

Institut für Pflanzenbau
Lehrstuhl für Allgemeinen Pflanzenbau
Prof. Dr. W. Kühbauch

**Die Stickstoff- und Kohlenstoffallokation von Gräsern
mit unterschiedlicher Wachstumsdynamik
(*Lolium perenne* L. und *Festuca rubra* L.)**

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Grades

Doktor der Agrarwissenschaften

(Dr. agr.)

der

Hohen Landwirtschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Bonn

vorgelegt am 15. Juni 2001

von Dipl.-Agr. Biol. Gunda Schulte auf'm Erley

aus Gütersloh

Referent: Prof. Dr. W. Kühbauch

Korreferent: Prof. Dr. H. Goldbach

Tag der mündlichen Prüfung: 10. Oktober 2001

D 98

Die Stickstoff- und Kohlenstoffallokation von Gräsern mit unterschiedlicher Wachstumsdynamik (*Lolium perenne* L. und *Festuca rubra* L.)

Die Artenzusammensetzung von Grünlandbeständen wird von Standort-, Klima- und Bodenbedingungen beeinflusst. Vor allem eine höhere Intensität der Stickstoffdüngung führt zu einer Verschiebung des Artenspektrums hin zu stickstoffliebenderen Arten. Während Auswirkungen von Umwelteinflüssen auf die floristische Bestandeszusammensetzung hinreichend dokumentiert sind, ist über die pflanzenphysiologischen und morphologischen Ursachen, die zur Adaption wichtiger Bestandsbildner an den Standort beitragen, relativ wenig bekannt.

In der vorliegenden Arbeit wurde mit Hilfe stabiler Stickstoff- und Kohlenstoff-Isotope untersucht, wie zwei in ihren Ansprüchen an die Stickstoffverfügbarkeit des Standortes sehr verschiedene Grasarten (*Lolium perenne* und *Festuca rubra*) sich im Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt unterscheiden und welche Veränderungen in der Stickstoff- und Kohlenstoff-Allokation damit verbunden sind. Beide Spezies wurden jeweils unter einer ausreichenden (N+) und einer reduzierten (N-) Stickstoffversorgungsstufe in Klimakammern auf Nährlösung angezogen. Es wurde von der Hypothese ausgegangen, daß sich die Arten in ihrer momentanen Effizienz des Stickstoff- und Kohlenstoffhaushaltes nicht sehr stark unterscheiden, daß es aber Unterschiede in der Wiederverwendung einmal gewonnener Assimilate gibt.

Es zeigte sich, daß *L. perenne* unter N+ eine um 20 % höhere relative Wachstumsrate ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) erreichte als *F. rubra*. Unter N- unterschieden sich die Spezies dagegen kaum in ihrer relativen Wachstumsrate. Die Gründe für ein potentiell höheres Wachstum von *L. perenne* lagen v. a. in der höheren spezifischen Blattfläche ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) dieser Spezies.

Die Stickstoffeffizienz ($\text{g g}^{-1} \text{N d}^{-1}$) war bei *L. perenne* unter N+ gegenüber *F. rubra* etwa um 10 % erhöht und unter N- zwischen den Spezies annähernd gleich. Die photosynthetische Stickstoffausnutzung der einzelnen Blätter war dabei unter N+ bei *L. perenne* beinahe doppelt so hoch wie bei *F. rubra* und unter N- bei beiden Arten etwa gleich hoch.

Eine Wiederverwendung von Stickstoff- und Kohlenstoffassimilaten seneszierender Blätter während des Wachstums ließ sich für beide Spezies nachweisen. Unterschiede zwischen den Spezies in der Menge des retranslozierten Kohlenstoffs oder Stickstoffs oder in den Prioritäten der Verteilung ließen sich allerdings nicht absichern. In einem Teilerperiment gab es jedoch Hinweise darauf, daß *F. rubra* in der Lage war, deutlich größere Anteile der im ausgewachsenen Blatt vorhandenen Stickstoffassimilate zu exportieren und damit wiederzuverwenden.

The Nitrogen and Carbon Allocation of Grasses with differing Growth Dynamics (*Lolium perenne* L. and *Festuca rubra* L.)

The species composition on permanent grassland is influenced by environmental effects like climate and soil. Especially a high intensity of nitrogen fertilization leads to a shift of the species composition to nitrophilic species. Environmental effects on the floristic composition of a grassland sward are sufficiently documented; however, the physiological and morphological features that contribute to the adaptation of the dominating species in a habitat, are not well understood.

In the present work stable nitrogen and carbon isotopes were used to compare the carbon- and nitrogen-economy of two grass species (*Lolium perenne* and *Festuca rubra*), that differ strongly in their nitrogen demand. The allocation of nitrogen and carbon within the plant during seedling establishment were of special interest in this study. Both species were raised at high (N+) and low (N-) nitrogen availability on nutrient solution and under controlled conditions. It was assumed, that the species do hardly differ in their instantaneous efficiency of the nitrogen- and carbon-economy, but that there are differences in the reutilization of previously gained assimilates.

L. perenne had a 20 % higher relative growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) than *F. rubra*, when grown under N+. Under N- there was almost no difference in the relative growth rate between both species. The potentially higher growth rate of *L. perenne* was caused mainly by a higher specific leaf area ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) of this species.

The nitrogen efficiency ($\text{g g}^{-1} \text{N d}^{-1}$) of *L. perenne* under N+ was about 10 % higher compared to *F. rubra*, but approximately the same between both species under N-. The photosynthetic nitrogen use efficiency of the individual leaves of *L. perenne* was under N+ nearly two times higher than in *F. rubra*, but nearly the same in both species under N-.

A reutilization of nitrogen and carbon assimilates from senescing leaves could be detected for both species. Differences between the species in the quantity of the retranslocated carbon or nitrogen or any preference in the site of allocation could not be proved. However it was detected in a partial experiment, that *F. rubra* was able to export and thus reuse clearly bigger proportions of the nitrogen assimilates, that were present in the fully expanded leaf.

A INHALTSVERZEICHNIS

B	Abbildungsverzeichnis	III
C	Tabellenverzeichnis.....	V
D	Abkürzungsverzeichnis	VI
1	EINLEITUNG.....	1
2	LITERATURÜBERSICHT.....	2
2.1	Die relative Wachstumsrate und ihre Komponenten.....	2
2.1.1	Biomasseverteilung.....	4
2.1.2	Spezifische Blattfläche	6
2.1.3	Nettoassimilationsrate.....	9
2.2	Stickstoffeffizienz.....	11
2.2.1	Stickstoffproduktivität.....	13
2.2.2	Blattlebensdauer und Retranslokation.....	15
3	PROBLEMSTELLUNG	17
4	MATERIAL UND METHODEN	18
4.1	Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen.....	18
4.1.1	Pflanzenmaterial.....	18
4.1.2	Pflanzenanzucht.....	19
4.1.3	Nährstoffstufen.....	20
4.2	Messungen.....	21
4.2.1	Ernten und nachfolgende Berechnungen.....	21
4.2.2	Photosynthesemessungen.....	24
4.2.3	Blattanatomie.....	26
4.2.4	Wurzelmorphologie	28
4.2.5	Isotopische Kohlenstoff- und Stickstoffmarkierung.....	29
4.3	Statistische Berechnungen.....	31

5	ERGEBNISSE	32
5.1	Wachstumsanalyse.....	32
5.2	Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt	36
5.3	Blattphotosynthese und –struktur	40
5.4	Kohlenstoff- und Stickstoffretranslokation.....	45
6	DISKUSSION	52
6.1	Relative Wachstumsrate	52
6.1.1	Biomasseverteilung.....	53
6.1.2	Spezifische Blattfläche	54
6.1.3	Nettoassimilationsrate.....	56
6.2	Stickstoffhaushalt	59
6.2.1	Stickstoffverteilung.....	59
6.2.2	Photosynthetische Stickstoffausnutzung	60
6.3	Blattlebensdauer und Retranslokation.....	62
6.3.1	Blattlebensdauer	62
6.3.2	Retranslokation.....	63
6.3.3	Umverteilung der Assimilate.....	66
6.4	Schlußfolgerungen.....	67
7	ZUSAMMENFASSUNG	68
8	LITERATURVERZEICHNIS	70
9	ANHANG	78

B ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb. 4.1: N-Konzentration in der Nährlösung von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) über den Versuchszeitraum von Experiment A, B und C.....	21
Abb. 4.2: Photosynthese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR), Stickstoffgehalt (g m^{-2}) und Chlorophyllgehalt ($\mu\text{g mm}^{-2}$) am Beispiel von Blatt 3 des Haupttriebes von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-).....	26
Abb. 4.3: Beispiel eines Blattquerschnittes mit Bezeichnung von Epidermis, Leitbündeln, Faserbündeln, Mesophyll und Interzellularen.....	28
Abb. 5.1: Trockenmasse von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) in Abhängigkeit von der Zeit (A) bzw. dem Entwicklungsstadium (B) (Daten aus Exp A). $I = \pm 1$ Standardfehler (n=2).....	32
Abb. 5.2: Relative Wachstumsrate (RGR), Nettoassimilationsrate (NAR), Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtsverhältnis (LWR) und spezifische Blattfläche (SLA) von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zwischen dem 3- und 7-Blatt-Stadium (Daten aus Exp A). $I = + 1$ Standardfehler (n=2).....	33
Abb. 5.3: Sproßphotosynthese, Sproßrespiration und Wurzelrespiration von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). $I = + 1$ Standardfehler, gemittelt über die Meßtermine (n=5 je Meßtermin).....	36
Abb. 5.4: Kohlenstoffbilanz von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C). Die Werte über den Kreisdiagrammen stellen die Bruttphotosynthese je Einheit Trockenmasse der Gesamtpflanze relativ zur Variante „ <i>L. perenne</i> N+“ dar.....	37
Abb. 5.5: C-Konzentration, N-Konzentration und der Trockenmasseanteil an der Frischmasse der Gesamtpflanze, des Sprosses und der Wurzel von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). $I = + 1$ Standardfehler (n=10).....	39
Abb. 5.6: Photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) und N-Effizienz (NP) von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C (PNUE) und B (NP); 5- bis 7-Blatt-Stadium). $I = + 1$ Standardfehler (PNUE: n=10; NP: n=2).....	40
Abb. 5.7: Photosynthese und Respiration (530 bzw. $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) gemittelt über die Blätter 3 bis 6 des Haupttriebes von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C). $I = + 1$ Standardfehler (n=40).....	40
Abb. 5.8: Photosynthese und Respiration (530 bzw. $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) und photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) bei ambienten Lichtverhältnissen ($530 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) und bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) von <i>L. perenne</i> (Lp) und <i>F. rubra</i> (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Die Photosynthese- und Respirationsdaten wurden über die Blätter 3 bis 6 gemittelt, die Daten zur PNUE über die Blätter 3 bis 6 und über die im Abstand von 3 Tagen aufeinanderfolgenden Meßtermine. (Daten aus Exp C). $I = + 1$ Standardfehler (n=14).....	41
Abb. 5.9: Relative Flächenanteile der Gewebe der Blätter 4 bis 6 des Haupttriebes (n=24) und Blattquerschnitte von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). A = Blattquerschnittsfläche (mm^2). (Daten aus Exp B).....	43

- Abb. 5.10: Photosyntheseraten bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$) über die Zeit (Tage nach Versuchsbeginn) der Blätter 3 bis 6 des Haupttriebes von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C). $I = \pm 1$ Standardfehler (n=10). Wegen der besseren Übersichtlichkeit der Abbildung wurden die Regressionsgeraden für die Blätter 3 und 4 nicht eingetragen, sondern es wird auf Tab. 5.8 verwiesen.44
- Abb. 5.11: Retranslokationseffizienz des gesamten N und C am Beispiel des 3. Blattes am Haupttrieb in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (A), des „alten“ N und C in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (B), des „alten“ N und C in Abhängigkeit der Blattlebensdauer (C) und des gesamten N und C des abgedunkelten Blattes in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (D) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B). $I = \pm 1$ Standardfehler (n=2).47
- Abb. 5.12: Verteilung des „alten“ Stickstoffs in der Pflanze, dargestellt in relativen Stickstoffanteilen der Wurzeln, der älteren Blätter des Haupttriebes (Blatt 1-3), der jüngeren Blätter des Haupttriebes (Blatt 4-7) und der Nebentriebe von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zu den einzelnen Entwicklungsstadien (4- bis 7-Blatt-Stadium) und Verteilung des Gesamt-Stickstoffs in der Pflanze zum 7-Blatt-Stadium (N gesamt). (Daten aus Exp B).49
- Abb. 5.13: Verteilung der Trockenmasse, des Stickstoffs und des Kohlenstoffs in einer Pflanze, dargestellt anhand der relativen Anteile in den Wurzeln, in den älteren Blätter des Haupttriebes (Blatt 1-3), in den jüngeren Blättern des Haupttriebes (Blatt 4-7) und in den Nebentriebe von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger (N-) N-Versorgung. Die Daten wurden über die Entwicklungsstadien gemittelt (4- bis 7-Blatt-Stadium; Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ (n=8).50
- Abb. 5.14: Verteilung des „alten“ Kohlenstoffs in der Pflanze, dargestellt in relativen Kohlenstoffanteilen der Wurzeln, der älteren Blätter des Haupttriebes (Blatt 1-3), der jüngeren Blätter des Haupttriebes (Blatt 4-7) und der Nebentriebe von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zu den einzelnen Entwicklungsstadien (4- bis 7-Blatt-Stadium) und Verteilung des Gesamt-Kohlenstoffs in der Pflanze zum 7-Blatt-Stadium (C gesamt). (Daten aus Exp B).51

C TABELLENVERZEICHNIS

Tab. 4.1: Zusammensetzung der verwendeten Nährlösungen für N+ (13 mg N l ⁻¹) und N- (1,4 mg N l ⁻¹).....	20
Tab. 5.1: Relativer Anteil der Blattspreiten, Blattscheiden und Wurzeln an der Trockenmasse, Sproß-/Wurzelverhältnis und Verteilungskoeffizient der Gesamtpflanze von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=10, Verteilungskoeffizient: n=2).....	34
Tab. 5.2: Blattfläche, Trockenmasse des Sprosses, Zahl der Blätter und Triebe einer Pflanze zum Zeitpunkt des 7-Blatt-Stadiums, relative Wachstumsrate der Blattfläche (RLGR) und relative Blatterscheinungsrate (RLPR) zwischen dem 3- und 7-Blatt-Stadium von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp A). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=20; RLGR, RLPR: n=2).....	35
Tab. 5.3: Wurzeloberfläche, -trockenmasse, spezif. Wurzeloberfläche, mittlerer Durchmesser und Wurzeldichte (jeweils gemittelt aus 5- und 6-Blatt-Stadium) von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=10).....	35
Tab. 5.4: Nettokohlenstoffgewinn von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) berechnet aus der Bilanz der Gaswechsellmessungen, der Differenz der Kohlenstoffmenge in der pflanzlichen Trockenmasse und die aus den Gaswechsellmessungen berechnete Bruttophotosynthese absolut (mg C g ⁻¹ TM d ⁻¹) und relativ (in Klammern) zur Variante „ <i>L. perenne</i> N+“. (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium).....	37
Tab. 5.5: Relativer Anteil des Stickstoffes von Sproß und Wurzel am Gesamt-N der Pflanze von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=10).....	39
Tab. 5.6: Stickstoffgehalt (N), Chlorophyllgehalt, Kohlenstoffgehalt (C) und Trockenmasseanteil (TM-Anteil) des jeweils jüngsten ausgewachsenen Blattes des Haupttriebes (gemittelt über die Blätter 3 bis 6) von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten gemittelt aus Exp A, B und C). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=20).....	42
Tab. 5.7: Spezifische Blattfläche (SLA), Blattdichte und Blattdicke (berechnet aus projizierter bzw. nicht projizierter Blattfläche) gemittelt über die Blätter 4 bis 6 des Haupttriebes von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei p<0,05 (n=6).....	42
Tab. 5.8: Berechnete Photosyntheserate (µmol m ⁻² s ⁻¹) zum Zeitpunkt, an dem das Blatt ausgewachsen ist, durchschnittlicher täglicher Abfall der Photosyntheserate (Steigung der Geraden; µmol m ⁻² s ⁻¹ d ⁻¹), Blattlebensdauer (d) und Bestimmtheitsmaß der an die Photosynthesewerte angepaßten Gerade für <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C, gemittelt über Blatt 3 und 4).	45
Tab. 5.10: Durchschnittliche Verweildauer (MRT) von Stickstoff, N-Effizienz (NP) der Pflanze und N-Ausnutzungseffizienz (NUE) der Pflanze von <i>L. perenne</i> und <i>F. rubra</i> unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B (NP) bzw. C (MRT)).....	48

D ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

Abb.	A bbildung
C	Kohlenstoff (<i>Carboneum</i>)
°C	Grad Celsius
d	Tag (<i>dies</i>)
δ	Einheit des Isotopenverhältnisses von ^{12}C zu ^{13}C relativ zum PDB-Standard
FM	F risch m asse
g	G ramm
h	Stunde (<i>hora</i>)
LAR*	Blattflächenverhältnis (<i>leaf area ratio</i>)
LWR	Blattgewichtsverhältnis (<i>leaf weight ratio</i>)
m	M eter
mol	Gram m olekül
MRT	durchschnittliche Verweildauer in der Pflanze (<i>mean residence time</i>)
n	Stichprobenumfang
N	Stickstoff (<i>Nitrogenium</i>)
NAR	Nettoassimilationsrate (<i>net assimilation rate</i>)
NP	Stickstoffproduktivität (<i>nitrogen productivity</i>)
NUE	Stickstoffnutzungseffizienz (<i>nitrogen use efficiency</i>)
p	Grenzwahrscheinlichkeit
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung (<i>photosynthetic active radiation</i>)
PNUE	photosynthetische Stickstoffausnutzung (<i>photosynthetic nitrogen use efficiency</i>)
PPFD	photosynthetisch aktive Photonenflußdichte (<i>photosynthetic photon flux density</i>)
ppm	<i>parts per million</i>
RGR	relative Wachstumsrate (<i>Relative growth rate</i>)
s	S ekunde
SLA	spezifische Blattfläche (<i>specific leaf area</i>)
Tab.	T abelle
TM	T rocken m asse
v/v	Volumen je Volumen (<i>volume per volume</i>)
w/v	Gewicht je Volumen (<i>weight per volume</i>)

* In dieser Arbeit wurden die englischen Akronyme, wie sie in der Fachliteratur gebräuchlich sind, verwendet.

