**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 142 (1991)

**Heft:** 11

**Artikel:** Allelopathische Hemmung der Nitrifikation

**Autor:** Oertli, Jakob J. / Kholdebarin, Bahman

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-766510

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 09.07.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

# Allelopathische Hemmung der Nitrifikation

Von *Jakob J. Oertli* und *Bahman Kholdebarin* FDK: 114.2: 181.34

## Einleitung

Unter Allelopathie versteht man Interaktionen zwischen Pflanzen auf einer biochemischen Grundlage. Ein Organismus kann Stoffe produzieren und ausscheiden, die einen andern Organismus irgendwie beeinflussen. Allelopathische Interaktionen finden zwischen Mikroorganismen, zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen und zwischen höheren Pflanzen unter sich statt. Sowohl gegenseitige Hemmungen wie auch Förderungen sind festgestellt worden. Schon aus dem Altertum sind uns Beobachtungen überliefert über Hemmungen der einen Pflanzenart durch eine andere. *Plinius* (1 A.D.) weist auf die Hemmungen hin, die der Walnussbaum auf benachbarte Pflanzen ausübt, aber erst in den vergangenen 100 Jahren wurde das Problem eingehender untersucht, wobei sich herausstellte, dass die Hemmung durch Juglon (5-hydroxy-α-naphthaquinone), ein starkes Gift, hervorgerufen wurde *(Davis,* 1928). Viele Beispiele über Allelopathie, welche im klassischen Standardwerk von *Rice* (1984) beschrieben sind, deuten auf eine wichtige Rolle der Allelopathie in der Pflanzenkonkurrenz hin.

Allelopathische Interaktionen sind bei verschiedenen Prozessen des Stickstoffkreislaufes gefunden worden. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen kommt Rice (1984) zum Schluss, dass die Entwicklung einer Pflanzensukzession wesentlich durch die Fähigkeit höherer Pflanzen bestimmt wird, die Nitrifikation zu beeinflussen. Klimaxarten zeichnen sich durch ein erhöhtes Vermögen aus, die Nitrifikation im Boden zu hemmen. Dadurch gewinnen diese Arten einen doppelten Vorteil: Durch eine Hemmung der Nitrifikation bleibt der mineralisierte Stickstoff länger in der Ammoniumform erhalten. Ammonium wird aber als positiv geladenes Ion am Austauschkomplex des Bodens festgebunden und ist damit nur schwer auswaschbar, während das negativ geladene Nitrat-Ion fast ausschliesslich im Bodenwasser zu finden ist und damit leicht in den Unterboden und ins Grundwasser verlagert werden kann, wodurch ein wertvoller Nährstoff verlorengeht. Der zweite von Rice aufgeführte Vorteil einer Nitrifikationshemmung ist, dass keine Energie

benötigt wird, um in der Pflanze das Nitrat wieder auf die Ammoniumstufe zu reduzieren. Es ist allerdings fraglich, wie stark dieser Vorteil ins Gewicht fällt, denn Pflanzen gedeihen doch mehrheitlich besser bei Nitrat- als bei Ammoniumernährung.

Die Nitrifikation erfolgt in zwei Schritten:

$$NH_4^+ + {}^3\!/_2O_2 \text{ ---> } NO_2^- + H_2O + 2H^+ \; \Delta G_O = -351 \text{ kJM}^{-1}$$

$$NO_2^- + {}^1\!/_2O_2 \text{ ---> } NO_3^- \; \Delta G_O = -74 \text{ kJM}^{-1}$$

Die Reaktion findet unter dem Einfluss von Mikroorganismen statt, die erste von *Nitrosomonas europaea, Nitrosospira briensis* und von weiteren Bakterien, die zweite von *Nitrobacter winogradskyi* und einigen anderen Organismen. Die Gibbs Freie Energie dient diesen Mikroorganismen zum Lebensunterhalt analog dem Licht bei höheren Pflanzen. Die angegebenen Energiewerte ($\Delta G_O$) gelten allerdings nur, wenn die verschiedenen Substanzen, die an den Reaktionen teilnehmen, in ganz bestimmten Konzentrationen vorhanden sind, nämlich im Standardzustand. Die Energien ändern sich mit den Konzentrationen. Nach einer Aufnahme des Nitrats durch höhere Pflanzen muss eine entsprechende Energiemenge wieder aufgewendet werden, um Nitrat auf die Ammoniumstufe zu reduzieren. Aus der ersten Gleichung geht auch hervor, dass bei der Nitrifikation Protonen ($H^+$) gebildet werden, was zu einer Versauerung der Böden führt.

Die Nitrifikation benötigt die richtigen Sauerstoffverhältnisse im Boden, richtige Temperaturen und pH-Bereiche. Der optimale pH-Bereich liegt zwischen 6,5 und 8. Darunter verlangsamt sich die Nitrifikation und wird unter dem pH 4,5 gewöhnlich bedeutungslos. *Keeney* (1980) hat die Kenntnisse bis 1980 zusammengefasst. Daraus geht hervor, dass in den meist sauren Oberböden im Walde die Nitrifikation gering oder abwesend ist. Neuere Befunde zeigen eine messbare, wenn auch geringe Nitrifikation in sauren Waldböden. *Becquer et al.* (1990) kommen zum Schluss, dass Waldbäume trotz saurem Boden ($pH_{H_2O}$ 4,1 im Oberboden, 4,8 im Unterboden) bis zu 66 kg $Ha^{-1}$ $Jahr^{-1}$ Nitratstickstoff aufgenommen haben. *Mai* und *Fiedler* (1983) berichten von messbaren wenn auch sehr geringen Nitrifikationen in sauren Fichtenoberböden ($pH_{KCl}3$). Veränderungen der Umweltbedingungen, zum Beispiel ein Kahlschlag, können aber zu regelrechten Nitratschüben führen (Becquer *et al.*,1990, *Frazer et al.* 1990). Niedrige Reaktionsraten in Klimaxwäldern müssen also nicht unbedingt durch allelopathische Hemmungen verursacht sein.

