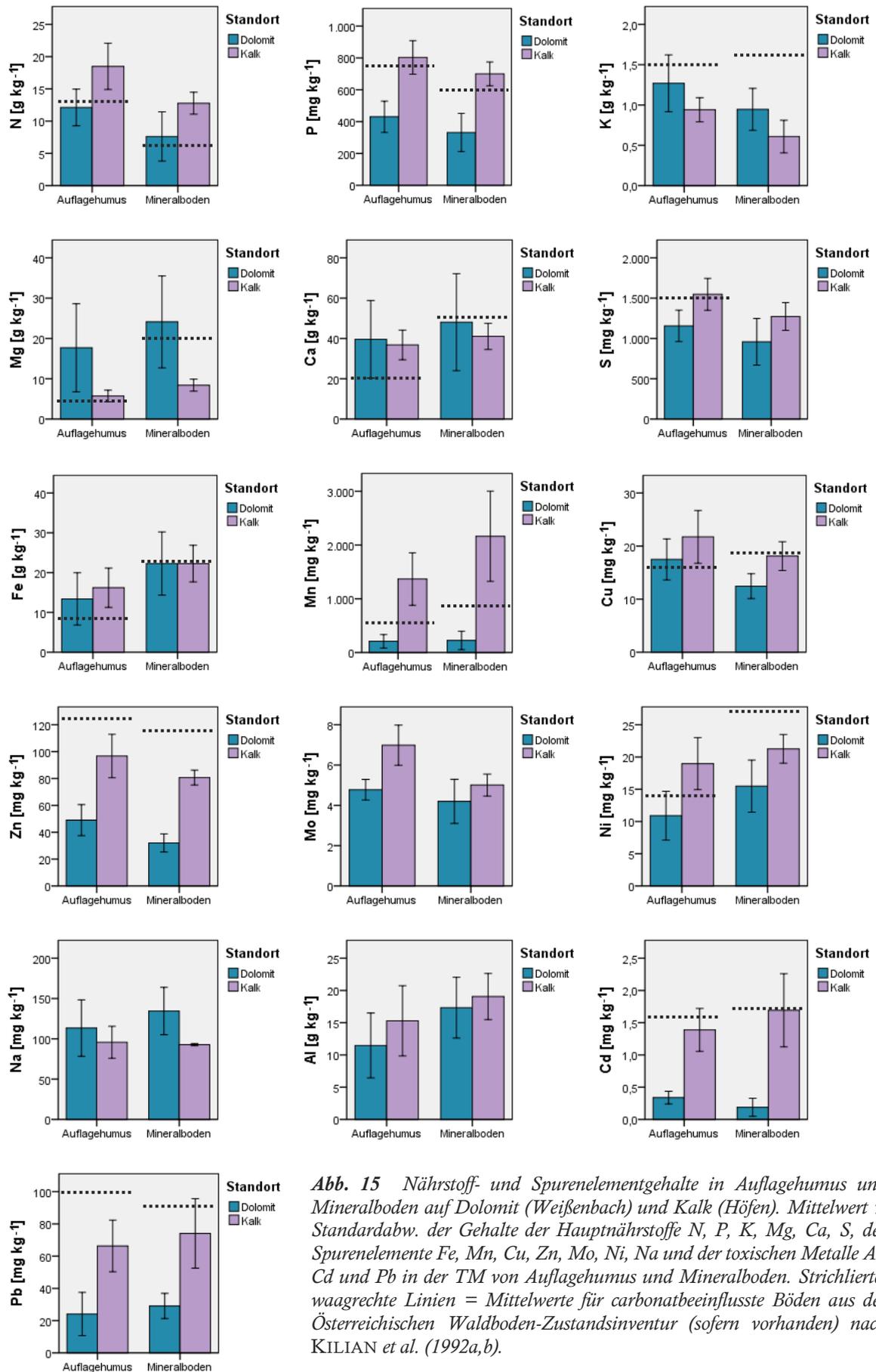


Abb. 15 Nährstoff- und Spurenelementgehalte in Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weissenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwert  $\pm$  Standardabw. der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und der toxischen Metalle Al, Cd und Pb in der TM von Auflagehumus und Mineralboden. Strichlierte, waagrechte Linien = Mittelwerte für carbonatbeeinflusste Böden aus der Österreichischen Waldboden-Zustandsinventur (sofern vorhanden) nach KILIAN et al. (1992a,b).

**Tab. 6** Nährstoff- und Spurenelementgehalte in Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte  $\pm$  Standardabw. der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und der toxischen Metalle Al, Cd und Pb in der TM von Auflagehumus und Mineralboden. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede (Welch-Test) der Werte zwischen Kalk und Dolomit.

		Hauptnährstoffe						
Standort	N	N	P	K	Mg	Ca	S	
		[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	
<b>Dolomit</b>	Auflagehumus	6	12,1 <sup>2</sup> $\pm$ 2,9 <sup>b</sup>	430,7 $\pm$ 98,1 <sup>b</sup>	1,3 $\pm$ 0,4	17,7 $\pm$ 10,9 <sup>a</sup>	39,6 $\pm$ 19,3	1155,8 $\pm$ 194,6 <sup>b</sup>
	Mineralboden	6	7,6 <sup>2</sup> $\pm$ 3,8	331,8 $\pm$ 119,9 <sup>b</sup>	0,9 $\pm$ 0,3	24,1 $\pm$ 11,4	48,1 $\pm$ 24,0	958,2 $\pm$ 289,2
<b>Kalk</b>	Auflagehumus	5	18,5 <sup>2</sup> $\pm$ 3,6 <sup>a</sup>	803,2 $\pm$ 105,4 <sup>a</sup>	0,9 $\pm$ 0,2	5,7 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup>	36,8 $\pm$ 7,3	1547,2 $\pm$ 197,9 <sup>a</sup>
	Mineralboden	2	12,8 <sup>2</sup> $\pm$ 1,7	699,9 $\pm$ 74,6 <sup>a</sup>	0,6 $\pm$ 0,2	8,4 $\pm$ 1,5	41,0 $\pm$ 6,5	1272,4 $\pm$ 172,0

<sup>2</sup>N = 16, 5, 16, 3

		Essentielle Spurenelemente							
Standort	N	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	
		[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	
<b>Dolomit</b>	Auflagehumus	6	13,4 $\pm$ 6,6	209,0 $\pm$ 125,1 <sup>b</sup>	17,5 $\pm$ 3,9	49,0 $\pm$ 11,5 <sup>b</sup>	4,8 $\pm$ 0,5 <sup>b</sup>	10,9 $\pm$ 3,8 <sup>b</sup>	113,3 $\pm$ 35,1
	Mineralboden	6	22,3 $\pm$ 7,9	224,8 $\pm$ 172,2	12,5 $\pm$ 2,3 <sup>b</sup>	32,0 $\pm$ 6,7 <sup>b</sup>	4,2 $\pm$ 1,1	15,5 $\pm$ 4,0	134,5 $\pm$ 29,4
<b>Kalk</b>	Auflagehumus	5	16,2 $\pm$ 4,9	1367,6 $\pm$ 488,2 <sup>a</sup>	21,7 $\pm$ 5,0	96,8 $\pm$ 16,1 <sup>a</sup>	7,0 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup>	19,0 $\pm$ 4,0 <sup>a</sup>	95,7 $\pm$ 19,9
	Mineralboden	2	22,3 $\pm$ 4,6	2163,5 $\pm$ 839,9	18,1 $\pm$ 2,7 <sup>a</sup>	80,7 $\pm$ 5,5 <sup>a</sup>	5,0 $\pm$ 0,5	21,3 $\pm$ 2,2	92,8 $\pm$ 1,4

		Pflanzentoxische Metalle			
Standort	N	Al	Cd	Pb	
		[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	
<b>Dolomit</b>	Auflagehumus	6	11,5 $\pm$ 5,0	0,3 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup>	24,1 $\pm$ 13,4 <sup>b</sup>
	Mineralboden	6	17,3 $\pm$ 4,7	0,2 $\pm$ 0,1	29,1 $\pm$ 7,8
<b>Kalk</b>	Auflagehumus	5	15,3 $\pm$ 5,4	1,4 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>	66,3 $\pm$ 16,0 <sup>a</sup>
	Mineralboden	2	19,1 $\pm$ 3,6	1,7 $\pm$ 0,6	74,1 $\pm$ 21,6

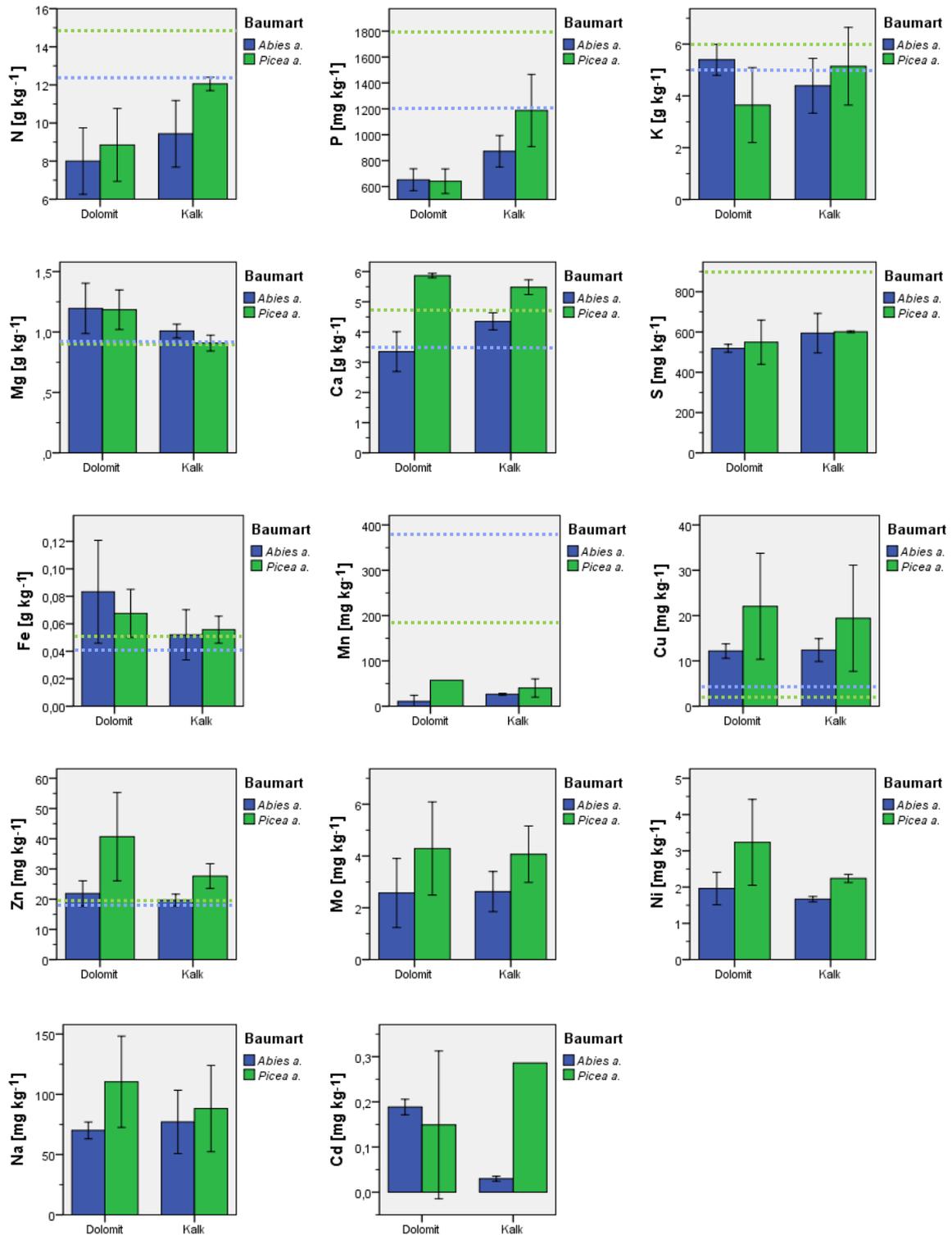
## 4.2 Pflanzenernährung

### 4.2.1 Nährstoff- und Spurenelementgehalte der Nadeln

Der Gehalt an Nährelementen in den Nadeln von Tanne und Fichte der beiden Versuchsflächen auf Dolomit und Kalk wird in Abb. 16 grafisch dargestellt, die zugehörigen Werte sind in Tab. 7 angeführt. Die Schwellenwerte für Mangelerkrankung sind in Abb. 16 nach GÖTTLEIN et al. durch die strichlierten Linien gekennzeichnet. Diese Grenzwerte wurden von GÖTTLEIN et al. bei der Fichte für Jungpflanzen angegeben, bei der Tanne basieren die Werte auf einem Gesamtdatensatz mit jungen und adulten Bäumen (GÖTTLEIN et al. 2011).

Beim Vergleich der beiden Baumarten liegen die Nadel-Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalte von N, Ca, S, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni und Na auf beiden Versuchsflächen bei der Fichte stets höher als bei der Tanne. Bei P, K, Fe und Cd weist die Tanne auf Dolomit höhere Konzentrationen in den Nadeln auf als die Fichte, auf Kalk sind jedoch die Nährstoff- und Spurenelementgehalte wiederum bei der Fichte höher. Der Nadel-Mg-Gehalt ist auf Kalk höher bei der Tanne, auf Dolomit weisen Fichte und Tanne denselben Mg-Gehalt in den Nadeln auf. Beim Vergleich der Nährstoff- und Spurenelementgehalte zwischen den beiden verschiedenen Standorten zeigt sich für N, P und S unabhängig von der Baumart eine höhere Nadel-Nährstoffkonzentration auf Kalk. Umgekehrt werden bei Mg, Fe, Zn, Mo, Ni für beide Baumarten höhere Nährstoffkonzentrationen auf Dolomit erreicht. Die Ca-, Mn-, Cu- und Na-Gehalte sind intraspezifisch bei der Tanne höher auf Kalk, bei der Fichte höher auf Dolomit. Für K und Cd wurden hingegen bei der Fichte höhere Gehalte auf Kalk und bei der Tanne höhere Gehalte auf Dolomit festgestellt.

Mit dem Scheffé-Post-hoc-Test konnte für den N-Gehalt der Nadeln ein signifikanter Unterschied zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Kalk nachgewiesen werden ( $p=.048$ ,  $-0.41$ , 95%-CI $[-0.81, -0.01]$ ). Beim Ca-Gehalt zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Dolomit ( $p=.003$ ,  $-2.51$ , 95%-CI $[-3.97, -1.06]$ ) sowie zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Kalk ( $p=.008$ ,  $-2.13$ , 95%-CI $[-3.59, -0.67]$ ). Für den P-Gehalt konnte ein signifikanter Unterschied zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Kalk ( $p=.020$ ,  $-534.96$ , 95%-CI $[-973.89, -96.03]$ ) sowie zwischen Fichte-Dolomit und Fichte-Kalk ( $p=.036$ ,  $-546.49$ , 95%-CI $[-1053.33, -39.65]$ ) nachgewiesen werden.



**Abb. 16** Nährstoff- und Spurenelementgehalte in den Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und des toxischen Metalls Cd in den Nadeln. Al- und Pb-Gehalte unter der Nachweisgrenze. Strichlierte, waagrechte Linien kennzeichnen den Grenzwert zum Mangelbereich (sofern vorhanden) nach GÖTTLEIN et al. (2011) (Grün = Fichte, Blau = Tanne).

**Tab. 7** Nährstoff- und Spurenelementgehalte in den Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und des toxischen Metalls Cd in den Nadeln. *Al- und Pb-Gehalte unter der Nachweisgrenze. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede (Scheffé-Post-hoc-Test) der Werte zwischen den Gruppen.*

Hauptnährstoffe								
Standort	Baumart	N	N	P	K	Mg	Ca	S
			[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]
Dolomit	<i>Abies alba</i>	4	8,0 $\pm$ 2,2 <sup>b3</sup>	652,4 $\pm$ 84,8 <sup>b</sup>	5,4 $\pm$ 0,6	1,2 $\pm$ 0,2	3,4 $\pm$ 0,7 <sup>b</sup>	519,1 $\pm$ 19,9
	<i>Picea abies</i>	2	8,8 $\pm$ 1,9 <sup>ab3</sup>	640,9 $\pm$ 95,4 <sup>b</sup>	3,6 $\pm$ 1,4	1,2 $\pm$ 0,2	5,9 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>	549,6 $\pm$ 109,8
Kalk	<i>Abies alba</i>	3	9,4 $\pm$ 2,7 <sup>ab3</sup>	872,5 $\pm$ 121,9 <sup>ab</sup>	4,4 $\pm$ 1,1	1,0 $\pm$ 0,1	4,4 $\pm$ 0,3 <sup>ab</sup>	594,4 $\pm$ 98,0
	<i>Picea abies</i>	2	12,1 $\pm$ 2,0 <sup>a3</sup>	1187,4 $\pm$ 278,4 <sup>a</sup>	5,1 $\pm$ 1,5	0,9 $\pm$ 0,1	5,5 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>	601,0 $\pm$ 4,4

<sup>3</sup>N= 12, 4, 12, 4

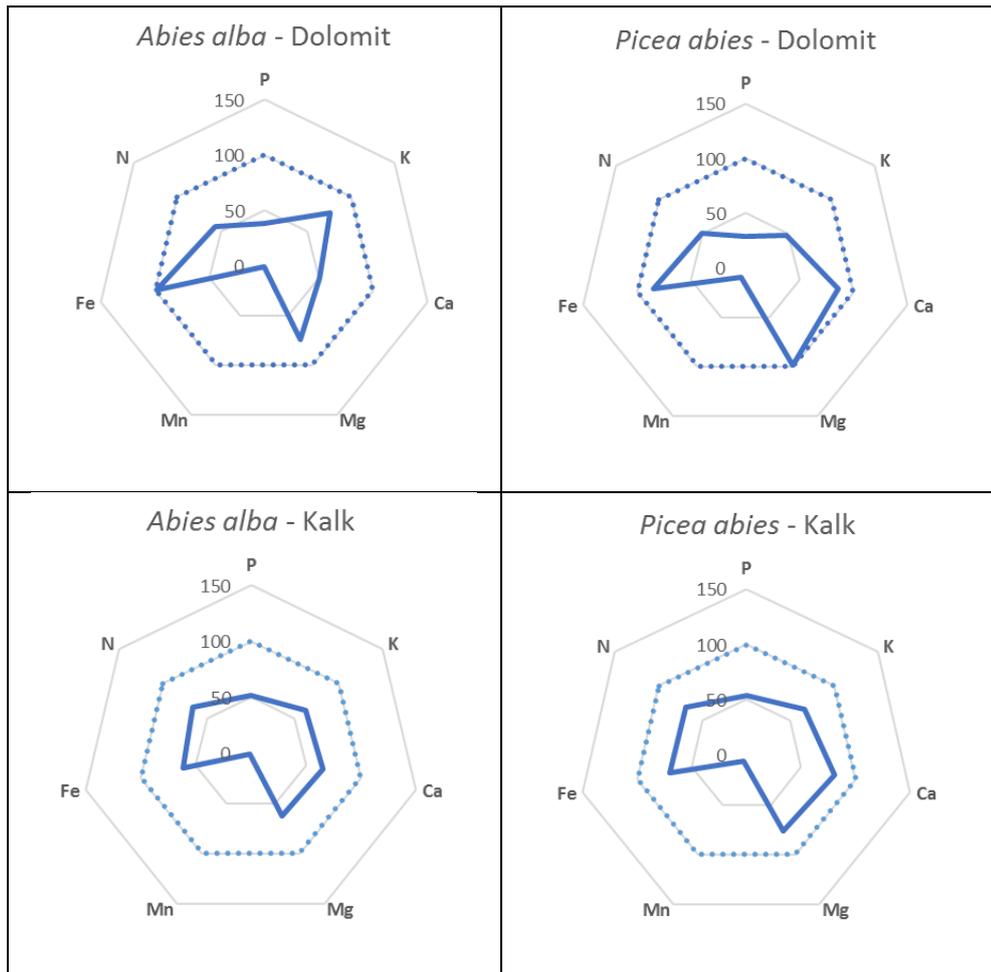
Essentielle Spurenelemente									
Standort	Baumart	N	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na
			[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]					
Dolomit	<i>Abies alba</i>	4	0,08 $\pm$ 0,04	10,8 $\pm$ 13,4	12,2 $\pm$ 1,6	21,9 $\pm$ 4,2	2,6 $\pm$ 1,3	2,0 $\pm$ 0,4	70,1 $\pm$ 7,0
	<i>Picea abies</i>	2	0,07 $\pm$ 0,02	57,4	22,1 $\pm$ 11,7	40,7 $\pm$ 14,6	4,3 $\pm$ 1,8	3,2 $\pm$ 1,2	110,4 $\pm$ 37,9
Kalk	<i>Abies alba</i>	3	0,05 $\pm$ 0,02	26,5 $\pm$ 2,2	12,4 $\pm$ 2,5	19,7 $\pm$ 2,0	2,6 $\pm$ 0,8	1,7 $\pm$ 0,1	77,1 $\pm$ 26,3
	<i>Picea abies</i>	2	0,06 $\pm$ 0,01	40,2 $\pm$ 20,2	19,4 $\pm$ 1,5	27,6 $\pm$ 4,1	4,1 $\pm$ 1,9	2,2 $\pm$ 0,1	88,2 $\pm$ 35,8

Pflanzentoxische Metalle					
Standort	Baumart	N	Al	Cd	Pb
			[g*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]	[mg*kg <sup>-1</sup> ]
Dolomit	<i>Abies alba</i>	4	n.n.	0,2 $\pm$ 0,0	0,8
	<i>Picea abies</i>	2	n.n.	0,1 $\pm$ 0,2	n.n.
Kalk	<i>Abies alba</i>	3	n.n.	>0,1	n.n.
	<i>Picea abies</i>	2	n.n.	0,3	1,2

#### 4.2.2 Nährstoff- und Spurenelementmangel

Abb. 17 zeigt die Mittelwerte der Nadel-Nährstoff- und Spurenelementkonzentrationen von N, P, K, Ca, Mg, Mn und Fe als Prozentanteil der mittleren Normalkonzentration für die jeweilige Baumart nach GÖTTLEIN et al. (2011). Alle angeführten Nadelkonzentrationen liegen bei beiden Baumarten und Standorten stets unterhalb der mittleren Normalkonzentration (punktierte blaue Linie) und somit im unteren Normal- bzw. im Mangelbereich. Es besteht daher für keines der Elemente eine optimale Nährstoffversorgung der Pflanzen. Für die dargestellten Nährstoffe und Spurenelemente lassen sich auf Kalk bei beiden Baumarten ausgeglichene und höhere Nadel-Nährstoffkonzentrationen beobachten, auf Dolomit herrscht lediglich für Mg und Fe eine höhere und damit annähernd ausreichende Nährstoffversorgung.