1 EINLEITUNG

Bestände des Dauergrünlands setzen sich im Gegensatz zu den Kulturpflanzenbeständen im Ackerbau aus einer Vielzahl von Arten zusammen. Die Artzusammensetzung bestimmt dabei u. a. die Menge und Qualität des Grünfutters und beeinflusst die Biodiversität des Standortes, so daß sie von erheblicher ökonomischer und ökologischer Bedeutung ist. Welche Arten im Bestand vorherrschend sind, wird in erster Linie durch die Umweltbedingungen des Standortes bestimmt. Beispielsweise kommt es bei einer erhöhten Stickstoffdüngung zu einer Verschiebung und Verarmung des Artenspektrums hin zu stickstoffliebenden Arten. Es ist allgemein anerkannt, daß sich die Pflanzen, die am besten an den Standort angepaßt sind, in Konkurrenz zu den anderen Pflanzen durchsetzen. Welche physiologischen und morphologischen Ursachen jedoch im einzelnen für die Standortanpassung und damit für die Konkurrenzkraft der jeweiligen Spezies verantwortlich sind, wird noch kaum verstanden.

In der Vergangenheit sind zwei Theorien vorgebracht worden, die das Prinzip des pflanzlichen Konkurrenzverhaltens erklären sollen. TILMAN (1988, 1990) meint, daß diejenige Spezies sich durchsetzt, die die höchste Effizienz darin besitzt, sich die limitierende Ressource anzueignen. GRIME (1979) dagegen sieht den Konkurrenzvorteil einer Spezies darin, die geringsten Ansprüche an die limitierende Ressource zu besitzen.

Das auffallendste Merkmal, in dem sich Pflanzen, die auf unterschiedlich produktiven Standorten beheimatet sind, unterscheiden, ist ihre relative Wachstumsrate (GRIME und HUNT, 1975). Pflanzen produktiver Standorte wachsen schneller als Pflanzen, die auf wenig produktiven Standorten beheimatet sind, auch wenn beide Spezies unter optimalen Bedingungen angezogen werden. Der Vorteil schnellen Wachstums ist dabei klar. Durch das schnelle Erschließen von Ressourcen haben diese Pflanzen Konkurrenzvorteile gegenüber langsam wachsenden Pflanzen. Weniger deutlich ist, welche Vorteile langsames Wachstum für die Anpassung an unproduktive Standorte bringt.

Bislang sind in erster Linie die Wachstumseigenschaften von Pflanzen produktiver Standorte untersucht worden, da sie aufgrund ihrer hohen Wachstumsraten für die landwirtschaftliche Produktion interessant sind (CHAPIN, 1980). Über die Wachstumseigenschaften weniger produktiver Pflanzen ist nicht soviel bekannt. Genaueres Wissen hierüber könnte dazu beitragen, Pflanzen mit geringeren Ansprüchen z. B. an die Düngung züchten zu können und die Konkurrenzkraft einzelner Arten am Standort aufgrund ihrer physiologischen Eigenschaften vorauszusagen.

2 LITERATURÜBERSICHT

2.1 Die relative Wachstumsrate und ihre Komponenten

Die pflanzliche Eigenschaft, die sich am auffälligsten zwischen Pflanzen verschiedener Standorte unterscheidet, ist ihre relative Wachstumsrate. Der Unterschied in der relativen Wachstumsrate wird vor allem dann deutlich, wenn die Spezies unter gleichen und nicht limitierenden Wachstumsbedingungen angezogen werden. Die umfangreichste Studie zu diesem Thema ist von GRIME und HUNT (1975) durchgeführt worden. Sie verglichen die potentiellen relativen Wachstumsraten von 130 Wildpflanzenspezies, die eine Spanne von weniger als 50 bis über 300 mg g⁻¹ d⁻¹ aufwiesen. Auch in zahlreichen anderen Untersuchungen konnte ein Zusammenhang zwischen der potentiellen relativen Wachstumsrate und ihrem natürlichen Standortvorkommen, insbesondere der Stickstoffzahl nach ELLENBERG (1979), beobachtet werden (z. B. POORTER, 1989; DIJKSTRA und LAMBERS, 1986; FICHTNER und SCHULZE, 1992; ELBERSE und BERENDSE, 1993; READER, 1998). Es wird allerdings angenommen, daß es weniger das langsame Wachstum selbst ist, das zu einer Anpassung an ungünstigere Standorte führt, sondern einzelne Wachstumsparameter der Pflanze, die ein langsames Wachstum verursachen (LAMBERS und DIJKSTRA, 1987; LAMBERS und POORTER, 1992).

Die relative Wachstumsrate der Pflanzen im vegetativen Stadium setzt sich aus verschiedenen Komponenten zusammen, die jeweils eingehender untersucht wurden. Eine Übersicht über die Komponenten, die die relative Wachstumsrate beeinflussen, ist bei POORTER (1989) gegeben. Die relative Wachstumsrate (RGR) selbst ist definiert als Zunahme des Pflanzengewichtes je Einheit vorhandenem Gewicht (W) je Zeiteinheit (t):

$$\text{RGR} = \frac{1}{W} * \frac{dW}{dt} \quad (1)$$

Sie kann in folgende Komponenten aufgeteilt werden (EVANS, 1972):

$$\text{RGR} = \text{NAR} * \text{LAR} \quad (2)$$

Die Nettoassimilationsrate (NAR) ist die sogenannte physiologische Komponente, die definiert ist als Zunahme des Pflanzengewichtes je Einheit Blattfläche und Einheit Zeit. Sie stellt also die Produktivität der Blattfläche dar. Das Blattflächenverhältnis (LAR) ist die sogenannte morphologische Komponente, d. h. die Blattfläche je Einheit Pflanzengewicht. Sie ist wiederum das Produkt aus zwei weiteren Komponenten:

$$\text{LAR} = \text{LWR} * \text{SLA} \quad (3)$$

Das Blattgewichtsverhältnis (LWR) ist das Verhältnis der Blattmasse zum Gesamtpflanzengewicht; die spezifische Blattfläche (SLA) stellt die Blattfläche je Einheit Blattgewicht dar. Ersteres bezieht sich damit auf die Biomasseverteilung der Pflanze, letzteres auf die Anatomie der Blätter.

Die Bedeutung dieser Parameter für die relative Wachstumsrate einer Spezies ist näher untersucht worden. POORTER und REMKES (1990) bestimmten diese Komponenten für 24 krautige Wildpflanzen und berechneten ihren Einfluß auf die relative Wachstumsrate. Sie kamen zu dem Schluß, daß die relative Wachstumsrate vor allem durch das Blattflächenverhältnis bestimmt wird, während keine Korrelation zwischen der Nettoassimilationsrate und der relativen Wachstumsrate gefunden wurde. Das höhere Blattflächenverhältnis schnellwachsender Pflanzen beruhte dabei vor allem auf einer höheren spezifischen Blattfläche dieser Spezies und zu einem geringeren Teil auch auf einem höheren Blattgewichtsverhältnis. Eine höhere spezifische Blattfläche von schnellwachsenden Spezies gegenüber langsamwachsenden Spezies wurde nahezu ohne Ausnahmen in darauffolgenden Untersuchungen bestätigt (z. B. VAN DER WERF *et al.*, 1993a; ELBERSE und BERENDSE, 1993; FICHTNER und SCHULZE, 1992; VAN DE VIJVER *et al.*, 1993; ATKIN *et al.*, 1999; CARLEN *et al.*, 1999) und konnte auch auf holzige Pflanzen (ATKIN *et al.*, 1998) und den Vergleich zwischen annualen und perennierenden Pflanzen, die sich auch in der relativen Wachstumsrate unterscheiden, (GARNIER, 1992) übertragen werden.

Das etwas höhere Blattgewichtsverhältnis schnellwachsender Pflanzen, das bei POORTER und REMKES (1990) gefunden wurde, entspricht den Theorien von CHAPIN (1980) und TILMAN (1988), nach denen Pflanzen ungünstigerer Standorte eine höhere Wurzelmasse im Verhältnis zur Gesamttrockenmasse der Pflanze haben sollen. Jedoch wurde ein höheres Blattgewichtsverhältnis schnellwachsender Pflanzen in darauffolgenden Untersuchungen nur teilweise gefunden. Beispielsweise fanden HUNT *et al.* (1987), FICHTNER und SCHULZE (1992), ELBERSE und BERENDSE (1993) und RYSER und LAMBERS (1995) höhere Blattgewichtsverhältnisse langsam wachsender Pflanzen, LAMBERS und DIJKSTRA (1987), POORTER (1989) und READER (1998) niedrigere Blattgewichtsverhältnisse und OLFF (1992) keine signifikanten Speziesunterschiede im Blattgewichtsverhältnis.

Der Einfluß der Nettoassimilationsrate auf die relative Wachstumsrate ist im allgemeinen geringer als der des Blattflächenverhältnisses (POORTER, 1989). Ein Zusammenhang zwischen der relativen Wachstumsrate und der Nettoassimilationsrate einer Spezies wurde auch bei

weiteren Untersuchungen nicht immer gefunden (ATKIN *et al.*, 1998; WRIGHT und WESTOBY, 2000). Teilweise hatten die langsam wachsenden Spezies eine höhere Nettoassimilationsrate (DIJKSTRA und LAMBERS, 1986; CARLEN *et al.*, 1999).

2.1.1 Biomasseverteilung

Eine höhere Biomasseverteilung auf die Blätter bringt der Pflanze einen größeren Photosyntheseapparat und somit Vorteile für die Kohlenstoffassimilation. Jedoch muß auch die Wasser- und Nährstoffversorgung der Blätter sichergestellt sein, so daß ein ausreichendes Wurzelsystem notwendig ist. BROUWER (1963) hat die Theorie aufgestellt, daß die Pflanze die Biomasseverteilung auf Blätter und Wurzeln anhand eines „funktionellen Gleichgewichtes“, des ‚*functional equilibrium*‘, steuert. Die Theorie hat sich weitgehend bestätigt, wenn auch die physiologischen Mechanismen, die dahinterstehen, noch kaum verstanden werden (LAMBERS, 1983). Die Pflanze paßt demnach ihre Biomasseverteilung an die gegebenen Umweltbedingungen an, so daß sich z. B. bei einer geringeren Stickstoffversorgung der Anteil der Wurzelmasse erhöht und bei einer verringerten Lichtintensität der Anteil der Sproßmasse (s. z. B. KONINGS, 1989).

Wie in Abschnitt 2.1 bereits gesehen, haben die langsam wachsenden Pflanzen, die typisch für nährstoffarme Standorte sind, unter optimaler Nährstoffversorgung häufig niedrigere Anteile an Wurzelmasse als die schnell wachsenden Pflanzen. Diese Spezies haben sich also nicht durch einen generell höheren Wurzelmasseanteil an das geringe Nährstoffangebot der für sie typischen Standorte angepaßt. Diese Folgerung wäre nach TILMAN (1988) naheliegend gewesen, der die Theorie aufgestellt hat, daß Pflanzen nährstoffarmer Standorte Vorteile in der unterirdischen Konkurrenz, dadurch aber zugleich Nachteile in der oberirdischen Konkurrenz besitzen. Die Biomasseverteilung einer Spezies scheint jedoch auch je nach Pflanzenart unterschiedlich zu sein. Bei dikotylen krautigen Pflanzen haben die langsam wachsenden Spezies eher höhere Wurzelmasseanteile als die schnell wachsenden (POORTER und REMKES, 1990), während das bei Gräsern nicht zutrifft (GARNIER, 1991). FICHTNER und SCHULZE (1992) meinen, daß langsam wachsende Pflanzen nur dann einen hohen Wurzelmasseanteil haben, wenn die Wurzeln als Speicherorgane dienen. Außerdem kann es in der Biomasseverteilung auch leicht zu Artefakten durch den Versuchsaufbau kommen. Schnell wachsende Pflanzen verbrauchen die Nährstoffe im Versuchsgefäß schneller, so daß es zwischenzeitlich zu Nährstoffmangelsituationen kommen kann, auf die die Pflanze mit einem verstärkten Wurzelwachstum reagiert (BOOT, 1989; VAN DE VIJVER *et al.*, 1993). Insgesamt gesehen ist der Fall, daß die langsamer wachsenden Pflanzen tatsächlich niedrigere Wurzelmasseanteile

aufweisen als die schnell wachsenden, jedoch in weitaus mehr Untersuchungen belegt als der umgekehrte Fall (z. B. HUNT *et al.*, 1987; SHIPLEY und PETERS, 1990; AERTS *et al.*, 1991; FICHTNER und SCHULZE, 1992; ELBERSE und BERENDSE, 1993; VAN DER WERF *et al.*, 1993a; VANDE VIJVER *et al.*, 1993; ATKIN *et al.*, 1999).

Deutliche Unterschiede zwischen Spezies in ihrer Biomasseverteilung führen aber offenbar nicht unbedingt zu Unterschieden in der relativen Wachstumsrate. VAN DER WERF *et al.* (1993b) berechneten modellhaft, daß ein langsam und ein schnell wachsendes Gras beide ihre Biomasse jeweils entsprechend des *functional equilibrium* so verteilen, daß eine maximale relative Wachstumsrate erreicht wurde. In Konkurrenzversuchen stellte sich außerdem heraus, daß die Morphologie von Sproß und Wurzel wichtiger für die Konkurrenz um Licht und Nährstoffe war als ihre Masse (AERTS *et al.*, 1991; OLFF, 1992). Die geringere Sproßmasse einer Spezies konnte durch eine höhere spezifische Blattfläche und eine günstigere Ausrichtung der Blattschichten kompensiert werden. Ebenso konnte der geringere Wurzelmasseanteil der langsam wachsenden Spezies durch eine höhere spezifische Wurzellänge kompensiert werden (AERTS, 1991; BOOT und DEN DUBBELDEN, 1990). Eine höhere spezifische Wurzellänge ist allgemein bei langsam wachsenden Pflanzen festgestellt worden (ROBINSON und RORISON, 1988; BERENDSE und ELBERSE, 1989; BOOT, 1989; BOOT und MENSINK, 1990; POORTER und REMKES, 1990), so daß der beobachtete geringere Wurzelmasseanteil dieser Spezies nicht zu Nachteilen für die Nährstoffaufnahme führen muß. BOOT (1989) hat anhand von Modellrechnungen die Hypothese aufgestellt, daß schnell und langsam wachsende Pflanzen zwei verschiedene Typen von Wurzelsystemen entwickelt haben: Die Wurzeln der schnell wachsenden Pflanzen mit einer geringeren spezifischen Wurzellänge sind demnach eher dazu geeignet, ein größeres Bodenvolumen zu bewurzeln, während die Wurzeln der langsam wachsenden Pflanzen mit hoher spezifischer Wurzellänge eine effektivere Nährstoffaufnahme gewährleisten. Ersteres bietet dabei Vorteile bei einer höheren Nährstoffversorgung des Bodens, letzteres bei einer niedrigen.

Da Pflanzen auf ein niedriges Nährstoffangebot mit einer größeren Wurzelmasse reagieren, muß auch die Plastizität der Biomasseverteilung bei unterschiedlich hohem Nährstoffangebot betrachtet werden. Sowohl schnell als auch langsam wachsende Pflanzen erhöhen ihren Wurzelmasseanteil bei niedrigem Nährstoffangebot (AERTS *et al.*, 1991; VAN DER WERF *et al.*, 1993a; REYNOLDS und D'ANTONIO, 1996). Die Reaktion einer Spezies auf ein verändertes Nährstoffangebot ist dabei höher als der Unterschied in der Biomasseverteilung zwischen den Spezies (OLFF, 1992). Schnell wachsende Arten zeigen im allgemeinen eine höhere Plastizität in der Biomasseverteilung (ROBINSON und RORISON, 1988; CAMPBELL und GRIME, 1989;

AERTS *et al.*, 1991; VAN DER WERF *et al.*, 1993a), was jedoch nicht in allen Untersuchungen bestätigt werden konnte (VAN DE VIJVER *et al.*, 1993; REYNOLDS und D'ANTONIO, 1996). Eine schnelle morphologische Anpassung an die gegebenen Umweltbedingungen bringt Vorteile in der Konkurrenz um Licht und Nährstoffe. Es war daher schon von GRIME (1979) postuliert worden, daß Pflanzen, die an produktive Standorte adaptiert sind, durch eine höhere morphologische Plastizität Konkurrenzvorteile erlangen. REYNOLDS und D'ANTONIO (1996) zogen jedoch aufgrund ihrer Ergebnisse in Zweifel, daß eine hohe Plastizität in der Biomasseallokation einen bedeutsamen Vorteil für die Konkurrenzkraft schnell wachsender Pflanzen darstellt, da die Kosten des Wurzelwachstums den Nutzen einer höheren Wurzelmasse überschreiten könnten. Sie halten statt dessen physiologische und andere morphologische Eigenschaften der Wurzeln für bedeutsamer für eine Anpassung der Pflanze an das Nährstoffniveau.

2.1.2 Spezifische Blattfläche

Schnell wachsende Pflanzen besitzen durchweg eine höhere spezifische Blattfläche als langsam wachsende Pflanzen, wie in Abschnitt 2.1 bereits ausgeführt wurde. Diese Unterschiede zwischen den Spezies bleiben auch unter variierenden Umweltbedingungen recht deutlich bestehen (VAN DER WERF *et al.*, 1993b; POORTER *et al.*, 1995; GARNIER *et al.*, 1997, POORTER und DE JONG, 1999, aber s. VAN ARENDONK *et al.*, 1997), wenngleich die spezifische Blattfläche auch durch externe Faktoren beeinflusst wird. Zum Beispiel erhöht sich die spezifische Blattfläche bei geringer Lichtstärke; bei niedriger Stickstoffversorgung reagieren manche Spezies mit einer höheren spezifischen Blattfläche, andere dagegen nicht (s. Übersicht bei DIJKSTRA, 1989). Eine höhere spezifische Blattfläche ist vorteilhaft für die Lichtinterzeption, wie z. B. in den Konkurrenzversuchen von AERTS *et al.* (1991) und OLFF (1992) deutlich wurde. Der Vorteil einer niedrigeren spezifischen Blattfläche sowie die Gründe für die Variabilität der spezifischen Blattfläche in Abhängigkeit von Umweltfaktoren sind jedoch weniger deutlich (s. DIJKSTRA, 1989). Um die Funktionen von Unterschieden in der spezifischen Blattfläche besser verstehen zu können, ist deshalb zunächst eine Aufspaltung in ihre Komponenten nötig.