Trotzdem steht fest, dass die Nitrifikation durch pflanzliche Substanzen gehemmt wird. Uneinigkeit herrscht über den Mechanismus der Hemmung. Die Forschungsgruppe von Rice (Rice und *Pancholy* 1972, 1973, 1974, Rice 1984) vermutet, dass Phenole und Tannine von Pflanzen ausgeschieden wer-

den und den Prozess der Ammoniumoxidation hemmen. Verschiedene andere Forschungsgruppen, darunter *Molina* und *Rovira* (1964), *Vitousek* und *Reiners* (1975) und *Bremner* und *McCarty* (1988) postulieren dagegen, dass sich Ammonium mit der zugeführten organischen Substanz verbindet und dass dieser «Nahrungsentzug» die eigentliche Ursache der Hemmung der Nitrifikation wäre. In einer früheren Arbeit berichteten wir über die Hemmung der Nitrifikation durch Kotyledonen des Schwarztees *(Camellia sinensis) (Oertli* und *Kholdebarin,* 1991). Das Ziel dieser Untersuchung war, quantitative Informationen über die Nitrifikationshemmung, verursacht durch Produkte von Waldbäumen, zu erarbeiten.

## Material und Methoden

*1. Versuche mit reinen Kulturen von Nitrosomonas europaea:*

Reine Kulturen von *Nitrosomonas europaea* wurden uns von Dr. Jäggi, Forschungsanstalt Reckenholz, zur Verfügung gestellt. Die Kulturen wurden wöchentlich subkultiviert, um die Versuche ständig mit frischem Material beginnen zu können.

Die Versuche wurden in 200 ml Erlenmeyerflaschen durchgeführt, welche 100 ml einer Nährlösung und 0, 10, 100 oder 1000 mg eines Pulvers von getrocknetem Blattmaterial der Edelkastanie *(Castanea sativa)* enthielten. Die Nährlösung bestand in g $(Liter)^{-1}$ aus: $(NH_4)_2SO_4$ 0,5 g (= 757 µM $NH_4^+$), $K_2HPO_5$ 0,5 g, $MgSO_4$ 0,05 g, $CaCl_2$ 0,004 g, Fe als Chelat 0,0001 g. Der pH wurde zu Beginn auf 8,5 eingestellt. Die Ausgangskonzentrationen von *N. europaea* waren in jedem Einzelversuch identisch. Die Erlenmeyerflaschen wurden mit Alufolien bedeckt und bei 25 °C auf einer Schüttelmaschine gehalten.

Eine Versuchsserie wurde mit Pflanzenextrakten durchgeführt. Dazu wurden 10 g trockenes Blattpulver der Edelkastanie in 90 g Wasser gebracht und während 30 Minuten geschüttelt. Die Lösung wurde darauf sterilfiltriert (0,2 µm Milliporfilter) und der pH wurde wiederum auf 8,5 eingestellt. Die Versuche fanden in gleichen Nährlösungen wie oben statt, doch enthielten die Lösungen an Stelle des Pflanzenpulvers 0, 1, 5 und 10 ml des Pflanzenextraktes in 100 ml Versuchslösung. Ein ml des Extraktes entspricht 0,1 g Trockensubstanz. In dieser Versuchsserie wurde Ammonium fotometrisch mit Nesslers Reagenz und Nitrit mit α-naphthyl-1-amino und Sulfanilinsäure bestimmt.

*2. Versuche mit Bodensuspensionen:*

Diese Versuche wurden in belüfteten Lösungen durchgeführt, welche anstelle der reinen Bakterienkultur 2 g pro Liter eines tonigen Lehmbodens enthielten, der vor Gebrauch mit entionisiertem Wasser nitratfrei gewaschen wurde. Als Nährstoffe wurden noch 0,1 g $K_2HPO_4$, 10 mg $MgSO_4$, 0,8 mg $CaCl_2$ und 0,02 mg Fe als Chelat pro Liter zugegeben. Die Stickstoffgaben betrugen 400 µM $(NH_4)_2SO_4$ (800 µM $NH_4^+$). Kotyledonen wurden aus Samen von *Quercus borealis, Q. petraea* und *Q. robur,* welche uns von der Forschungsanstalt Birmensdorf zur Verfügung gestellt wurden, gewonnen, zu einem feinen Pulver zermahlen und in Konzentrationen von 0,1 g $L^{-1}$ verwendet. Die ständig belüfteten Nährlösungen wurden in dunklen 1-Liter-Flaschen gehalten, um allfällige Einflüsse des Lichtes auf die Nitrifikation und das Wachstum von Algen zu verhindern. Jede Behandlung wurde im Doppel oder dreifach durchgeführt. Zudem wurde jeder Versuch wiederholt.