Sowohl bei der Tanne als auch bei der Fichte zeigt sich auf beiden Standorten z.T. extremer N- und P- Mangel, die Nadel-N-Konzentration erreicht bei der Tanne 56 (Dolomit) bzw. 66% (Kalk) der Normalkonzentration nach GÖTTLEIN et al. (2011), bei der Fichte sind es 50 bzw. 69%. Die Analyse der Nadel-P-Gehalte ergab bei der Tanne Werte von 38 bzw. 51%, bei der Fichte 29 bzw. 54%. Auch die Werte für K liegen für beide Baumarten im Mangelbereich bzw. im unteren Normalbereich (Tanne: 76 bzw. 62%, Fichte: 47 bzw. 67%). Die Nadel-Ca-Konzentration befindet sich - mit Ausnahme der Werte für Tanne auf Dolomit - im unteren Normalbereich (Tanne: 51 bzw. 66%, Fichte: 86 bzw. 81%). Für die Tanne auf Dolomit wurden 51% der Ca-Normalkonzentration und somit eine Nährstoffmangelsituation festgestellt. Die Mg- und Fe-Gehalte der Nadeln sind sowohl bei der Tanne als auch bei der Fichte niedriger auf Kalk, sie fallen jedoch nicht unter 60% der Normalkonzentration (Fe: Tanne: 99 bzw. 62%, Fichte: 85 bzw. 71%; Mg: Tanne: 75 bzw. 63%, Fichte: 99 bzw. 76%) und liegen daher für beide Baumarten bzw. Standorte im unteren bis mittleren Normalbereich. Besonders niedrige Nährstoffkonzentrationen zeigen sich beim Mn-Gehalt: Dieser erreicht auf keiner der beiden Flächen mehr als 9% der Normalkonzentration (Tanne: 1 bzw. 2%, Fichte: 9 bzw. 6%) und liegt daher für beide Baumarten deutlich im Mangelbereich.



**Abb. 17** Mittelwerte der Nährstoff- und Spurenelementgehalte von N, P, K, Ca, Mg, Mn und Fe in den Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit und Kalk, angegeben als %-Anteil der Normkonzentration. Normkonzentrationen (= punktierte blaue 100%-Linie) in den Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* nach GÖTTLEIN et al. (2011).

#### 4.2.3 Einflussfaktoren auf den Nadel-Nährstoff- und Spurenelementgehalt

Sowohl die Baumart als auch der jeweilige Standort üben bei einigen Nährelementen einen signifikanten Einfluss auf die Nadel-Nährstoffkonzentration aus (Tab. 8):

Die Anwendung einer mehrfaktoriellen ANOVA ergab einen signifikanten Effekt der Baumart auf den Nadel-Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalt von Ca ( $F(1,7) = 38.7$ ,  $p < .001$ ), Mn ( $F(1,5) = 10.8$ ,  $p = .022$ ), Zn ( $F(1,7) = 10.9$ ,  $p = .013$ ) und Ni ( $F(1,7) = 7.4$ ,  $p = .030$ ). Auch der Standort hat einen signifikanten Effekt auf den Gehalt von N ( $F(1,28) = 5.8$ ,  $p = .023$ ), P ( $F(1,7) = 18.8$ ,  $p = .003$ ) und Mg ( $F(1,7) = 5.7$ ,  $p = .049$ ) in den Nadeln.

Eine signifikante Interaktion zwischen Standort und Baumart zeigt sich beim Nadel-Nährstoffgehalt von Ca ( $F(1,7) = 5.6, p=.050$ ), der Effekt der Baumart hängt hier also z.T. vom Standort ab.

**Tab. 8** Effekte von Baumart, Standort und deren Interaktion auf den Nährstoff- und Spurenelementgehalt der Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p<0,001$ ; \*\* $p<0,01$ ; \* $p<0,05$ .

Faktoren/ Nährstoffe	N		P		K		Mg		Ca		S		Fe	
	F-Wert	p												
Baumart	3,3	n.s.	3,0	n.s.	0,6	n.s.	0,3	n.s.	38,7	***	0,2	n.s.	0,1	n.s.
Standort	5,8	*	18,8	**	0,1	n.s.	5,7	*	1,1	n.s.	2,2	n.s.	1,6	n.s.
Standort * Baumart	0,9	n.s.	3,4	n.s.	3,6	n.s.	0,2	n.s.	5,6	*	0,1	n.s.	0,3	n.s.

Faktoren/ Nährstoffe	Mn		Cu		Zn		Mo		Ni		Na		Cd	
	F-Wert	p												
Baumart	10,8	*	4,3	n.s.	10,9	*	4,0	n.s.	7,4	*	2,8	n.s.	3,0	n.s.
Standort	<0,1	n.s.	0,1	n.s.	3,5	n.s.	<0,1	n.s.	3,6	n.s.	0,2	n.s.	<0,1	n.s.
Standort * Baumart	3,2	n.s.	0,1	n.s.	1,8	n.s.	<0,1	n.s.	1,8	n.s.	0,9	n.s.	5,5	n.s.

#### 4.2.4 Korrelationen der Nährstoff- und Spurenelementgehalte Nadeln - Boden

Tabelle 9 zeigt die Zusammenhänge zwischen den Nährstoff- und Spurenelementgehalten in den Nadeln und im Boden. Der N-Gehalt der Nadeln korreliert signifikant positiv mit dem N-Gehalt des Bodens ( $r_s=.688, p<.050$ ) sowie signifikant negativ mit dem K-Gehalt im Boden ( $r_s= -.647, p<.050$ ). Auch der P-Gehalt in den Nadeln weist signifikante positive Korrelationen mit dem Gehalt von N ( $r_s=.791, p<.010$ ), P ( $r_s=.682, p<.050$ ), S ( $r_s=.618, p<.050$ ), Mn ( $r_s=.718, p<.050$ ), Zn ( $r_s=.691, p<.050$ ), Mo ( $r_s=.709, p<.050$ ), Cd ( $r_s=.627, p<.050$ ) und Pb im Boden ( $r_s=.745, p<.010$ ) auf. Nach COHEN (1992) handelt es sich dabei um Zusammenhänge mit starkem Effekt.

Mit dem Mg-Gehalt im Boden besteht vor allem für die in den Nadeln vorkommenden Hauptnährstoffe N ( $r_s=-.497, p>.050$ ), P ( $r_s=-.736, p<.010$ ), K ( $r_s=-.055, p>.050$ ) und S ( $r_s=-.382, p>.050$ ) sowie für Mn ( $r_s=-.317, p>.050$ ) stets ein negativer Zusammenhang.

Dasselbe gilt für den Ca-Gehalt: Auch hier korrelieren die Nährstoffe N ( $r_s=-.419$ ,  $p>.050$ ), P ( $r_s=-.745$ ,  $p<.010$ ), K ( $r_s=-.500$ ,  $p>.050$ ), S ( $r_s=-.345$ ,  $p>.050$ ), Mn ( $r_s=-.183$ ,  $p>.050$ ) sowie Mo ( $r_s=-.245$ ,  $p>.050$ ) negativ mit dem Ca-Gehalt im Boden.

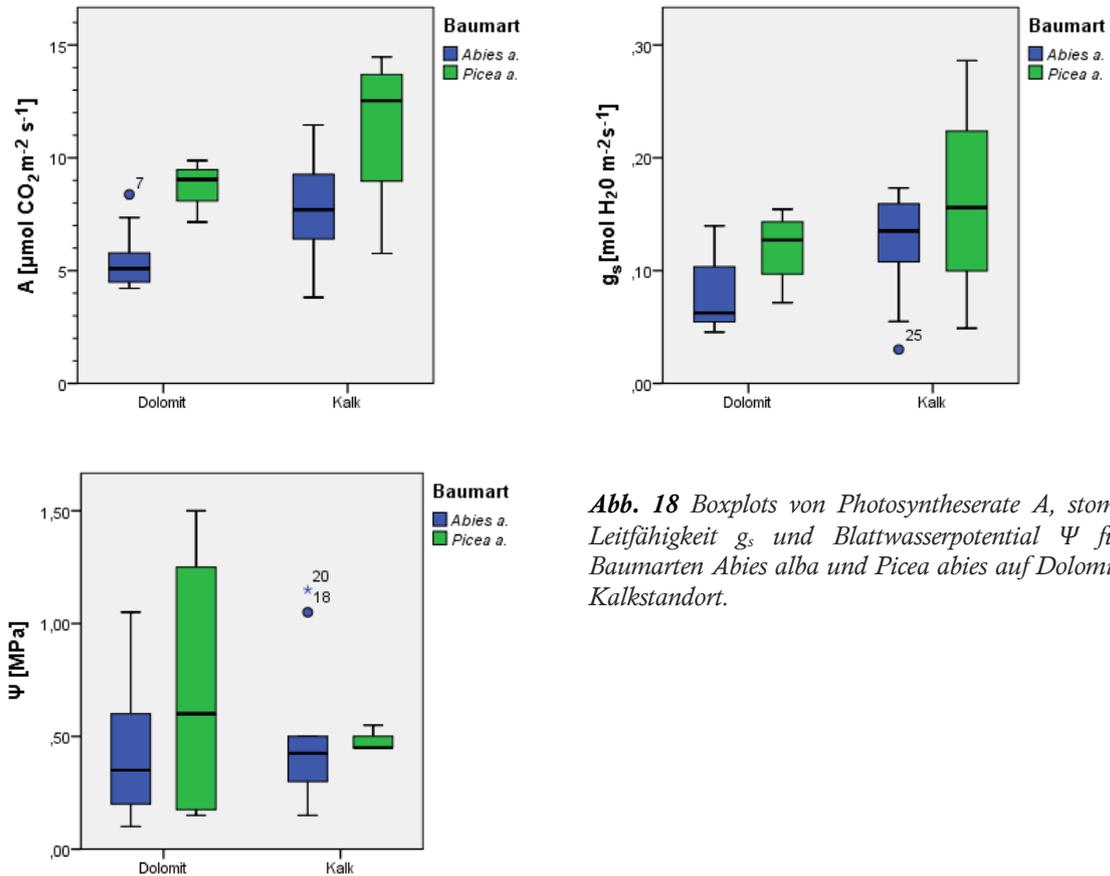
Einen signifikanten positiven Zusammenhang mit dem Boden-Ca-Gehalt zeigt außerdem die Ni-Konzentration in den Nadeln ( $r_s=.791$ ,  $p<.010$ ). Der Nadel-Mg-Gehalt weist eine signifikante negative Korrelation zum Boden-N-Gehalt ( $r_s=-.619$ ,  $p<.050$ ) sowie signifikant positive Korrelationen zum Mg- ( $r_s=.727$ ,  $p<.050$ ) und Ca-Gehalt ( $r_s=.727$ ,  $p<.050$ ) im Boden auf. Der Nadel-S-Gehalt zeigt einen signifikanten negativen Zusammenhang mit dem Boden-K-Gehalt ( $r_s=-.709$ ,  $p<.050$ ) sowie signifikant positive Zusammenhänge mit dem S- ( $r_s=.609$ ,  $p<.050$ ) und Mn-Gehalt ( $r_s=.636$ ,  $p<.050$ ) des Bodens.

**Tab. 9** Zusammenhang zwischen den Boden- und Nadel-Nährstoff- und Spurenelementgehalten von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ , \*\*  $p<0,01$ ; \*  $p<0,05$ .

	N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Al	Cd	Pb
	Boden															
N	,688*	,501	-,647*	-,497	-,419	,451	-,351	,465	,273	,342	,433	,237	-,282	-,114	,396	,451
P	,791**	,682*	-,445	-,736**	-,745**	,618*	-,182	,718*	,327	,691*	,709*	,536	-,618	,227	,627*	,745**
K	-,118	-,418	,364	-,055	-,500	-,509	,482	-,200	-,145	-,036	-,109	,491	,018	,445	-,227	,000
Mg	-,619*	-,391	,064	,727*	,727*	-,309	-,027	-,245	,000	-,218	-,600	-,391	,627*	-,082	-,264	-,536
Ca	,155	,236	-,500	,091	,327	,236	-,236	,127	-,264	-,009	-,091	-,109	,018	-,518	,036	-,164
S	,591	,564	-,709*	-,382	-,345	,609*	-,482	,636*	,118	,527	,391	,145	-,255	-,127	,455	,391
Fe	-,282	-,327	-,273	,509	,427	-,300	-,155	-,145	-,145	-,082	-,536	-,155	,736**	-,291	-,200	-,518
Mn	,233	,117	-,017	-,317	-,183	,150	,017	-,017	-,117	,000	,267	,083	-,367	-,367	-,050	,067
Cu	-,073	-,155	-,482	,436	,418	-,155	-,282	,064	-,182	-,100	-,455	-,045	,545	-,455	-,064	-,327
Zn	,036	-,027	-,464	,382	,491	-,082	-,300	-,173	-,418	-,336	-,400	-,355	,564	-,636*	-,155	-,436
Mo	-,009	-,173	,000	,000	-,245	-,227	,364	-,136	-,491	-,191	-,136	,318	-,218	,027	-,282	-,091
Ni	-,218	-,164	-,473	,518	,791**	-,136	-,382	-,345	-,473	-,455	-,509	-,655*	,727*	-,782**	-,373	-,700*
Na	-,027	-,191	-,145	,345	,036	-,227	,082	-,082	-,445	-,273	-,418	,118	,182	-,100	-,100	-,164
Cd	,024	-,143	-,310	,452	,167	-,310	-,167	-,310	-,381	-,333	-,381	-,310	,595	-,262	-,310	-,381
Pb	,029	-,143	-,257	,029	-,371	-,143	,371	,086	-,257	,371	-,314	,771	,257	,371	,257	,029

## 4.3 Physiologie

### 4.3.1 Photosyntheserate $A$ , stomatäre Leitfähigkeit $g_s$ und Blattwasserpotential $\Psi$



**Abb. 18** Boxplots von Photosyntheserate  $A$ , stomatärer Leitfähigkeit  $g_s$  und Blattwasserpotential  $\Psi$  für die Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort.

Die Messergebnisse für die *Photosyntheserate*  $A$ , die *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  und das *Blattwasserpotential*  $\Psi$  von Fichte und Tanne auf Dolomit- und Kalk werden in Abb. 18 und Tab. 10 dargestellt. Sowohl bei der *Photosyntheserate*  $A$  als auch bei der *stomatären Leitfähigkeit*  $g_s$  liegen Median und Mittelwert der Fichte über jenen der Tanne. Beide Baumarten weisen auf dem Kalkstandort höhere Werte auf als auf dem Dolomitstandort.

Mit dem Scheffé-Post-hoc-Test konnte für die *Photosyntheserate*  $A$  ein signifikanter Unterschied zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Kalk ( $p=.001$ ,  $-5.88$ ,  $95\text{-CI}[-9.54, -2.21]$ ) nachgewiesen werden. Für  $g_s$  zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Baumarten bzw. Substraten.

Beim *Blattwasserpotential*  $\Psi$  wurden für die Tanne 0.44 bzw. 0.49 MPa, für die Fichte 0.71 bzw. 0.48 MPa gemessen. Auch hier sind auf dem Dolomitstandort Median und Mittelwert der Fichte höher im Vergleich zur Tanne. Auf Kalk liegt jedoch der  $\Psi$ -Mittelwert der Tanne geringfügig über jenem der Fichte. Beim Vergleich zwischen den Substraten weist die Tanne höhere Werte auf dem Kalkstandort auf, die Fichte zeigt höhere Werte auf Dolomit. Für das *Blattwasserpotential*  $\Psi$  konnten mittels Scheffé-Post-hoc-Test keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen werden.

**Tab. 10** Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für Photosyntheserate  $A$ , stomatäre Leitfähigkeit  $g_s$  und Blattwasserpotential  $\Psi$  für die Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen *Abies alba* Dolomit, *Abies alba* Kalk, *Picea abies* Dolomit und *Picea abies* Kalk (Scheffé-Post-hoc-Test).

Baumart	Standort	N	A [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]	$g_s$ [ $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ]	$\Psi$ [MPa]
<i>Abies alba</i>	Dolomit	12	5,4 $\pm$ 1,3b	0,08 $\pm$ 0,03	0,44 $\pm$ 0,32
	Kalk	12	7,7 $\pm$ 2,4ab	0,13 $\pm$ 0,05	0,49 $\pm$ 0,31
<i>Picea abies</i>	Dolomit	4	8,8 $\pm$ 1,2ab	0,12 $\pm$ 0,04	0,71 $\pm$ 0,65
	Kalk	4	11,3 $\pm$ 3,8a	0,16 $\pm$ 0,10	0,48 $\pm$ 0,05

### 4.3.2 Einflussfaktoren Baumart und Standort

Der Einfluss von Baumart und Standort auf  $A$ ,  $g_s$  und  $\Psi$  wird in Tab. 11 gezeigt. Die Anwendung einer mehrfaktoriellen ANOVA ergab einen signifikanten Effekt der Baumart auf  $A$  ( $F(1,28) = 16.1$ ,  $p < .001$ ). Auch der Standort hat einen signifikanten Effekt sowohl auf  $A$  ( $F(1,28) = 7.5$ ,  $p = .011$ ) als auch auf  $g_s$  ( $F(1,27) = 4.8$ ,  $p = .037$ ).

**Tab. 11** Effekte von Baumart, Standort sowie deren Interaktion auf Photosyntheserate  $A$ , stomatäre Leitfähigkeit  $g_s$  und Blattwasserpotential  $\Psi$  der Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p < 0,001$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \* $p < 0,05$ .

Faktoren/ Variablen	A		$g_s$		$\Psi$	
	F-Wert	p	F-Wert	p	F-Wert	p
Baumart	16,1	***	3,7	n.s.	0,8	n.s.
Standort	7,5	*	4,8	*	0,4	n.s.
Standort * Baumart	0,4	n.s.	0,2	n.s.	1,0	n.s.

### 4.3.3 Korrelationen von $A$ , $g_s$ und $\Psi$

Mittels Spearman-Korrelation wurde der Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate*  $A$ , *stomatärer Leitfähigkeit*  $g_s$ , *Blattwasserpotential*  $\Psi$  und verschiedenen Variablen, wie z.B. Baumart, Standort, Bodenwassergehalt (VWC), morphologische Parameter oder Nährstoff- und Spurenelementgehalt der Nadeln bzw. des Bodens, berechnet. Wie in Tab. 12 ersichtlich, konnten für  $A$  signifikante Zusammenhänge zwischen  $A$  und  $g_s$  ( $r_s=.792$ ,  $p<.010$ ), Standort ( $r_s=.379$ ,  $p<.050$ ), Baumart ( $r_s=.508$ ,  $p<.010$ ), Baumvitalität ( $r_s=-.530$ ,  $p<.010$ ), Terminaltrieblänge ( $r_s=.382$ ,  $p<.050$ ) und SLA ( $r_s=-.592$ ,  $p<.010$ ) nachgewiesen werden. Für  $g_s$  besteht ein Zusammenhang mit  $A$  ( $r_s=.792$ ,  $p<.010$ ), Standort ( $r_s=.419$ ,  $p<.050$ ), Baumvitalität ( $r_s=.457$ ,  $p<.010$ ) und SLA ( $r_s=-.563$ ,  $p<.010$ ).

**Tab. 12** Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate*  $A$ , *stomatärer Leitfähigkeit*  $g_s$ , *Wasserpotential*  $\Psi$  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Variablen: Standort, Baumart, Volumetric Water Content, Vitalitätsklasse, Terminaltrieblänge 2019, Specific Leaf Area, Wurzelkonkurrenz und Mykorrhizierungsgrad..  $N=32$ . Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p<.01$ ; \*  $p<.05$ .

		A	$g_s$	$\Psi$	Standort	Baumart	VWC	Vitalität	TTL	SLA	Wurzel-konk.	Myk-grad
<b>A</b>	$r_s$	1,000	,792**	,188	,379*	,508**	-,075	-,530**	,382*	-,592**	-,259	-,233
<b><math>g_s</math></b>	$r_s$	,792**	1,000	-,103	,419*	,264	-,060	-,457**	,225	-,563**	-,167	-,225
<b><math>\Psi</math></b>	$r_s$	,188	-,103	1,000	,143	,138	-,257	-,171	-,004	,037	,119	,211

Anmerkung: Die Variablen Standort und Baumart wurden als Binärvariablen kodiert (Standort: Dolomit = 1, Kalk = 2; Baumart: Tanne = 1, Fichte = 2), die Variable Vitalität ist ordinalskaliert (Klasse 1-3).