Nach WITKOWSKI und LAMONT (1991) läßt sich die spezifische Blattfläche in die Komponenten Blattdicke und Blattdichte (Trockenmasse je Blattvolumen) unterteilen. Einen ähnlichen Ansatz verfolgt DIJKSTRA (1989), mit dem Unterschied, daß er das Blattvolumen durch die Frischmasse umschreibt (s. a. GARNIER und LAURENT, 1994). Danach setzt sich die spezifische Blattfläche aus dem Verhältnis von Frischmasse zu Blattfläche (analog zur Blattdicke)

sowie aus dem Anteil der Trockenmasse an der Frischmasse und der Zusammensetzung der Trockenmasse (analog zur Blattdichte) zusammen. Für unterschiedlich hohe spezifische Blattflächen können sowohl die Blattdicke als auch die Blattdichte in jeweils unterschiedlichen Ausmaßen verantwortlich sein (WITKOWSKI und LAMONT, 1991). Für den Unterschied in der spezifischen Blattfläche zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen ist die Blattdichte und nicht die Blattdicke verantwortlich (DIJKSTRA, 1989; GARNIER und LAURENT, 1994; VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Jedoch wurden teilweise auch etwas dickere Blätter bei langsam wachsenden Pflanzen gefunden (POORTER, 1989; RYSER und LAMBERS, 1995). Die höhere Dichte der Blätter von langsam wachsenden Pflanzen hängt dabei vor allem mit höheren Zellwandanteilen am Blattvolumen zusammen (GARNIER und LAURENT, 1994). Teilweise wurden auch höhere Gewebeanteile von Sklerenchymfasern gefunden, die reich an Zellwand sind (VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Bei Blättern schnellwachsender Pflanzen dagegen nimmt das Cytoplasma einen verhältnismäßig größeren Raum ein (NIEMANN, 1992), was auch zu einem höheren Wassergehalt dieser Blätter führt (VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Vor allem der Mesophyll- und Epidermisprotoplast tragen zu wasserreichem Pflanzengewebe bei. GARNIER und LAURENT (1994) fanden in ihrem Vergleich annueller und perennierender Grasspezies unterschiedlich hohe Gewebeanteile an Mesophyll, was VAN ARENDONK und POORTER (1994) in ihren Untersuchungen an Pflanzen unterschiedlich hoher relativer Wachstumsraten aber nicht bestätigen konnten. Der Anteil an Epidermis an der Blattquerschnittsfläche war in den Untersuchungen von VAN ARENDONK und POORTER (1994) bei schnell wachsenden Pflanzen höher, bei GARNIER und LAURENT (1994) allerdings nicht. Unterschiede in den Anteilen von Interzellularräumen sind dagegen nicht für die unterschiedlichen Blattdichten verantwortlich (VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Die Unterschiede in der Blattanatomie zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen zeigen sich auch in der chemischen Zusammensetzung der Blätter. Langsam wachsende Pflanzen enthalten entsprechend ihrer höheren Zellwandanteile größere Mengen an (Hemi)Zellulosen und Lignin sowie mehr unlösliche Kohlenhydrate (POORTER und BERGKOTTE, 1992; VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Schnell wachsende Pflanzen besitzen dagegen höhere Anteile an Mineralien, organischen N-Komponenten und organischen Säuren.

Da langsam wachsende Pflanzen höhere Mengen an sekundären Inhaltsstoffen wie Ligninen besitzen, ist vermutet worden, daß die Konstruktion von Blättern langsam wachsender Pflanzen kostspieliger sein könnte als die schnell wachsender Pflanzen (z. B. POORTER, 1994). Sekundäre Inhaltsstoffe haben höhere Kohlenstoffgehalte und benötigen größere Mengen an

reduziertem Kohlenstoff für ihre Biosynthese. Detaillierte Berechnungen der Konstruktionskosten (ausgedrückt in Glucoseeinheiten) nach PENNING DE VRIES *et al.* (1974) ergaben aber, daß die Konstruktionskosten der Blätter bei schnell und langsam wachsenden Spezies annähernd gleich sind (POORTER und BERGKOTTE, 1992; POORTER, 1994; POORTER und DE JONG, 1999). Der Grund dafür liegt in der Kombination von „teuren“ Komponenten wie Proteinen und „billigen“ wie Mineralien (POORTER und DE JONG, 1999). Die unterschiedliche chemische Zusammensetzung hat damit keine Auswirkungen auf die Kosten, sondern nur auf die Produktivität der Blätter. Dementsprechend ist auch die „Rückzahlungszeit“ für die Blätter - das ist die Zeit, die ein Blatt benötigt, um seine eigenen Konstruktionskosten zurückzuzahlen - für die Gesamtpflanze gesehen identisch mit der relativen Wachstumsrate der Spezies (POORTER, 1994). Dieser Ansatz bietet also keine nähere Erklärung für Unterschiede von Pflanzenarten in der relativen Wachstumsrate.

Da die geringe spezifische Blattfläche der langsam wachsenden Pflanzen vor allem mit höheren Zellwandanteilen zusammenhängt, wurde daraus geschlossen, daß der Vorteil der niedrigen spezifischen Blattfläche in einer höheren Blattlebensdauer und größeren Resistenz gegenüber Herbivoren und z. B. einer höheren Trittfestigkeit liegt (DIJKSTRA, 1989; LAMBERS und POORTER, 1992; GARNIER und LAURENT, 1994; CASTRO-DÍEZ *et al.*, 2000). Eine längere Blattlebensdauer ist vor allem unter geringer Nährstoffversorgung günstig (AERTS und VAN DER PEIJL, 1993), wie in den folgenden Abschnitten noch weiter erläutert werden wird. Tatsächlich wurden Zusammenhänge zwischen der spezifischen Blattfläche und der Blattlebensdauer gefunden (REICH, 1993). Die niedrigere spezifische Blattfläche ist jedoch nicht nur mit höheren Zellwandgehalten, sondern auch mit höheren Stickstoffgehalten je Einheit Blattfläche verbunden (DIJKSTRA, 1989; GARNIER *et al.*, 1997; WRIGHT und WESTOBY, 2001). Das führt zu einer geringeren Stickstoffausnutzung in der Photosynthese, wahrscheinlich durch die interne Beschattung innerhalb der Blätter, wie sie z. B. durch die Schichtung der Parenchyms und der Chloroplasten auftreten kann (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER und EVANS, 1998). Der ökophysiologische Sinn einer niedrigen spezifischen Blattfläche bleibt dadurch teilweise unklar, da höhere Zellwandgehalte je Einheit Blattfläche nicht zwingend zu höheren Stickstoffgehalten der Blattfläche führen müssen (s. DIJKSTRA, 1989). Es ist versucht worden, durch eine volumenbezogene Betrachtung der Photosynthese den Sinn niedriger spezifischer Blattflächen zu erklären (GARNIER *et al.*, 1999, RODERICK *et al.*, 1999b, 2000). Diese Ansätze zielen jedoch eher auf eine Erklärung niedriger spezifischer Blattflächen durch den Nutzen unterschiedlicher Blattdicken bzw. der inneren Oberfläche der Blätter ab. Die Unterschiede zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen beruhen aber wie gesehen weniger auf

der Blattdicke oder Unterschieden im Interzellularraum, sondern auf dem Wassergehalt der Blätter. In ökologischen Untersuchungen ist der Trockenmassegehalt im Verhältnis zur Frischmasse, der eng mit dem Wassergehalt der Blätter bzw. der Blattdichte zusammenhängt, noch mehr als die spezifische Blattfläche als herausragendes Merkmal für die Einordnung von Pflanzen nach ihrer ökologischen Herkunft gewertet worden (WILSON *et al.*, 1999). Eine physiologische Erklärung für Unterschiede in der Blattdichte zwischen verschiedenen Pflanzenspezies steht damit noch aus.

2.1.3 Nettoassimilationsrate

Die Nettoassimilationsrate ist als die Zunahme des Pflanzengewichtes je Einheit Blattfläche und Zeit sehr stark, aber nicht nur, von der Photosyntheserate je Einheit Blattfläche abhängig. Neben der Photosyntheserate fließen auch die Sproß- und Wurzelrespiration, die von der Blattfläche getragen werden müssen, sowie eventuelle Kohlenstoffverluste durch Exudation und Verflüchtigung und der Umsetzungsfaktor von Kohlenstoff in pflanzliche Trockenmasse mit in die endgültige Nettoassimilationsrate ein (POORTER, 1989). Damit ist die Nettoassimilationsrate auch sehr eng mit der spezifischen Blattfläche und der Biomasseallokation der Pflanze verbunden, da diese die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche bzw. den Anteil der Wurzelrespiration beeinflussen.

Der wichtigste Faktor der Nettoassimilationsrate, die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche, unterscheidet sich nicht systematisch zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen (POORTER *et al.*, 1990; POORTER und POTHMANN, 1992; VAN DER WERF *et al.*, 1993c; ATKIN *et al.*, 1996b). Das gilt zumindest, wenn die Photosyntheserate an ganzen Pflanzen, die unter optimalen Nährstoffbedingungen angezogen wurden, und bei Umgebungslicht gemessen wurde. Zum Teil wurde jedoch auch eine höhere Photosyntheserate je Einheit Blattfläche der langsam wachsenden Spezies gefunden (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1995 bei suboptimaler Nährstoffversorgung). Das bedeutet jedoch nicht, daß die Blätter photosynthetisch gleich aktiv sind. Auf die Trockenmasse bezogen sind die Photosyntheseraten der schnell wachsenden Pflanzen durchweg höher (POORTER, 1989; DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993c; ATKIN *et al.*, 1996b). Durch die niedrigere spezifische Blattfläche der langsam wachsenden Spezies verschwinden diese Unterschiede jedoch, wenn die Daten auf die Blattfläche bezogen werden. Die Gründe für die unterschiedliche Photosyntheseleistung werden daher in den Nachteilen gesehen, die durch eine geringere spezifische Blattfläche der langsam wachsenden Pflanzen entstehen (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990). Das sind die geringere Lichtabsorption und eine

größere interne Beschattung in den Blättern (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989). Außerdem haben langsam wachsende Pflanzen eine geringere photosynthetische Stickstoffausnutzung, wie in Abschnitt 2.2.1 noch weiter erläutert werden wird.

Die Sproßrespiration in Bezug auf die Trockenmasse ist bei schnell wachsenden Pflanzen höher als bei langsam wachsenden (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990; POORTER und POTHMANN, 1992; VAN DER WERF *et al.*, 1993c; POORTER *et al.*, 1995), was wegen der höheren relativen Wachstumsrate nicht überraschend ist. Nur bei niedriger Stickstoffversorgung bei gleichen relativen Wachstumsraten der schnell und langsam wachsenden Spezies gleicht sich auch die Sproßrespiration der Spezies einander an (VAN DER WERF *et al.*, 1993c). Im Verhältnis zum Kohlenstoffgewinn ist die Sproßrespiration der schnell wachsenden Pflanzen aber dennoch geringer als bei den langsam wachsenden (POORTER *et al.*, 1990; POORTER *et al.*, 1995; ATKIN *et al.*, 1996). Die Dunkelatemungsrate der Blätter ist allgemein positiv mit dem Blattstickstoffgehalt und der spezifischen Blattfläche und negativ mit der Blattlebensdauer verbunden (REICH *et al.*, 1998), also mit Blatteigenschaften der schnell wachsenden Pflanzen, evtl. mit Ausnahme des Blattstickstoffgehaltes.

Auch die Wurzelrespiration je Einheit Trockenmasse ist bei schnell wachsenden Pflanzen höher (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990; POORTER und POTHMANN, 1992; VAN DER WERF *et al.*, 1993c; POORTER *et al.*, 1995). Dennoch würden aufgrund der höheren relativen Wachstumsrate und Nährstoffaufnahme noch eine mehrfach höhere Wurzelrespiration der schnell wachsenden Spezies erwartet (POORTER *et al.*, 1991). Als Grund dafür werden niedrigere Atmungskosten der schnell wachsenden Pflanzen für die Nährstoffaufnahme angenommen (POORTER *et al.*, 1991; SCHEURWATER *et al.*, 1998). Die biochemische Effizienz der Respiration und die Erhaltungskosten der Wurzeln konnten diese Diskrepanz nicht erklären (POORTER *et al.*, 1991; SCHEURWATER *et al.*, 1998, 2000).

In der Bilanz des täglichen Kohlenstoffgewinns und der Atmungsverluste ist der Kohlenstoffzuwachs der schnell wachsenden Pflanzen deutlich höher, da die Kohlenstoffassimilation im Verhältnis zur Trockenmasse höher ist und ein geringerer Anteil veratmet wird, wenn auch die absoluten Respirationsraten bei den schnell wachsenden Pflanzen höher sind (POORTER *et al.*, 1990). Unter reduzierter Stickstoffversorgung sinkt bei beiden Pflanzenarten der Kohlenstoffgewinn der Blätter, während die Wurzelrespiration ansteigt (POORTER *et al.*, 1995). Für die Unterschiede im Kohlenstoffzuwachs ist also die Photosyntheserate der Blatto Trockenmasse der entscheidende Faktor, der wohl vor allem durch die unterschiedliche spezifische Blattfläche der Spezies bestimmt wird, während die Atmungsraten von untergeordneter Bedeutung

sind (LAMBERS und POORTER, 1992). Auch die unerwartet niedrige Wurzelrespiration der schnell wachsenden Arten kann zu einem höheren Kohlenstoffgewinn beitragen (POORTER *et al.*, 1990), jedoch sollte berücksichtigt werden, daß bei schnell wachsenden Pflanzen häufig höhere Wurzelmasseanteile gefunden wurden (s. Abschnitt 2.1.1), die diesen Vorteil wieder ausgleichen können.

Über den Konvertierungsfaktor von Kohlenstoff in die Trockenmasse, die Exudation und Verflüchtigungen von Kohlenstoff, die ebenfalls alle zur Nettoassimilationsrate beitragen können, sind nur wenige Daten verfügbar. Da der Kohlenstoffgehalt von langsam wachsenden Pflanzen deutlich höher ist (POORTER *et al.*, 1990), kann mit der gleichen Menge Kohlenstoff weniger Trockenmasse produziert werden. Mengenmäßig ist dieser Effekt aber zu gering, um zu einem deutlichen Unterschied in der relativen Wachstumsrate der Spezies beizutragen (LAMBERS und POORTER, 1992). Auch Exudationen werden als mengenmäßig weniger bedeutend für den Kohlenstoffverlust angesehen als die Respirationsraten (LAMBERS und POORTER, 1992). Bei speziellen Aufnahmemechanismen der Pflanzen, z. B. für Eisen oder andere Mikronährstoffe, können Kohlenstoffverluste über die Exudation allerdings über 20 % der Photosyntheseprodukte ausmachen (DINKELAKER *et al.*, 1989). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß solche Mechanismen bei langsam wachsenden Arten nährstoffarmer Standorte auftreten, quantitative Untersuchungen der Kohlenstoffverluste durch Exudation gibt es für langsam wachsende Pflanzen jedoch kaum. Auch Verflüchtigungen werden für den Kohlenstoffverlust als quantitativ unbedeutend angesehen (LAMBERS und POORTER, 1992).

2.2 Stickstoffeffizienz

Es liegt nahe, anzunehmen, daß Pflanzen, die natürlicherweise auf nährstoffarmen Standorten angesiedelt sind, eine besondere Effizienz in der Aufnahme oder Verwertung der limitierenden Nährstoffe besitzen, allem voran Stickstoff als dem wichtigsten Makronährstoff (z. B. CHAPIN, 1980). Bei einem Vergleich von Arten, die unter optimalen Nährstoffbedingungen Unterschiede in ihren relativen Wachstumsraten aufweisen, ist dabei vor allem die Stickstoffverwertung interessant. Ein Maß hierfür ist die Stickstoffnutzungseffizienz (NUE), die im allgemeinen als Trockenmasseproduktion je Einheit inkorporierten Stickstoffs definiert ist (MARSCHNER, 1995). In längerfristigen ökologischen Untersuchungen an perennierenden Pflanzen erscheint es jedoch sinnvoll, wenn die Stickstoffnutzungseffizienz als Produktivität der Pflanze je Stickstoffzugewinn oder -verlust definiert wird (VITOUSEK, 1982). Damit wird berücksichtigt, daß ein Nährstoff durch Retranslokation mehrmals in der Pflanze verwendet werden kann.

Es hat sich gezeigt, daß Pflanzen von nährstoffarmen Standorten keine generell bessere Stickstoffnutzungseffizienz aufweisen als Pflanzen nährstoffreicherer Standorte. Je nach Untersuchung waren die Stickstoffnutzungseffizienzen von Pflanzen nährstoffarmer Standorte höher (VITOUSEK, 1982), gleich hoch (AERTS, 1990; SHAVER und CHAPIN, 1991) oder niedriger (AERTS, 1994) als der Pflanzenarten nährstoffreicherer Standorte. Eine Erklärung hierfür kann der Ansatz von BERENDSE und AERTS (1987) liefern. Sie teilten die Stickstoffnutzungseffizienz in zwei Komponenten ein, die Verweildauer des Stickstoffs in der Pflanze und die Stickstoffproduktivität. Deren Produkt ergibt die Stickstoffnutzungseffizienz.

Die Stickstoffproduktivität (NP) ist als Trockenmasseproduktion je Einheit Stickstoff und Zeit definiert (INGESTAD, 1979; HIROSE, 1988) und stellt damit die momentane Verwendungseffizienz des Stickstoffs dar. Sie ist dabei auch sehr eng mit der relativen Wachstumsrate der Pflanzen verbunden. Bei einer stickstoffbezogenen Betrachtung der relativen Wachstumsrate läßt sie sich alternativ zur assimilationsbezogenen Darstellung in Abschnitt 2.1 auch als Produkt der Stickstoffproduktivität und der Stickstoffkonzentration in der pflanzlichen Trockenmasse (PNC) darstellen (POORTER, 1989):

$$\text{RGR} = \text{NP} * \text{PNC} \quad (4)$$

Die Stickstoffproduktivität ist daher auch sehr eng mit der Nettoassimilationsrate verbunden, wenn sie in Bezug auf die Blattfläche der Pflanze dargestellt wird (LAMBERS *et al.*, 1989).

Mit der Verweildauer des Stickstoffs in der Pflanze wird dagegen die längerfristige Ausnutzung des Stickstoffs in der Pflanze berücksichtigt. Sie wird vor allem von der Blattlebensdauer der Pflanze und den Nährstoffkonzentrationen im toten Blattmaterial bestimmt (BIRK und VITOUSEK, 1986). Daneben können auch Nährstoffverluste über die Wurzeln auftreten (VÁZQUEZ DE ALDANA *et al.*, 1996), sowie - vor allem bei Gräsern - durch Beweidung oder Schnitt (BERENDSE *et al.*, 1992).