In diesen Versuchen wurden die drei Stickstofformen Ammonium, Nitrit und Nitrat mit ionenselektiven Elektroden analysiert.

## Resultate

Die Nitrifikation wird durch die zweithöchste Gabe von Blattmaterial der Edelkastanie (100 mg pro 100 ml) um etwa zwei Tage verzögert, während bei

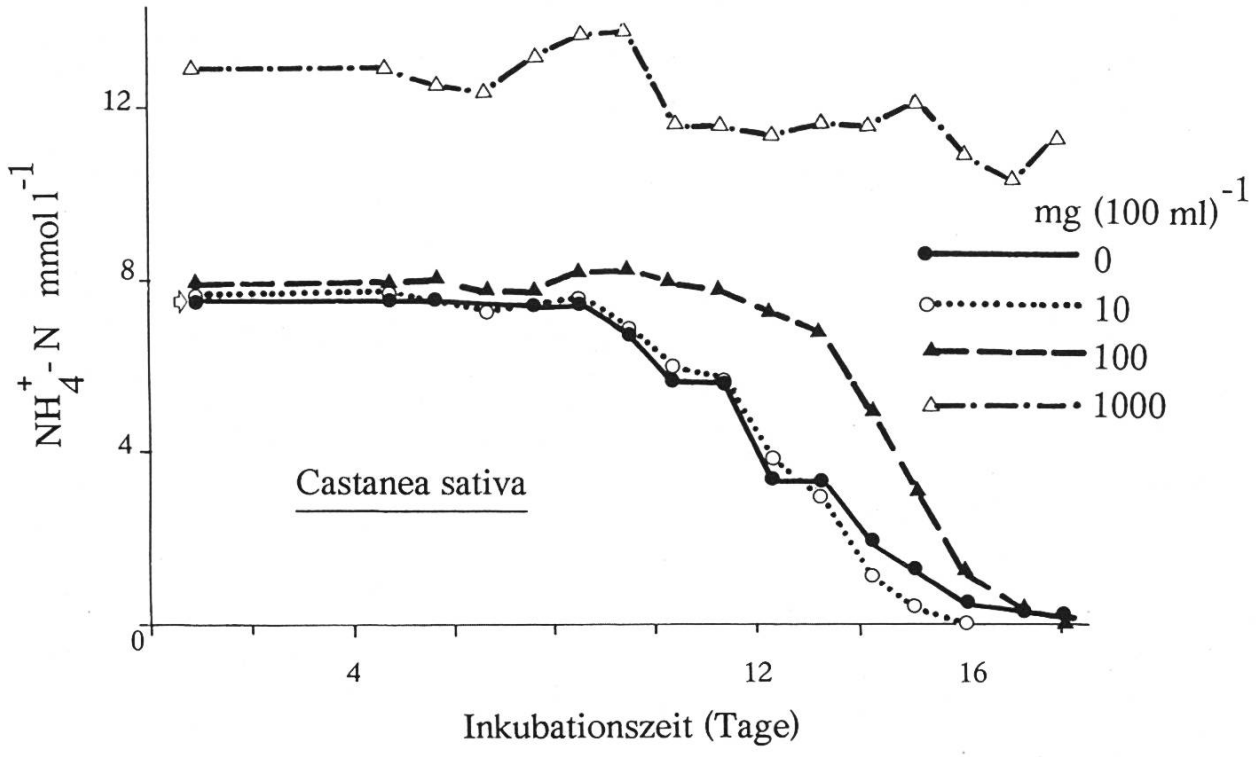


*Abbildung 1.* Wirkung von Blattpulver der Edelkastanie auf die Abnahme des Ammoniums in Nitrifikationsversuchen mit reinen Kulturen von *Nitrosomonas europaea.*