Der Zusammenhang zwischen  $A$ ,  $g_s$ ,  $\Psi$  und dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden wird in Tab. 13 dargestellt. Signifikante negative Korrelationen konnten nachgewiesen werden zwischen  $A$  und dem Boden-K-Gehalt ( $r_s=-.627$ ,  $p<.050$ ), sowie zwischen  $\Psi$  und dem K- ( $r_s=-.718$ ,  $p<.050$ ), Fe- ( $r_s=-.836$ ,  $p<.010$ ) und Al- ( $r_s=-.645$ ,  $p<.050$ ) Gehalt im Boden.

**Tab. 13** Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate*  $A$ , *stomatärer Leitfähigkeit*  $g_s$ , *Wasserpotential*  $\Psi$  von *Abies alba* und *Picea abies* und den Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalten von N, P, K, Mg, Ca, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na, Al, Cd und Pb im Boden auf Dolomit und Kalk.  $N=11$ . Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p<.01$ ; \*  $p<.05$ .

		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Al	Cd	Pb
<b>A</b>	$r_s$	,121	,473	-,627*	-,327	,018	,482	-,373	,436	,009	,355	,291	,136	-,255	-,464	,300	,164
<b><math>g_s</math></b>	$r_s$	,304	,182	-,145	-,318	-,355	,191	,055	,145	-,182	,336	,218	,227	-,309	,045	,045	,055
<b><math>\Psi</math></b>	$r_s$	,152	,327	-,718*	,036	,391	,400	-,836**	,400	,300	,182	,055	-,345	,409	-,645*	,327	,027

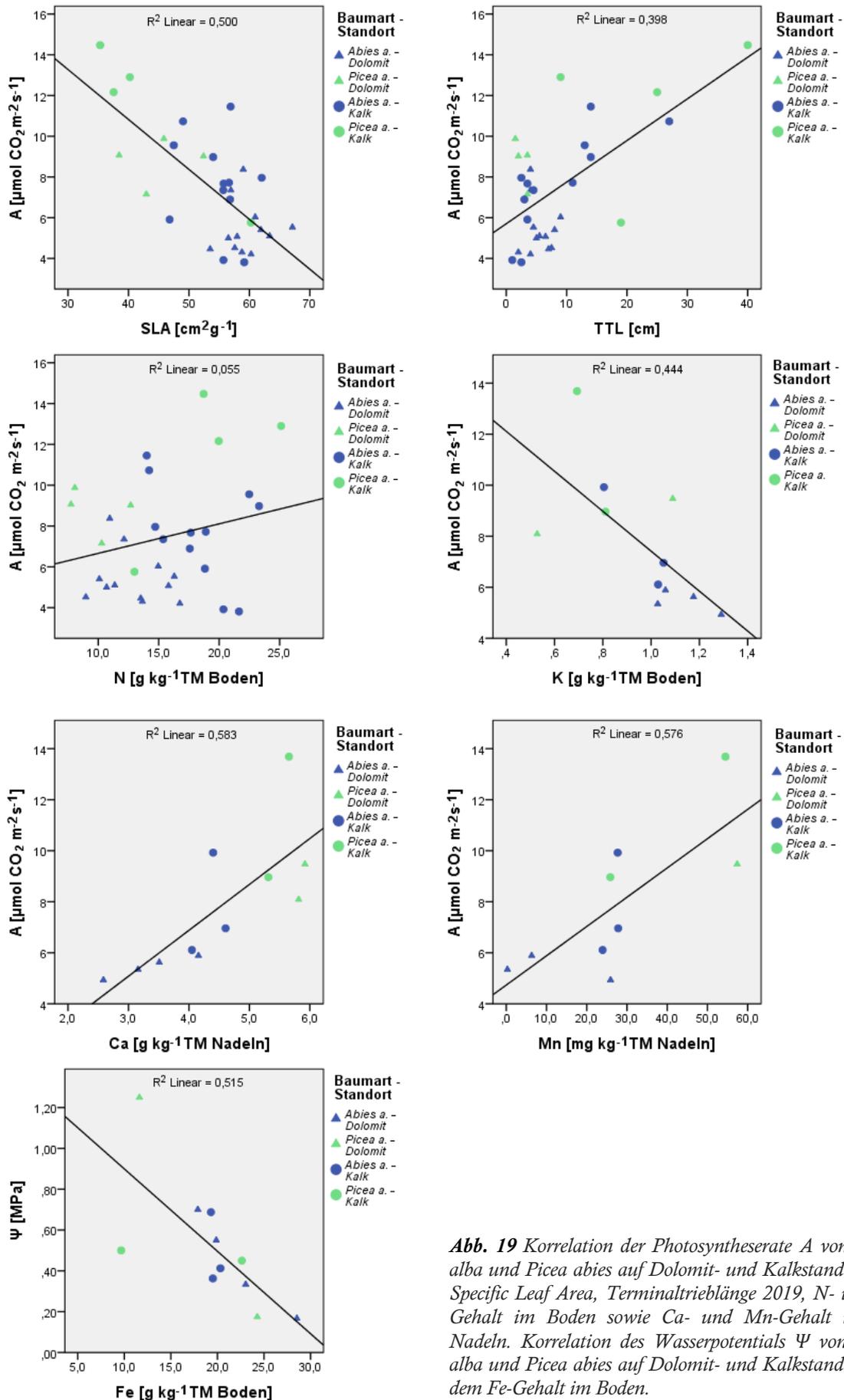
Bei der Untersuchung der Zusammenhänge zwischen  $A$ ,  $g_s$ ,  $\Psi$  und dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt der Nadeln (Tab. 14) zeigen sich für  $A$  signifikant positive Korrelationen mit dem Ca-Gehalt ( $r_s=.836$ ,  $p<.010$ ) und dem Mn-Gehalt ( $r_s=.700$ ,  $p<.050$ ), für  $\Psi$  eine signifikant positive Korrelation mit dem Cu-Gehalt ( $r_s=.609$ ,  $p<.050$ ).

**Tab. 14** Zusammenhang zwischen Photosyntheserate  $A$ , stomatärer Leitfähigkeit  $g_s$ , Wasserpotential  $\Psi$  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalten von N, P, K, Mg, Ca, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na, Cd und Pb in den Nadeln.  $N=11$ . Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p<.01$ ; \*  $p<.05$ .

		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Cd	Pb
<b>A</b>	$r_s$	-,055	,445	-,309	-,355	,836**	,545	-,055	,700*	,291	,364	,527	,409	,073	-,143	,143
<b><math>g_s</math></b>	$r_s$	,212	,418	,036	-,282	,445	,500	,064	,400	-,109	,000	,445	,045	-,045	-,262	,314
<b><math>\Psi</math></b>	$r_s$	,490	,045	-,245	,309	,082	,373	,473	-,267	,609*	,336	-,382	,409	,036	,357	-,314

In Abb. 19 erfolgt die graphische Darstellung der Zusammenhänge zwischen  $A$  und SLA, Terminaltrieblänge, N-, K-Gehalt des Bodens und Ca-, Mn-Gehalt der Nadeln sowie zwischen  $\Psi$  und dem Fe-Gehalt im Boden mittels linearer Regression. Die Bestimmtheitsmaße  $R^2$  der ausgewählten Korrelationen weisen – mit Ausnahme der Korrelation zwischen  $A$  und dem Boden-N-Gehalt – auf einen straffen Zusammenhang hin; mehr als 40% der Gesamtstreuung können durch die jeweilige unabhängige Variable erklärt werden.

Die Berechnung der Effektstärke  $f$  nach COHEN (1992) ergab einen starken Effekt der Variablen SLA ( $f=1.00$ ), Terminaltrieblänge ( $f=0.81$ ), Boden-K-Gehalt ( $f=0.89$ ), Nadel-Ca-Gehalt ( $f=1.18$ ) und Nadel-Mn-Gehalt ( $f=1.17$ ) auf die *Photosyntheserate*  $A$  sowie einen starken Effekt des Boden-Fe-Gehalts ( $f=1.03$ ) auf das *Blattwasserpotential*  $\Psi$ .



**Abb. 19** Korrelation der Photosyntheserate  $A$  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort mit Specific Leaf Area, Terminaltrieblänge 2019, N- und K-Gehalt im Boden sowie Ca- und Mn-Gehalt in den Nadeln. Korrelation des Wasserpotentials  $\Psi$  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort mit dem Fe-Gehalt im Boden.

## 4.4 Morphologie

### 4.4.1 Baumhöhe, Terminaltrieblänge, 100-Nadel-Trockengewicht und SLA

Die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen für die morphologischen Merkmale Baumhöhe, Terminaltrieblänge, 100-Nadel-Trockengewicht und SLA der auf den beiden Versuchsfeldern gemessenen Jungpflanzen werden nachfolgend in Tab. 15 dargestellt. Mit Ausnahme der SLA zeigen alle Merkmale geringere Werte auf dem Dolomitstandort. Für die Wachstumsparameter Baumhöhe und Terminaltrieblänge wurden auf Dolomit höhere Werte bei der Tanne gemessen, auf Kalk schneidet die Fichte besser ab. 100-Nadel-Trockengewicht und SLA sind bei der Tanne auf beiden Standorten höher als bei der Fichte, beide Baumarten weisen auf Dolomit eine höhere SLA auf.

Mit dem Games-Howell-Post-hoc-Test konnten signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten bzw. Standorten nachgewiesen werden: Bei der Baumhöhe besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den Werten für Tanne-Dolomit und Tanne-Kalk ( $p=.003$ ,  $-.56$ , 95%-CI $[-.93, -.19]$ ) sowie zwischen Tanne-Kalk und Fichte-Dolomit ( $p=.001$ ,  $-.66$ , 95%-CI $[-1.02, -.30]$ ), bei der Terminaltrieblänge zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Dolomit ( $p=.014$ ,  $2.96$ , 95%-CI $[.60, 5.32]$ ), beim 100-Nadel-Trockengewicht zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Dolomit ( $p=.005$ ,  $0.14$ , 95%-CI $[0.05, 0.22]$ ) sowie zwischen Tanne-Kalk und Fichte-Dolomit ( $p=.001$ ,  $0.19$ , 95%-CI $[0.09, 0.29]$ ), bei der SLA zwischen Tanne-Dolomit und Tanne-Kalk ( $p=.043$ ,  $4.83$ , 95%-CI $[0.12, 9.54]$ ) sowie zwischen Tanne-Dolomit und Fichte-Dolomit ( $p=.035$ ,  $14.57$ , 95%-CI $[1.57, 27.57]$ ).

**Tab. 15** Morphologische Baumeigenschaften von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für Baumhöhe, Terminaltrieblänge 2019, 100-Nadel-Trockengewicht und Specific Leaf Area. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen *Abies alba* Dolomit, *Abies alba* Kalk, *Picea abies* Dolomit und *Picea abies* Kalk (Games-Howell-Post-hoc-Test).

Baumart	Standort	N	Baumhöhe [cm]	Terminaltrieblänge [cm]	100-Nadel-Trockengewicht [mg]	Specific Leaf Area [cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ]
<i>Abies alba</i>	Dolomit	12	59 $\pm$ 13 <sup>b</sup>	5,6 $\pm$ 2,0 <sup>a</sup>	263 $\pm$ 57 <sup>a</sup>	59,49 $\pm$ 3,56 <sup>a</sup>
	Kalk	12	115 $\pm$ 42 <sup>a</sup>	8,3 $\pm$ 7,7 <sup>ab</sup>	311 $\pm$ 83 <sup>a</sup>	54,66 $\pm$ 4,64 <sup>b</sup>
<i>Picea abies</i>	Dolomit	4	49 $\pm$ 1 <sup>b</sup>	2,6 $\pm$ 1,0 <sup>b</sup>	119 $\pm$ 44 <sup>b</sup>	44,92 $\pm$ 5,85 <sup>b</sup>
	Kalk	4	193 $\pm$ 71 <sup>ab</sup>	23,3 $\pm$ 13,0 <sup>ab</sup>	214 $\pm$ 64 <sup>ab</sup>	43,33 $\pm$ 11,45 <sup>ab</sup>

#### 4.4.2 Einflussfaktoren Baumart und Standort

Sowohl die Baumart als auch der Standort üben einen signifikanten Einfluss auf die morphologischen Baumeigenschaften aus (Tab. 16). Die Anwendung einer mehrfaktoriellen ANOVA ergab einen signifikanten Einfluss der Baumart auf alle getesteten Variablen: Baumhöhe ( $F(1,28) = 5.2, p=.030$ ), Terminaltrieblänge ( $F(1,28) = 5.0, p=.033$ ), 100-Nadel-Trockengewicht ( $F(1,28) = 19.1, p<.001$ ) und SLA ( $F(1,28) = 32.3, p<.001$ ). Auch der Standort hat einen signifikanten Effekt auf Baumhöhe ( $F(1,28) = 45.8, p<.001$ ), Terminaltrieblänge ( $F(1,28) = 18.9, p<.001$ ) und 100-Nadel-Trockengewicht ( $F(1,28) = 6.7, p=.015$ ). Baumhöhe und Terminaltrieblänge sind also stark standortsabhängig, 100-Nadel-Trockengewicht und SLA stark baumartenabhängig.

Eine signifikante Interaktion zwischen Standort und Baumart zeigt sich sowohl bei der Baumhöhe ( $F(1,28) = 8.8, p=.006$ ) als auch bei der Terminaltrieblänge ( $F(1,28) = 11.2, p=.002$ ), der Effekt der Baumart hängt hier also z.T. vom Standort ab.

**Tab. 16** Effekte von Baumart, Standort und deren Interaktion auf morphologische Baumeigenschaften von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p<0,001$ ; \*\* $p<0,01$ ; \* $p<0,05$ .

Faktoren/ Variablen	Baumhöhe		Terminaltrieblänge		100-Nadel- Trockengewicht		Specific Leaf Area	
	F-Wert	p	F-Wert	p	F-Wert	p	F-Wert	p
Baumart	5,2	*	5,0	*	19,1	***	32,3	***
Standort	45,8	***	18,9	***	6,7	*	2,0	n.s.
Standort * Baumart	8,8	**	11,2	**	0,8	n.s.	0,5	n.s.

#### 4.4.3 Korrelationen zwischen Baumhöhe und Nadel-Nährstoffgehalt

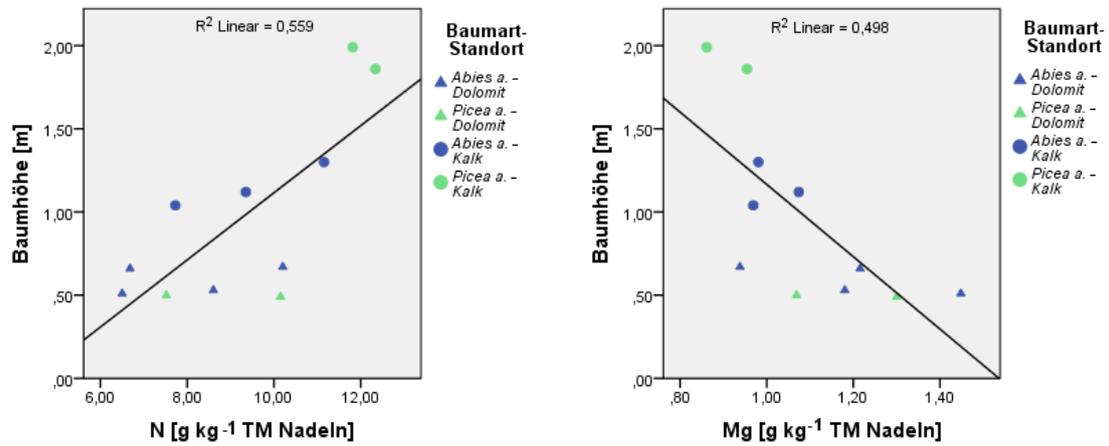
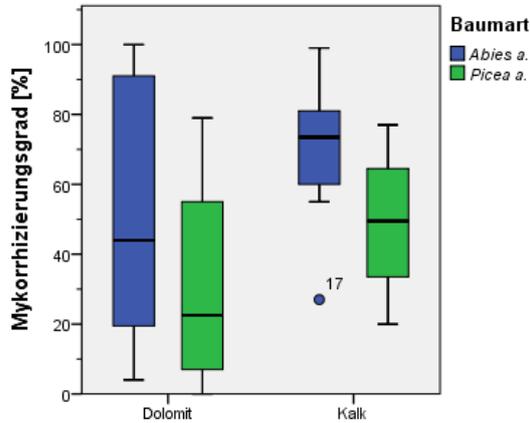


Abb. 20 Korrelation der Baumhöhe von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort mit dem N- und Mg-Gehalt in den Nadeln.

Die Korrelation zwischen der Baumhöhe und dem N- und Mg-Gehalt in den Nadeln wird in Abb. 20 dargestellt. Der Zusammenhang ist straff, nach COHEN (1992) üben der N-Gehalt ( $f=1.13$ ) und der Mg-Gehalt ( $f=1.00$ ) einen starken Effekt auf die Baumhöhe aus.

## 4.5 Wurzelverteilung und Mykorrhizierung

### 4.5.1 Mykorrhizierungsgrad



**Abb. 21** Boxplot Mykorrhizierungsgrad (Anteil der mykorrhizierten Wurzelspitzen) der beiden Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort.

Der Mykorrhizierungsgrad der Versuchspflanzen wird in Abb. 21 und Tab. 17 gezeigt. Auf beiden Standorten weist die Tanne mit 51-70% mykorrhizierten Wurzelspitzen einen um ca. 20% höheren Mykorrhizierungsgrad auf als die Fichte mit 31-49%. Für beide Baumarten liegt der Mykorrhizierungsgrad auf dem Kalkstandort um ca. 20% höher als auf Dolomit.

Es konnten mittels Scheffé-Post-hoc-Test keine signifikanten Unterschiede zwischen den Baumarten bzw. Standorten nachgewiesen werden. Die Durchführung einer mehrfaktoriellen ANOVA zeigte keine signifikanten Effekte von Baumart und Standort auf den Mykorrhizierungsgrad.

**Tab. 17** Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen vom Mykorrhizierungsgrad (Anteil der mykorrhizierten Wurzelspitzen) der beiden Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit und Kalk.

Baumart	Standort	N	Mykorrhizierungsgrad [%]
<i>Abies alba</i>	Dolomit	12	51 $\pm$ 37
	Kalk	12	70 $\pm$ 19
<i>Picea abies</i>	Dolomit	4	31 $\pm$ 34
	Kalk	4	49 $\pm$ 23

#### 4.5.2 Korrelationen zwischen Mykorrhizierungsgrad und Nährstoff- und Spurenelementgehalt in Boden und Nadeln

Der Zusammenhang des Mykorrhizierungsgrades mit dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden und in den Nadeln wird in Tab. 18 und Tab. 19 gezeigt. Mittels Spearman-Korrelation konnte eine signifikante positive Korrelation des Mykorrhizierungsgrades mit dem Cu- ( $r_s=.845$ ,  $p<.010$ ) und Cd-Gehalt ( $r_s=.618$ ,  $p<.050$ ) im Boden sowie eine signifikante negative Korrelation mit dem Mo-Gehalt ( $r_s=-.627$ ,  $p<.050$ ) in den Nadeln nachgewiesen werden. Ein signifikanter Zusammenhang zwischen morphologischen und physiologischen Parametern und dem Mykorrhizierungsgrad zeigte sich nicht.

**Tab. 18** Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten im Boden.  $N=11$ . Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p<0,01$ ; \*  $p<0,05$ .

Nährstoffe Boden		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Al	Cd	Pb
Myk.grad	$r_s$	,400	,536	-,091	-,409	-,027	,573	-,482	,573	,845**	,464	,564	-,018	-,282	-,127	,618*	,582

**Tab. 19** Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten in den Nadeln.  $N=11$ . Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p<0,01$ ; \*  $p<0,05$ .

Nährstoffe Nadeln		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Cd	Pb
Myk.grad	$r_s$	-,058	,045	-,309	,045	-,327	-,073	-,273	-,133	-,173	-,336	-,627*	-,345	-,373	-,357	-,600

Auch die Darstellung mittels linearer Regression zeigt einen Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad und dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden bzw. in den Nadeln (Abb. 22). Die Bestimmtheitsmaße  $R^2$  der ausgewählten Korrelationen weisen – mit Ausnahme der Korrelation zwischen dem Mykorrhizierungsgrad und dem Boden-N-Gehalt – auf einen straffen Zusammenhang hin; zwischen 21 und 69 % der Gesamtstreuung können durch die jeweilige unabhängige Variable erklärt werden.

Die Berechnung der Effektstärke  $f$  nach COHEN (1992) ergibt einen starken Effekt der Bodennährstoff- und Spurenelementgehalte von S ( $f=0.83$ ), Mn ( $f=0.51$ ), Cu ( $f=1.22$ ), Mo ( $f=0.75$ ) und Cd ( $f=0.65$ ) sowie der Nadel-Gehalte von Mo ( $f=0.89$ ) und Pb ( $f=1.50$ ) auf den Mykorrhizierungsgrad.