BERENDSE und AERTS (1987) stellten die Hypothese auf, daß eine genetisch bedingte hohe Stickstoffproduktivität zu einer niedrigen Verweildauer des Stickstoffs in der Pflanze führt, während eine niedrige Stickstoffproduktivität eine hohe Verweildauer zur Folge hat. Pflanzen nährstoffreicher Standorte zeichnen sich demnach durch eine hohe Stickstoffproduktivität aus und Pflanzen nährstoffarmer Standorte durch Eigenschaften, die zu geringen Nährstoffverlusten führen, wie auch schon von GRIME (1979) postuliert worden war. AERTS und VAN DER PEIJL (1993) konnten gestützt auf diese Hypothese zeigen, daß die Pflanzenart mit einer niedrigen Stickstoffproduktivität und einer langen Verweildauer des Stickstoffs unter

nährstoffarmen Bedingungen ein höheres Biomassegleichgewicht, d. h. eine höhere Biomasse ab dem Zeitpunkt, an dem Biomassezuwachs und -verluste sich die Waage halten, erreicht als die Pflanzenart mit einer hohen Stickstoffproduktivität und einer niedrigen Verweildauer. Eine lange Verweildauer ist also von eindeutigem Vorteil für nährstoffarme Standorte. Die Pflanzenart mit der hohen Stickstoffproduktivität erreichte ihr Biomassegleichgewicht dabei allerdings deutlich schneller. Mit einem ähnlichen Ansatz konnte auch BERENDSE (1994) zeigen, daß die Pflanzenart mit geringen Nährstoffverlusten sich gegenüber einer Pflanzenart mit Vorteilen in der Nährstoffaufnahme auf nährstoffarmen Standorten durchsetzen konnte. Darüber hinaus wurde auch eine negative Korrelation zwischen der Verweildauer von Nährstoffen und der Stickstoffproduktivität bestätigt (AERTS, 1990; ECKSTEIN und KARLSSON, 1997; VÁZQUEZ DE ALDANA und BERENDSE, 1997).

Die beiden Komponenten der Stickstoffnutzungseffizienz sind deshalb an Pflanzenarten nährstoffreicher und -armer Standorte und an schnell und langsam wachsenden Pflanzen näher untersucht worden.

2.2.1 Stickstoffproduktivität

Die Produktivität des Stickstoffs in der Pflanze hängt davon ab, wie gut der Stickstoff in der Photosynthese genutzt werden kann. Die Hauptbestandteile der Stickstoffproduktivität sind deshalb die photosynthetische Stickstoffausnutzung der Blätter und die Stickstoffverteilung innerhalb der Pflanze (GARNIER und VACAERYZEELE, 1994). Bei einer weniger vereinfachten Betrachtung muß man noch die Verteilung der Respiration zwischen den verschiedenen Pflanzenorganen und die Respirationsraten im Verhältnis zur Stickstoffkonzentration dieser Organe berücksichtigen (LAMBERS *et al.*, 1989). GARNIER *et al.* (1995) untersuchten den Einfluß der Stickstoffverteilung und der photosynthetischen Stickstoffausnutzung auf die Stickstoffproduktivität verschiedener Spezies. Sie identifizierten die photosynthetische Stickstoffausnutzung als Haupteinflußfaktor, während die Stickstoffverteilung auf die Blätter nur beim Vergleich über taxonomisch weit voneinander entfernten Pflanzengruppen von Bedeutung war.

Die Stickstoffproduktivität ist als einer der Hauptfaktoren der höheren Wachstumsrate schnell wachsender Pflanzen herausgestellt worden (POORTER *et al.*, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993a; CARLEN *et al.*, 1999). Die Ursachen für die höhere Stickstoffproduktivität schnell wachsender Pflanzen sind nur teilweise untersucht worden. POORTER *et al.* (1990) führten die Unterschiede in der Stickstoffproduktivität sowohl auf eine günstigere Stickstoffverteilung innerhalb der Pflanze als auch auf eine bessere photosynthetische Stickstoffausnutzung

schnell wachsender Pflanzen zurück. Die günstigere Stickstoffverteilung kam dabei durch eine höhere Biomasseverteilung in die Blätter und höhere Stickstoffkonzentrationen der Blätter zustande. Diese Ergebnisse werden in der Regel aber nur teilweise bei schnell wachsenden Pflanzen gefunden (s. Abschnitte 2.1.1 und 2.1.2). ATKIN *et al.* (1998) stellten dementsprechend die photosynthetische Stickstoffausnutzung als allein verantwortlich für die höhere Stickstoffproduktivität schneller wachsender Pflanzen heraus.

Auch in weiteren Untersuchungen ist eine höhere photosynthetische Stickstoffausnutzung schnell wachsender Pflanzen gefunden worden, sowohl bei Messungen am ganzen Sproß (POORTER *et al.*, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993c), als auch an einzelnen Blättern (PONS *et al.*, 1994; GARNIER *et al.*, 1995; POORTER und EVANS, 1998; WESTBEEK *et al.*, 1999). Die Unterschiede in der photosynthetischen Stickstoffausnutzung waren deutlich geringer, wenn die Photosynthese unter Lichtsättigung gemessen wurde (DIKSTRA und LAMBERS, 1989; WESTBEEK *et al.*, 1999). Bei niedriger Stickstoffversorgung der Pflanzen verschwand der Unterschied in der photosynthetischen Stickstoffausnutzung zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen (VAN DER WERF *et al.*, 1993c; PONS *et al.*, 1994). Die Gründe für eine geringere photosynthetische Stickstoffausnutzung der langsam wachsenden Pflanzen liegen zum einen darin, daß ihre Photosynthesekapazität durch die großen Mengen photosynthetisch gebundenen Stickstoffs je Blattfläche unter Umgebungslicht nicht ausgenutzt wird (DIKSTRA und LAMBERS, 1989; PONS *et al.*, 1994; POORTER und EVANS, 1998). Zum anderen investieren diese Pflanzen einen geringeren Anteil ihres Stickstoffs in den Photosyntheseapparat (PONS *et al.*, 1994; POORTER und EVANS, 1998; WESTBEEK *et al.*, 1999) und weisen eine geringere spezifische Aktivität des Rubisco (Carboxylierungsaktivität je Einheit Enzym) auf (POORTER und EVANS, 1998). Unterschiede in der interzellulären CO₂-Konzentration sind dagegen nicht für die verschiedene photosynthetische Stickstoffausnutzung verantwortlich (POORTER und FARQUHAR, 1994). Damit läßt sich auch die Hypothese nicht halten, daß die niedrige photosynthetische Stickstoffausnutzung durch eine niedrige stomatäre Leitfähigkeit mit einer hohen Wassernutzungseffizienz der Photosynthese verbunden ist. Der niedrige Anteil von Stickstoff im Photosyntheseapparat der langsam wachsenden Pflanzen könnte damit zusammenhängen, daß bei diesen Pflanzenarten, die einen höheren Zellwandanteil haben, mehr Stickstoff hierin gebunden ist. Darüber hinaus konnten noch keine Schlußfolgerungen gezogen werden, inwieweit Faktoren, die für eine unterschiedliche photosynthetische Stickstoffeffizienz zwischen den Spezies verantwortlich sind, ökologische Vorteile langsam wachsender Arten bewirken könnten.

2.2.2 Blattlebensdauer und Retranslokation

Durch einen geringen Umsatz des Pflanzengewebes, d. h. eine lange Lebensdauer, kann die Verweildauer von Nährstoffen in der Pflanze erhöht werden. Zugleich werden Nährstoffverluste, die durch totes Pflanzenmaterial entstehen, minimiert. Bei Pflanzenarten nährstoffarmer Standorte sind niedrige Blattumsatzraten gefunden worden (SCHLÄPFER und RYSER, 1996; SCHIPPERS und OLFF, 2000), wodurch auf eine längere Blattlebensdauer dieser Spezies geschlossen wurde. Jedoch muß bedacht werden, daß der Umsatz von Blattmasse auch von der relativen Wachstumsrate der Spezies abhängt, und allein schon aufgrund dessen Speziesunterschiede im Blattumsatz zu erwarten sind (SCHIPPERS und OLFF, 2000). Da eine längere Blattlebensdauer unter anderem mit einer geringen spezifischen Blattfläche verbunden ist (REICH, 1993), deutet auch dies auf eine längere Blattlebensdauer langsam wachsender Pflanzen nährstoffarmer Standorte. Vor allem auch aus der höheren Gewebedichte langsam wachsender Pflanzen und dem damit verbundenen höheren Zellwandgehalt (GARNIER und LAURENT, 1994; VAN ARENDONK und POORTER, 1994) wird auf eine höhere Blattlebensdauer geschlossen (RYSER und LAMBERS, 1995; AERTS und CHAPIN, 2000). Es gibt jedoch nur wenige Untersuchungen, in denen die Blattlebensdauer der Spezies direkt gemessen wurde. AERTS und DE CALUWE (1995) führten eine direkte Messung der Sproß- und Blattlebensdauer in Beständen verschiedener *Carex*-Arten durch. Sie fanden jedoch eine höhere Sproß- und Blattlebensdauer der Spezies mit hoher maximaler Trockenmasseproduktion.

Neben der Blattlebensdauer spielt auch die Retranslokationseffizienz eine Rolle für die Nährstoffverluste über totes Blattmaterial (BIRK und VITOUSEK, 1986; AERTS, 1990). Sie stellt den Anteil des ursprünglich im Blatt vorhandenen Nährstoffes dar, der bis zur Seneszenz des Blattes retransloziert wird. ECKSTEIN *et al.* (1999) und AERTS und CHAPIN (2000) stellten den mathematischen Zusammenhang zwischen Blattlebensdauer, Nährstoffresorption und Verweildauer des Nährstoffes in der Pflanze dar. Außerdem stellten sie Daten aus Literaturquellen zusammen, um festzustellen, inwieweit diese Faktoren in verschiedenen Pflanzengruppen von Bedeutung sind. Die Blattlebensdauer erhöht die Verweildauer eines Nährstoffes in der Pflanze linear, wobei der Effekt umso größer wird, je höher die Retranslokationseffizienz ist. Die Retranslokationseffizienz beeinflußt die Verweildauer dagegen exponentiell, so daß vor allem bei sehr hohen Retranslokationseffizienzen die Verweildauer sehr stark erhöht wird, zumindest bei relativ kurzlebigen Blättern. Da die Spanne der Blattlebensdauer von verschiedenen Spezies sehr viel größer ist als Unterschiede in der Retranslokationseffizienz, wurde daraus geschlossen, daß im Vergleich verschiedener Spezies vor allem dieser Faktor von Bedeutung ist, während die Retranslokationseffizienz eher innerhalb einer Spezies von

Bedeutung ist (ECKSTEIN *et al.*, 1999). Dazu kommt, daß kaum Daten über eine Retranslokationseffizienz in der Höhe gefunden wurde, die zu einer deutlichen Änderung der Verweildauer führt. So ist beispielsweise auch von ESCUDERO *et al.* (1992) gefunden worden, daß bei Bäumen eine erhöhte Verweildauer von Nährstoffen durch Unterschiede in der Blattlebensdauer verursacht wurden, während sich die Retranslokationseffizienz zwischen den Spezies nicht unterschied. Auch bei einem Vergleich in der Nährstoffresorption von Pflanzen unterschiedlicher Wachstumsformen, wie immergrünen, laubabwerfenden, holzigen und krautigen Pflanzen konnten keine eindeutigen Unterschiede in der Retranslokationseffizienz gefunden werden (AERTS, 1996; AERTS und CHAPIN, 2000).

3 PROBLEMSTELLUNG

In der vorliegenden Arbeit sollten zwei landwirtschaftlich bedeutsame Grasarten, Deutsches Weidelgras (*Lolium perenne* L.) und Rotschwingel (*Festuca rubra* L.) in ihren Wachstumseigenschaften verglichen werden. *Lolium perenne* stellt dabei eine Grasart dar, die auf Standorten mit günstiger Stickstoffversorgung dominiert, während *Festuca rubra* häufig auf Standorten mit geringerer Stickstoffversorgung anzutreffen ist. Im Vordergrund des Wachstumsvergleichs standen daher sowohl der Kohlenstoff- als auch der Stickstoffhaushalt der Pflanzen.

In den Untersuchungen wurde von der Arbeitshypothese ausgegangen, daß sich die Grasarten v. a. in der Wiederverwendung einmal gewonnener Kohlenstoff- und Stickstoffassimilate unterscheiden und daß die momentane Effizienz des Kohlenstoff- und Stickstoffhaushaltes von geringerer Bedeutung für die Standortanpassung der Arten ist. Eine Verfolgung der Kohlenstoff- und Stickstoffflüsse innerhalb der Pflanzen, die Aufschluß über einer Wiederverwendung der Assimilate geben könnte, ist bislang noch nicht durchgeführt worden. Da die Blattlebensdauer die Remobilisierung und Retranslokation von Assimilaten beeinflusst, wurde auch sie mit erfaßt. Im Gegensatz zu bisherigen ökologischen Untersuchungen wurde sie direkt und in Abhängigkeit von der Stickstoffversorgung der Pflanzen gemessen. In früheren Untersuchungen hat sich darüber hinaus gezeigt, daß sich Pflanzen unterschiedlich produktiver Standorte sehr stark in ihrer Morphologie, insbesondere ihrer spezifischen Blattfläche, unterscheiden. Da anzunehmen ist, daß die Morphologie starken Einfluß auf die physiologische Funktion und die Lebensdauer der Pflanzenorgane ausübt, wurden auch Untersuchungen der Blattanatomie und der Wurzelmorphologie in die Arbeit aufgenommen.

Im einzelnen wurden also folgende Fragestellungen untersucht:

- Wie hoch sind die relativen Wachstumsraten der Spezies unter differenzierter N-Versorgung und durch welche Eigenschaften des Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalts sind sie bedingt?
- Inwieweit spielt die langfristige Ausnutzung von einmal gewonnenen Assimilaten eine Rolle für das Wachstum der Pflanzenarten?
- Welche morphologischen Eigenschaften von Blättern und Wurzeln tragen zur physiologischen Aktivität bzw. zur Lebensdauer der Gewebe bei?

Im Anschluß soll versucht werden, aus den gefundenen Pflanzeigenschaften Schlußfolgerungen für das Standortvorkommen der Arten zu ziehen.

4 MATERIAL UND METHODEN

4.1 Pflanzenmaterial und Wachstumsbedingungen

Es wurden drei Experimente durchgeführt (Experiment A, B und C). Die Ergebnisse aus Experiment A dienen in erster Linie dazu, eine Wachstumsanalyse zu erstellen, in Experiment B wurde die Markierung mit stabilen C- und N-Isotopen durchgeführt. Der Schwerpunkt von Experiment C lag in den Photosynthesemessungen und der Erstellung einer C-Bilanz. Dementsprechend wurden im Ergebniskapitel die Daten zur Wachstumsanalyse aus Experiment A entnommen, während die anderen Daten jeweils aus dem Experiment genommen wurden, in dem sie ermittelt wurden. Die Daten zum Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt wurden der Einheitlichkeit wegen alle aus Experiment C entnommen (mit Ausnahme der Stickstoffproduktivität, die als Mittelwert über den gesamten Versuchszeitraum gemessen werden sollte). Teilweise wurden Ergebnisse aus Untersuchungen, die in allen Experimenten, aber mit geringer Wiederholung, erhoben wurden, auch über alle Experimente gemittelt, um die Zahl der Wiederholungen zu erhöhen. Daneben gab es einige Vorversuche, v. a. zur Klärung methodischer Details. Die Wachstumsbedingungen der Experimente waren weitgehend gleich; auf einzelne Abänderungen wird jeweils hingewiesen.

4.1.1 Pflanzenmaterial

Für die Experimente wurden die zwei perennierenden Grasarten Deutsches Weidelgras (*Lolium perenne* L.) und Rotschwingel (*Festuca rubra*) ausgewählt, die beide auf Grünlandstandorten sehr häufig vertreten sind. *L. perenne* ist auf eine reichliche N-Versorgung angewiesen, während *F. rubra* als anspruchslos gilt (KLAPP und OPITZ VON BOBERFELD, 1990). Als Sorten wurden für *L. perenne* „Liprinta“ und für *F. rubra* „N.F.G. Theodor Roemer“ (*Festuca rubra* ssp. *rubra* L., Ausläuferrotschwingel) ausgewählt, nachdem zuvor neun kommerzielle Grassorten beider Arten auf ihre Eignung für Klimakammerversuche auf Nährlösung getestet wurden. Für *L. perenne* wurden die Sorten „Gremie“ (Norddt. Pflanzenzucht), „Lihersa“, „Lipondo“ und „Liprinta“ (jeweils Deutsche Saatveredelung, Lippstadt), für *F. rubra* die Sorten „Condor“, „Roland 21“ (jeweils Saatzucht Steinach), „Licato“, „N.F.G. Theodor Roemer“ und „Lifalla“ (jeweils Dt. Saatveredelung) getestet. Die Sortenauswahl deckte dabei den Bereich von sehr frühem bis spätem Ährenschieben (*L. perenne*) bzw. mittlerer bis späterer Erscheinung der Blütenstände (*F. rubra*) ab. „Liprinta“ und „N.F.G. Theodor Roemer“ hatten die beste Wachstumsleistung (Trockenmasse und Vitalität) und niedrigsten Ausfallraten unter den gewählten Versuchsbedingungen (s. Anhangstabelle 1).

Bei *L. perenne* cv. „Liprinta“ als „früher“ Sorte wird das Erscheinen des Blütenstandes mit 51 Tagen nach dem 1. April angegeben, bei *F. rubra* cv. „N.F.G. Theodor Roemer“ als „später“ Sorte mit 46 Tagen. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Arten bzw. Sorten war also in etwa gleich.