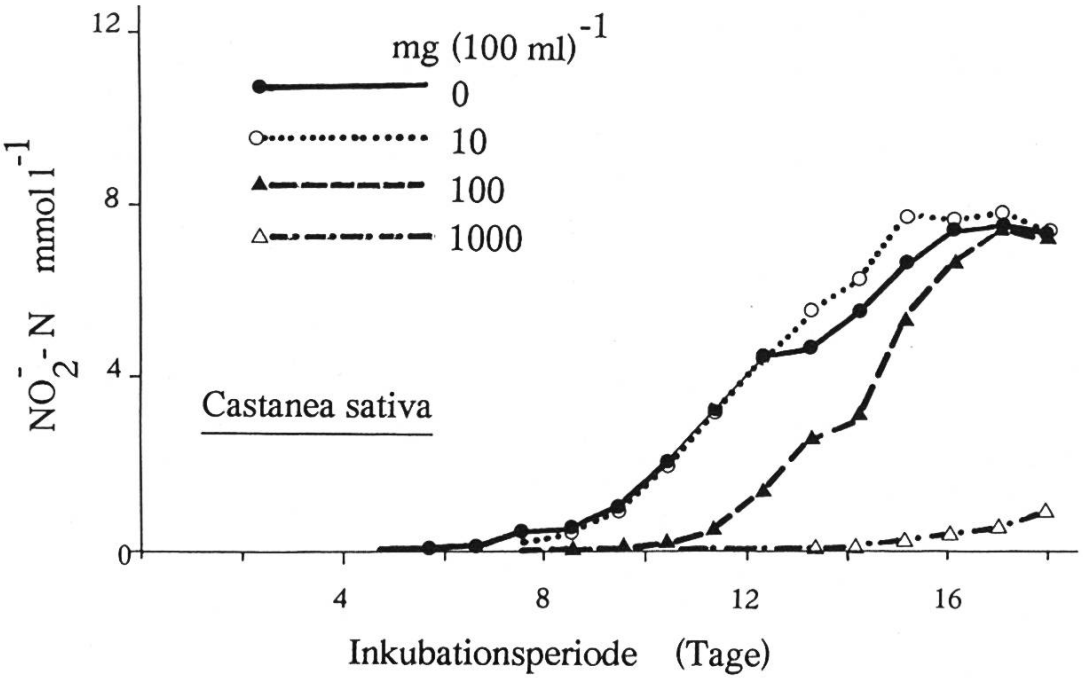


*Abbildung 2.* Wirkung von Blattpulver der Edelkastanie auf das Auftreten von Nitrit in Nitrifikationsversuchen mit reinen Kulturen von *Nitrosomonas europaea.*

der höchsten Gabe von 1000 mg über die ganze Versuchsdauer von 18 Tagen kaum ein Verschwinden des Ammoniums festgestellt werden kann *(Abbildung 1).* Offenbar ist mit der höchsten Gabe auch zusätzlich reduzierter Stickstoff zugeführt worden, welcher mit Nesslers Reagenz reagierte. Die niedrigste Gabe hatte keinen Einfluss auf die Nitrifikation.

Dieses Ergebnis wird durch die Nitritanalysen bestätigt *(Abbildung 2).* Wiederum decken sich die Kurven für die Kontrolle und die niedrigste Gabe, während die mittlere Gabe auf eine Verzögerung von ungefähr zwei Tagen hinweist und bei der höchsten Gabe erst gegen Ende der Versuchsdauer Spuren von Nitrit auftreten.

Die entsprechenden Versuche mit Extrakten aus Kastanienblättern verliefen ähnlich *(Abbildungen 3* und *4).* Die niedrigste Extraktkonzentration hatte kaum einen Einfluss, während die mittlere Konzentration die Nitrifikation doch bis zum 12. Tag, also um eine Woche, verzögerte, und bei der höchsten Konzentration überhaupt keine Abnahme des Ammoniums festgestellt werden kann.

Kotyledonenpulver der drei Eichenarten verzögern ebenfalls die Nitrifikation *(Abbildung 5).* Beim Auftreten des Nitrits sind die Verhältnisse eindeutig, während dies beim Verschwinden des Ammoniums nur ab etwa dem 8. Tag gilt. In den ersten Tagen fällt die Ammoniumkonzentration in Gegenwart des Kotyledonenpulvers sogar schneller. Nitrit ist am 20. Tag unter die Nachweisgrenze gesunken. Trotzdem muss die Nitrifikation weitergelaufen sein, denn Ammonium konnte erst am 24. Tag nicht mehr nachgewiesen werden. Die Nitratanalysen am Ende des Versuches *(Abbildung 6)* zeigen, dass

in der Kontrolle praktisch der gesamte Ammoniumstickstoff in Nitrat umgewandelt wurde. Die behandelten Lösungen weisen dagegen ein Manko auf, welches mit 16,8% bei *Q. borealis* am grössten ist.