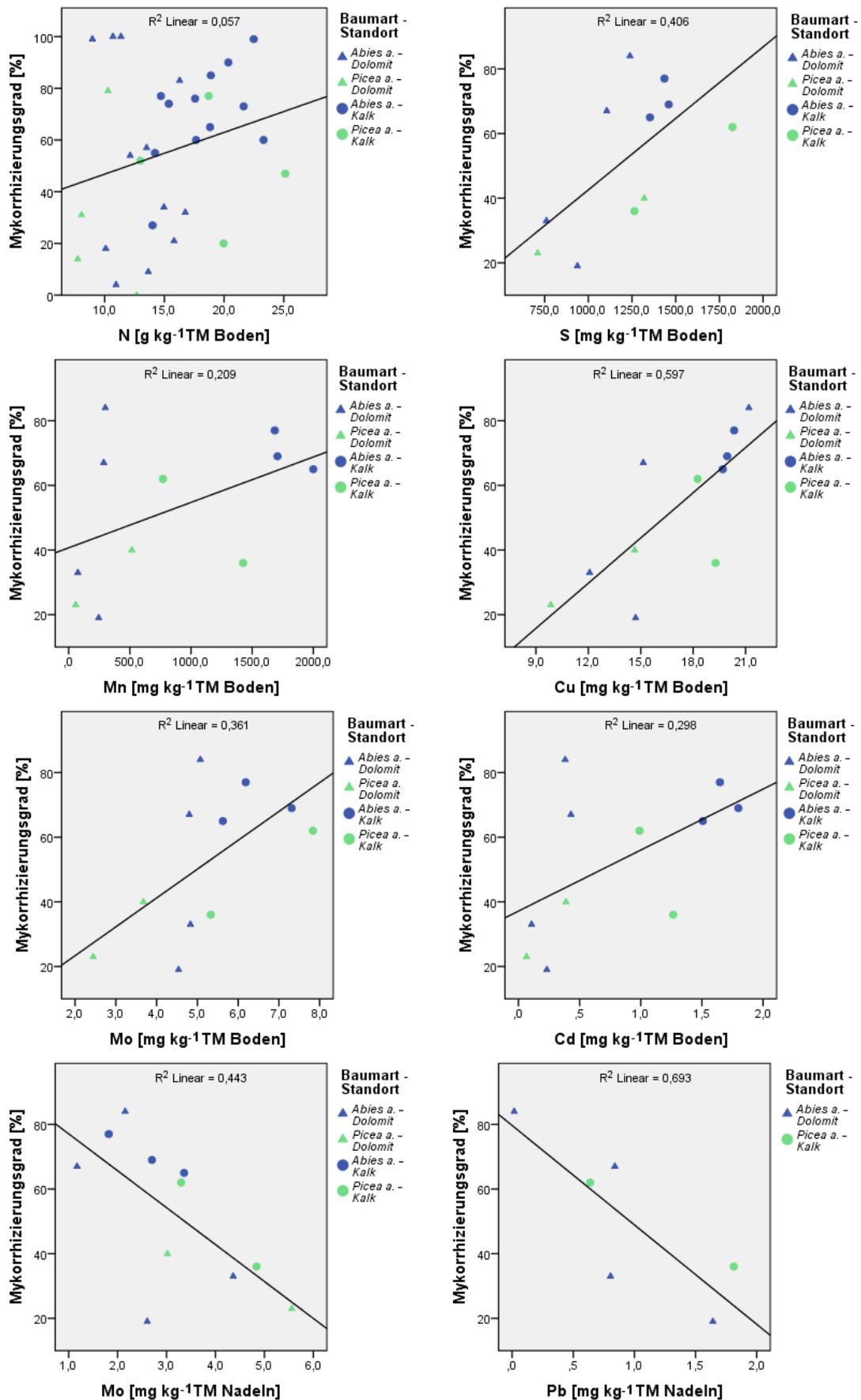
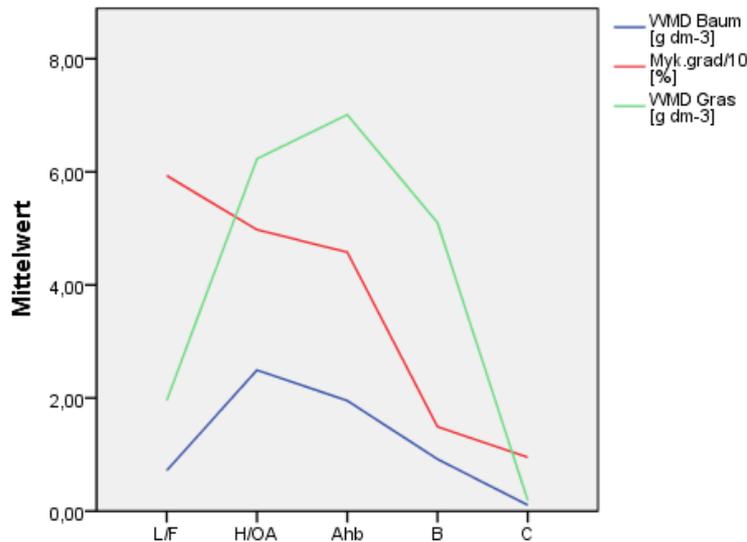


Abb. 22 Korrelation des Mykorrhizierungsgrades von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort mit N-, S-, Mn-, Cu-, Mo- und Cd-Gehalt im Boden sowie Mo- und Pb-Gehalt in den Nadeln.

### 4.5.3 Bodendurchwurzelung

Der Verlauf des Mykorrhizierungsgrades und der Wurzelmasse beider Baumarten bzw. Standorte in Abhängigkeit des Bodenhorizonts wird in Abb. 23 gezeigt. Der Mykorrhizierungsgrad der untersuchten Baumwurzelspitzen ist mit ca. 60% am höchsten im L/F-Horizont und nimmt bis hin zu ca. 10% im C-Horizont mit zunehmender Bodentiefe ab.



**Abb. 23** Verlauf von Mykorrhizierungsgrad und Durchwurzelung von *Abies alba* und *Picea abies* sowie der Konkurrenzvegetation auf Dolomit- und Kalkstandort in Abhängigkeit des Bodenhorizonts.

Die höchste Baumfeinwurzelmasse weist der H/OA-Horizont auf, dicht gefolgt vom Ahb-Horizont. Der Großteil der Graswurzeln verteilt sich gleichmäßig über die Horizonte H/OA, Ahb und B. Der C-Horizont weist sowohl bei Baum- als auch bei Graswurzeln mit Werten  $<10 \text{ g} \cdot \text{dm}^3$  die geringste Bodendurchwurzelung auf. In allen Horizonten liegen die Mittelwerte für die Graswurzelmasse deutlich über jenen der Baumfeinwurzelmasse.

### 4.5.4 Morphologische Wurzeleigenschaften

Die Ergebnisse der untersuchten morphologischen Wurzeleigenschaften werden in Tab. 20 dargestellt. Die Analyse der Wurzellängendichte der Feinwurzeln ergab für die Tanne Werte von 14.5 bzw. 10.5  $\text{m} \cdot \text{dm}^{-3}$ , für die Fichte Werte von 11.0 bzw. 12.2  $\text{m} \cdot \text{dm}^{-3}$ . Beim Vergleich der Baumarten zeigt sich damit eine höhere Wurzellängendichte für die Tanne auf Dolomit, auf Kalk schneidet jedoch die Fichte

mit höheren Werten ab. Beim Standortsvergleich weist die Tanne auf Kalk um 38% niedrigere Wurzellängen auf als auf Dolomit. Die Werte für die Fichte liegen hingegen auf Kalk um 10% höher als auf Dolomit.

Die Wurzelmasendichte der Feinwurzeln ist auf beiden Standorten bei der Tanne höher als bei der Fichte. Beim Vergleich der Standorte zeigt die Tanne im Vergleich zum Kalk eine um 17% höhere Wurzelmasendichte auf dem Dolomitstandort, die Fichte hingegen erreicht auf Kalk um 23% höhere Werte als auf Dolomit.

Es herrscht ausgeprägte Wurzelkonkurrenz durch die Bodenvegetation: auf dem Dolomitstandort ist die mittlere Wurzelmasendichte für Gras ca. 3-fach, auf Kalk ca. 2-fach höher als die Wurzelmasendichte der Baumfeinwurzeln. Insgesamt wurden im Mittel auf beiden Standorten auf den Probepunkten für die Tanne höhere Graswurzelmasendichten beobachtet als auf jenen der Fichte.

Die höchste Anzahl an mykorrhizierten Wurzelspitzen weist mit 1.88 ERT/cm die Tanne auf Kalk auf. Beim Vergleich der Baumarten erreicht die Fichte auf Dolomit eine höhere Anzahl an ERT/cm. Beim Standortsvergleich ist die Anzahl der ERT/cm bei beiden Baumarten auf dem Kalkstandort höher als auf Dolomit. Mit dem Scheffé-Post-hoc-Test konnte für die Anzahl der ERT/cm bei der Tanne ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Standorten Dolomit und Kalk nachgewiesen werden ( $p=.009$ ,  $-1.04$ ,  $95\%-CI[-1.87, -.21]$ ).

**Tab. 20** Wurzeleigenschaften von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen. von WLD (=Wurzellängendichte) Baum (<2mm), WMD (=Wurzelmasendichte) Gras, WMD (=Wurzelmasendichte) Baum (<2mm) und ERT/cm (=ektomykorrhizierte Wurzelspitzen pro cm Baumfeinwurzellänge). Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen *Abies alba* Dolomit, *Abies alba* Kalk, *Picea abies* Dolomit und *Picea abies* Kalk (Scheffé-Post-hoc-Test).

Baumart	Standort	N	WLD Baum (<2mm)	WMD Gras	WMD Baum (<2mm)	ERT pro cm
			[m Wurzeln * dm <sup>-3</sup> Boden]	[g TM Wurzeln * dm <sup>-3</sup> Boden]	[g TM Wurzeln * dm <sup>-3</sup> Boden]	[n * cm <sup>-1</sup> Wurzeln]
<i>Abies alba</i>	Dolomit	12	14,5 $\pm$ 8,2	5,9 $\pm$ 3,1	2,1 $\pm$ 1,5	0,84 $\pm$ 0,53 <i>b</i>
	Kalk	12	10,5 $\pm$ 5,5	3,9 $\pm$ 1,9	1,8 $\pm$ 1,2	1,88 $\pm$ 0,60 <i>a</i>
<i>Picea abies</i>	Dolomit	4	11,0 $\pm$ 8,0	3,6 $\pm$ 1,8	1,3 $\pm$ 0,7	1,03 $\pm$ 1,07 <i>ab</i>
	Kalk	4	12,2 $\pm$ 5,4	2,9 $\pm$ 3,0	1,6 $\pm$ 0,6	1,53 $\pm$ 0,93 <i>ab</i>

#### 4.5.5 Einfluss von Baumart und Standort

Es konnte mit Ausnahme der ERT kein signifikanter Einfluss von Baumart und/oder Standort auf die Wurzeigenschaften nachgewiesen werden (Tab. 21). Die Anwendung einer mehrfaktoriellen ANOVA ergab einen signifikanten Einfluss des Standortes auf die Anzahl der mykorrhizierten Wurzelspitzen ( $F(1,28) = 7.6, p=.010$ ).

**Tab. 21** Effekte von Baumart, Standort sowie deren Interaktion auf WLD (=Wurzellängendichte) Baum (<2mm), WMD (=Wurzelmassendichte) Gras, WMD (=Wurzelmassendichte) Baum (<2mm) und ERT/cm (=ektomykorrhizierte Wurzelspitzen pro cm Baumfeinwurzellänge) von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p<0,001$ ; \*\*  $p<0,01$ ; \*  $p<0,05$ .

Faktoren/ Variablen	WLD Baum (<2mm)		WMD Gras		WMD Baum (<2mm)		ERT pro cm	
	F-Wert	p	F-Wert	p	F-Wert	p	F-Wert	p
Baumart	<0,1	n.s.	2,5	n.s.	1,0	n.s.	0,1	n.s.
Standort	0,4	n.s.	1,6	n.s.	<0,1	n.s.	7,6	*
Standort * Baumart	0,8	n.s.	0,5	n.s.	0,4	n.s.	0,9	n.s.

#### 4.5.6 Korrelationen zwischen Wurzeigenschaften und Nährstoff- und Spurenelementgehalt in Boden und Nadeln

Der Zusammenhang zwischen Wurzeigenschaften und Nährstoff- und Spurenelementgehalt des Bodens bzw. der Nadeln wird in Tab. 22 und Tab. 23 gezeigt. Mittels Spearman-Korrelation konnten insbesondere zwischen der Anzahl der ERT/cm und dem Bodennährstoff- und Spurenelementgehalt signifikante Korrelationen nachgewiesen werden: die ERT/cm weisen positive Zusammenhänge mit dem N- ( $r_s=.845, p<.010$ ), P ( $r_s=.864, p<.010$ ), S- ( $r_s=.900, p<.010$ ), Mn- ( $r_s=.791, p<.010$ ), Mo- ( $r_s=.764, p<.010$ ), Cd- ( $r_s=.864, p<.010$ ) und Pb-Gehalt ( $r_s=.727, p<.050$ ) sowie negative Zusammenhänge mit dem Mg- ( $r_s=-.736, p<.010$ ) und Fe-Gehalt ( $r_s=-.727, p<.050$ ) des Bodens auf.

Zwischen den Wurzeigenschaften und dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt der Nadeln konnte lediglich für die WLD ein signifikanter negativer Zusammenhang mit dem Mn-Gehalt der Nadeln nachgewiesen werden ( $r_s=-.817, p<.010$ ).

**Tab. 22** Zusammenhang zwischen ERT/cm, WMD und WLD von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten im Boden. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ .

Nährstoffe Boden		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Al	Cd	Pb
ERT/cm	$r_s$	,845**	,864**	-,573	-,736**	-,264	,900**	-,727*	,791**	,482	,645	,764**	,100	-,509	-,318	,864**	,727*
WMD <2mm	$r_s$	-,282	-,387	,269	,155	-,005	-,387	,323	-,533	-,601	-,487	-,287	-,109	,200	,246	-,305	-,328
WLD <2mm	$r_s$	,000	-,191	-,173	,191	-,073	-,209	,036	-,264	-,318	-,345	-,273	-,100	,373	,155	-,118	-,182

**Tab. 23** Zusammenhang zwischen ERT/cm, WMD und WLD von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten in den Nadeln. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ .

Nährstoffe Nadeln		N	P	K	Mg	Ca	S	Fe	Mn	Cu	Zn	Mo	Ni	Na	Cd	Pb
ERT/cm	$r_s$	,111	,436	-,473	-,355	,191	,364	-,327	,317	-,136	-,027	-,264	-,127	-,145	-,429	-,200
WMD <2mm	$r_s$	-,133	-,410	,068	,123	-,333	-,456	,023	-,577	-,442	-,132	-,269	,032	-,182	-,071	,406
WLD <2mm	$r_s$	,510	-,018	,209	,091	-,345	,045	,264	-,817**	,045	,155	-,209	,064	,245	,619	,486

Die in Abb. 24 dargestellte lineare Regression zeigt für die ausgewählten Variablen ebenfalls einen straffen Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad und dem Bodennährstoff- bzw. Spurenelementgehalt. Die Bestimmtheitsmaße  $R^2$  der ausgewählten Korrelationen zwischen ERT/cm und dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden bzw. in den Nadeln weisen auf einen straffen Zusammenhang hin; zwischen 47 und 71 % der Gesamtstreuung können durch die jeweilige unabhängige Variable erklärt werden. Die Berechnung der Effektstärke  $f$  nach COHEN (1992) zeigt für die Bodennährstoffe N ( $f=1.23$ ), P ( $f=1.57$ ), S ( $f=1.40$ ) und Mn ( $f=0.95$ ) einen starken Effekt auf die Anzahl der mykorrhizierten Wurzelspitzen pro cm Feinwurzellänge.

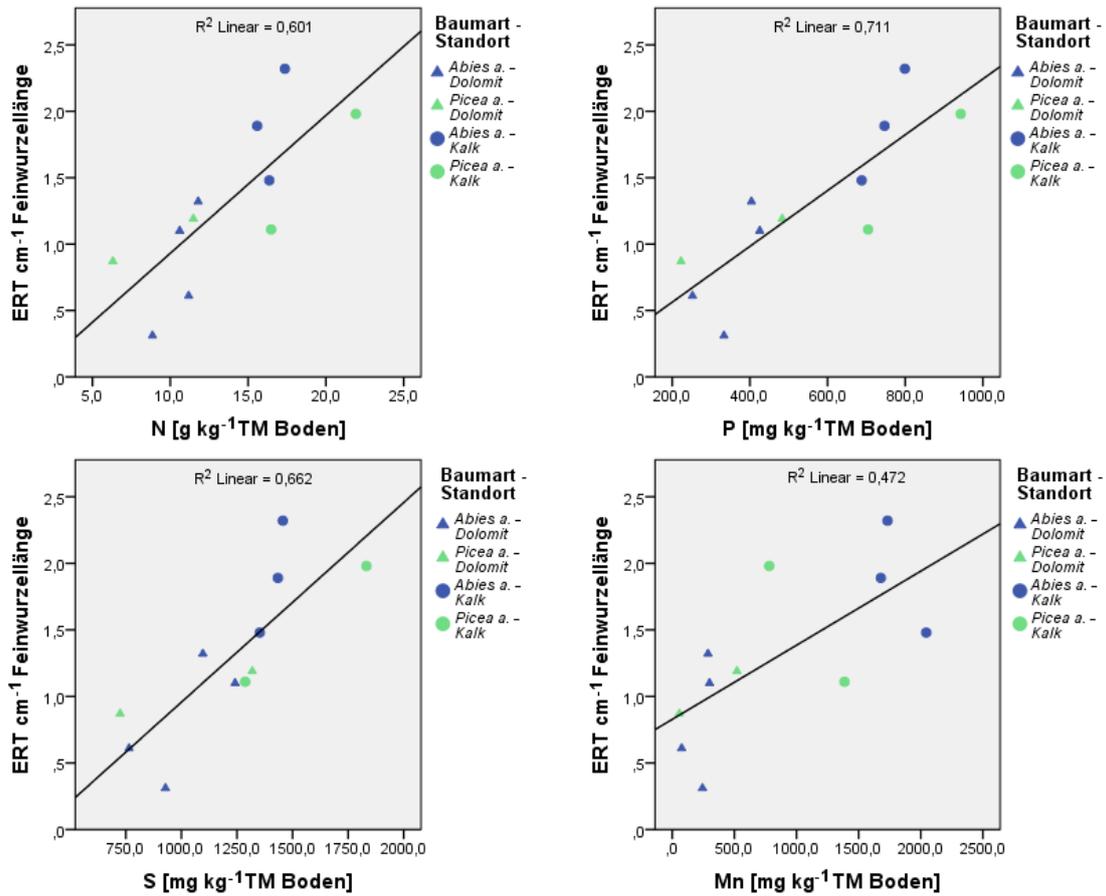


Abb. 24 Korrelation der Anzahl der mykorrhizierten Wurzelspitzen (ERT pro cm Feinwurzellänge) von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort mit N-, P-, S- und Mn-Gehalt im Boden.

## 5 Diskussion

### 5.1 Der Einfluss von Boden und Geologie

#### 5.1.1 Bodeneigenschaften der beiden Versuchsflächen

Im folgenden Abschnitt werden die gemessenen Bodeneigenschaften und Nährstoffelementgehalte mit den Ergebnissen der Österreichischen Waldboden-Zustandsinventur (ÖWBZI) für carbonatbeeinflusste Böden von KILIAN et al. (1992a, 1992b) und anderen Literaturquellen verglichen. Werte, die stark von den Ergebnissen anderer Autoren und den in der ÖWBZI angegebenen Mittelwerten abweichen bzw. außerhalb der 10. bzw. 90. Perzentile der ÖWBZI liegen, werden im folgenden Absatz hervorgehoben und diskutiert.

Die Untersuchung der beiden Versuchsflächen ergab sowohl auf Dolomit als auch auf Kalk sehr flachgründige Böden mit schwach ausgebildetem oder fehlendem Mineralbodenhorizont, die Humusform bildet ein 7-8 cm mächtiger Amphihumus. Die höhere Mächtigkeit von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit könnte sich dort günstig auf den Wasser- und Nährstoffhaushalt auswirken, sie weist jedoch auch auf eine möglicherweise eingeschränkte Umsetzungsrate hin. Wie erwartet liegt der pH-Wert im Neutralbereich und kann durch den Einfluss des carbonatischen Ausgangsgesteins erklärt werden. Auch KILIAN et al. (1992a) und GÖTTLEIN et al. (2014) berichten für vergleichbare Standorte in den Nördlichen Kalkalpen von sehr ähnlichen Wertebereichen für die jeweiligen Bodeneigenschaften. In ihren Untersuchungen zeigten sich ebenfalls eine geringe Mineralbodenmächtigkeit, das häufige Vorkommen von O-C-Böden auf Kalk und hohe pH-Werte von 6-7.

Der Trocknungsverlust bzw. Wassergehalt des Feinbodens der beiden Versuchsflächen ist vergleichbar mit Werten von MAYER et al. (2016) oder PRÖLL et al. (2016). Die Ergebnisse zeigen trotz höherem Tongehalt (Vorkommen von Kalkbraunlehm) und höherer Horizontmächtigkeit auf Dolomit einen um ca. 5% niedrigeren Wassergehalt im Vergleich zum Kalkstandort. Die Ursache dafür könnte z.B. im geologischen Untergrund, in der unterschiedlichen Bodenzusammensetzung, den unterschiedlichen Expositionen, sowie im dichten, beschattenden Bewuchs des Kalkstandorts liegen. Der im Vergleich zum Mineralboden um 7-8% höhere Wassergehalt in der Auflage lässt

zudem die wichtige Rolle des Auflagehumus für die Wasserspeicherkapazität auf seichtgründigen Böden erkennen.