4.1.2 Pflanzenanzucht

Die Gräser wurden gekeimt und dann unter kontrollierten Bedingungen in Klimakammern (Convicon E15, Winnipeg, Kanada) angezogen. Zur Keimung wurden die Grasarten in Styroporschalen mit gewaschenem Quarzsand ausgesät. Die Schalen wurden ins Gewächshaus gestellt und regelmäßig gewässert. Nach 15 bis 16 Tagen waren die Pflanzen groß genug, um auf Nährlösungsgefäße in die Klimakammern überführt zu werden (Versuchsbeginn, Tag 0). Die Pflanzen hatten zu dem Zeitpunkt ein Blatt, z. T. auch zwei Blätter. Auffallend kleine oder kräftige Pflanzen wurden nicht verwendet. Ein Nährlösungsgefäß (L 59,5*B 40,5*T 22,0 cm) faßte 50 l Nährlösung und bot 112 Pflanzen Platz. Für ein Experiment wurden zwei Klimakammern mit jeweils 4 Gefäßen bestückt. Experiment B wurde nacheinander in vier Teilexperimenten durchgeführt, so daß die vierfache Pflanzenmenge zur Verfügung stand. Die Pflänzchen wurden mit Abdichtprofil (Bostik Prestik AE, Borgholzhausen) in die Löcher von Kunststoffdeckeln gesetzt, die sich in einem Raster von 4*4 cm in den Deckeln befanden. Die Deckel wurden schwimmend auf die Nährlösung aufgelegt. Die Kammern wurden während der Lichtperiode auf 20 °C, 80 % rel. Luftfeuchte und 360 ppm CO₂ eingestellt und während der Dunkelphase auf 15 °C, 70 % rel. Luftfeuchte und 300 ppm CO₂. Die Photoperiode betrug bei Experiment A 12 Stunden und wurde für die Experimente B und C auf 16 Stunden erhöht, um eine höhere Assimilationsleistung zu erzielen. Zur Photoperiode gehörte eine jeweils einstündige Dämmerungsphase zu Beginn und Ende der Photoperiode mit 17 °C, 75 % rel. Luftfeuchte und 360 ppm CO₂. Die Lichtstärke in den Kammern betrug auf Pflanzhöhe in Experiment A im Schnitt 460 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, in Experiment B im ersten Teil des Experimentes 430 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, in den folgenden Teilen 630, 590, und 530 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD und in Experiment C 520 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD. Die Lichtstärke unterschied sich zwischen den Experimenten, weil die Lichtintensität mit der Gebrauchsdauer der Leuchtstoffröhren absank und während Experiment B neue Leuchtstoffröhren in die Klimakammern eingesetzt wurden. Es war nicht erkennbar, daß die variierende Lichtintensität einen signifikanten Einfluß auf die untersuchten pflanzlichen Parameter hatte. Beleuchtet wurden die Kammern mit Leuchtstoffröhren (Sylvania, F72T12/CW/VHO) und Glühbirnen (Osram, 60 W), die zu etwa 85 % bzw. 15 % zu der Lichtstärke beitragen. In der Dämmerungsphase wurden

für eine halbe Stunde die Hälfte der Leuchtstoffröhren ausgeschaltet und für eine weitere halbe Stunde nur die Glühbirnen brennen gelassen, so daß die Lichtintensität etwa 250 bzw. 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD betrug.

4.1.3 Nährstoffstufen

Die Grasarten wurden bei zwei Stickstoffversorgungsstufen angezogen, einer hohen N-Versorgung (N+) mit 13 mg N l^{-1} in der Nährlösung und einer reduzierten N-Versorgung mit 1,4 mg N l^{-1} . Zuvor waren verschiedene N-Versorgungsstufen mit 0,014 und 1,4 mg N l^{-1} (nach KOCH *et al.*, 1987), 13 und 52,5 mg N l^{-1} (nach VÁZQUEZ DE ALDANA *et al.*, 1996) und 105 mg N l^{-1} (nach HAMMER, 1978) ausprobiert worden. Es zeigte sich, daß mit den Versorgungsstufen über 13 mg N l^{-1} keine Wachstumssteigerung erreicht werden konnte und mit der N-Versorgungsstufe unterhalb von 1,4 mg N l^{-1} zuviele Pflanzen ausfielen (s. Anhangtabelle 2). Die übrigen Nährstoffe wurden in jeweils ausreichender Menge zugegeben (Tab. 4.1).

Tab. 4.1: Zusammensetzung der verwendeten Nährlösungen für N+ (13 mg N l^{-1}) und N- (1,4 mg N l^{-1}).

Makronährstoffe				Mikronährstoffe	
N+		N-		N+ und N-	
KNO ₃	0,31 mmol l^{-1}	KNO ₃	0,10 mmol l^{-1}	CoCl ₂ 6H ₂ O	0,3 $\mu\text{mol l}^{-1}$
Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	0,31 mmol l^{-1}	MgSO ₄ 7H ₂ O	1,00 mmol l^{-1}	H ₃ BO ₃	41 $\mu\text{mol l}^{-1}$
MgSO ₄ 7H ₂ O	0,12 mmol l^{-1}	K ₂ HPO ₄	0,55 mmol l^{-1}	MnSO ₄ H ₂ O	10 $\mu\text{mol l}^{-1}$
KH ₂ PO ₄	0,06 mmol l^{-1}	CaSO ₄ 2H ₂ O	2,89 mmol l^{-1}	Na ₂ MoO ₄ 2H ₂ O	0,6 $\mu\text{mol l}^{-1}$
		KH ₂ PO ₄	0,45 mmol l^{-1}	ZnSO ₄ 7H ₂ O	1,5 $\mu\text{mol l}^{-1}$
				CuSO ₄ 5H ₂ O	0,3 $\mu\text{mol l}^{-1}$
				Fe-EDTA	46,2 mg l^{-1}

Die Nährlösung wurde kontinuierlich belüftet und etwa alle 14 Tage komplett ausgetauscht. In der Zwischenzeit wurde die Nährstoffkonzentration aufrechterhalten, indem konzentrierte Stammlösung der Makronährstoffe zugegeben wurde. Die Häufigkeit und Menge der Nährstoffzugabe richtete sich nach den zum jeweils entsprechendem Zeitpunkt gemessenen N-Konzentrationen in der Nährlösung des jeweilig vorhergegangenen Versuches. Vor und nach jedem Nährlösungswechsel bzw. jeder Nährstoffzugabe wurden Proben von 20 ml Nährlösung aus den Versuchsgefäßen entnommen, die auf einem Perstorp Autoanalyser (Alphem, Wilsonville, Oreg., USA) auf NO₃-N analysiert wurden. Die N-Konzentration sollte nicht unter 20 % des Ausgangswertes abfallen. Bei Experiment A wurde ab dem ersten Nährlösungswechsel alle drei Tage jeweils 20 % Stickstoff der Ausgangsmenge zugegeben, bei Experiment B und C ab dem ersten Nährlösungswechsel alle fünf Tage 60 % (*L. perenne* N+),

40 % (*F. rubra* N+) bzw. 50 % (N-) der jeweiligen Ausgangskonzentration des Stickstoffs. Die durchschnittliche N-Konzentration sank in allen Experimenten bei allen Varianten im Laufe des Versuches ab (Abb. 4.1). Die N-Konzentration unter N+ nahm in Experiment A bei *F. rubra* etwas weniger stark ab als bei *L. perenne*. In Experiment B war die N-Konzentration in der Nährlösung der hohen N-Stufe bei *F. rubra* insgesamt etwas höher als bei *L. perenne*. Das N-Niveau bei Experiment C nahm bei allen Varianten im Laufe des Versuchs stärker ab als in Experiment B.

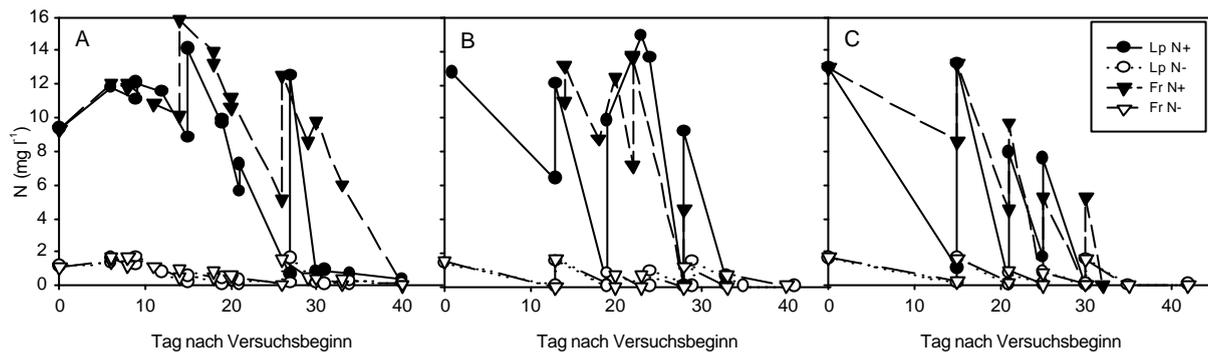


Abb. 4.1: N-Konzentration in der Nährlösung von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) über den Versuchszeitraum von Experiment A, B und C.

Der pH-Wert der Nährlösungen lag bei 5,5 für N+ und 7,0 für N-. In Vorversuchen stieg der pH-Wert bis zum nächsten Nährlösungswechsel nach 14 Tagen bei N+ um etwa 1,3 an und schwankte bei N- in einer Differenz von etwa 0,3 zum Ausgangswert. Eine Einschränkung des Wachstums wäre bei einem pH-Wert der Nährlösung von unter 4,0 oder über 8,5 zu erwarten (HEWITT, 1966). In den folgenden Experimenten wurde daher auf eine Kontrolle und Neueinstellung des pH zwischen den Nährlösungswechseln verzichtet.

4.2 Messungen

4.2.1 Ernten und nachfolgende Berechnungen

Die Erntetermine richteten sich nach der Blatterscheinung am Haupttrieb der Pflanzen, um Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen *L. perenne* und *F. rubra* ausgleichen zu können. Der erste Erntetermin war das 3-Blatt-Stadium der Pflanzen, d. h. es waren drei Blätter am Haupttrieb sichtbar, von denen die zwei älteren vollständig ausgewachsen waren; der letzte Erntetermin war das 7-Blatt-Stadium. *L. perenne* wurde unter N+ auch noch zum 8-Blatt-Stadium beerntet. Bei Experiment A und B wurden 10 Pflanzen in zweifacher Wiederholung (Klimakammer 1 und 2) entnommen, die in die einzelnen Blätter des Haupttriebes, Nebentriebe unterschiedlicher Ordnung und Wurzeln fraktioniert wurden. Für jede Wiederholung wurde die Frisch- und nach 48stündigem trocknen bei 60 °C die Trockenmasse

der Fraktionen bestimmt. Blätter und Nebentriebe jeder Pflanze wurden gezählt. Für die Blätter des Haupttriebes wurde die Blattfläche bestimmt. Dazu wurde die Länge der Blattspreite und die projizierte Breite (des nicht aufgefalteten Blattes, wie sie für den Lichteinfall entscheidend ist) in der Mitte der Spreite gemessen und mit einem Korrekturfaktor (0,905) multipliziert (KEMP, 1960). Eine Weiterführung der Experimente über das 7- bzw. 8-Blatt-Stadium hinaus war nicht möglich. Die Pflanzen der hohen N-Versorgung wurden ab dem 7- bzw. 8-Blatt-Stadium für die Versuchskisten zu groß. Außerdem war eine zuverlässige Unterscheidung von Haupt- und Nebentrieben und der Position ihrer Blätter ab diesem Stadium nicht mehr möglich. Bei geringer N-Versorgung reichte die Pflanzenzahl ab dem 7-Blatt-Stadium nicht mehr für weitere Ernten aus, da sehr viele Ausfälle zu verzeichnen waren.

In Experiment A (das der Wachstumsanalyse diente) wurde die Trockenmasse der Einzelfraktionen mit einem Elementaranalysator (Europa Scientific ANCA-SL, Crewe, UK) auf ihren N-Gehalt analysiert. Dazu wurden die Proben in einer Kugelmühle vermahlen (MM2, Retsch, Haan) und je nach erwartetem N-Gehalt wurden 1,5, 2,5 oder 5 mg Trockenmasse in Zinncups (9 ml, IVA Analysetechnik, Meerbusch) eingewogen. Experiment C (Photosynthesemessungen und C-Bilanz) wurde an fünf Terminen zwischen dem 5- und 7-Blatt-Stadium der jeweiligen Pflanzen beerntet. Es wurden fünf Pflanzen je Wiederholung (Klimakammer 1 und 2) entnommen, die in Blattspreiten, Blattscheiden und Wurzeln fraktioniert wurden. Von den Fraktionen wurde ebenfalls die Frisch- und Trockenmasse bestimmt. Für die C- und N-Analyse wurden 12 bis 13 mg Trockenmasse in Zinncups (15 ml, IVA Analysetechnik, Meerbusch) eingewogen und mit einem Elementaranalysegerät (NA 1500, Carlo Erba Instruments, Mailand, Italien) analysiert.

Die mittlere relative Wachstumsrate (RGR) und die mittlere Nettoassimilationsrate (NAR) wurden aus den Daten des 3- und 7-Blatt-Stadiums der Pflanzen nach dem klassischen Ansatz, wie er bei HUNT (1982) beschrieben wird, berechnet:

$$\text{RGR} = (\ln \text{TM}_7 - \ln \text{TM}_3) / (t_7 - t_3) \quad (1)$$

wobei $\ln \text{TM}$ den natürlichen Logarithmus der Trockenmasse je Pflanze zum 3-Blatt-Stadium bzw. 7-Blatt-Stadium darstellt und t den Zeitpunkt der jeweiligen Ernte (t_3 bzw. t_7). Die relative Wachstumsrate der Blattfläche (RLGR) und die relative Blatterscheinungsrate (RLPR) wurden analog berechnet, indem statt der Trockenmasse die Blattfläche (BF) bzw. Blattzahl einer Pflanze (BZ) eingesetzt wurde:

$$RLGR = (\ln BF_7 - \ln BF_3) / (t_7 - t_3) \quad (2)$$

$$RLPR = (\ln BZ_7 - \ln BZ_3) / (t_7 - t_3) \quad (3)$$

Die Nettoassimilation wurde nach folgender Formel berechnet:

$$NAR = (TM_7 - TM_3) / (BF_7 - BF_3) * (\ln BF_7 - \ln BF_3) / (t_7 - t_3) \quad (4)$$

Die Werte wurden getrennt für die Pflanzen aus Klimakammer 1 und 2 berechnet, so daß zwei Wiederholungen vorlagen, die in der statistischen Berechnung verwendet werden konnten. Das Blattflächenverhältnis (LAR), das Blattgewichtsverhältnis (LWR) und die spezifische Blattfläche (SLA) wurden als Mittelwert aus dem 3- und 7-Blatt-Stadium berechnet. Die Anteile der Blattspreiten, -scheiden und Wurzeln an der Trockenmasse, das Sproß-/ Wurzelverhältnis sowie die C- und N-Konzentrationen wurden für jedes Entwicklungsstadium getrennt berechnet (n=10). Außerdem wurde der Verteilungskoeffizient berechnet, der die Steigung der linearen Regression des natürlichen Logarithmus der Trockenmasse der Wurzeln zum Logarithmus der Trockenmasse des Sprosses darstellt. Er drückt aus, wie hoch der Zuwachs der Wurzeltrockenmasse im Verhältnis zur Sproßmasse war. Die N-Effizienz (NP) des Pflanzenwachstums wurde analog zur Nettoassimilationsrate berechnet:

$$NP = (TM_7 - TM_3) / (N_7 - N_3) * (\ln N_7 - \ln N_3) / (t_7 - t_3) \quad (5)$$

mit N als Stickstoffmenge je Pflanze.

Ferner wurden noch die Verweildauer (MRT) des Stickstoffs in der Pflanze und die langfristige N-Ausnutzungseffizienz (NUE) nach folgendem Modell berechnet (SMALL, 1972):

$$MRT = \text{Blattlebensdauer} * 1 / (1 - r) \quad (6)$$

$$NUE = MRT * NP \quad (7)$$

mit r als der Retranslokationseffizienz (Anteil des Gesamt-Stickstoffs im Blatt, der während der Blattalterung exportiert wurde: $0 < r < 1$). Die Blattlebensdauer (in Tagen) wurde aus der Photosyntheserate der Blätter abgeleitet (s. folgender Abschnitt).

4.2.2 Photosynthesemessungen

Es wurden Photosynthese- und Respirationmessungen an ganzen Pflanzen (getrennt für Sproß und Wurzel) durchgeführt. Außerdem wurde die Photosynthese und Respiration an Einzelblättern gemessen (jeweils in Experiment C).

Die Gaswechsellmessungen an den ganzen Pflanzen wurden zu fünf Terminen an jeweils 10 Pflanzen (jeweils fünf aus Klimakammer 1 und 2) durchgeführt. Es wurde zum 5-, 6- und 7-Blatt-Stadium gemessen, sowie an jeweils einem Termin zwischen dem 5- und 6- bzw. dem 6- und 7-Blatt-Stadium. Sproßphotosynthese, -respiration und Wurzelrespiration wurden nacheinander an jeweils derselben Pflanze gemessen. Für die Gaswechsellmessungen am Gesamt-Sproß wurde ein Gaswechselmeßgerät (CIRAS-1, PP-Systems, Hitchin, UK) mit einer Küvette für Bestandesphotosynthesemessungen (CPY-2) verwendet, für die Messungen an den Wurzeln reichte eine Parkinson Blattküvette. Da aus Platzgründen nicht in den Klimakammern gemessen werden konnte, wurde die Pflanze jeweils unmittelbar vor der Sproßphotosynthesemessung aus der Klimakammer entnommen. Die Pflanze wurde in Gefäße mit Nährlösung, die aus der Klimakammer entnommen worden war, eingestellt und die Lichtstärke für die Messungen wurde durch Quecksilberdampflampen (Osram, HQI-T 400 W/D) mit durchschnittlich $481 \pm 130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR nahe der Helligkeit in den Klimakammern gehalten. Probleme bereitete die Temperatur in der Küvette, die aufgrund der Strahlungswärme der Lampen und der ohnehin hohen Temperatur im Labor auf $31 \pm 5 \text{ }^\circ\text{C}$ anstieg. Möglicherweise führte dies zu unrealistisch hohen Respirationmessungen (s. Ergebnisteil).

Nachdem die Pflanzen für mindestens 15 Minuten in die Dunkelheit gestellt worden waren, wurde die Dunkelatmung gemessen. Die Temperatur in der Küvette lag hier bei $27 \pm 5 \text{ }^\circ\text{C}$. Für die Messung der Wurzelrespiration wurden die Wurzeln trockengetupft und aufgerollt, so daß sie in die Parkinsonküvette paßten. Die Wurzeln wurden für die Messungen nicht vom Sproß abgetrennt. Eine Messung dauerte etwa ein bis zwei Minuten. Die CO_2 -Konzentration der zugeführten Luft lag bei diesen Messungen bei 450 ppm, da im Boden bzw. Nährmedium in der Regel ein deutlich höherer CO_2 -Partialdruck vorliegt als in der Luft. Da die Pflanzen für diese Messung nicht direkt aus der Klimakammer kamen, wurden einige Kontrollmessungen an Pflanzen, die direkt aus den Nährlösungsgefäßen der Klimakammern entnommen wurden, durchgeführt. Ein Unterschied in der Atmungsrate zu den zuvor entnommenen Pflanzen konnte jedoch nicht festgestellt werden.

Aus den Meßwerten der Sproßphotosynthese, -respiration und Wurzelrespiration wurde die Kohlenstoffbilanz einer Pflanze berechnet, indem die Werte auf jeweils 24 h hochgerechnet

wurden. Es wurde dabei angenommen, daß sich die Meßwerte über den Tagesverlauf nicht ändern (s. POORTER *et al.*, 1990 und Zitate darin).