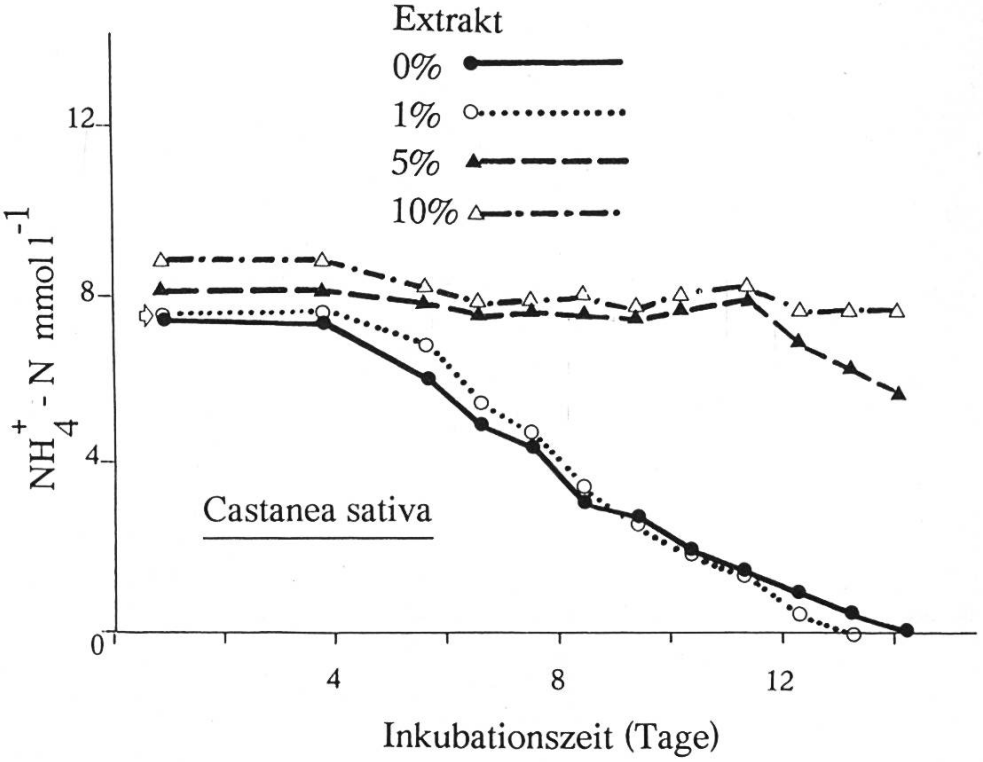


*Abbildung 3.* Wirkung von Extrakten aus Blättern der Edelkastanie auf die Abnahme von Ammonium in Nitrifikationsversuchen mit reinen Kulturen von *Nitrosomonas europaea.*

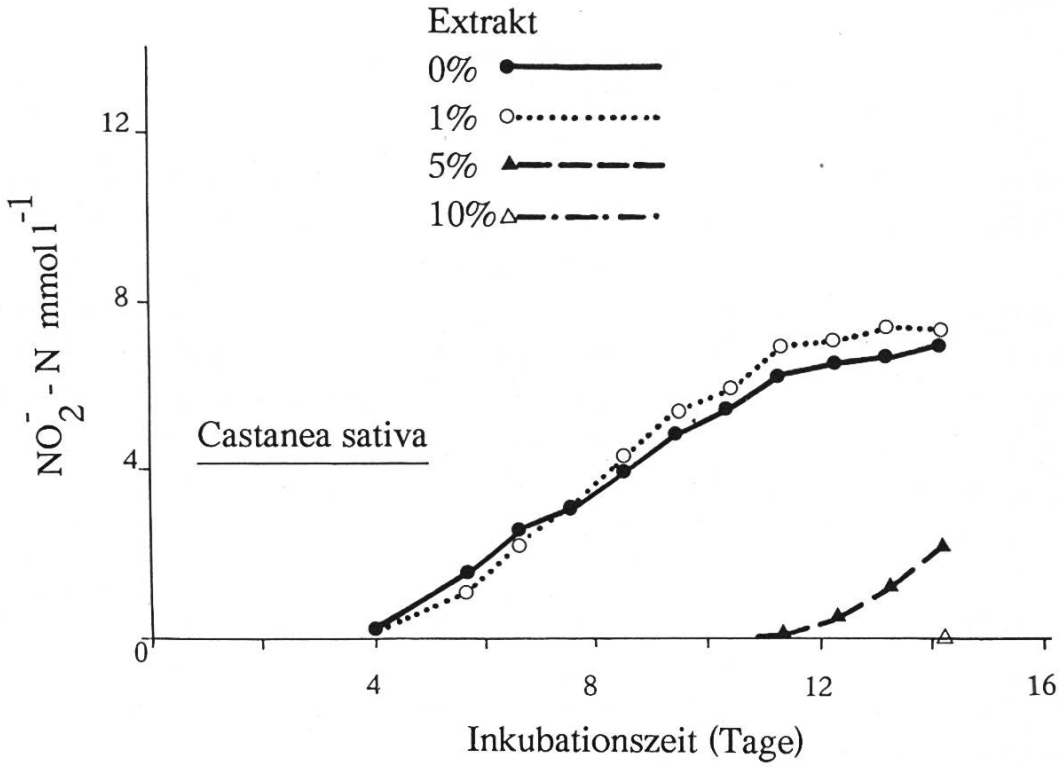


*Abbildung 4.* Wirkung von Extrakten aus Blättern der Edelkastanie auf das Auftreten von Nitrit in Nitrifikationsversuchen mit reinen Kulturen von *Nitrosomonas europaea.*