Bei der Betrachtung des  $C_{\text{org}}$ -Gehaltes fallen auf beiden Versuchsflächen die hohen Gehalte von mehr als 17%  $C_{\text{org}}$  im Mineralboden auf. Laut österreichischer Bodensystematik weisen Mineralbodenhorizonte jedoch max. 17% organisch gebundenen C auf, daher müssten diese Proben eigentlich dem Auflagehumus zugeordnet werden (NESTROY et al. 2011). Da dieser Wert jedoch nur geringfügig überschritten wurde, wurde die Einteilung der Bodenproben in der vorliegenden Arbeit beibehalten. Von derselben Problematik berichtet auch BAIER (2006): Er kommt auf ähnlich hohe  $C_{\text{org}}$ -Gehalte von 183 mg/g im Mineralbodenhorizont und beschreibt diese als typisch für Böden auf Dolomitstandorten in den Bayrischen Alpen. Insgesamt gibt dieser Umstand einen Hinweis sowohl auf den hohen Humusgehalt des A-Horizontes (vgl. Kap. 2.1.4) als auch auf die schwierige Abgrenzung von OH- und A-Horizont bei diesem Bodentyp.

Der Stickstoffgehalt des Dolomitstandortes liegt nahe den für carbonatbeeinflusste Böden angegebenen Mittelwerten der ÖWBZI von 1,3% (Auflage) und 0,6% (Mineralboden 0-10 cm Tiefe) und ist damit - wie für Rendzinen charakteristisch - relativ hoch (KILIAN et al. 1992a). Der Kalkstandort weist sogar noch höhere N-Gehalte auf, welche die 90. Perzentile der ÖWZBI überschreiten, und verfügt daher über ein engeres C/N-Verhältnis. Dadurch zeigt sich erneut die günstigere Standortsqualität der Versuchsfläche auf Kalk. Zurückzuführen sind die hohen N-Gehalte auf beiden Standorten wiederum auf den hohen Humusgehalt des Bodens, da beträchtliche N-Mengen in der organischen Substanz gebunden sein können (KILIAN et al. 1992a).

Beim Vergleich der C und N-Vorräte am Ort mit Ergebnissen von LEITGEB et al. sowie der ÖWBZI fallen vor allem die hohen C- und N-Vorräte im Auflagehumus auf, während die Vorräte im Mineralboden sowie die Gesamtvräte (d.h. die Summe aus Auflagehumus und Mineralboden) eher gering sind (KILIAN et al. 1992a, LEITGEB et al. 2013). Auch dafür kann die Ursache wieder im mehrere cm mächtigen Auflagehumus und dem gering ausgeprägten Mineralbodenhorizont liegen. Die Ergebnisse der C/N-Vorräte geben außerdem auch einen ersten Hinweis darauf, dass auf den Versuchsflächen der Großteil des Bodenstickstoffs im Auflagehumus gespeichert und somit für Pflanzen schlecht verfügbar ist. Nach KILIAN et al. (1992a) ist aufgrund des

weiten C/N-Verhältnisses von 27 (Auflage) bzw. 21 (Mineralboden) auf dem Dolomitstandort eine N-Unterversorgung der Pflanzen zu erwarten.

Die P-Gehalte auf Dolomit sind deutlich niedriger als in der ÖWBZI (der P-Gehalt im Auflagehumus des Dolomitstandortes liegt bereits außerhalb der 10. Perzentile für carbonatbeeinflusste Böden), auf Kalk decken sich die Ergebnisse mit den Mittelwerten der ÖWBZI. Das C/P-Verhältnis im Mineralboden beträgt auf Dolomit 524, auf Kalk 274. Die P-Versorgung kann somit auf Dolomit als sehr gering, auf Kalk als mäßig eingestuft werden (vgl. KILIAN et al. 1992a). Die K-Gehalte befinden sich auf beiden Standorten innerhalb der 10. bzw. 90. Perzentile, liegen auf Kalk jedoch niedriger als auf Dolomit und deutlich unterhalb der Mittelwerte. Auf beiden Standorten liegt der K-Gehalt im Mineralboden außerdem knapp (Dolomit) bzw. deutlich (Kalk) unterhalb des von AMELUNG et al. (2018) angegebenen durchschnittlichen K-Bodengehalts von 1000-30000 mg kg<sup>-1</sup>. Dass der K-Gehalt auf dem Dolomitstandort höher ist, könnte nach AMELUNG et al. (2018) und KILIAN et al. (1992a) durch den dort höheren Tongehalt erklärbar sein: Das Vorkommen von Kalkbraunlehm auf einigen Probepunkten der Dolomitfläche sowie die Feststellung von lehmigen bis tonigen Strukturen bei der Ansprache der Bodenart mittels Fingerprobe unterstützen diese Annahme.

Der Mg-Gehalt ist auf beiden Standorten in der Auflage höher als in der ÖWBZI (der Mg-Gehalt im Auflagehumus des Dolomitstandortes liegt über der 90. Perzentile), im Mineralboden auf Kalk jedoch geringer. Der hohe Mg-Gehalt auf dem Dolomitstandort ist auf die Zusammensetzung des geologischen Ausgangssubstrats zurückzuführen (vgl. Kap. 2.1.4). Der Ca-Gehalt in der Auflage überschreitet auf beiden Standorten die 90. Perzentile der ÖWBZI, im Mineralboden liegen die Werte unterhalb des Mittels. Der S-Gehalt wird in der ÖWBZI nur für den Auflagehumus angegeben, die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind nahe (Kalk) bzw. etwas unterhalb (Dolomit) dieses Mittelwertes. Die Fe-Gehalte befinden sich im Auflagehumus auf beiden Standorten deutlich über den Mittelwerten der ÖWBZI (im Auflagehumus des Kalkstandortes sogar über der 90. Perzentile) und sind damit für Rendzinen ungewöhnlich hoch. Im Mineralboden liegen die Werte knapp unterhalb der ÖWBZI-Mittelwerte. Nach KILIAN et al. lassen sich jedoch über den Eisengesamtgehalt kaum Rückschlüsse auf den tatsächlich verfügbaren Eisenanteil ziehen, eine Fe-Toxizität ist außerdem für österreichische Waldböden auszuschließen (KILIAN et al. 1992a).

Einer der deutlichsten Unterschiede zwischen den beiden Standorten zeigt sich am Mn-Gehalt. Die um 7 bis 10-fach höheren Mn-Gehalte des Kalkstandortes liegen sowohl beim Auflagehumus als auch beim Mineralboden über der 90. Perzentile. Sie überschreiten auch die von AMELUNG et al. (2018) angeführten mittleren Mn-Bodengehalte von 40-1000ppm und können daher als sehr hoch eingestuft werden. Im Gegensatz dazu befinden sich die geringen Werte für Dolomit im Mineralboden sogar knapp unterhalb der 10. Perzentile. KILIAN et al. beschreiben diese Streuung der Mn-Werte jedoch als typisch und berichten in der ÖWBZI von einer Streuung zwischen 10 und 10 000ppm (KILIAN et al. 1992b).

Bei den Gehalten für Cu und Ni zeigen sich keine nennenswerten Abweichungen von den Mittelwerten der ÖWBZI. Die Zn-Gehalte des Kalkstandortes liegen etwas unterhalb der Mittelwerte der ÖWBZI, jene des Dolomitstandortes deutlich unterhalb der 10. Perzentile, jedoch durchaus noch im Normalbereich von 21-50ppm (KILIAN et al. 1992b). Für Mo, Na und Al gibt es keine Daten aus der ÖWBZI. AMELUNG et al. (2018) geben für Mo Boden-Durchschnittsgehalte von 0.2 bis 5 mg kg<sup>-1</sup> an - die Mo-Gehalte der vorliegenden Arbeit liegen knapp unter (Dolomit) bzw. knapp über 5 mg kg<sup>-1</sup>. Lt. Untersuchungen der AGES beträgt der natürliche Al-Gehalt in Böden bis zu ca. 30 g kg<sup>-1</sup>, auch hier überschreiten die Ergebnisse diese Werte nicht (AGES 2020).

Die Pb-Werte liegen auf den beiden Versuchsflächen unter den Mittelwerten der ÖWBZI, auf Dolomit unterhalb der 10. Perzentile. Nach der Einteilung von KILIAN et al. (1992b) befindet sich der Pb-Gehalt auf Dolomit somit im oberen Normalbereich (21-50ppm), auf Kalk im erhöhten Bereich (51-100ppm). Auch für Cd zeigen sich auf Dolomit Werte unterhalb der 10. Perzentile, auf Kalk entsprechen die Cd-Gehalte in etwa dem Mittelwert der ÖWBZI. Die Cd-Werte liegen somit für den Dolomitstandort im oberen Normalbereich (0.21-0.5ppm), der Gehalt am Kalkstandort weist hingegen bereits auf eine Cd-Belastung hin (1.01-3.0ppm) (KILIAN et al. 1992b). Als Hauptursache für hohe Pb-Anreicherungen der österreichischen Böden führen KILIAN et al. anthropogene Immissionen (z.B. aus Industrie und Verkehr) aus der Luft an. Für das wesentlich mobilere Cd ziehen KILIAN et al. auch eine biogene Anreicherung in der pflanzlichen Streu in Betracht. Außerdem kann der hohe pH-Wert des Kalkstandortes die Cd-Anreicherung weiter begünstigen, da hier im Gegensatz zu sauren Böden eine rasche Auswaschung unterbleibt (KILIAN et al. 1992b).

### 5.1.2 Auswirkungen von Boden und Geologie auf die Pflanzenernährung

Zur Interpretation des Ernährungszustandes der Versuchspflanzen werden im folgenden Abschnitt die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit den Ernährungskennwerten von GÖTTLEIN et al. (2011) verglichen und diskutiert. Die Beurteilung der Nährstoffversorgung der Pflanzen nach der Einteilung von GÖTTLEIN et al. (2011) wird nachfolgend in Tab. 24 dargestellt:

**Tab. 24** Ernährungssituation für die Nährstoffe N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Cu und Zn nach der Einteilung von GÖTTLEIN et al. (2011).

Baumart	Standort	Nährstoff									
		N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Cu	Zn
<i>Abies alba</i>	Dolomit	Mangelbereich	Mangelbereich	unterer Normalbereich	Mangelbereich	unterer Normalbereich	keine Werte vorhanden	mittlerer Normalbereich	Mangelbereich	oberer Normalbereich	unterer Normalbereich
	Kalk	Mangelbereich	Mangelbereich	Mangelbereich	unterer Normalbereich	unterer Normalbereich	keine Werte vorhanden	unterer Normalbereich	Mangelbereich	oberer Normalbereich	unterer Normalbereich
<i>Picea abies</i>	Dolomit	Mangelbereich	Mangelbereich	Mangelbereich	mittlerer Normalbereich	mittlerer Normalbereich	Mangelbereich	mittlerer Normalbereich	Mangelbereich	Überschuss	mittlerer Normalbereich
	Kalk	Mangelbereich	Mangelbereich	Mangelbereich	unterer Normalbereich	unterer Normalbereich	Mangelbereich	unterer Normalbereich	Mangelbereich	Überschuss	mittlerer Normalbereich

Insbesondere die Versorgung mit N und P ist auf beiden Standorten sowohl für die Tanne als auch für die Fichte sehr problematisch. Die N- und P-Nadelkonzentrationen liegen im latenten (Kalk) bis extremen Mangelbereich (Dolomit), N und P stellen somit auf beiden Standorten die ko-limitierenden Faktoren für die Pflanzenentwicklung dar. Die gemessenen hohen N-Gehalte im Boden auf beiden Standorten dürften gebunden an die org. Substanz vorliegen und durch geringe Mineralisierungsraten (evtl. aufgrund niedriger Temperaturen und/oder Bodenaustrocknung) nicht ausreichend in pflanzenverfügbare anorganische Formen (Ammonium, Nitrat) umgewandelt werden (REHFUESS 1990, KILIAN et al. 1992a). Auch P liegt auf Rendzinen mit hohen pH-Werten vorwiegend gebunden in schwer löslicher Form als Ca-Phosphat vor (REHFUESS 1990, AMELUNG et al. 2018). Viele Autoren betonen in diesem Zusammenhang die Bedeutung eines intakten Wurzelsystems und einer gut ausgebildeten Mykorrhiza, die eine Aufnahme der schwer löslichen Phosphate ermöglichen (MARSCHNER 1986, SMITH und READ 1997, JENTSCHKE et al. 2001, WALLANDER und HAGERBERG 2004, COURTY et al. 2010).

Neben der geringen K-Grundausrüstung der Versuchsfelder können vor allem auch der Ca/K-Ionenantagonismus (vgl. Kap. 2.1.4) sowie vorübergehende

Bodentrockenheit die K-Aufnahme behindern (REHFUESS 1990, AMELUNG et al. 2018). Eine negative - jedoch nicht signifikante - Spearman-Korrelation der K-Nadelkonzentration mit dem Ca-Bodengehalt stützt diese Annahme, ein Zusammenhang zwischen dem K-Nadelgehalt und dem gemessenen VWC zeigt sich jedoch in den Ergebnissen nicht.

Die Mg- und Ca-Versorgung hingegen kann – was aufgrund der hohen Nährstoffgehalte im Boden zu erwarten war - auf beiden Standorten bei beiden Baumarten ausreichend gewährleistet werden, die Nadelkonzentrationen befinden sich im unteren bis mittleren Normalbereich.

Während S- und Mn-Konzentrationen für beide Standorte und Baumarten im Mangelbereich liegen, ist die Fe-Versorgung der Pflanzen durchaus im Normalbereich. Die Werte für Fe überraschen insofern, da auf den vorliegenden Standorten aufgrund des hohen pH-Wertes eigentlich eine ausgesprochen schlechte Fe-Versorgung zu erwarten wäre (REHFUESS 1990, GUERINOT 2001, GARRIDO et al. 2006, AMELUNG et al. 2018). In der Literatur wird diesbezüglich von verschiedenen Strategien von Pflanzen berichtet, um die Fe-Verfügbarkeit im Boden zu erhöhen (z.B. Ansäuerung der Rhizosphäre durch Wurzelexsudate) (MARSCHNER 1986, HELL und STEPHAN 2003, GARRIDO et al. 2006, AMELUNG et al. 2018). Auch ECM sind in der Lage, Fe durch die Ausscheidung von Siderophoren pflanzenverfügbar zu machen. Bei den Siderophoren handelt es sich um eisenbindende Liganden, die die im Boden fest gebundenen  $Fe^{3+}$ -Ionen lösen, anbinden und transportieren können (HASELWANDTER 2007, HASELWANDTER 2009, GLASAUER et al. 2013). Wie bei Fe ist auch die Mn-Verfügbarkeit bei alkalischer Bodenreaktion und geringer Bodenfeuchte stark herabgesetzt, ähnliche pflanzliche Strategien sind daher ebenso bei Mn-Mangel bekannt (REHFUESS 1990, SCHMIDT et al. 2016, AMELUNG et al. 2018). Die S-Verfügbarkeit hängt maßgeblich von der mikrobiellen Aktivität im Boden ab und die Mineralisierung kann daher bei geringer Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit nur eingeschränkt stattfinden (CAMBERATO und CASTEEL 2017).

Die Cu-Gehalte befinden sich bei der Tanne im oberen Normalbereich, bei der Fichte liegt jedoch bereits ein deutlicher Cu-Überschuss vor. Eine toxische Wirkung von Cu besteht für Nutzpflanzen ab einer Blattkonzentration von 20-30(35)  $mg\ kg^{-1}$  (MARSCHNER 1986, AMELUNG et al. 2018). Dieser Wert wird bei der Fichte auf Dolomit

mit 22 mg kg<sup>-1</sup> bereits überschritten, auf Kalk liegt der Cu-Gehalt mit 19 mg kg<sup>-1</sup> knapp darunter. Eine eventuelle Schädigung der Wurzelfunktion sowie vermindertes Wurzelwachstum gehören zu den Auswirkungen einer Überversorgung mit Cu und können in diesem Fall bei der Fichte in Betracht gezogen werden (MARSCHNER 1986, MARQUES et al. 2018, REHMAN et al. 2019). Allerdings lassen sich die hohen Nadelkonzentrationen nicht durch die Cu-Bodengehalte erklären, da diese im für Böden üblichen Bereich zwischen 2-40 ppm liegen (AMELUNG et al. 2018). Da Cu in der Pflanze relativ immobil ist und vorwiegend in den Wurzeln angereichert wird, wäre in diesem Fall eine Analyse der Wurzelgehalte erforderlich, um die tatsächliche Cu-Belastung der Pflanzen beurteilen zu können (MARQUES et al. 2018).

Die Zn-Versorgung liegt bei beiden Standorten und Baumarten – trotz hohem pH-Wert - im Normalbereich. Trotz der deutlich niedrigeren Zn-Bodengehalte auf Dolomit, sind auf diesem Standort sowohl bei der Tanne als auch bei der Fichte die Nadelkonzentrationen höher als auf Kalk. Für Mo, Ni, Na, Cd und Pb liegen die Nadelkonzentrationen ebenfalls im von AMELUNG et al. (2018) angegebenen Normalbereich für Pflanzen.

Ein signifikanter positiver Zusammenhang zwischen dem Gehalt eines Nährelements im Boden und der Konzentration desselben Elements in den Nadeln konnte nur bei N, P, Mg und S beobachtet werden. Auch die ANOVA bestätigt für N, P und Mg einen signifikanten Einfluss des Standorts, d.h. die Mangelernährung von N und P dürfte bei diesen beiden Nährstoffen auf die signifikant geringeren Bodengehalte auf dem Dolomitstandort zurückzuführen sein. Für die mangelhafte Ernährungssituation der übrigen Nährstoffe müssen jedoch auch andere Ursachen in Betracht gezogen werden.

Diese Beobachtung zeigt also, dass die Nährstoffversorgung der Pflanzen nur zum Teil vom Nährstoff- und Spurenelementgehalt des Bodens abhängt, daneben spielen vor allem klimatische Verhältnisse (Temperatur) und Bodeneigenschaften (pH-Wert, Bodenfeuchte), Interaktionen der einzelnen Nährelemente untereinander (Ionenkonkurrenz) aber auch die Nährstoffaufnahme-strategie der jeweiligen Baumart (Wurzelexsudate, Mykorrhiza) eine bedeutende Rolle (AMELUNG et al. 2018). So konnte für die Nährstoffversorgung mit Mn, Zn, Ni und insbesondere Ca ein signifikanter Effekt der Baumart festgestellt werden, die Tanne scheint hier also ein geringeres Aufnahmevermögen zu besitzen als die Fichte.

## 5.2 Photosynthese, Wachstum, Wurzelverteilung und Mykorrhizierung

### 5.2.1 Photosynthese

Die vorliegenden Werte der physiologischen Messungen liegen bei der Fichte knapp unterhalb der von PRÖLL et al. (2015) dokumentierten Ergebnisse für Kalk- und Dolomitstandorte, das Wasserpotential weist hingegen negativere Werte auf. Wie bei PRÖLL et al. (2015) zeigen sich bei der Fichte auf Kalk eine höhere *Photosyntheserate*  $A$  sowie eine höhere *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  als auf Dolomit, das *Blattwasserpotential*  $\Psi$  erreicht auf Dolomit deutlich negativere Werte im Vergleich zu Kalkstandort.

Für die Tanne auf Kalkstandorten in den spanischen Pyrenäen (die Jahresmitteltemperatur liegt dort um ca. 1°C höher, der Jahresniederschlag um ca. 100-400mm geringer als im vorliegenden Untersuchungsgebiet) berichten PEGUERO-PINA et al. (2006) von einer *Photosyntheserate*  $A$  zwischen 4-7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  und von einer *stomatären Leitfähigkeit*  $g_s$  zwischen 10-90  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Die Werte für  $A$  und  $g_s$  bei der Tanne in der vorliegenden Arbeit liegen geringfügig über jenen von PEGUERO-PINA et al. (2006). Wie bei der Fichte zeigen sich auch bei der Tanne für  $A$  und  $g_s$  höhere Werte auf dem Kalkstandort. Das *Blattwasserpotential*  $\Psi$  erreicht im Vergleich zur Fichte auf Kalk geringfügig negativere Werte, auf Dolomit liegt  $\Psi$  hingegen deutlich niedriger (d.h. weniger negativ).

Insgesamt liegt damit die gemessene Photosyntheseleistung der Tanne niedriger als bei der Fichte. Der starke Effekt der Baumart auf  $A$  lässt sich zum Teil durch die Unterschiede der Nadelmorphologie erklären: die SLA, die signifikant negativ mit  $A$  korreliert, liegt bei der Tanne um ca. 20-25% höher als bei der Fichte (vgl. Formel in Kap. 3.5.1). Die geringere *stomatäre Leitfähigkeit* der Tanne in Kombination mit niedrigem *Blattwasserpotential* könnte möglicherweise einen Hinweis dafür liefern, dass die Tanne bessere Stressanpassungsmechanismen besitzt, indem die Stomataregulierung sensibler auf Trockenstress reagiert. Damit geht zwar eine geringere Photosyntheseleistung einher, aber auch ein geringerer Wasserverlust (AUSSENAC 2002). Dass die Tanne zudem auf Dolomit die geringsten Wasserpotentiale aufweist, verdeutlicht die Anpassung der Tanne an die dortigen Standortsbedingungen.