Von allen Blättern der beprobten Pflanzen wurde nach der oben beschriebenen Methode die Blattfläche bestimmt. Die Pflanzen wurden in Blattscheiden, Blattspreiten und Wurzeln zerlegt, und die Frisch- und Trockenmasse (nach 48 h trocknen bei 60 °C) wurde jeweils für fünf Pflanzen gemeinsam bestimmt, wie bereits in Abschnitt 4.2.1 beschrieben. Anschließend wurde die Trockenmasse der Fraktionen mit einem Elementaranalysator (NA 1500, Carlo Erba Instruments, Mailand, Italien) auf ihren C- und N-Gehalt untersucht.

Der Gaswechsel am Einzelblatt wurde mit dem CIRAS-1 Porometer und der Parkinson Blattküvette an den Blättern 3 bis 6 des Haupttriebes gemessen. Die Messungen wurden begonnen, als das dritte Blatt ausgewachsen war und etwa alle drei Tage an jeweils zehn Pflanzen wiederholt. Das vierte, fünfte und sechste Blatt wurden jeweils dazugenommen, sobald sie ausgewachsen waren. Die Pflanze wurden zunächst für mindestens 15 Minuten in die Dunkelheit gestellt. Danach wurde die Atmung ($0 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$), die Photosynthese unter ambienten Lichtverhältnissen ($530 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und unter Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gemessen. Die Lichtstärke konnte mit einem Halogenlampenaufsatz auf die Blattküvette geregelt werden. Die Blattemperatur während der Messungen lag bei 25 ± 8 °C. Die gemessenen Blätter wurden anschließend getrennt nach Blatt 3 bis 6 auf Chlorophyll- und N-Gehalt analysiert. Für die Chlorophyllanalyse wurden aus der Mitte der Blattspreite Segmente von zweimal 10 mm herausgeschnitten. Fläche und Frischmasse der Segmente wurde bestimmt, und das Chlorophyll wurde mit 1% (w/v) DMSO (Dimethylsulfoxid) für 4 h (*L. perenne*) bzw. 6 h (*F. rubra*) extrahiert (BLANKE, 1992). Das Extrakt wurde mit einer spektrophotometrischen Messung (UV-160, Shimadzu, Kyoto, Japan) auf den Chlorophyllgehalt analysiert (s. BLANKE, 1990). Das übrige Blattmaterial wurde getrocknet (48 h bei 60 °C) und auf seinen N-Gehalt untersucht (NA 1500, Carlo Erba Instruments, Mailand, Italien).

Durch die Wiederholung der Messungen nach jeweils drei Tagen konnte der Alterungsprozeß der Blätter verfolgt werden. Die Photosyntheseraten und der N- und Chlorophyllgehalt nahmen jeweils mit zunehmendem Blattalter ab (Abb. 4.2). Da die Photosyntheseraten mit der Zeit in etwa linear abfielen, ließ sich aus diesen Daten mit Hilfe einer Geraden die Blattlebensdauer ableiten (Tag, an dem die Photosyntheserate auf Null abfiel).

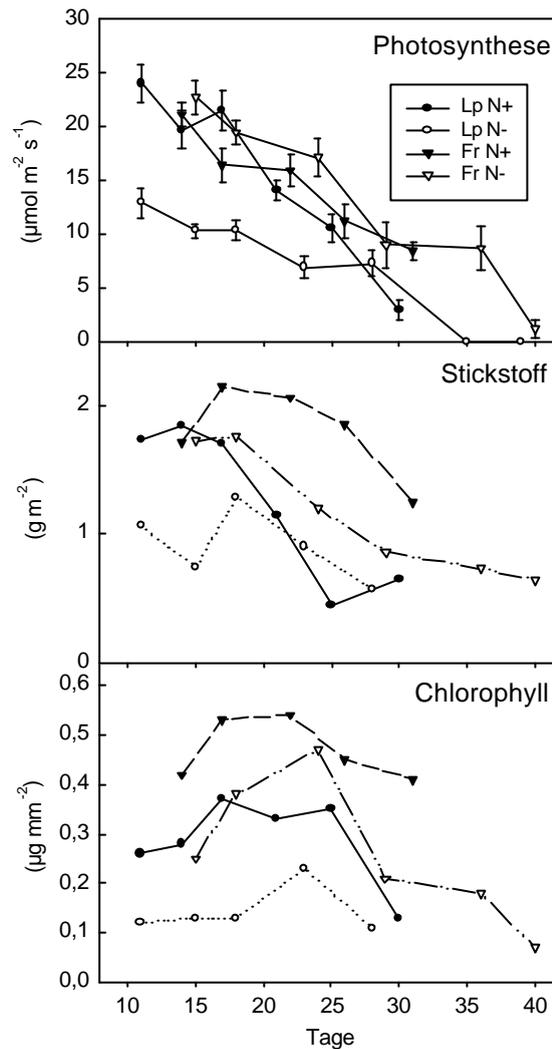


Abb. 4.2: Photosynthese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR), Stickstoffgehalt (g m^{-2}) und Chlorophyllgehalt ($\mu\text{g mm}^{-2}$) am Beispiel von Blatt 3 des Haupttriebes von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-).

Ein Rückschluß auf einen kritischen N- oder Chlorophyllgehalt eines abgestorbenen Blattes, bzw. bei dem ein Blatt abstarb, ließ sich aus den Daten nicht ziehen. Funktionen, die die Abhängigkeit der Photosyntheserate vom N- oder Chlorophyllgehalt beschrieben (Daten nicht gezeigt), ließen sich nur bei geringen Bestimmtheitsmaßen (r^2 von 0,42 bis 0,77) anpassen. Auch bei einem theoretischen N- oder Chlorophyllgehalt des Blattes, der auf Null absank, wurden durch die Funktionen z. T. noch positive Photosyntheseraten ermittelt.

4.2.3 Blattanatomie

Für die Untersuchung der Blattanatomie wurden das 4., 5. und 6. Blatt des Haupttriebes verwendet. Die Blätter wurden von Pflanzen aus Experiment B geerntet ($n=8$), sobald sie vollständig ausgewachsen waren, d. h. das 4. Blatt wurde zum 5-Blatt-Stadium geerntet, die anderen Blätter entsprechend später. Aus dem mittleren Bereich des Blattes wurde jeweils ein

Segment von 3-5 mm herausgeschnitten und in Fixierlösung (70 %iges Ethanol, Formalin, Eisessig 18:1:1 v/v) eingelegt. Für das Einbetten in Kunststoff wurden die Segmente schrittweise in 70, 90 und 96%igem Ethanol dehydriert (jeweils zweimal eine halbe Stunde bzw. 1 h bei 96 %) und anschließend in Kunstharz (LR-White medium, London Resin Company, Reading, UK) in Schritten von 1:3 (16 h), 1:1 (8 h), 3:1 (16 h) Kunstharz/96%iges Ethanol und 100% Kunstharz (3-5 d) infiltriert. Die Segmente wurden in kunstharzgefüllte Gelatine-kapseln (Plano, Wetzlar, Größe 4) eingelegt, die dann im Trockenschrank für 48 h bei 50 °C ausgehärtet wurden. Die Gelatine konnte danach in heißem Wasser von den Kunststoffblöcken abgelöst werden. Im einem Ultramikrotom (Porter-Blum, Ivan Sorvall, Norwalk, Conn., USA) wurden mit Hilfe von frisch gebrochenen Glasmessern (Histologie-Glas, Plano, Wetzlar, 25 mm) 5 µm dicke Querschnitte angefertigt. Die Querschnitte wurden mit einer 0,5%igen Safraninlösung (w/v) angefärbt und mit dem Einschlußmittel Eukitt (Kindler, Freiburg) auf Objektträger aufgebracht.

Von den Blattquerschnitten wurden mit einem Lichtmikroskop (Axioplan, Carl Zeiss, Oberkochen) mit einer CCD-Farbvideokamera (EVI-1011P, Sony, Japan) Bilder aufgenommen, die auf einem PC mit spezieller Grafikkarte (Meteor II, Matrox Electronic Systems, Dorval, Quebec, Canada) und dem Bildanalyseprogramm KS 400 (Carl Zeiss Vision, Hallbergmoos) ausgewertet wurden. Eine beispielhafte Abbildung eines Blattquerschnittes ist in Abb. 4.3 dargestellt. Die Querschnittsflächen der Blätter wurden nach 10facher Vergrößerung im Mikroskop durch das Umfahren der Umrisse im digitalisierten Bild mit dem Cursor gemessen. Ebenso wurden die Querschnittsflächen der Epidermis, der Leitbündel (einschließlich der äußeren Bündelzellen) und der Faserbündel (nach 40 facher Vergrößerung) bestimmt. Der relative Anteil von Mesophyll und Interzellularen am übrigen Blattquerschnitt wurde separat bei 20facher Vergrößerung anhand von vier ausgemessenen Teilstücken des Blattquerschnittes bestimmt. Außerdem wurde die Blattoberfläche getrennt nach Ober- und Unterseite gemessen und die Leit- und Faserbündel je Querschnitt wurden gezählt.

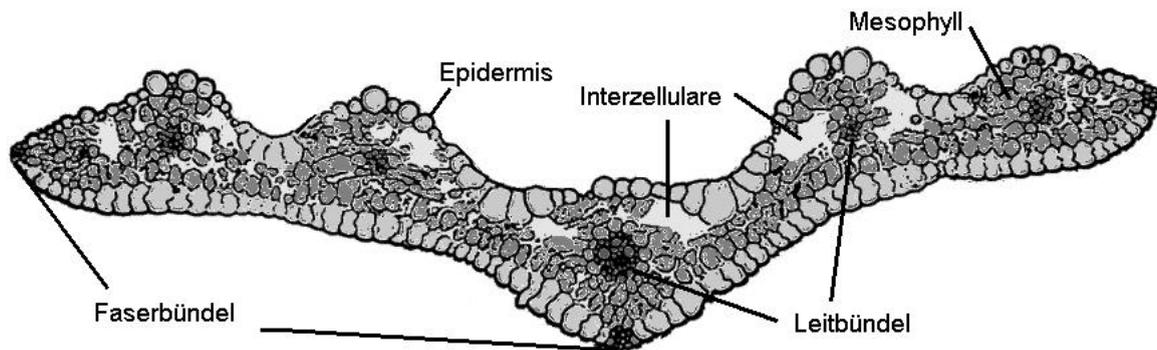


Abb. 4.3: Beispiel eines Blattquerschnittes mit Bezeichnung von Epidermis, Leitbündeln, Faserbündeln, Mesophyll und Interzellularen.

Das Blattvolumen wurde als $\text{Blattlänge} \cdot \text{Blattquerschnittsfläche} \cdot 0,905$ (Korrekturfaktor s. KEMP, 1960) berechnet. Die Blattdichte ergab sich aus der Trockenmasse je Einheit Blattvolumen, und die Blattdicke wurde aus der projizierten Blattbreite geteilt durch die Blattquerschnittsfläche errechnet.

4.2.4 Wurzelmorphologie

Für die Untersuchung der Wurzelmorphologie wurden Pflanzen im 5- und 6-Blatt-Stadium aus Experiment B (jeweils $n=10$) genommen. Die Wurzeln wurden zunächst als Ganzes in Fixierlösung (70 %iges Ethanol, Formalin, Eisessig 18:1:1 v/v) eingelegt. Die Wurzelstränge einer Pflanze zerfielen in zwei auffallend unterschiedliche Fraktionen: gröbere Wurzeln, die relativ dick und kaum verzweigt waren und feinere, stark verzweigte Wurzeln. Für die weiteren Messungen wurde von jeder Fraktion das jeweils längste Teilstück genommen. Diese Proben wurden zur Kontrastverstärkung in 0,5%iger Safraninlösung angefärbt, in zwei bis vier Stücke zerschnitten, in einer flachen Wasserschale ausgebreitet und mit einer Glasplatte abgedeckt, um sie in der jeweiligen Position zu halten. Von den Wurzelstücken wurden je nach Größe mit einer Farbvideokamera (EVI-1011P, Sony, Japan) vier bis sechs Kameraausschnitte je Teilstück aufgenommen. Die weitere bildanalytische Bearbeitung erfolgte mit einem PC mit spezieller Grafikkarte (Meteor II, Matrox Electronic Systems, Dorval, Quebec, Canada) und dem Bildanalyseprogramm KS 400 (Carl Zeiss Vision, Hallbergmoos). Die Aufnahmen wurden in Binärbilder umgewandelt und die Wurzeldicke auf 1 Pixel reduziert. Die Gesamtlänge der Wurzeln konnte dann automatisch durch Zählen der Pixel bestimmt werden. Zuvor wurde die Größe eines Pixels durch Messen eines Gegenstandes mit bekanntem Durchmesser geeicht. Außerdem wurde die Länge des Hauptstranges des Wurzelstückes mit dem Lineal gemessen. Die Wurzeldicke wurde nach erneuter vergrößerter Aufnahme stichprobenartig an den Hauptsträngen der Wurzeln ($n=3$ je Kameraausschnitt) und an den

Verzweigungen ($n=1$ je sichtbare Verzweigung im Kameraausschnitt) ohne weitere Bearbeitung des Bildes halbautomatisch gemessen.

Die gemessenen Teilstücke sowie der Rest der Pflanzenwurzel wurden jeweils getrocknet (48 h bei 60 °C) und gewogen. Anhand der Oberfläche der Teilstücke sowie ihrer Trockenmasse konnte die spezifische Wurzeloberfläche ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}\text{TM}$) bestimmt werden, über die dann die Oberfläche der gesamten Wurzel berechnet werden konnte.

4.2.5 Isotopische Kohlenstoff- und Stickstoffmarkierung

Um den Kohlenstoff und Stickstoff, der zu einem frühen Entwicklungsstadium der Pflanze aufgenommen wurde, von später aufgenommenen C und N unterscheiden zu können, wurde in Experiment B eine Langzeitmarkierung mit stabilen Isotopen vorgenommen.

Die Kohlenstoffversorgung der Pflanzen mit einem definierten $^{13}\text{CO}_2$ -/ $^{12}\text{CO}_2$ - Gasmisch erfolgte durch die Markierungsanlage, die von SCHNYDER (1992) detailliert beschrieben worden ist. Den Klimakammern wurde dabei CO_2 -freie Luft zugeführt, dem kontinuierlich CO_2 in definierter isotopischer Zusammensetzung zugesetzt wurde. Die Versorgung mit CO_2 -freier Luft erfolgte durch einen Absorptionstrockner gefüllt mit einem Molekularsieb (F-200, Alcoa, Pittsburgh, USA) in einer Rate von $36 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$, d. h. $18 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$ für jede Klimakammer. Die Zufuhr des CO_2 wurde mit Hilfe eines Infrarotgasanalysegerätes (IRGA) kontrolliert. Vom Versuchsbeginn bis zu dem Zeitpunkt, an dem das dritte Blatt des Haupttriebes ausgewachsen war (4-Blatt-Stadium), wurden die Pflanzen mit CO_2 einer Zusammensetzung von $\delta -2,6 \text{ ‰}$ PDB (Messer Griesheim, Duisburg) versorgt, danach wurden die Pflanzen in der einen Klimakammer mit $\delta -49,1 \text{ ‰}$ versorgt und die in der anderen Klimakammer als Kontrolle bei $\delta -2,6 \text{ ‰}$ belassen.

Für die Stickstoffversorgung der Pflanzen wurde bis zum 4-Blatt-Stadium unmarkierte Nährlösung verwendet, d. h. mit einer natürlichen Konzentration von $0,3663 \text{ atom\% } ^{15}\text{N}$ in der N-Fraktion (DELÈENS *et al.*, 1994). Danach wurde die Nährlösung mit KNO_3 bzw. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ mit $10 \text{ atom\% } ^{15}\text{N}$ (Chemotrade, Leipzig) auf insgesamt 1 atom\% in der Nährlösung angereichert. Auch hier wurden die Pflanzen einer Klimakammer als Kontrolle bei der natürlichen ^{15}N -Konzentration belassen.

Die Markierungsexperimente der einzelnen Versuchsvarianten (2 Spezies, 2 N-Stufen) wurden nacheinander in vier Teilerperimenten mit jeweils 448 Pflanzen in der Markierung und in der Kontrolle durchgeführt. Um die Beitrag eines einzelnen Blattes für das weitere Wachstum der Pflanzen einschätzen zu können, wurden zwei zusätzliche Verfahren in diese Experimente

integriert. Im ersten Verfahren wurde an 112 Pflanzen je Klimakammer das dritte Blatt des Haupttriebes entfernt, sobald es ausgewachsen war, beim zweiten wurde an ebenfalls 112 Pflanzen je Klimakammer die Blattspreite des dritten Blattes mit Alufolie sorgfältig abgedunkelt. Somit fehlten der Pflanze im ersten Verfahren sowohl die C- und N-Reserven dieses Blattes als auch die Assimilate, die durch dieses Blatt gewonnen worden wären. Im zweiten Verfahren standen die Reserven weiterhin zur Verfügung, während eine weitere Assimilation der Blätter unterbunden wurde. Die Probenahme der Pflanzen wurde wie in Abschnitt 4.2.1 beschrieben durchgeführt, d. h. es wurden zu jedem Erntetermin aus jeder Behandlung und Klimakammer 10 Pflanzen geerntet, die wie oben beschrieben fraktioniert und aufbereitet wurden.

Für die C- und N-Analysen wurden jeweils 1 mg Trockenmasse in Zinncups (9 ml, IVA Analysetechnik, Meerbusch) eingewogen. Der C- und N-Gehalt wurde mit einem Elementaranalysator (ANCA-SL, Europa Scientific, Crewe, UK) gemessen, die isotopische Zusammensetzung von $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ bzw. $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ mit einem nachgeschalteten Massenspektrometer (Europa Scientific 20-20). Jede Probe wurden mindestens zweimal analysiert. Für die Messungen wurde ein Mehlstandard von Europa Scientific verwendet ($\delta^{13}\text{C} = -25,34 \text{ ‰}$; $^{15}\text{N} = 0,3674 \text{ atom\%}$).