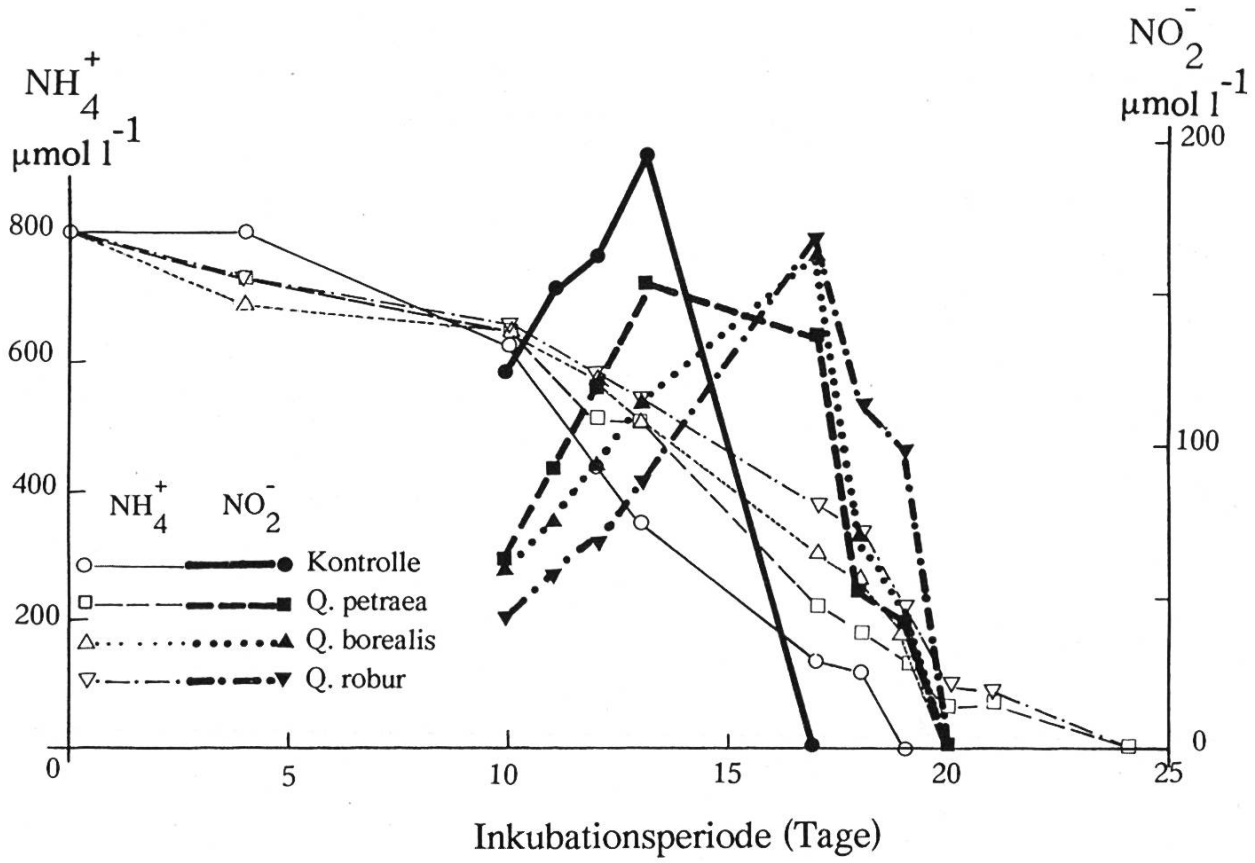


*Abbildung 5.* Wirkung von Kotyledonenpulver von *Quercus petraea, Q. borealis* und *Q. robur* auf die Nitrifikation in Bodensuspensionskulturen. Abnahme des Ammoniums und Auftreten des Nitrits.

## Diskussion

Die Versuche zeigen eindeutig, dass die Nitrifikation durch Pflanzenmaterial gehemmt wird. Die Wirkung ist konzentrationsabhängig und erreicht bei der höchsten Gabe an Edelkastanien-Blattmaterial ein beachtliches Ausmass. Es ist anzunehmen, dass die verwendeten Pflanzensubstanzen besonders reich an tannin- und phenolartigen Substanzen waren. Somit würden sich unsere Versuche mit denen der Forschungsgruppe von Rice decken, in welchen Tannine und Phenole als die eigentlichen Inhibitoren der Nitrifikation vermutet wurden (Rice, 1984, Rice und Pancholy 1972, 1973, 1974). Allerdings muss die Bedeutung dieser Substanzen in unserm Fall experimentell erst noch nachgewiesen werden.

Pflanzengaben zu Bodensuspensionen fördern anfänglich das Verschwinden des Ammoniums *(Abbildung 5,* Tag 4), ohne dass Nitrit gefunden werden konnte. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen, die wir mit Kotyledonenpulver des Schwarztees beobachtet hatten (Oertli und Kholdebarin, 1991), wo dieses Phänomen sogar wesentlich ausgeprägter war. Es ist naheliegend, diese Abnahme des Ammoniums durch eine Reaktion mit der organi-