Über  $A$  und  $g_s$  kann auch ein direkter Rückschluss auf die Pflanzenvitalität getroffen werden. Eine Abhängigkeit der Photosyntheseleistung von der Baumernährung zeigt

sich anhand der positiven, signifikanten Korrelationen von  $A$  mit der Ca- und Mn-Konzentration in den Nadeln. Belege für die Bedeutung von Ca für die Photosynthese (als Schlüsselement für Chloroplastenfunktion, Enzymaktivierung und Stomatafunktion und als sog. *second messenger*) finden sich z.B. bei MARSCHNER (1986), HOCHMAL et al. (2015) und FRANK et al. (2019). Auch die Rolle von Mn bei der Photosynthese wurde bereits in Kap. 2.3.1 beschrieben. Die Korrelation zwischen  $\Psi$  und dem Cu-Gehalt der Nadeln kann möglicherweise mit den stark erhöhten Cu-Gehalten in den Pflanzen im Zusammenhang stehen. Interessanterweise besteht für  $A$ ,  $g_s$  und  $\Psi$  ein negativer Zusammenhang mit dem Boden-K-Gehalt, auffallend ist auch die signifikante, negative Korrelation des  $\Psi$  mit dem Fe- und Al-Gehalt im Boden.

### 5.2.2 *Wachstum*

Die Terminaltrieblängen für Fichte und Tanne auf Dolomit lassen sich mit den Ergebnissen früherer Untersuchungen von z.B. PRÖLL et al. (2016) vergleichen, ähnliche Werte für Baumhöhe, Terminaltrieblänge und 100-Nadelgewicht der Fichte auf Dolomit finden sich auch bei BAIER (2006). Die SLA der Fichte liegt innerhalb der von REICH et al. (1998) angegebenen Werte.

Der direkte Zusammenhang zwischen Wachstum und Photosynthese lässt sich an der signifikant positiven Korrelation der Terminaltrieblänge mit  $A$  ablesen. Wie bei der Photosynthese, zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit für beide Baumarten bessere Wachstumsbedingungen auf dem Kalkstandort. Die Wachstums-Kenngrößen Baumhöhe und Terminaltrieblänge erreichen dort höhere Werte im Vergleich zum Dolomit, die Fichte wächst dort besser als die Tanne. Auffallend ist hingegen, dass auf dem Dolomitstandort die Tanne höhere Baumhöhen und Terminaltrieblängen erzielt als die Fichte – damit liefert auch die Wachstumsleistung einen Hinweis auf die bessere Anpassung der Tanne an die Bedingungen auf diesem Standort.

Der positive Zusammenhang der Baumhöhe mit dem N-Gehalt der Nadeln sowie der negative Zusammenhang mit dem Nadel-Mg-Gehalt zeigen den Einfluss der Ernährungssituation bzw. des Standortes auf das Wachstum. Der starke Effekt von Standort und Baumart auf Baumhöhe und Terminaltrieblänge wird auch durch die Ergebnisse der ANOVA unterstrichen.

Das 100-Nadel-Trockengewicht und die SLA liegen bei der Tanne deutlich über jenem der Fichte. Durch die artenspezifische Nadelmorphologie hängen 100-Nadel-Trockengewicht und SLA stark von der Baumart ab.

### 5.2.3 Wurzelverteilung und Mykorrhizierung

Die Auszählung der mykorrhizierten Wurzelspitzen zeigt, dass der Mykorrhizierungsgrad für beide Baumarten auf dem Kalkstandort höher ist als auf Dolomit. Vergleicht man die beiden Baumarten, so weist die Tanne den höheren Mykorrhizierungsgrad auf. Die Korrelation des Mykorrhizierungsgrades und der ERT/cm mit dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden ist für die meisten Nährelemente - insbesondere für N, P, S, Mn, Cu und Mo – signifikant positiv, d.h. die Mykorrhiza scheint auf Standorten mit besserer Nährstoffversorgung stärker ausgeprägt zu sein. Auch in der Literatur gibt es zahlreiche Untersuchungen, die eine Abnahme der ECM-Besiedelung bei eingeschränkter N- und P-Versorgung und/oder verringerter Photosyntheserate der Wirtsbäume belegen (HÖGBERG et al. 2010, FERNANDEZ et al. 2017).

Bei der vertikalen Ausprägung des Mykorrhizierungsgrades besteht ein deutlicher Gradient vom Auflagehumus in Richtung tieferer Bodenschichten, im B- und C-Horizont fällt der Mykorrhizierungsgrad stark ab. Auch hier lässt sich also die Bevorzugung der Mykorrhizapilze von nährstoffreicheren Substraten erkennen – in diesem Fall handelt es sich dabei um den Auflagehumus, in dem die Nährstoff- und Spurenelementgehalte meist höher sind als in tieferen Mineralbodenschichten. Wie bereits in Kap. 5.1.1 gezeigt, ist im Auflagehumus vor allem auch der Großteil der N-Vorräte gespeichert. Es liegt daher nahe, dass sich die ECM auf N-limitierten Standorten vor allem in diesem Bereich ansiedelt, um N zu erschließen und rasch für den Baumpartner verfügbar zu machen (SMITH und READ 1997). Dabei steht die ECM auch in Konkurrenz mit anderen Pilzen und Mikroorganismen: Im Wettbewerb um N kann eine starke ECM-Besiedelung saprotrophe Pilze zurückdrängen – man spricht dabei vom sog. *Gadgil-Effect*. Durch den *Gadgil-Effect* kann somit die Auflagehumusbildung durch ECM sogar verstärkt werden (GADGIL und GADGIL 1975, BENDING 2003). Eine zusätzliche, mögliche Erklärung des *Gadgil-Effect* liefern KOIDE und WU: die Vermehrung der ECM geht mit der Herabsetzung der Bodenfeuchte

einher, dieses veränderte Feuchtigkeitsregime wirkt sich somit nachteilig auf saprotrophe Pilzarten aus (KOIDE und WU 2003).

Die Bodendurchwurzelung der Bäume ist durchschnittlich am stärksten ausgeprägt im OH-Horizont. Für die Fichte wird dieses Verhalten in der Literatur häufig beschrieben (STOBER et al. 2000, BAIER 2004, PUHE 2003, HELMISAARI et al. 2007). Nach BAIER (2004) ist das Bestreben der Fichte, ihre Feinwurzeln hauptsächlich in der organischen Auflage zu bilden, auf die leicht saure Bodenreaktion im Auflagehumus und die damit einhergehende Verbesserung der Nährstoffverfügbarkeit zurückzuführen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zur Baum-Feinwurzelmasse der Fichte sind vergleichbar mit Werten von HELMISAARI et al. (2007), für die Tanne konnten in der Literatur keine Vergleichswerte gefunden werden. Insgesamt liegen die Feinwurzelmasse der Tanne höher im Vergleich zur Fichte. Korrespondierend mit den physiologischen und morphologischen Eigenschaften, zeigt die Tanne auch hinsichtlich der Feinwurzelmasse einen ähnlichen Trend: Während die Fichte im Vergleich zum Dolomit auf Kalk die höhere Wurzelmasse aufweist, erreicht die Tanne erneut auf dem Dolomitstandort höhere Werte. Eine mögliche Erklärung für dieses Verhalten könnte die stärkere Anpassung des Wurzelwachstums der Tanne an das nährstoffarme Substrat des Dolomitstandortes sein (PUHE 2003). Auch HELMISAARI et al. (2007) berichten für *Picea abies* und *Pinus sylvestris* von einer positiven Korrelation zwischen der Feinwurzelbiomasse und dem C/N-Verhältnis im Auflagehumus. FINÉR et al. (2007) stellten in diesem Zusammenhang artenspezifische Unterschiede fest: Während die Buche auf nährstoffarmen Standorten eine höhere Feinwurzel-Biomasse aufweist, erreicht die Fichte auf Standorten mit mittlerem Nährstoffangebot höhere Werte.

Auch die Wurzelkonkurrenz der Begleitpflanzen ist auf dem Dolomitstandort stärker. Zurückzuführen ist die hohe Gras-Wurzelmasse auf die starke Vergrasung der Dolomitversuchsfläche (vgl. Kap. 3.1.4). Die negativen Auswirkungen der Wurzelkonkurrenz auf Photosyntheseleistung und Wachstum wurden von verschiedenen Autoren belegt (DIACI et al. 2005, CUNNINGHAM et al. 2006, PRÖLL et al. 2015), dieser Umstand dürfte damit eine zusätzliche Einschränkung der Pflanzenentwicklung auf diesem Standort darstellen.

### 5.3 Physiologische baumartenspezifische Unterschiede

Die *maximale Photosyntheserate*  $A_{max}$  liegt bei immergrünen Nadelbäumen unter Idealbedingungen bei rund 7-15(20)  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (ROBERNTZ und STOCKFORS 1998, LARCHER 2003, LÜTTGE und KLUGE 2012), bei sommergrünen Nadelbäumen 8-10 und bei sommergrünen Laubbäumen 10-25  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (LARCHER 2003).

PRÖLL et al. untersuchten in Topf- und Freilanduntersuchungen die physiologischen Kenngrößen  $A$ ,  $g_s$  und  $\Psi$  der Baumarten Fichte, Lärche, Buche und Bergahorn auf Dolomit- und Kalkböden unter idealen Bedingungen sowie während einer sommerlichen Trockenperiode. Dabei konnten sowohl unterschiedliche Photosyntheseleistungen unter Normalbedingungen als auch unterschiedliche Reaktionen der verschiedenen Baumarten auf Trockenstress festgestellt werden. Pröll et al. konnten zeigen, dass die jeweiligen Pflanzenarten ihren Wasserhaushalt auf unterschiedliche Weise regulieren und die Photosyntheseleistung der einzelnen Baumarten auch von den unterschiedlichen Bodentypen beeinflusst wird. Während Ahorn, Buche und Lärche bei Bodentrockenheit auf Kalk höhere Photosyntheseraten erreichten als auf Dolomit (beide Fels-Auflagehumusböden), reagierte die Fichte besonders auf dichten Kalklehm-Rendzinen empfindlich auf Trockenstress. Generell wiesen die Laubhölzer auf den Versuchsfeldern im Freiland höhere Werte für  $A$  und  $g_s$  auf. Unter Trockenstress reagierten z.B. Buche und Lärche mit einem deutlichen Anstieg des *Blattwasserpotentials*  $\Psi$ , bei Ahorn und Fichte ließen sich hingegen nur geringe Schwankungen von  $\Psi$  erkennen. (PRÖLL et al. 2015).

In diesem Zusammenhang wurde von TARDIEU und SIMONNEAU (1998) das Konzept der Isohydrie und Anisohydrie von Pflanzen beschrieben: Während isohydrische Pflanzen eine hohe Sensitivität der Stomata gegenüber Schwankungen des *Blattwasserpotentials*  $\Psi$  besitzen und so unter Stressbelastung durch die Herabsetzung der *stomatären Leitfähigkeit*  $g_s$  einen gefährlichen Anstieg von  $\Psi$  verhindern können, zeigen anisohydrische Pflanzen ein geringeres stomatares Reaktionsvermögen, stärkere Schwankungen des Blattwasserpotentials, gleichzeitig aber auch höhere Photosyntheseleistungen. Auch viele andere Autoren berichten von artenspezifischen Unterschieden in der Sensitivität der Stomata gegenüber Schwankungen des Wasserpotentials und Trockenstress (z.B. TUZET et al. 2003, LEUZINGER et al. 2005, AREND et al. 2016, REICH et al. 2018).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen uns für die physiologische Leistung der Tanne auf beiden Standorten ähnliche bzw. auf Dolomit niedrigere (d.h. weniger negative) *Wasserpotentiale*  $\Psi$  in Kombination mit geringerer  $g_s$  und  $A$  im Vergleich zur Fichte. Die Tanne lässt sich daher in die Gruppe der isohydrischen Pflanzen einreihen. Gleichzeitig geben diese Ergebnisse einen Hinweis darauf, dass die Tanne insbesondere auf dem Dolomitstandort durch ihre Herabsetzung der Photosyntheseleistung weniger unter Trockenstress leidet. Auch in anderen Untersuchungen konnte eine höhere Resistenz der Tanne gegenüber Trockenstress sowie eine höhere Resilienz nach Trockenperioden im Vergleich zu Fichte (ELLING et al. 2009, ZANG 2010, UHL et al. 2013), Kiefer und Douglasie (ZANG 2010) belegt werden.

Diese unterschiedlichen Stressreaktionen spiegeln die Anpassung der verschiedenen Baumarten an ihre bevorzugten Habitate wider (REICH et al. 1998, AREND et al. 2016). Die physiologischen Unterschiede zwischen den Arten können z.T. durch blattanatomische Eigenschaften, wie beispielsweise Form, Anzahl und Verteilung der Stomata oder Ausgestaltung der Epidermis erklärt werden (GAO et al. 2002, BRODRIBB et al. 2007, YIOTIS und MCELWAIN 2019). Auch die unterschiedliche hydraulische Effizienz und Kavitationsresistenz der Baumarten spielen eine wesentliche Rolle (AREND et al. 2016). Ein weiterer möglicher Erklärungsansatz für die artspezifischen Reaktionen auf Trockenstress kann in der unterschiedlichen Wurzelanatomie liegen (AREND et al. 2016). So ermöglicht das Pfahl- und Herzwurzelsystem der Tanne eine tiefere Bodenerschließung und damit eine verbesserte Nutzung der Wasser- und Nährstoffressourcen. In der vorliegenden Arbeit weist die Tanne im Vergleich zur Fichte auch eine höhere Feinwurzelbiomasse auf, der Unterschied ist allerdings nicht signifikant. TUZET et al. (2003) zeigten in diesem Zusammenhang, dass höhere Feinwurzeldichten aufgrund der verbesserten Wasseraufnahme die Auswirkungen von Trockenstress verzögern können.

Abschließend muss darauf hingewiesen werden, dass hinsichtlich der physiologischen Reaktion auf Trockenstress nicht nur interspezifische Unterschiede bestehen, sondern vermutlich auch innerhalb der Art *Abies alba* eine hohe Diversität vorherrscht. So haben sich z.B. Populationen trockener, subkontinentaler Standorte der Innenalpen als besonders trockenheitsverträglich bei gleichzeitig durchschnittlichem bis überdurchschnittlichem Wachstum erwiesen („Trockentannen“) (NEOPHYTOU 2015).

## 6 Schlussfolgerung

Die vorliegende Arbeit hatte die Untersuchung von Photosynthese, Wachstum, Wurzelentwicklung und Mykorrhizierung der Tanne (*Abies alba* Mill.) auf je einem Kalk- und einem Dolomitstandort in den Nördlichen Kalkalpen zum Ziel. Mithilfe der erhobenen Daten von 24 Tannen- und 8 Fichtenjungpflanzen und entsprechenden Bodenproben wurden Rückschlüsse über die Auswirkungen von Wasser- und Nährstofflimitierung, Bodeneigenschaften und geologischem Ausgangssubstrat auf die Pflanzenentwicklung ermöglicht. Durch die Gegenüberstellung der Ergebnisse von Tanne und Fichte sowie durch den Vergleich mit physiologischen Kenngrößen anderer Baumarten aus publizierten Ergebnissen, konnten zwischen den verschiedenen Arten Unterschiede in der Photosyntheseleistung dargestellt werden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass die untersuchte Baumverjüngung von Tanne und Fichte in ihrer Entwicklung auf dem Dolomitstandort stärker beeinträchtigt wird als auf dem Kalkstandort. Auf beiden Standorten herrscht bei den Jungpflanzen ausgeprägter Nährstoffmangel, insbesondere für die Elemente N, P und Mn. Die Versorgung mit Mg, Fe, Cu und Zn ist hingegen unproblematisch. Sowohl die Tanne als auch die Fichte zeigen auf dem Dolomitstandort geringere Photosyntheseleistungen und geringeres Wachstum im Vergleich zum Kalkstandort. Korrelationen zwischen dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt in den Nadeln und der *Photosyntheserate A* wurden festgestellt, eine Korrelation mit dem VWC konnte jedoch nicht nachgewiesen werden. Auch die Feinwurzelichte und der Mykorrhizierungsgrad weisen auf Dolomit geringere Werte auf. Eine positive Korrelation mit dem Nährstoff- und Spurenelementgehalt im Boden bestätigte sich beim Mykorrhizierungsgrad.

Damit korrespondierend zeigen die Bodenuntersuchungen sowohl auf dem Kalkstandort als auch auf dem Dolomitstandort flachgründige Rendzinen mit schwach ausgebildetem, biogenem A-Horizont, hohen C- und N-Vorräten im aufliegenden Amphihumus, hohen pH-Werten und unausgewogenen Nährstoff- und Spurenelementgehalten. Insgesamt ist mit Ausnahme der Elemente K, Mg, Ca und Na die Versorgung mit Nährstoffen und Spurenelementen auf dem Dolomitstandort (z.T. signifikant) geringer.

Bei der Gegenüberstellung der Ergebnisse für beide Baumarten, konnten bei der Tanne folgende Unterschiede zur Fichte festgestellt werden:

- geringere *Photosyntheserate*  $A$  und geringere *stomatäre Leitfähigkeit*  $g_s$  auf beiden Standorten
- weniger negatives *Blattwasserpotential*  $\Psi$  auf dem Dolomitstandort
- signifikant höhere Terminaltriebzuwächse der Tanne auf dem Dolomitstandort
- höhere Feinwurzeldichte auf beiden Standorten
- höherer Mykorrhizierungsgrad auf beiden Standorten

Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Tanne über eine verbesserte Anpassung an die Standortverhältnisse der Dolomitböden verfügt und dort in geringerem Maße unter den Auswirkungen von Wasser- und Nährstoffmangel leidet. Trotz ihrer typischen Eigenschaften einer Klimaxbaumart könnte die Tanne daher auch auf Standorten mit flachgründigen Dolomitböden als geeignete Baumart für Aufforstungs- oder Sanierungsmaßnahmen verwendet werden.

Zusammenfassend konnten damit die Forschungsfragen mithilfe der vorliegenden Untersuchungen ausreichend beantwortet werden. Um aus diesen Rückschlüssen auch eine Empfehlung für die forstliche Praxis ableiten zu können, sollten weitere Untersuchungen zur Tanne durchgeführt werden.

## 7 Quellenverzeichnis

- ÁCS, F.; TAKÁCS, D.; BREUER, H. & SKARBIT, N. (2017): Climate and climate change in the Austrian-Swiss region of the European Alps during the twentieth century according to Feddema. *Theoretical and Applied Climatology* 133, 593-611.
- AGES - ÖSTERREICHISCHE AGENTUR FÜR GESUNDHEIT UND ERNÄHRUNGSSICHERHEIT GMBH (2020): Aluminium. Verfügbar in: <https://www.ages.at/themen/rueckstaende-kontaminanten/aluminium/toxikologie/> [Abruf am 18.02.2021].
- AMELUNG, W.; BLUME, H.-P.; FLEIGE, H.; HORN, R.; KANDELER, E.; KÖGEL-KNABNER, I.; KRETZSCHMAR, R.; STAHR, K. & WILKE, B.-M. (2018): Scheffer/Schachtschabel: Lehrbuch der Bodenkunde. 17. Auflage. Berlin: Springer.
- AMMER, C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, Vol. 88, Issues 1-2, 43-53.
- AREND, M.; BRAUN, S.; BUTTLER, A.; SIEGWOLF, R.T.W.; SIGNARBIEUX, C. & KÖRNER, C. (2016): Ökophysiologie: Reaktionen von Waldbäumen auf Klimaänderungen. In: PLUESS, A.R.; AUGUSTIN, S.; BRANG, P., Red. *Wald im Klimawandel - Grundlagen für Adaptionsstrategien*. Bern: Haupt, 77-91.
- ARX, G. VON; DOBBERTIN, M. & REBETEZ, M. (2012): Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166-167 (2012), 144-155.
- AUSSENAC, G. (2000): Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57 (2000), 287-301.
- AUSSENAC, G. (2002): Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, 59, 823-832.
- BAIER, R. (2004): Nutrition status and possible adaption mechanisms of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps – a bioassay. *Ann For Sci*, 63, 339-348.
- BAIER, R. (2006): Wurzelentwicklung, Ernährung, Mykorrhizierung und “positive Kleinstandorte” der Fichtenverjüngung (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Schutzwaldstandorten der Bayerischen Kalkalpen. Dissertation. Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt, Technische Universität München.
- BAIER, R.; INGENHAAG, J.; BLASCHKE, H.; GÖTTLEIN, A. & AGERER, R. (2006): Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. *Mycorrhiza*, 16 (2006), 197-206.