Zur Berechnung der Gewichtsanteile des Kohlenstoffs, der vor bzw. nach dem 4-Blatt-Stadium von der Pflanze assimiliert worden war („alter“ C bzw. „neuer“ C), wurde folgende Gleichung verwendet (SCHNYDER, 1992):

$$\delta_{\text{Pfl}} = (a \delta_{\text{Pflkon}}) + (b \delta_{\text{Pflmark}}) \quad (8)$$

und $a + b = 1$,

wobei δ_{Pfl} den δ -Wert in der Trockenmasse der Pflanzen darstellt, die ab dem 4-Blatt-Stadium CO_2 mit einem Wert von $\delta -49,1 \text{ ‰}$ ausgesetzt wurden, δ_{Pflkon} ist der entsprechende δ -Wert aus der Kontrolle, die kontinuierlich mit CO_2 von $\delta -2,6 \text{ ‰}$ versorgt wurde, und δ_{Pflmark} ist der δ -Wert, den das Pflanzengewebe hätte, wenn die Pflanzen während des gesamten Wachstums mit CO_2 von $\delta -49,1 \text{ ‰}$ versorgt worden wären. Der letztgenannte δ -Wert wurde folgendermaßen berechnet:

$$\delta_{Pflmark} = \left(\frac{\mathbf{d}_{mark} - \Delta_{Pflkon}}{1000 + \Delta_{Pflkon}} \right) * 1000 \quad (9)$$

wobei δ_{mark} der δ -Wert des CO_2 ist, der für die Markierung verwendet wurde (-49,1 ‰) und Δ_{Pflkon} (‰) ist die ^{13}C -Diskriminationsrate des jeweiligen Pflanzengewebes, das bei δ -49,1 ‰ angezogen worden ist. Es wurde unterstellt, daß die Diskriminierungsrate in beiden Kammern dieselbe war, da die gleichen Versuchsbedingungen herrschten. Die Diskriminierungsrate wurde nach FARQUHAR *et al.* (1989) berechnet:

$$\Delta_{Pflkon} = \left(\frac{\mathbf{d}_{kon} - \mathbf{d}_{Pflkon}}{1000 + \mathbf{d}_{Pflkon}} \right) * 1000 \quad (10)$$

wobei δ_{kon} der δ -Wert des CO_2 ist, der für die Kontrolle (-2,6 ‰) und für alle Pflanzen bis zum 4-Blatt-Stadium verwendet wurde.

Die Gewichtsanteile des Stickstoffs, der vor bzw. nach dem 4-Blatt-Stadium von der Pflanze aufgenommen worden war („alter“ N bzw. „neuer“ N), wurden nach einem ähnlichen Schema berechnet, wobei angenommen wurde, daß die Diskriminierungsrate der Pflanzen gegenüber ^{15}N vernachlässigbar ist (MARIOTTI, 1984):

$$N_{neu} = N_{tot} * \frac{{}^{15}N_{Pfl} - {}^{15}N_{nat}}{{}^{15}N_{mark} - {}^{15}N_{nat}} \quad (11)$$

N_{neu} ist dabei der nach dem 4-Blatt-Stadium aufgenommene N (mg), N_{tot} (mg) ist der Gesamtstickstoff der Pflanzenprobe, ${}^{15}N_{Pfl}$ ist der ^{15}N (atom%) in der Pflanze, ${}^{15}N_{nat}$ ist der ^{15}N (atom%) in der nicht markierten Pflanze und ${}^{15}N_{mark}$ ist der ^{15}N (atom%) in der mit ^{15}N angereicherten Nährlösung.

4.3 Statistische Berechnungen

Die Daten wurden varianzanalytisch mit dem Statistiksoftwarepaket SAS (Version 8.0, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) ausgewertet. Es wurde die *General Linear Model*-Prozedur mit den Faktoren Spezies und N-Stufe mit jeweils zwei Faktorstufen verwendet. Der Mittelwertvergleich erfolgte mit dem DUNCAN-Test über die Haupt- und Wechselwirkungen. Die Zahl der Wiederholungen war je nach untersuchtem Datensatz unterschiedlich. Details geben die Varianzanalysetabellen im Anhang.

5 ERGEBNISSE

5.1 Wachstumsanalyse

Die Trockenmasse der Pflanzen unterschied sich im Laufe des Versuches zwischen den beiden N-Stufen, wobei *L. perenne* zum jeweiligen Zeitpunkt eine höhere Masse erreichte als *F. rubra* (Abb. 5.1A). Die Unterschiede im Trockenmassezuwachs wurden dabei v. a. durch die jeweilige Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmt. Zu den einzelnen Entwicklungsstadien unterschieden sich die Pflanzen nur wenig in ihrer Masse (Abb. 5.1B), so daß nur teilweise (zum 3-, 4- und 6-Blatt-Stadium) ein signifikanter Unterschied zwischen den Spezies gefunden wurde ($0,02 < p < 0,17$). Ein Vergleich der Pflanzen aus den verschiedenen Varianten ist also ohne besondere Berücksichtigung der jeweiligen Masse zum gleichen Entwicklungsstadium gerechtfertigt.

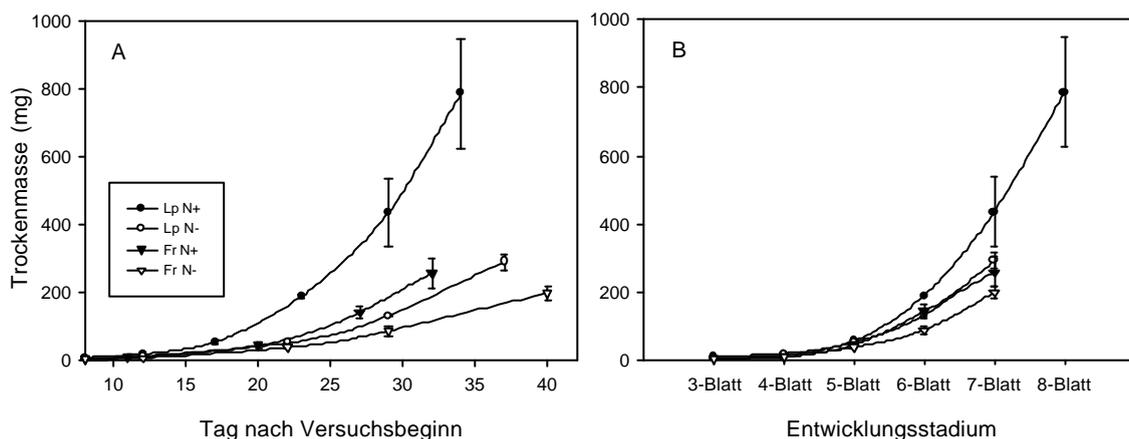


Abb. 5.1: Trockenmasse von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N- Versorgung (N-) in Abhängigkeit von der Zeit (A) bzw. dem Entwicklungsstadium (B) (Daten aus Exp A). $I = \pm 1$ Standardfehler ($n=2$).

Die relative Wachstumsrate (RGR) unterschied sich signifikant ($p < 0,05$) zwischen den N-Versorgungsstufen (Abb. 5.2). *L. perenne* erreichte bei hoher N-Versorgung (N+) eine 19,9 % höhere RGR als *F. rubra*, bei niedriger N-Versorgung (N-) war die RGR von *L. perenne* nur um 8,3 % gegenüber *F. rubra* erhöht.

In der physiologischen Komponente der RGR, der Nettoassimilationsrate (NAR), erwies sich *F. rubra* als leicht überlegen (Abb. 5.2), was sich auch in den darauffolgenden Experimenten (B und C) bestätigte. Die Unterschiede zwischen den Spezies in der RGR wurden jedoch von der morphologischen Komponente, dem Blattflächenverhältnis (LAR) bestimmt, das bei *L. perenne* deutlich höher war ($p < 0,05$), v. a. unter N+.

Das höhere LAR von *L. perenne* kam dabei nicht durch ein höheres Blattgewichtsverhältnis (LWR) zustande, sondern durch eine höhere spezifische Blattfläche (SLA) (Abb. 5.2). Das LWR war bei *F. rubra* unter beiden N-Stufen höher als bei *L. perenne* ($p < 0,05$). Unter N- blieb das LWR von *F. rubra* etwa gleich, während das von *L. perenne* kleiner wurde ($p < 0,05$), wodurch der Speziesunterschied im Blattflächenverhältnis unter N+ größer war als unter N-. In der SLA war *L. perenne* unter beiden N-Stufen gleichermaßen deutlich überlegen ($p < 0,01$).

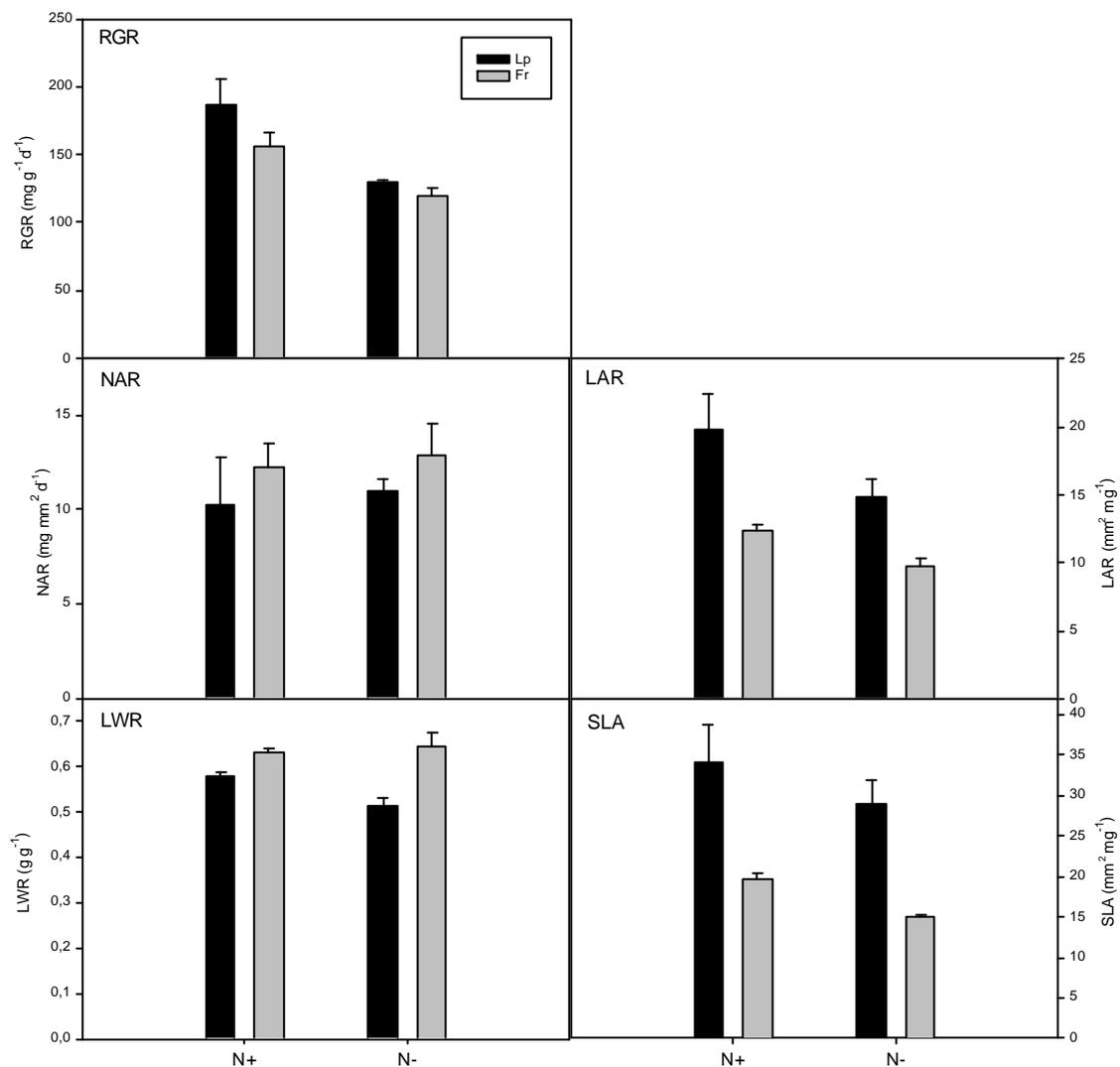


Abb. 5.2: Relative Wachstumsrate (RGR), Nettoassimilationsrate (NAR), Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtsverhältnis (LWR) und spezifische Blattfläche (SLA) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zwischen dem 3- und 7-Blatt-Stadium (Daten aus Exp A). I = + 1 Standardfehler (n=2).

Unter N+ erreichte also *L. perenne* durch seine höhere spezifische Blattfläche (SLA) eine größere relative Wachstumsrate (RGR); unter N- konnte *F. rubra* diesen Vorteil von *L. perenne* durch eine höhere Nettoassimilationsrate (NAR) und ein höheres Blattgewichtsverhältnis (LWR) weitgehend ausgleichen.

Die Biomasseverteilung auf Blattspreiten, Blattscheiden und Wurzeln zeigt, daß das höhere Blattgewicht in Bezug auf die Gesamttrockenmasse der Pflanze (LWR) von *F. rubra* mit einem niedrigeren Anteil der Wurzeln an der Trockenmasse verbunden war, während sich der Anteil der Blattscheiden am Gesamtgewicht zwischen den Varianten nicht unterschied (Tab. 5.1). Das Sproß-/Wurzelverhältnis war dementsprechend bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*. Bei beiden Spezies war dabei der Anteil der Wurzeln an der Trockenmasse unter N- erhöht. Während des Beobachtungszeitraumes (5- bis 7-Blatt-Stadium) war der Zuwachs der Wurzeltrockenmasse gegenüber dem der Sproßtrockenmasse bei *F. rubra* gegenüber *L. perenne* leicht erhöht, so daß *F. rubra* einen höheren Verteilungskoeffizienten (Zunahme an Wurzeltrockenmasse im Verhältnis zur Zunahme der Sproßtrockenmasse) besaß (Tab. 5.1). Das Sproß-/Wurzelverhältnis könnte sich deshalb bei längerer Versuchsdauer dem von *L. perenne* angleichen. Allerdings war diese Tendenz in den vorangegangenen Experimenten (A und B) nicht zu beobachten.

Tab. 5.1: Relativer Anteil der Blattspreiten, Blattscheiden und Wurzeln an der Trockenmasse, Sproß-/Wurzelverhältnis und Verteilungskoeffizient der Gesamtpflanze von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=10$, Verteilungskoeffizient: $n=2$).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Blattspreiten (%)	58,6 a	44,2 c	62,0 a	54,2 b
Blattscheiden (%)	14,9 a	14,4 a	15,7 a	13,1 a
Wurzeln (%)	26,5 c	41,4 a	22,3 c	32,7 b
Sproß-/Wurzelverhältnis	2,93 b	1,45 d	3,51 a	2,17 c
Verteilungskoeffizient	0,76 ab	0,74 b	1,11 ab	1,14 a

Das Sproßwachstum ist bei Gräsern auf die Größe der Blätter, die Blattbildungsrate und die Nebentriebbildung zurückzuführen. *L. perenne* hatte unter N+ eine höhere Sproßtrockenmasse als *F. rubra* bei einer ähnlich hohen Blattzahl und etwas weniger Trieben (Tab. 5.2). Unter N- schränkte *L. perenne* die Blattzahl stärker ein als *F. rubra* und erreichte so eine ähnlich hohe Sproßtrockenmasse bei gleicher Triebzahl. *L. perenne* besaß also größere Blätter als *F. rubra* und unter geringer N-Versorgung eine geringere Blattzahl.

Der relative Zuwachs der Blattfläche (RLGR) über den Versuchszeitraum (3- bis 7-Blatt-Stadium) unterschied sich hauptsächlich zwischen den N-Stufen und war mit guter N-Versorgung bei *L. perenne* etwas höher als bei *F. rubra* (Tab. 5.2), was den Unterschieden zwischen

den Varianten in der relativen Wachstumsrate entsprach. Ähnlich verhielt es sich mit der relativen Blatterscheinungsrate (RLPR).

Tab. 5.2: Blattfläche, Trockenmasse des Sprosses, Zahl der Blätter und Triebe einer Pflanze zum Zeitpunkt des 7-Blatt-Stadiums, relative Wachstumsrate der Blattfläche (RLGR) und relative Blatterscheinungsrate (RLPR) zwischen dem 3- und 7-Blatt-Stadium von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp A). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=20$; RLGR, RLPR: $n=2$).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Blattfläche (mm ²)	8057 a	3056 bc	3496 b	1817 c
Sproßmasse (mg TM)	314,0	149,5	216,7	151,5
Blätter (Anzahl)	30 a	21 b	33,7 a	29,3 a
Triebe (Anzahl)	11 b	7 c	13 a	6 c
RLGR (mm ² mm ⁻² d ⁻¹)	0,188 a	0,113 b	0,167 a	0,118 b
RLPR (n n ⁻¹ d ⁻¹)	0,108 a	0,068 c	0,096 b	0,071 c

Für den Stoffwechsel der Pflanze sind die Blattfläche und die Wurzeloberfläche von größerer Bedeutung als das Sproß-/Wurzelverhältnis. *F. rubra* hatte zwar einen niedrigeren Anteil von Wurzelmasse an Gesamttrockenmasse der Pflanze, aber keine geringere Wurzeloberfläche als *L. perenne* (Tab. 5.3). *F. rubra* bildete also je Einheit Trockenmasse eine größere Wurzeloberfläche als *L. perenne*. Möglich wurde das durch eine geringere Dichte der Wurzeln, so daß für den Aufbau des gleichen Wurzelvolumens weniger Masse benötigt wurde. Der mittlere Durchmesser der Wurzeln unterschied sich dagegen nicht zwischen den Spezies. Auch unter N- hatten die Wurzeln eine niedrigere Dichte, jedoch wurde dadurch die spezifische Wurzeloberfläche nicht signifikant beeinflusst (Tab. 5.3).

Tab. 5.3: Wurzeloberfläche, -trockenmasse, spezif. Wurzeloberfläche, mittlerer Durchmesser und Wurzeldichte (jeweils gemittelt aus 5- und 6-Blatt-Stadium) von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=10$).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Wurzeloberfläche (mm ²)	10953 a	9775 a	10200 a	9840 a
Wurzeltrockenmasse (mg)	45,7 a	46,0 a	32,8 a	30,1 a
spezif. Oberfläche (mm ² mg ⁻¹)	266 b	231 b	378 a	364 a
mittlerer Durchmesser (mm)	0,21 a	0,20 ab	0,21a	0,17 b
Dichte (mg mm ⁻³)	0,055 a	0,076 a	0,046 b	0,059 b

5.2 Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt

F. rubra hatte eine höhere Sproßphotosynthese je Einheit Blattfläche als *L. perenne* ($p < 0,001$) (Abb. 5.3) und eine niedrigere Sproßphotosynthese auf die Trockenmasse bezogen ($p < 0,05$). Die N-Stufe hatte einen nur geringen Einfluß auf die blattflächenbezogene Photosyntheseleistung ($p < 0,05$) und einen deutlichen Einfluß auf die massebezogene Photosynthese ($p < 0,001$). *F. rubra* hatte unter N+ eine deutlich höhere Sproßrespiration als *L. perenne*, unter N- unterschied sich die Sproßrespiration zwischen den Spezies kaum. Die Wurzelrespiration war unter beiden N-Stufen bei *F. rubra* höher ($p < 0,05$), deutlicher jedoch unter N+.