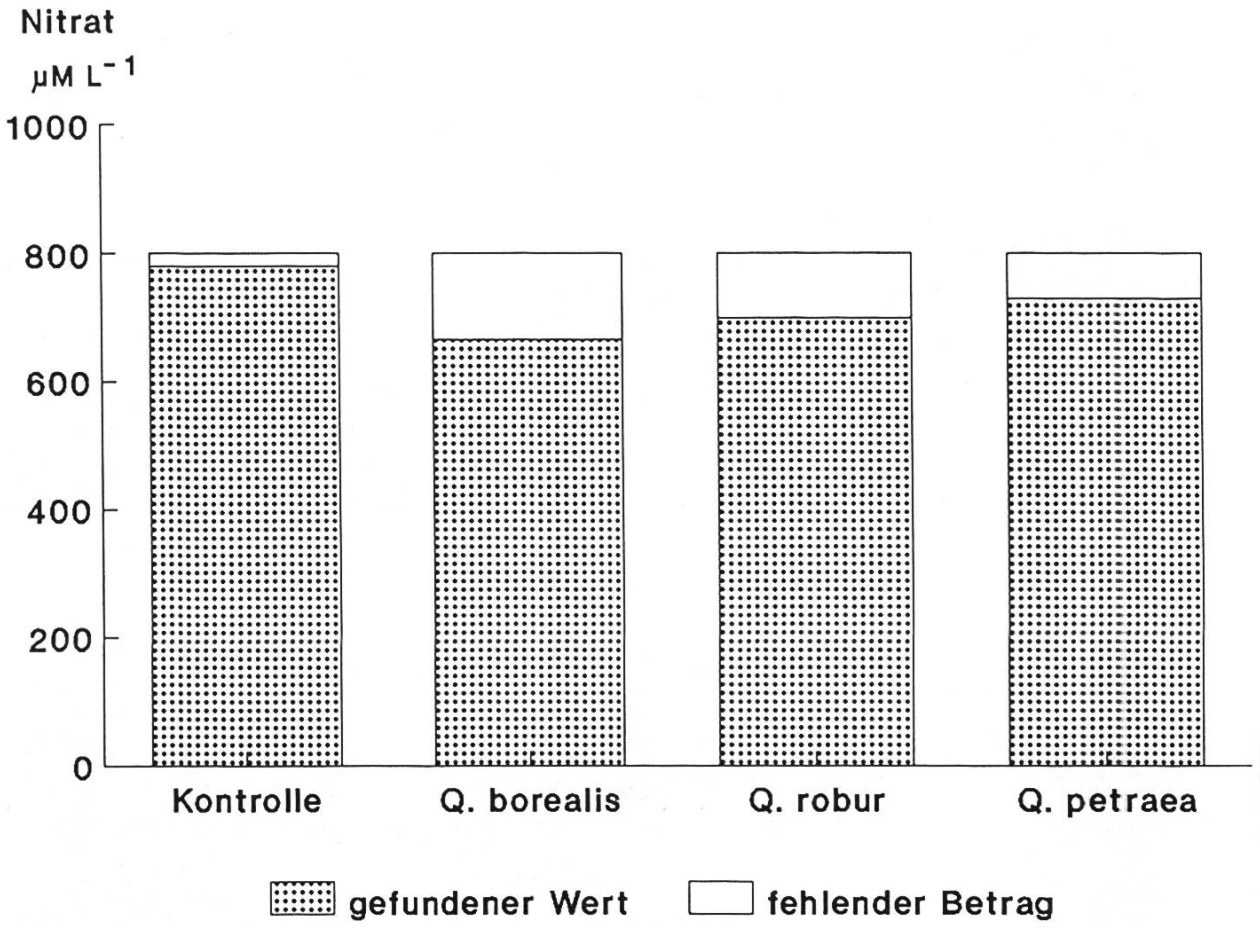


*Abbildung 6.* Endkonzentrationen an Nitrat in Nitrifikationsversuchen mit Kotyledonenpulver von drei Eichenarten. Die Ausgangskonzentration an mineralischem Stickstoff betrug 800 µM $NH_4^+$.

schen Substanz zu erklären. Ammonium wird also vorübergehend quasi aus dem Verkehr gezogen und steht dadurch nicht mehr für die Nitrifikation zur Verfügung. Der Mechanismus dieser allelopathischen Nitrifikationshemmung besteht also nicht in einer direkten Beeinflussung der Mikroorganismen, sondern eher in einem Nahrungsentzug. Wenn also tannin- und phenolreiche Pflanzenpulver die Nitrifikation hemmen, so scheint doch der Reaktionsmechanismus nicht in einer direkten Beeinflussung der Mikroorganismen zu bestehen.

Diese Erklärung steht allerdings im Widerspruch zur Nitrifikationshemmung, die durch die Edelkastanie verursacht wurde. Dort *(Abbildungen 1* und *3)* wurde nämlich keine sofortige Abnahme der Ammoniumkonzentration festgestellt. Die Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse zwischen Kastanie und Eiche sind wahrscheinlich bei den analytischen Methoden zu suchen. Wahrscheinlich reagierte Nesslers Reagenz nicht nur mit gelöstem, sondern auch mit lose gebundenem Ammoniumstickstoff (eventuell nach einem induzierten Ionenaustausch), weshalb bei der Versuchsserie mit der

Kastanie kein anfänglicher Verlust festgestellt wurde. Die ionenselektive Elektrode, welche im Eichenversuch eingesetzt wurde, spricht mehr auf die Ionenaktivität an, welche durch Reaktionen des Ammoniums mit der organischen Substanz verkleinert wurde.

Die Ammoniumkonzentration der Versuchslösung wurde durch die höchste Gabe an Kastanienblattpulver stark erhöht. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass das Pflanzenmaterial dermassen viel Ammoniumstickstoff an die Lösung abgegeben hat. Vielmehr ist anzunehmen, dass auch hier gebundene Stickstoffgruppen mit Nesslers Reagenz zu einer Farbreaktion führten. Über längere Zeit könnte allerdings über mikrobiellen Abbau zusätzlich Stickstoff freigesetzt werden, der mit Nesslers Reagenz reagiert. *Sartoris* (1984) beobachtete zwischen dem 6. und 10. Tag eine Zunahme des reagierenden Stickstoffs um 50% in einem Inkubationsversuch mit 1 g Pulver von *Festuca rubra* pro 100 ml Lösung (gleiche Methode wie Versuchsserie 1). Der leichte Anstieg der 1000-mg-Kurve in *Abbildung 1* könnte die gleiche Ursache haben.

Sicher setzten Mikroorganismen im Laufe des Versuches etwas Ammoniumstickstoff frei. Die umgekehrte Reaktion, nämlich eine Bindung des Stickstoffs durch vorwiegend heterotrophe Mikroorganismen, muss ebenfalls erwartet werden. Dies ist eine der möglichen Ursachen, weshalb in Inkubationsversuchen mit Eichenmaterial nicht die gesamte ursprüngliche Stickstoffgabe in Form von Nitraten zurückgewonnen wurde *(Abbildung 6)*. Offenbar hängt es auch von der Konzentration der organischen Substanz in der Inkubationslösung ab, ob Stickstoff freigelegt oder gebunden wird. Sartoris (1984) beobachtete bei niedrigen Gaben von *Festuca rubra* ein beschleunigtes Verschwinden des Ammoniums ab dem 8. Tag, während, wie oben erwähnt, bei der höchsten Gabe die Konzentration an mit Nesslers reagierendem Stickstoff zunahm. Ähnliche Ergebnisse wurden mit *Medicago lupulina* gefunden (Sartoris, 1984).