- BECHTOLD, U.; FERGUSON, J. N. & MULLINEAUX, P. M. (2018): To defend or to grow: lessons from Arabidopsis C24. *Journal of Experimental Botany*, 69(11), 2809-2821.
- BECHTOLD, U. & FIELD, B. (2018): Molecular mechanisms controlling plant growth during abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*, 69(11), 2753-2758.
- BECQUER, A.; GUERRERO-GALÁN, C.; EIBENSTEINER, J. L.; HOUDINET, G.; BÜCKING, H.; ZIMMERMANN, S. D. & GARCIA, K. (2019): The ectomycorrhizal contribution to tree nutrition. *Advances in Botanical Research*, 89, 77-126.
- BENDING, G. D. (2003): Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the 'Gadgil' effect. *New Phytologist*, 158(2), 228-229.
- BENLLOCH-GONZÁLEZ, M.; ROMERA, J.; CRISTESCU, S.; HARREN, F.; FOURNIER, J. M. & BENLLOCH, M. (2010): K<sup>+</sup> starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure via ethylene synthesis in sunflower plants. *Journal of experimental botany*, Vol. 61, No.4, 1139-1145.
- BERTNESS, M. D. & CALLAWAY, R. (1994): Positive interactions in communities. *Trends in ecology and evolution*, 9(5), 191-193.
- BMLRT – BUNDESMINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT REGIONEN UND TOURISMUS (2020): Baumartenverteilung in Österreich – Österreichische Waldinventur 2007/09. Verfügbar in: <https://www.bmlrt.gv.at/at.lfrz.duz/pdf.do?fromList=true&id=2670670&lang=de> [Abfrage am 16.02.2021].
- BOLTE, A.; HERTEL, D.; AMMER, C.; SCHMID, I.; NÖRR, R.; KUHR, M. & REDDE, N. (2003): Freilandmethoden zur Untersuchung von Baumwurzeln. *Forstarchiv* 74 (2003), 240-262.
- BRANG, P. (1995): Experimentelle Untersuchungen zur Ansamungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Dissertation. ETH Zürich.
- BRANG, P. (1998): Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Can. J. For. Res.* 28, 626-639.
- BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S. & JORDAN, G. J. (2007): Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144(4), 1890-1898.
- BROSINGER, F. (2011): Mehr Mut zur Tanne. In: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hrsg. Wälder im Klimawandel – Weißtanne und Küstentanne. LWF Wissen 66, 7-10.
- CAMBERATO, J. & CASTEEL, S. (2017): Sulfur deficiency. Purdue Univ. Dep. of Agronomy, Soil Fertility Update, 11.7.2017, 1-6.
- CARTER, R.E. & KLINKA, K. (1992): Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 55, 87-105.

- CHRISTOPHEL, D.; SPENGLER, S.; SCHMIDT, B.; EWALD, J. & PRIETZEL, J. (2013): Customary selective harvesting has considerably decreased organic carbon and nitrogen stocks in forest soils of the Bavarian Limestone Alps. *Forest ecology and management*, 305, 167-176.
- COHEN, J. (1992): A Power Primer. *Psychological Bulletin*, 112(1), 155-159.
- COURTY, P. E.; BUÉE, M.; DIEDHIOU, A. G.; FREY-KLETT, P.; LE TACON, F.; RINEAU, F.; TURPAULT, M.P.; UROZ, S. & GARBAYE, J. (2010): The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2010), 679-698.
- CUNNINGHAM, C.; ZIMMERMANN, N. E.; STOECKLI, V. & BUGMANN, H. (2006): Growth response of Norway spruce saplings in two forest gaps in the Swiss Alps to artificial browsing, infection with black snow mold, and competition by ground vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 (2006), 2782-2793.
- DELANEY, C.; NACHTMANN, G.; ECKMÜLLNER, O.; KATZENSTEINER, K.; FELLNER, H. & SCHUME, H. (2012): Modelling species specific leaf area carrying capacity for dominating hydrotopes in the city of Vienna water protection forests as a basis for adaptive forest management. CC-WaterS – Landnutzungs-Aspekte, Berichtzyklus II der Gruppe BOKU-Forst – 1, Dezember 2012, 65-112.
- DIACI, J.; PIŠEK, R. & BONCINA, A. (2005): Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research*, 124 (2005), 29-36.
- DITMAROVÁ, L.; KURJAK, D.; PALMROTH, S.; KMEŤ, J. & STŘELCOVÁ, K. (2009): Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology* 30, 205-213.
- DIWOLD, K.; DULLINGER, S. & DIRNBÖCK, T. (2010): Effect of nitrogen availability on forest understorey cover and its consequences for tree regeneration in the Austrian limestone Alps. *Plant Ecology*, 209 (2010), 11-22.
- ELLING, W.; DITTMAR, C.; PFAFFELMOSER, K. & RÖTZER, T. (2009): Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257(4), 1175-1187.
- ENGLISCH, M. (2009): Die Möglichkeit, den Standort zu erkennen – forstliche Standortskartierung. BFW-Praxisinformation Nr. 19/2009, 17-19.
- EWALD, J. & MELLERT, K. (2013): Wachstum der Fichte im bayrischen Alpenraum. *LWF aktuell* 94 (2013), 39-41.

- FERNANDEZ, C. W.; NGUYEN, N. H.; STEFANSKI, A.; HAN, Y.; HOBBIE, S. E.; MONTGOMERY, R. A.; REICH, P. B. & KENNEDY, P. G. (2017): Ectomycorrhizal fungal response to warming is linked to poor host performance at the boreal-temperate ecotone. *Global change biology*, 23(4), 1598-1609.
- FERRENBURG, S.; KANE, J. M. & LANGENHAN, J. M. (2015): To grow or defend? Pine seedlings grow less but induce more defences when a key resource is limited. *Tree Physiology*, 35, 107-111.
- FINÉR, L.; HELMISAARI, H. S.; LÖHMUS, K.; MAJDI, H.; BRUNNER, I.; BØRJA, I.; ELDHUSET, T.; GODBOLD, D.; GREBENC, T.; KONÓPKA, B.; KRAIGHER, H.; MÖTTÖNEN, M.-R.; OHASI, M.; OLEKSYN, J.; OSTONEN, I.; URI, V. & VANGUELOVA, E. (2007): Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems*, 141(3), 394-405.
- FRANK, J.; HAPPECK, R.; MEIER, B.; HOANG, M. T. T.; STRIBNY, J.; HAUSE, G.; DING, H.; MORSOMME, P.; BAGINSKY, S. & PEITER, E. (2019): Chloroplast-localized BICAT proteins shape stromal calcium signals and are required for efficient photosynthesis. *New Phytologist*, 221(2019), 866-880.
- GADGIL, P. D. & GADGIL, R. L. (1975): Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forest Science*, 5(1), 33-41.
- GAO, Q.; ZHAO, P.; ZENG, X.; CAI, X. & SHEN, W. (2002): A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25(11), 1373-1381.
- GARCIA, K.; DELTEIL, A.; CONÉJÉRO, G.; BECQUER, A.; PLASSARD, C.; SENTENAC, H. & ZIMMERMANN, S. (2014): Potassium nutrition of ectomycorrhizal *Pinus pinaster*: overexpression of the *Hebeloma cylindrosporium* HcTrk1 transporter affects the translocation of both K<sup>+</sup> and phosphorus in the host plant. *New Phytologist*, 201 (2014), 951-960.
- GARRIDO, S. M.; MORIKAWA, C. K.; NAKANISHI, H. & SAIGUSA, M. (2006): Strategies for iron mobilization and uptake in plant roots. *Tohoku Journal of Agricultural Research* (Japan).
- GLASAUER, S. M.; BEVERIDGE, T. J.; BURFORD, E. P.; HARPER, F. A. & GADD, G. M. (2013): Metals and Metalloids, Transformation by Microorganisms. Verfügbar in: <https://www.sciencedirect.com/topics/earth-and-planetary-sciences/siderophore> [Abfrage am 06.03.2021].
- GILD, C.; GEITNER, C. & SANDERS, D. (2018): Discovery of a landscape-wide drape of late-glacial aeolian silt in the western Northern Calcareous Alps (Austria): First results and implications. *Geomorphology*, 301, 39-52.

- Gobiet, A.; Kotlarski, S.; Beniston, M.; Heinrich, G.; Rajczak, J.; Stoffel, M. (2014): 21<sup>st</sup> century climate change in the European Alps – A review. *Science of the Total Environment* 493 (2014), 1138-1151.
- Göttlein, A.; Baier, R. & Mellert, K. H. (2011): Neue Ernährungskennwerte für die forstlichen Hauptbaumarten in Mitteleuropa – Eine statistische Herleitung aus van den Burg's Literaturzusammenstellung. *Allg. Forst- u. Jagd-Zeitung*, 182. Jahrgang, 9/10. 173-186.
- Göttlein, A.; Katzensteiner, K. & Rothe, A., (2014): Abschlussbericht zum Forschungsprojekt Standortsicherung im Kalkalpin – SicALP, Interreg Bayern-Österreich J00183. *Forstliche Forschungsberichte München* Nr. 212.
- Guerinot, M. L. (2001): Improving rice yields—ironing out the details. *Nature biotechnology*, 19(5), 417-418.
- Harfouche, A.; Meilan, R. & Altman, A. (2014): Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree physiology* 34, 1181-1198.
- Haselwandter, K. (2007): Mycorrhiza in the alpine timberline ecotone: nutritional implications. In: Wieser G., Tausz M. (Hrsg.). *Trees at their Upper Limit. Plant Ecophysiology*, Vol 5. Dordrecht: Springer, 57-66.
- Haselwandter, K. (2009): Mycorrhizal fungi: colonisation pattern of alpine plants and ecological significance of siderophore release. *Aspects of Applied Biology*, (98), 105-108.
- Hell, R. & Stephan, U. W. (2003): Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants. *Planta*, 216(4), 541-551.
- Helmisaari, H. S.; Derome, J.; Nöjd, P. & Kukkola, M. (2007): Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. *Tree Physiology*, 27(10), 1493-1504.
- Hirsch, M. (2020a): Mikrowellenaufschluss mit Salpetersäure. Schriftliche Mitteilung vom 15.10.2019.
- Hirsch, M. (2020b): Schriftliche Mitteilung vom 02.04.2020.
- Hobbie, E. A. (2006): Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology*, 87(3), 563-569.
- Hochmal, A. K.; Schulze, S.; Trompelt, K. & Hippler, M. (2015): Calcium-dependent regulation of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1847(2015), 993-1003.

- HÖGBERG, M. N.; BRIONES, M. J.; KEEL, S. G.; METCALFE, D. B.; CAMPBELL, C.; MIDWOOD, A. J.; THORNTON, B.; HURRY, V.; LINDER, S.; NÄSHOLM, T. & HÖGBERG, P. (2010): Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist*, 187(2), 485-493.
- JANSSEN, J. & LAATZ, W. (2017): *Statistische Datenanalyse mit SPSS: Eine anwendungsorientierte Einführung in das Basissystem und das Modul Exakte Tests*. 9. Auflage. Berlin: Springer.
- JACOBSHAGEN, V. (1965): Die Allgäu-Schichten (Jura-Fleckenmergel) zwischen Wettersteingebirge und Rhein. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, Bd. 108, 1-114.
- JENTSCHKE, G.; BRANDES, B.; KUHN, A. J.; SCHRÖDER, W. H. & GODBOLD, D. L. (2001): Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytologist*, 149 (2001), 327-337.
- JOURAND, P.; HANNIBAL, L.; MAJOREL, C.; MENGANT, S.; DUCOUSSO, M. & LEBRUN, M. (2014): Ectomycorrhizal *Pisolithus albus* inoculation of *Acacia spirorbis* and *Eucalyptus globulus* grown in ultramafic topsoil enhances plant growth and mineral nutrition while limits metal uptake. *Journal of plant physiology*, 171 (2014), 164-172.
- K+S MINERALS AND AGRICULTURE GMBH (2019): Stickstoff. Verfügbar in: [http://www.ks-minerals-and-agriculture.com/dede/fertiliser/advisory\\_service/nutrients/nitrogen.html](http://www.ks-minerals-and-agriculture.com/dede/fertiliser/advisory_service/nutrients/nitrogen.html) [Abfrage am 16.02.2021].
- KABATA-PENDIAS, A. (2010): *Trace Elements in Soils and Plants*. 4<sup>th</sup> Edition. Abingdon: Taylor and Francis.
- KATZENSTEINER, K. (2003): Effects of harvesting on nutrient leaching in a Norway spruce (*Picea abies* Karst.) ecosystem on a Lithic Leptosol in the Northern Limestone Alps. *Plant and Soil*, 250 (2003), 59-73.
- KATZENSTEINER, K.; EWALD, J. & GÖTTLEIN, A. (2016): *Wälder der Kalkalpen – Strategien für die Zukunft – StratAlp*. Wien: Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Band 21.
- KATZENSTEINER, K.; DARABANT, A.; MAYER, M.; MATTHEWS, B.; PRÖLL, G. & SCHAUFLER, J. (2017): Open Wounds in Thin Skin: Soil Processes after Natural Disturbances. 6<sup>th</sup> Symposium for Research in Protected Areas, Faculty of Natural Sciences, University of Salzburg, Austria, Conference Volume, November 2017, 273-276.
- KATZENSTEINER, K. (2018): *Forstliche Standortskartierung – Einführung*. Studienunterlagen zur Lehrveranstaltung LFÜ Standortlehre und Forstliche Ertragslehre. S.l.: unveröffentlichtes Skriptum.
- KATZENSTEINER, K. (2019): Schriftliche Mitteilung vom 18.06.2019.

- KATZENSTEINER, K. (2020): Schriftliche Mitteilung vom 10.09.2020.
- KILIAN, W.; ENGLISCH, M.; KARRER, G. & MUTSCH, F. (1992a): Österreichische Waldboden-Zustandsinventur: Ergebnisse, Waldbodenbericht Band I. Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, Heft 168/I. Wien: Österreichischer Agrarverlag.
- KILIAN, W.; ENGLISCH, M.; KARRER, G. & MUTSCH, F. (1992b): Österreichische Waldboden-Zustandsinventur: Ergebnisse, Waldbodenbericht Band II. Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, Heft 168/II. Wien: Österreichischer Agrarverlag.
- KILIAN, W.; MÜLLER, F. & STARLINGER, F. (1994): Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs: Eine Naturraumgliederung nach waldökologischen Gesichtspunkten. Bericht der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, 82. Jahrgang. Wien: Eigenverlag.
- KOIDE, R. T. & WU, T. (2003): Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist*, 158(2), 401-407.
- KÖLLING, C.; FALK, W. & WALENTOWSKI, H. (2011): Standörtliche Möglichkeiten für den Anbau der Tanne (*Abies alba* und *Abies grandis*) in Bayern. In: Bayrische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hrsg. Wälder im Klimawandel – Weißtanne und Küstentanne. LWF Wissen 66, 11-19.
- KÖRNER, C. (2015): Nicht jede Limitierung ist ein Stress – Sprache verrät falsche Konzepte. *Biologie Unserer Zeit* 2/2015 (45), 68-69.
- KUPFERSCHMID, A. D.; WASEM, U.; & BUGMANN, H. (2015): Browsing regime and growth response of *Abies alba* saplings planted along light gradients. *European journal of forest research*, 134(1), 75-87.
- LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. 5. Auflage. Stuttgart: Ulmer.
- LARCHER, W. (2003): *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4. Auflage. Berlin: Springer.
- LECO Corporation (2021): TruSpec Micro. Verfügbar in: <https://www.leco.com/product/truspec-micro> [Abfrage am 17.02.2021].
- LEITGEB, E.; REITER, R.; ENGLISCH, P.; LÜSCHER, P.; SCHAD, P. & FEGER, K.H. (2013): *Waldböden - Ein Bildatlas der wichtigsten Bodentypen aus Österreich, Deutschland und der Schweiz*. Weinheim: Wiley-VCH.
- LEUZINGER, S.; ZOTZ, G.; ASSHOFF, R. & KÖRNER, C. (2005): Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology*, 25(6), 641-650.
- LI-COR BIOSCIENCES INC. (1999): *Using the LI-6400 Portable Synthesis System*. Publication No. 9806-122. Lincoln, Nebraska: LI-COR Biosciences Inc.

- LÜTTGE, U. & KLUGE, M. (2012): Botanik – Die einführende Biologie der Pflanzen. 6. Auflage. Weinheim: Wiley-VCH.
- MARQUES, D. M.; JÚNIOR, V. V.; DA SILVA, A. B.; MANTOVANI, J. R.; MAGALHÃES, P. C. & DE SOUZA, T. C. (2018): Copper toxicity on photosynthetic responses and root morphology of *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinioideae). *Water, Air and Soil Pollution*, 229, 138, 1-14.
- MARSCHNER, H. (1986): Mineral Nutrition of Higher Plants. London: Academic Press.
- MATTHEWS, B.; MAYER, M.; KATZENSTEINER, K.; GODBOLD, D. L. & SCHUME, H. (2017): Turbulent energy and carbon dioxide exchange along an early-successional windthrow chronosequence in the European Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 576-594.
- MAYER, M.; MATTHEWS, B. & KATZENSTEINER, K. (2016): Humusdynamik auf Waldstandorten in den Nördlichen Kalkalpen. In: KATZENSTEINER, K.; EWALD, J.; GÖTTLEIN, A., Hrsg. Wälder der Kalkalpen – Strategien für die Zukunft – StratAlp. Wien: Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Band 21, 39-60.
- MAYER, M.; SANDÉN, H.; REWALD, B.; GODBOLD, D. L. & KATZENSTEINER, K. (2017a): Increase in heterotrophic soil respiration by temperature drives decline in soil organic carbon stocks after forest windthrow in a mountainous ecosystem. *Functional Ecology*, 31(5), 1163-1172.
- MAYER, M.; MATTHEWS, B.; ROSINGER, C.; SANDÉN, H.; GODBOLD, D. L. & KATZENSTEINER, K. (2017b): Tree regeneration retards decomposition in a temperate mountain soil after forest gap disturbance. *Soil Biology and Biochemistry*, 115, 490-498.
- MAYER, M.; PRESCOTT, C. E.; ABAKER, W. E.; AUGUSTO, L.; CÉCILLON, L.; FERREIRA, G. W.; JAMES, J.; JANDL, R.; KATZENSTEINER, K.; LACLAU, J.-P.; LAGANIÈRE, J.; NOUVELLON, Y.; PARÉ, D.; STANTURF, J.A.; VANGUELOVA, E.I. & VESTERDAL, L. (2020): Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127.
- MEISBURGER, K.; SCHÄFFLER, S. & MALY, P. (2020): Carbonatgehalt nach Scheibler. Verfügbar in: [https://geowiki.geo.lmu.de/w/index.php?title=Carbonatgehalt\\_nach\\_Scheibler&mobileaction=toggle\\_view\\_desktop](https://geowiki.geo.lmu.de/w/index.php?title=Carbonatgehalt_nach_Scheibler&mobileaction=toggle_view_desktop) [Abfrage am 17.02.2021].
- METHODENBERATUNG UZH (2020): Methodenportal der Universität Zürich. Verfügbar in: [https://www.methodenberatung.uzh.ch/de/datenanalyse\\_spss.html](https://www.methodenberatung.uzh.ch/de/datenanalyse_spss.html) [Abfrage am 17.02.2021].
- MIRON, M. S., CRISTEA, V., & SUMALAN, R. L. (2018): Physiological responses of European silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings to drought and overheating induced stress conditions. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, 22(2), 115-120.

- MUNNÉ-BOSCH, S. & ALEGRE, L. (2004): Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*, 31, 203-216.
- NESTROY, O.; AUST, G.; BLUM, W.E.H.; ENGLISCH, M.; HAGER, H.; HERZBERGER, E.; KILIAN, W.; NELHIEBEL, G.; ORTNER, G.; P.; PECINA, E.; PEHAMBERGER, A.; SCHNEIDER, W. & WAGNER, J. (2011): Systematische Gliederung der Böden Österreichs - Österreichische Bodensystematik 2000 in der revidierten Fassung von 2011. *Mitteilungen der Österreichischen Bodenkundlichen Gesellschaft*, Heft 79. Wien.
- NEOPHYTOU, C. (2015): Genetik der Weißtanne: Ein- oder Vielfalt? Gene pool of the silver fir: highly uniform or highly diverse? *Standort.Wald*, 49, 85-100.
- NOURTIER, M.; CHANZY, A.; CAILLERET, M.; YINGGE, X.; HUC, R. & DAVI, H. (2014): Transpiration of silver Fir (*Abies alba* mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Ann. of Forest Science*, 71(2014), 683-695.
- PEGUERO-PINA, J. J.; CAMARERO J. J.; ABADÍA, A.; MARTÍN, E.; GONÁLEZ-CASCÓN, R.; MORALES, F. & GIL-PELEGRÍN, E. (2006): Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora* 202 (2007), 226-236.
- PIFFNER, O. A.; ENGI, M.; SCHLUNEGGER, F.; MEZGER, K. & DIAMOND, L. (2012): *Erdwissenschaften*. Bern, Stuttgart, Wien: Haupt.
- PRIETZEL, J.; ZIMMERMANN, L.; SCHUBERT, A. & CHRISTOPHEL, D. (2016): Organic matter losses in German Alps forest soils since the 1970s most likely caused by warming. *Nature Geoscience*, 9(7), 543-548.
- PRÖLL, G.; HIETZ, P.; DELANEY, C. M. & KATZENSTEINER, K. (2015): Substrate influences ecophysiological performance of tree seedlings. *Tree Physiology* 36, 39-53.
- PRÖLL, G.; KOHLPAINTNER, M.; GÖTTLEIN, A. & KATZENSTEINER, K. (2016): Untersuchungen zur Verjüngung im Bergwald der Nördlichen Kalkalpen. In: KATZENSTEINER, K.; EWALD, J.; GÖTTLEIN, A., Hrsg. *Wälder der Kalkalpen – Strategien für die Zukunft – StratAlp*. Wien: Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Band 21, 61-96.
- PUHE, J. (2003): Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands—a review. *Forest ecology and management*, 175, 253-273.
- READ, D. J. & PEREZ-MORENO, J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157 (2003), 475-492.
- REHFUESS, K. E. (1990): *Waldböden: Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung*. 2. Auflage. Hamburg: Paul Parey.