Ein Verlust von Stickstoff aus dem Kreislauf ist ebenfalls möglich über eine Reihe von abiotischen chemischen Reaktionen, die manchmal unter dem Namen Chemodenitrifikation zusammengefasst werden. Solche Prozesse vermögen allerdings nur das Manko in der Stickstoffbilanz *(Abbildung 6)* und nicht das beschleunigte Verschwinden von Ammoniumstickstoff (Sartoris, 1984) zu erklären.

Eine Übertragung dieser Ergebnisse auf Waldböden darf nur mit Vorsicht vorgenommen werden. Zweifelsohne wird die Nitrifikation durch Pflanzenmaterial gehemmt, aber ausser bei den höchsten Gaben trat höchstens eine Verzögerung von ein paar Tagen auf. Mit welcher Gabe nun ein Waldboden zu vergleichen ist, wissen wir noch nicht. Die Versauerung, zu der viele Waldböden neigen, hat wahrscheinlich einen grösseren Einfluss auf die Nitrifikation. Sie dürfte auch im Laufe einer Sukzession wirksamer werden, da mit dem Alter der Waldböden der Versauerungsgrad eher zunimmt.

## Résumé

### Inhibition allélopathique de la nitrification

L'inhibition allélopathique de la nitrification par de la poudre et des extraits de feuilles de châtaigniers *(Castanea sativa)* et de cotyledons de graines de chênes *(Q. petraea, Q. robur, Q. borealis)* a été étudiée. Dans chaque cas la nitrification, mesurée par l'apparition de nitrite, est inhibée. Comme lors de l'utilisation de poudre de chêne, l'ammonium disparaît au début plus rapidement que dans le contrôle, il est postulé que l'inhibition de la nitrification ne provient pas d'un effet direct sur les bactéries, mais de la réaction de la poudre de chêne avec l'ammonium. Ainsi les bactéries nitrificatrices sont privées de nourriture. Chez le châtaignier, un comportement différent peut être imputé aux méthodes analytiques.


*Literatur*


*Becquer, T., Merlet, D., Boudot, J.-P., Rouiller, J., Gras, F.* (1990). Nitrification and nitrate uptake: Leaching balance in a declined forest ecosystem in eastern France. Plant and Soil *125*, 95–107.

*Bremner, J.M., McCarty, G.W.* (1988). Effects of terpenoids on nitrification in soil. Soil Sci. Soc. Amer. J. *52*, 1630–1633.

*Davis, E. F.* (1928). The toxic principle of *Juglans nigra* as identified with synthetic juglone and its toxic effects on tomato and alfalfa plants. Am. J. Bot. *15*, 620.

*Mai, H., Fiedler, H.J.* (1983). Nitrifikation in sauren Waldböden unter Fichte. Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenkd. *27*, 499–507.

*Frazer, D.W., McColl, J.G., Powers, R.F.* (1990). Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a Northern California conifer forest. Soil Sci. Soc. of Amer. J. *54*, 1145–1152.

*Molina, J.A.E., Rovira, A.D.* (1964). The influence of plant roots on autotrophic nitrifying bacteria. Can. J. Microbiol. *10*, 249–257.

*Keeney, D.R.* (1980). Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: a literature review. Forest Sci. *26*, 159–171.

*Oertli, J.J., Kholdebarin, B.* (1991). Mechanismus der natürlichen, allelopathischen Nitrifikationshemmung. Bulletin, Bodenkundliche Gesellschaft der Schweiz *15*, 79–87.

*Plinius Secundus, C.* (1 A.D.). «Natural History», 10 Volumen. Englische Übersetzung Rackam, H. Jones, W.H.S. und Eichholz, D.E. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. (1938–1963).

*Rice, E.L.* (1984) Allelopathy. 2. Ed. Academic Press, Orlando, Florida, USA.

*Rice, E.L., Pancholy, S.K.* (1972). Inhibition of nitrification by climax ecosystems. Amer. J. Bot. *59*, 1033–1040.

*Rice, E.L., Pancholy, S.K.* (1973). Inhibition of nitrification by climax ecosystems. II. Additional evidence and possible role of tannins. Amer. J. Bot. *60*, 691–702.

*Rice, E.L., Pancholy, S.K.* (1974). Inhibition of nitrification by climax ecosystems. III. Inhibitors other than tannins. Amer. J. Bot. *61*, 1095–1103.

*Sartoris, Marina* (1984). Influsso di alcuni materiali vegetali sul processo della nitrificazione. Diplomarbeit ETH, Institut für Pflanzenbau, Zürich.

*Vitousek, P.M., Reiners, A.W.* (1975). Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. Bioscience *25*, 376–381.



*Verfasser:* Prof. Dr. Jakob J. Oertli und Dr. Bahman Kholdebarin, Institut für Pflanzenwissenschaften, Versuchsstation ETHZ, CH-8315 Lindau.