- REHMAN, M.; LIU, L.; WANG, Q.; SALEEM, M. H.; BASHIR, S.; ULLAH, S. & PENG, D. (2019): Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: A review. *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 18003-18016.
- REGER, B.; MELLERT, K. H. & EWALD, J. (2014): Indikatorarten für nährstoffarme Standorte in den Bergwäldern der Bayerischen Alpen. *Tuexenia* 34, 39-51.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S. & WALTERS, M. B. (1998): Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(1998), 948-958.
- ROBERTZ, P. & STOCKFORS, J. A. N. (1998): Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 18(4), 233-241.
- RÖHRIG, E.; BARTSCH, N. & VON LÜPKE, B. (2006): *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. 7. Auflage. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- ROTHER, A.; DITTMAR, C. & ZANG, C. (2011): Tanne – vom Sorgenkind zum Hoffnungsträger. In: Bayrische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hrsg. *Wälder im Klimawandel – Weißtanne und Küstentanne*. LWF Wissen 66, 59-62.
- SCHUEERMANN, A.; HUEBNER, C.; SCHLAEGER, S.; WAGNER, N.; BECKER, R. & BIEBERSTEIN, A. (2009): Spatial time domain reflectometry and its application for the measurement of water content distributions along flat ribbon cables in a full-scale levee model. *Water Resources Research*, 45(4), 1-15.
- SCHMIDT, S. B.; JENSEN, P. E. & HUSTED, S. (2016): Manganese deficiency in plants: the impact on photosystem II. *Trends in Plant Science*, 21(7), 622-632.
- SCHÜTT, P.; SCHUCK, H. J. & STIMM, B. (2013): *Lexikon der Baum- und Straucharten: Das Standardwerk der Forstbotanik; Morphologie, Pathologie, Ökologie und Systematik wichtiger Baum- und Straucharten*. 2. Auflage. Hamburg: Nikol.
- SEIDL, R. (2018): *Ökologische Rahmenbedingungen und Limitierungen im Gebirge. Studienunterlagen zur Lehrveranstaltung Gebirgswaldbau*. S.l.: unveröffentlichtes Skriptum.
- SIMON, A.; KATZENSTEINER, K. & GRATZER, G. (2019): Drivers of forest regeneration patterns in drought prone mixed-species forests in the Northern Calcareous Alps. *Forest Ecology Management* 453 (2019) 117589.
- SMITH, S. E. & READ, D. J. (1997): *Mycorrhizal Symbiosis*. 2<sup>nd</sup> Edition. London: Academic Press.
- SPECTRO ANALYTICAL INSTRUMENTS GMBH (2020): ICP-Spektrometer. Verfügbar in: <https://www.spectro.de/produkte/icp-oes-aes-spektrometer> [Abfrage am 17.02.2012].

- SPEKTRUM (1999a): Wasser. Spektrum – Lexikon der Biologie. Verfügbar in: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/wasser/70213> [Abfrage am 16.02.2021].
- SPEKTRUM (1999b): Wasserpotential. Spektrum – Lexikon der Biologie. Verfügbar in: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/wasserpotential/70307> [Abfrage am 16.02.2021].
- SPEKTRUM (2000a): Permanenter Welkepunkt. Lexikon der Geowissenschaften. <https://www.spektrum.de/lexikon/geowissenschaften/permanenter-welkepunkt/12099> [Abfrage am 16.02.2021].
- SPEKTRUM (2000b): Mobilisierung. Lexikon der Geowissenschaften. <https://www.spektrum.de/lexikon/geowissenschaften/mobilisierung/10622> [Abfrage am 16.02.2012].
- STAHR, A. (2014): Böden der Nördlichen Kalkalpen. Verfügbar in: <http://www.ahabc.de/bodentypen/coole-clique-oder-bodengesellschaften/boeden-der-noerdlichen-kalkalpen/#> [Abfrage am 15.02.2021]
- STIEGLER, J. & BINDER, F. (2013): Die Hangrichtung ist entscheidend. Verjüngungssituation auf Sanierungsflächen im Gebirge. LWF aktuell 96, 45-47.
- STOBER, C.; GEORGE, E. & PERSSON, H. (2000): Root growth and response to nitrogen. In: Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems. Berlin: Springer, 99-121.
- TARDIEU, F. & SIMONNEAU, T. (1998): Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. Journal of experimental botany, 49, special issue, 419-432.
- TODEA (MORAR), I.M.; GONZÁLEZ-ORENGA, S.; BOSCAIU, M.; PLAZAS, M.; SESTRAS, A. F.; PROHENS, J.; VICENTE, O. & SESTRAS, R. E. (2020): Responses to water deficit and salt stress in silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings. Forests 2020, 11, 395.
- TOROMANI, E.; SANXHAKU, M. & PASHO, E. (2011): Growth responses to climate and drought in silver fir (*Abies alba*) along an altitudinal gradient in southern Kosovo. Canadian journal of forest research, 41, 1795-1807.
- TUZET, A.; PERRIER, A. & LEUNING, R. (2003): A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. Plant, Cell & Environment, 26(7), 1097-1116.
- UHL, E.; AMMER, C.; SPELLMANN, H.; SCHÖLCH, M. & PRETZSCH, H. (2013): Zuwachstrend und Stressresilienz von Tanne und Fichte im Vergleich. Allg. Forst-und Jagdzeitung, 11(12), 278-292.
- VERMA, V.; RAVINDRAN, P. & KUMAR, P. P. (2016): Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biology, (2016) 16:86, 1-10.
- WALLANDER, H. & HAGERBERG, D. (2004): Do ectomycorrhizal fungi have a significant role in weathering of minerals in forest soil? Symbiosis, 37 (2004), 249-257.

- WANG, M.; ZHENG, Q.; SHEN, Q. & GUO, S. (2013): The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, 14 (2013), 7370-7390.
- WEIS, W.; BLUMENTHAL, B. & GÖTTLEIN, A. (2014): Wälder der Nördlichen Kalkalpen: Ernährung, Wasser- und Stoffhaushalt. LWF aktuell 99/2014, 38-41.
- WERTHER, F. & HAVRANEK, W. M. (2000): Effects of nutrient-deficient soil on gas-exchange, chlorophyll fluorescence and C-allocation in young *Picea abies* (L.) Karst. *Phyton* (Austria), 40(4), 179-184.
- YIOTIS, C., & MCELWAIN, J. C. (2019): A novel hypothesis for the role of photosynthetic physiology in shaping macroevolutionary patterns. *Plant Physiology*, 181(3), 1148-1162.
- ZAMG – ZENTRALANSTALT FÜR METEOROLOGIE UND GEODYNAMIK (2021): Klimamonitoring. Verfügbar in: <https://www.zamg.ac.at/cms/de/klima/klima-aktuell/klimamonitoring/?param=t&period=period-ynd-2021-02-16&ref=3> [Abfrage am 17.02.2021]
- ZANELLA, A.; KATZENSTEINER, K.; PONGE, J.-F.; JABIOL, B.; SARTORI, G.; KOLB, E.; LE BAYON, R.-C.; AUBERT, M.; ASCHER-JENULL, J.; ENGLISCH, M. & HAGER, H. (2019): TerrHum: an iOS Application for Classifying Terrestrial Humipedons and Some Considerations about Soil Classification. *Soil Science Society of America Journal*, 83, 42-48.
- ZANG, C. (2010): Growth reactions of temperate forest trees to summer drought – a multispecies tree-ring network approach. Dissertation, Technische Universität München.

## 8 Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1** Einfluss der Standortfaktoren auf die Pflanzenentwicklung..... 10
- Abb. 2** Schematische Darstellung typischer Humusformen auf Kalk modifiziert nach ZANELLA et al. (2019)..... 16
- Abb. 3** Lage des Aufnahmegebietes. Lage der beiden Versuchsflächen. Bildquelle: www-austria.info/de. Verfügbar in: <https://www.austria.info/de/service-und-fakten/oesterreich-entdecken#/z8/47.73008,13.38684/toursprung-terrain> [Abfrage am 21.03.2020]..... 29
- Abb. 4** Weißenbach: Mull-Kalklehm-Rendzina, Höfen: seichtgründige Amphihumus-Rendzina ..... 31
- Abb. 5** Versuchsfläche Weißenbach. Links: Blick vom Einstiegsbereich auf die eingezäunte Fläche mit *Pteridium aquilinum* und *Pinus sylvestris* in der angehenden Baumschicht. Rechts: stark vergraste Bereiche am Mittelhang..... 33
- Abb. 6** Versuchsfläche Höfen. Links: Blick auf die eingezäunte Fläche am oberen Ende der Versuchsfläche. Rechts: artenreiche Baum- und Krautschicht mit *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Sambucus nigra* und *Polygonatum verticillatum* innerhalb der Fläche.... 33
- Abb. 7** Plotauswahl in Weißenbach (links) und Höfen (rechts). Grün=Tanne, gelb=Fichte. 35
- Abb. 8** Tannen verschiedener Vitalitätsklassen auf dem Kalkstandort in Höfen. Links: 1, Mitte: 2, Rechts: 3. .... 36
- Abb. 9** Gasaustauschmessung an einer Tanne mit dem LI 6400 der Firma LI-COR Biosciences Inc. Links oben im Bild: Conifer chamber auf Stativ, rechts unten: tragbare Konsole mit CO<sub>2</sub>-Kartusche und Trocknungsmitteln an der bildzugewandten Seite. 37
- Abb. 10** Werkzeuge für die Bodenbeprobung (Gummihammer, Kunststoffhalbschale, Holzzylinder, unten angeschliffenes Metallrohr, Fäustel 1kg)..... 39
- Abb. 11** Bodenprobenahme mittels Bohrstockmethode nach BOLTE et al. (2003). Links: Einschlagen des Metallrohres. Rechts: geworbene Bodenprobe. .... 39
- Abb. 12** Aufbereitung der Bodenproben: 1. Wiegen 2. Sieben 3. Auftrennen der einzelnen Fraktionen 4. Reinigen der Fraktionen 5. Fraktionen im Uhrzeigersinn: Grobboden, Feinboden, Gras-, Baumwurzeln, TOS 6. Wiegen und Aufbewahrung zur Trocknung und weiteren Bearbeitung. .... 41
- Abb. 13** Links: Gehölz- und Graswurzeln werden auf nassem Krepppapier gekühlt zwischengelagert. Mitte: Mikroskopieren der Gehölzwurzeln. Rechts: Mykorrhizierte Wurzelspitzen unter dem Mikroskop. Weiße Pfeile: vitale Wurzelspitzen, rote Pfeile: abgebrochene Wurzelspitzen..... 43
- Abb. 14** Kalibriergerade und Funktionen zur Berechnung des VWC [%] aus der Laufzeit [µs] (DELANEY et al. 2012). .... 46

<b>Abb. 15</b> Nährstoff- und Spurenelementgehalte in Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißbach) und Kalk (Höfen). Mittelwert $\pm$ Standardabw. der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und der toxischen Metalle Al, Cd und Pb in der TM von Auflagehumus und Mineralboden. Strichlierte, waagrechte Linie = Mittelwerte für carbonatbeeinflusste Böden aus der Österreichischen Waldboden-Zustandsinventur (sofern vorhanden) nach KILIAN et al. (1992a,b).....	52
<b>Abb. 16</b> Nährstoff- und Spurenelementgehalte in den Nadeln von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und des toxischen Metalls Cd in den Nadeln. Al- und Pb-Gehalte unter der Nachweisgrenze. Strichlierte, waagrechte Linien kennzeichnen den Grenzwert zum Mangelbereich (sofern vorhanden) nach GÖTTLEIN et al. (2011) (Grün = Fichte, Blau = Tanne).....	55
<b>Abb. 17</b> Mittelwerte der Nährstoff- und Spurenelementgehalte von N, P, K, Ca, Mg, Mn und Fe in den Nadeln von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit und Kalk, angegeben als %-Anteil der Normalkonzentration. Normalkonzentrationen (= punktierte blaue 100%-Linie) in den Nadeln von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> nach GÖTTLEIN et al. (2011).....	58
<b>Abb. 18</b> Boxplots von <i>Photosyntheserate A</i> , <i>stomatärer Leitfähigkeit g<sub>s</sub></i> und <i>Blattwasserpotential <math>\Psi</math></i> für die Baumarten <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. ....	61
<b>Abb. 19</b> Korrelation der <i>Photosyntheserate A</i> von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort mit Specific Leaf Area, Terminaltrieblänge 2019, N- und K-Gehalt im Boden sowie Ca- und Mn-Gehalt in den Nadeln. Korrelation des Wasserpotentials $\Psi$ von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort mit dem Fe-Gehalt im Boden. ....	65
<b>Abb. 20</b> Korrelation der Baumhöhe von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort mit dem N- und Mg-Gehalt in den Nadeln. ....	68
<b>Abb. 21</b> Boxplot Mykorrhizierungsgrad (Anteil der mykorrhizierten Wurzelspitzen) der beiden Baumarten <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. ....	69
<b>Abb. 22</b> Korrelation des Mykorrhizierungsgrades von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort mit N-, S-, Mn-, Cu-, Mo- und Cd-Gehalt im Boden sowie Mo- und Pb-Gehalt in den Nadeln. ....	71
<b>Abb. 23</b> Verlauf von Mykorrhizierungsgrad und Durchwurzelung von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort in Abhängigkeit des Bodenhorizonts. ....	72
<b>Abb. 24</b> Korrelation der Anzahl der mykorrhizierten Wurzelspitzen (ERT pro cm Feinwurzellänge) von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort mit N-, P-, S- und Mn-Gehalt im Boden. ....	76

## 9 Tabellenverzeichnis

<b>Tab. 1</b>	Vorkommende Pflanzenarten auf den Versuchsflächen Weißenbach und Höfen. ....	32
<b>Tab. 2</b>	Standortsmerkmale der Versuchsflächen im Vergleich. ....	34
<b>Tab. 3</b>	Eigenschaften von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen von Mächtigkeit, Trockenverlust und pH-Wert in $\text{CaCl}_2$ . Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit. ....	48
<b>Tab. 4</b>	Eigenschaften von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen von N-Anteil, org. C-Anteil und C:N Verhältnis. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit. ....	49
<b>Tab. 5</b>	C/N-Vorräte von Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen der N- und C-Vorräte am Ort. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede der Werte zwischen Kalk und Dolomit. ....	49
<b>Tab. 6</b>	Nährstoff- und Spurenelementgehalte in Auflagehumus und Mineralboden auf Dolomit (Weißenbach) und Kalk (Höfen). Mittelwerte $\pm$ Standardabw. der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und der toxischen Metalle Al, Cd und Pb in der TM von Auflagehumus und Mineralboden. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede (Welch-Test) der Werte zwischen Kalk und Dolomit. ....	53
<b>Tab. 7</b>	Nährstoff- und Spurenelementgehalte in den Nadeln von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen der Gehalte der Hauptnährstoffe N, P, K, Mg, Ca, S, der Spurenelemente Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na und des toxischen Metalls Cd in den Nadeln. Al- und Pb-Gehalte unter der Nachweisgrenze. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede (Scheffé-Post-hoc-Test) der Werte zwischen den Gruppen. ....	56
<b>Tab. 8</b>	Effekte von Baumart, Standort und deren Interaktion auf den Nährstoff- und Spurenelementgehalt der Nadeln von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. *** $p < 0,001$ ; ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ . ....	59
<b>Tab. 9</b>	Zusammenhang zwischen den Boden- und Nadel-Nährstoff- und Spurenelementgehalten von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten $r_s$ , ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ . ....	60

- Tab. 10** Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für *Photosyntheserate A*, *stomatäre Leitfähigkeit  $g_s$*  und *Blattwasserpotential  $\Psi$*  für die Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen *Abies alba* Dolomit, *Abies alba* Kalk, *Picea abies* Dolomit und *Picea abies* Kalk (Scheffé-Post-hoc-Test). ..... 62
- Tab. 11** Effekte von Baumart, Standort sowie deren Interaktion auf *Photosyntheserate A*, *stomatäre Leitfähigkeit  $g_s$*  und *Blattwasserpotential  $\Psi$*  der Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ . ..... 62
- Tab. 12** Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate A*, *stomatärer Leitfähigkeit  $g_s$* , *Wasserpotential  $\Psi$*  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Variablen: Standort, Baumart, Volumetric Water Content, Vitalitätsklasse, Terminaltrieblänge 2019, Specific Leaf Area, Wurzelkonkurrenz und Mykorrhizierungsgrad.. N=32. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ . .... 63
- Tab. 13** Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate A*, *stomatärer Leitfähigkeit  $g_s$* , *Wasserpotential  $\Psi$*  von *Abies alba* und *Picea abies* und den Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalten von N, P, K, Mg, Ca, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na, Al, Cd und Pb im Boden auf Dolomit und Kalk. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ . ..... 63
- Tab. 14** Zusammenhang zwischen *Photosyntheserate A*, *stomatärer Leitfähigkeit  $g_s$* , *Wasserpotential  $\Psi$*  von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- bzw. Spurenelementgehalten von N, P, K, Mg, Ca, S, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Ni, Na, Cd und Pb in den Nadeln. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten  $r_s$ . \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ . ..... 64
- Tab. 15** Morphologische Baumeigenschaften von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für Baumhöhe, Terminaltrieblänge 2019, 100-Nadel-Trockengewicht und Specific Leaf Area. Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen *Abies alba* Dolomit, *Abies alba* Kalk, *Picea abies* Dolomit und *Picea abies* Kalk (Games-Howell-Post-hoc-Test). ..... 66
- Tab. 16** Effekte von Baumart, Standort und deren Interaktion auf morphologische Baumeigenschaften von *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. \*\*\* $p < 0,001$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ . .... 67
- Tab. 17** Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen vom Mykorrhizierungsgrad (Anteil der mykorrhizierten Wurzelspitzen) der beiden Baumarten *Abies alba* und *Picea abies* auf Dolomit und Kalk. .... 69

<b>Tab. 18</b>	Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten im Boden. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten $r_s$ . ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ . .....	70
<b>Tab. 19</b>	Zusammenhang zwischen dem Mykorrhizierungsgrad von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten in den Nadeln. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten $r_s$ . ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ . .....	70
<b>Tab. 20</b>	Wurzeleigenschaften von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Mittelwerte $\pm$ Standardabweichungen. von WLD (=Wurzellängendichte) Baum (<2mm), WMD (=Wurzelmasendichte) Gras, WMD (=Wurzelmasendichte) Baum (<2mm) und ERT/cm (=ektomykorrhizierte Wurzelspitzen pro cm Baumfeinwurzellänge). Kursive Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen <i>Abies alba</i> Dolomit, <i>Abies alba</i> Kalk, <i>Picea abies</i> Dolomit und <i>Picea abies</i> Kalk (Scheffé-Post-hoc-Test).....	73
<b>Tab. 21</b>	Effekte von Baumart, Standort sowie deren Interaktion auf WLD (=Wurzellängendichte) Baum (<2mm), WMD (=Wurzelmasendichte) Gras, WMD (=Wurzelmasendichte) Baum (<2mm) und ERT/cm (=ektomykorrhizierte Wurzelspitzen pro cm Baumfeinwurzellänge) von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort. Berechnung mittels mehrfaktorieller ANOVA. *** $p < 0,001$ ; ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ .....	74
<b>Tab. 22</b>	Zusammenhang zwischen ERT/cm, WMD und WLD von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten im Boden. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten $r_s$ . ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ .....	75
<b>Tab. 23</b>	Zusammenhang zwischen ERT/cm, WMD und WLD von <i>Abies alba</i> und <i>Picea abies</i> auf Dolomit- und Kalkstandort und den Nährstoff- und Spurenelementgehalten in den Nadeln. N=11. Darstellung mittels Spearman-Korrelationskoeffizienten $r_s$ . ** $p < 0,01$ ; * $p < 0,05$ . .....	75
<b>Tab. 24</b>	Ernährungssituation für die Nährstoffe N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Cu und Zn nach der Einteilung von GÖTTLEIN et al. (2011).....	81

## 10 Glossar

A	Photosyntheserate
ABA	Abszisisäure
Al	Aluminium
C	Kohlenstoff
Ca	Calcium
Cd	Cadmium
Cu	Kupfer
ECM	Ektomykorrhiza
ERT	Ectomycorrhizal Root Tips
Fe	Eisen
$g_s$	stomatäre Leitfähigkeit
K	Kalium
Mg	Magnesium
Mn	Mangan
Mo	Molybdän
N	Stickstoff
Na	Natrium
Ni	Nickel
$\text{NO}_3^-$	Nitrat
ÖWBZI	Österreichische Waldboden-Zustandsinventur
P	Phosphor
Pb	Blei
S	Schwefel
SLA	Specific Leaf Area
TDR	Time Domain Reflectometry
TM	Trockenmasse
TOS	Tote organische Substanz
VWC	Volumetric Water Content
WLD	Wurzellängendichte
WMD	Wurzelmassendichte
Zn	Zink
$\Psi$	Blattwasserpotential

Botanische Namen der erwähnten Baumarten:

(Berg-)Ahorn	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.
Buche	<i>Fagus sylvatica</i> L.
Fichte	<i>Picea abies</i> [L.] Karst.
Lärche	<i>Larix decidua</i> Mill.
(Weiß-)Tanne	<i>Abies alba</i> Mill.