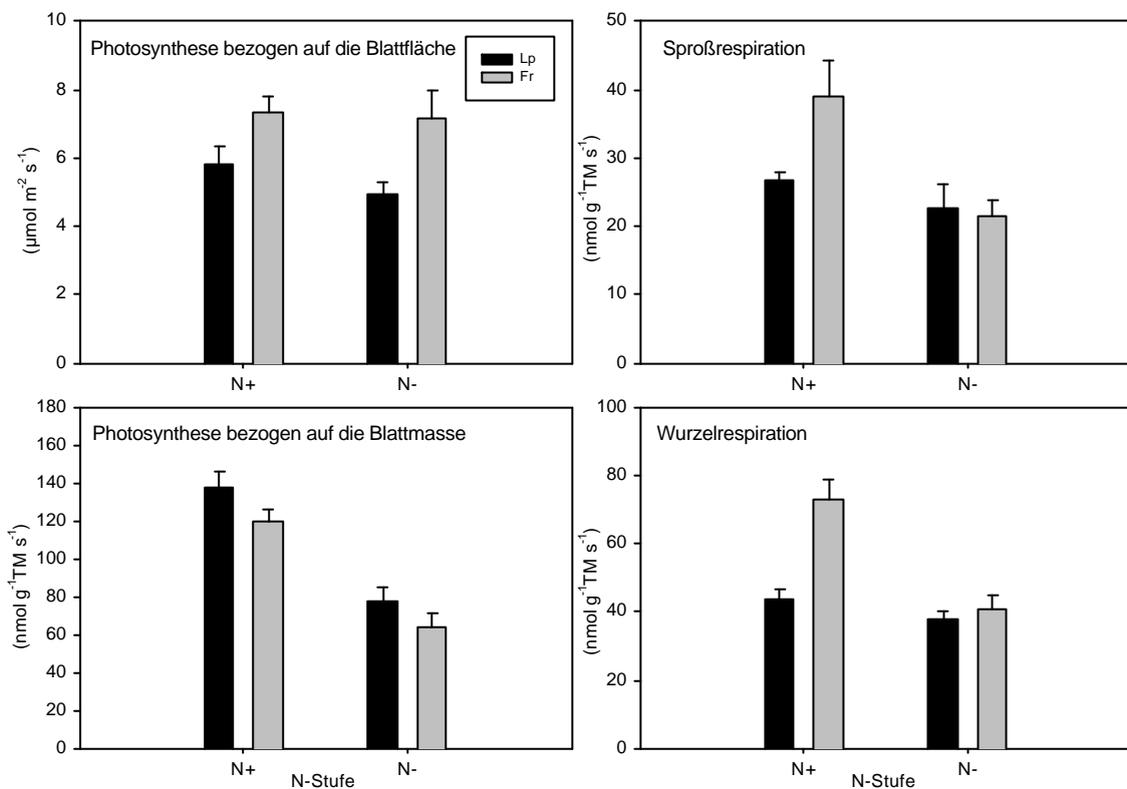


Abb. 5.3: Sproßphotosynthese, Sproßrespiration und Wurzelrespiration von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). I = + 1 Standardfehler, gemittelt über die Meßtermine (n=5 je Meßtermin).

Eine Bilanzierung der Kohlenstoffgewinne und –verluste für die gesamte Pflanze zeigt, daß die berechnete Bruttophotosynthese, auf die pflanzliche Trockenmasse bezogen, sich zwischen den Spezies nicht unterschied, sondern nur von der N-Versorgung beeinflusst wurde (Abb. 5.4). Durch die Unterschiede in der Biomasseverteilung und in den Respirationraten unterschied sich jedoch der Anteil des Kohlenstoffes, der für das Wachstum verwendet werden konnte. Unter N+ konnte *F. rubra* dadurch nur 65 % der Kohlenstoffmenge von *L. perenne* für das Wachstum verwenden. Unter niedriger N-Versorgung war die Kohlenstoffbilanz der beiden Spezies nahezu identisch (Abb. 5.4).

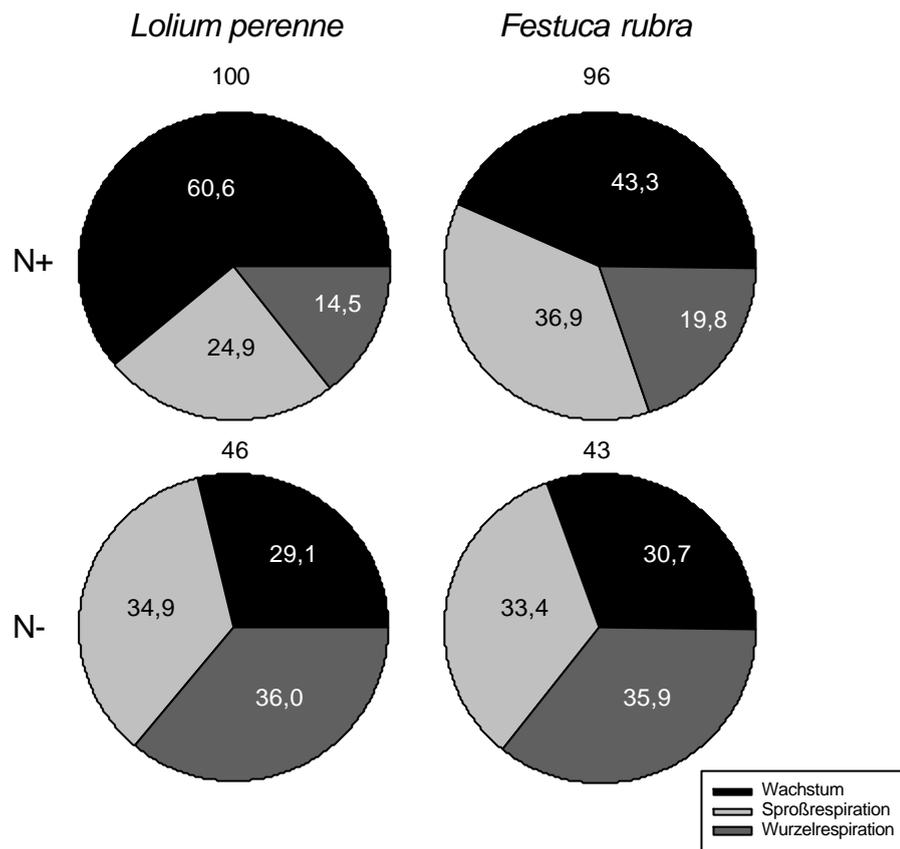


Abb. 5.4: Kohlenstoffbilanz von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) (Daten aus Exp C). Die Werte über den Kreisdiagrammen stellen die Bruttphotosynthese je Einheit Trockenmasse der Gesamtpflanze relativ zur Variante „*L. perenne* N+“ dar.

Bei diesen Ergebnissen muß jedoch berücksichtigt werden, daß der über die Gaswechsellmessungen berechnete Kohlenstoffgewinn nicht mit dem C-Zugewinn übereinstimmte, der über die C-Analyse in der Trockenmasse ermittelt wurde (Tab. 5.4).

Tab. 5.4: Nettokohlenstoffgewinn von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) berechnet aus der Bilanz der Gaswechsellmessungen, der Differenz der Kohlenstoffmenge in der pflanzlichen Trockenmasse und die aus den Gaswechsellmessungen berechnete Bruttphotosynthese absolut ($\text{mg C g}^{-1} \text{ TM d}^{-1}$) und relativ (in Klammern) zur Variante „*L. perenne* N+“. (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Bilanz Gaswechsel	50,6 (100)	10,9 (22)	33,1 (65)	11,8 (23)
Bilanz Kohlenstoffanalyse	75,3 (100)	32,4 (43)	70,0 (93)	35,0 (46)
Bruttphotosynthese	84,4 (100)	38,5 (46)	81,5 (96)	36,4 (43)

Die tatsächliche mittlere Kohlenstoffzunahme in der pflanzlichen Trockenmasse lag bei allen Varianten deutlich über der Menge, die aus den Gaswechsellmessungen als Nettokohlenstoffgewinn berechnet wurde. Auch stimmte das Verhältnis der Werte aus den einzelnen Varianten

nicht überein. Die Kohlenstoffbilanz, die aus den Gaswechselfmessungen berechnet wurde, war für N- und für *F. rubra* unter N+ im Verhältnis zu *L. perenne* unter N+ zu niedrig (Tab. 5.4). Dagegen stimmte das Verhältnis der Varianten untereinander zwischen dem aus der C-Analyse berechneten Kohlenstoffgewinn und der Bruttophotosynthese überein. Möglicherweise sind diese beiden Werte also relativ zuverlässig, so daß sich die Differenz aus diesen beiden Werten, also der Anteil des Kohlenstoffs, der veratmet worden ist, sich zwischen den Varianten gar nicht unterschied. Die Respirationsmessungen waren also vermutlich zu ungenau.

Der Anteil des Kohlenstoffs an der Trockenmasse der Pflanze war für *F. rubra* signifikant höher ($p < 0,01$) als für *L. perenne* (Abb. 5.5). Das ließ sich auf Unterschiede in der C-Konzentration der Sproßmasse zurückführen, während sich die C-Konzentration der Wurzeln zwischen den Varianten nicht signifikant unterschied. Für den Aufbau von 1 g Trockenmasse benötigt *F. rubra* daher unabhängig von der N-Stufe 10 mg C mehr als *L. perenne*.

F. rubra hatte einen signifikant höheren Trockenmasseanteil an der Frischmasse ($p < 0,01$) als *L. perenne*. Vor allem der Trockenmasseanteil des Sprosses unterschied sich deutlich zwischen den Spezies und N-Stufen (jeweils $p < 0,001$).

Die N-Konzentrationen in der pflanzlichen Trockenmasse unterschieden sich deutlich zwischen den N-Versorgungsstufen ($p < 0,001$), während die Speziesunterschiede eher gering waren. In der Sproßmasse hatte *F. rubra* unter beiden N-Stufen etwas geringere N-Konzentrationen als *L. perenne*, während die N-Konzentration in der Wurzelmasse bei dieser Spezies etwas höher war (Abb. 5.5). Der Trend zu einer höheren N-Konzentration in der Wurzelmasse von *F. rubra* trat auch in den Experimenten A und B auf. Die N-Gehalte im Sproß waren in diesen Experimenten bei *F. rubra* z. T. höher als bei *L. perenne*.

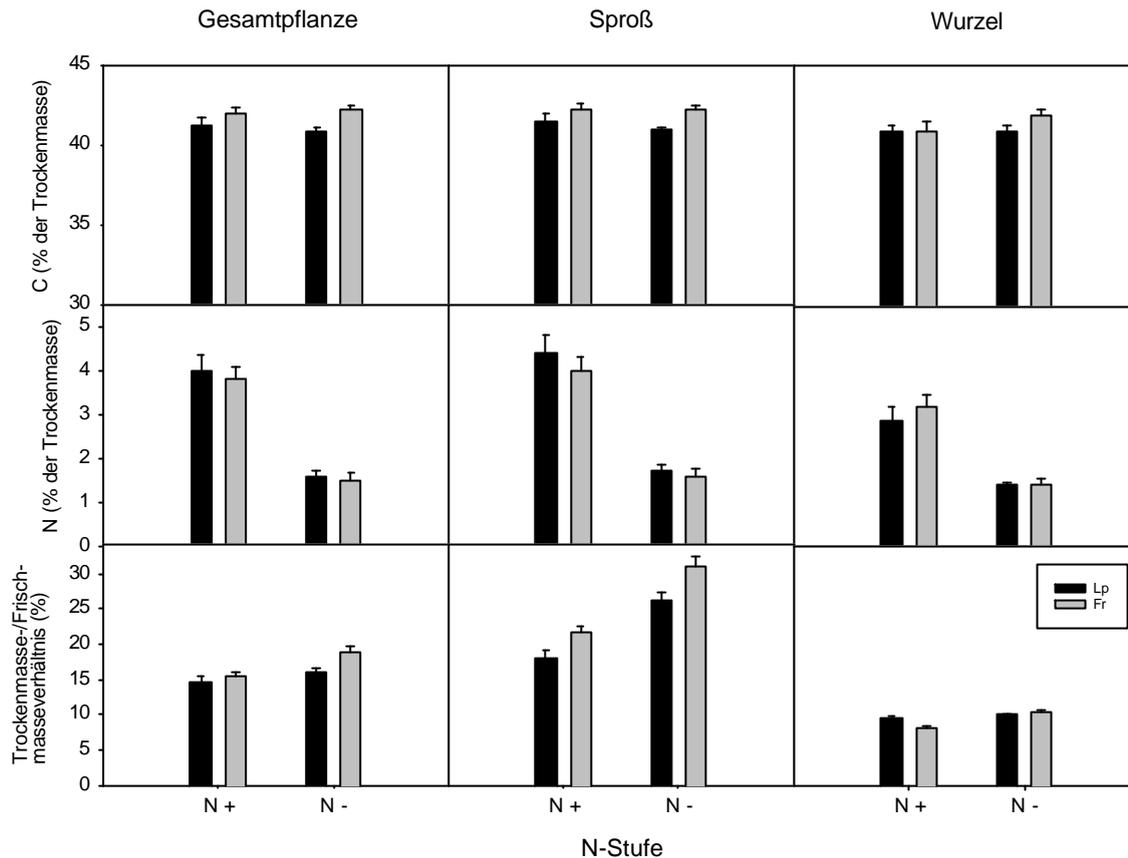


Abb. 5.5: C-Konzentration, N-Konzentration und der Trockenmasseanteil an der Frischmasse der Gesamtpflanze, des Sprosses und der Wurzel von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). I = + 1 Standardfehler (n=10).

Bei beiden Spezies war der Anteil des Sprosses am Gesamtstickstoff der Pflanze unter N+ höher als unter N- (Tab. 5.5). Bei reduzierter N-Versorgung hatte *F. rubra* gegenüber *L. perenne* einen signifikant höheren Anteil des Stickstoffs im Sproß.

Tab. 5.5: Relativer Anteil des Stickstoffes von Sproß und Wurzel am Gesamt-N der Pflanze von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C; 5- bis 7-Blatt-Stadium). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ (n=10).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Sproß (%)	80,7 a	63,0 c	81,2 a	69,5 b
Wurzel (%)	19,3 c	37,0 a	18,8 c	30,5 b

Die photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) war unter N- gegenüber N+ deutlich erhöht ($p < 0,01$), unterschied sich aber nicht zwischen den Spezies (Abb. 5.6). In der Trockenmassebildung je Einheit inkorporiertem N, der N-Effizienz (NP), ließ sich weder ein Unterschied zwischen den Spezies noch zwischen den N-Stufen absichern.

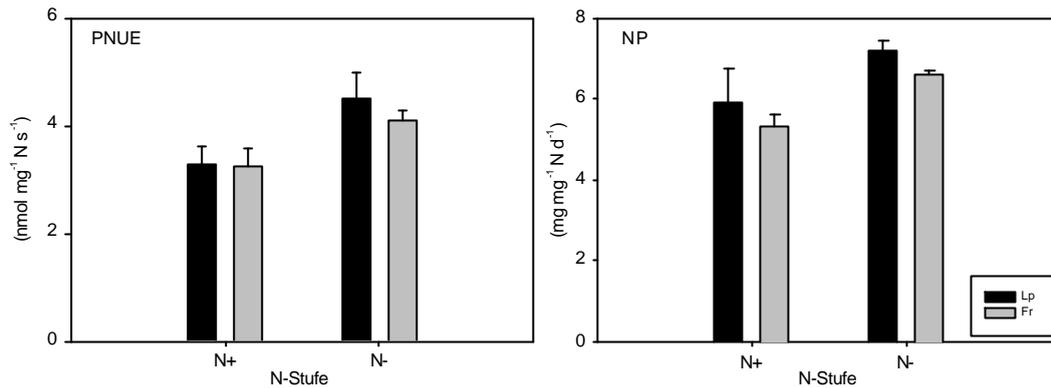


Abb. 5.6: Photosynthetische N-Ausnutzung (PNUe) und N-Effizienz (NP) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C (PNUe) und B (NP); 5- bis 7-Blatt-Stadium). I = + 1 Standardfehler (PNUe: n=10; NP: n=2).

5.3 Blattphotosynthese und –struktur

Die Photosyntheserate der Einzelblätter unterschied sich nicht signifikant zwischen den Spezies (Abb. 5.7). Die Spezies reagierten aber sehr unterschiedlich auf die N-Versorgung ($p < 0,001$). Bei *L. perenne* ging die Photosyntheserate unter reduzierter N-Versorgung um die Hälfte zurück, bei *F. rubra* blieb die Photosynthese unabhängig von der N-Versorgung auf dem gleichen Niveau. *L. perenne* hatte damit unter N+ eine höhere Photosyntheserate als *F. rubra* und unter N- eine niedrigere. Die Respirationsrate war bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne* und unterschied sich unter beiden N-Stufen signifikant ($p < 0,001$) zwischen den Spezies, während die N-Stufe keinen Einfluß hatte (Abb. 5.7).

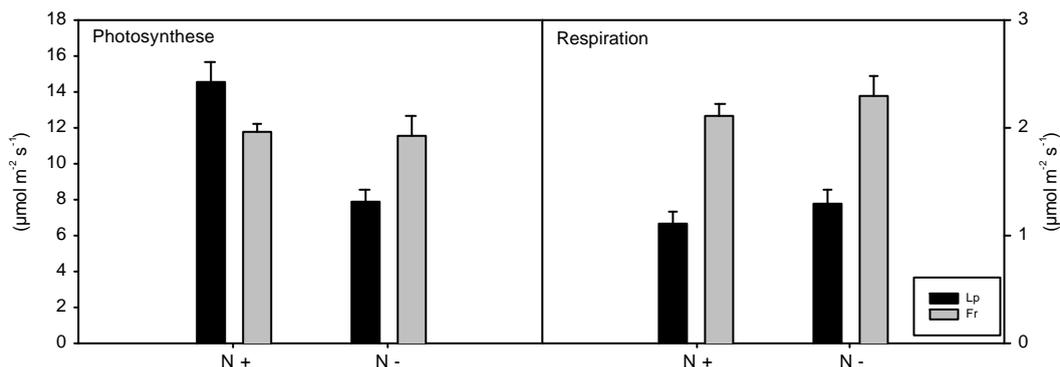


Abb. 5.7: Photosynthese und Respiration (530 bzw. $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) gemittelt über die Blätter 3 bis 6 des Haupttriebes von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C). I = + 1 Standardfehler (n=40).

Auf das Blattgewicht bezogen war die Photosyntheserate beider Spezies unter N+ höher als unter N- (Abb. 5.8). *L. perenne* hatte dabei unter N+ eine deutlich höhere Photosyntheserate als *F. rubra*, unter N- lagen die Photosyntheseraten beider Spezies auf ähnlichem Niveau. Die

Respirationsrate war auch auf das Blattgewicht bezogen für *F. rubra* unter beiden N-Stufen höher als für *L. perenne*.

Die photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) der Blätter war im Mittel beider N-Stufen bei *L. perenne* höher als bei *F. rubra* ($p < 0,01$) (Abb. 5.8). Unter N+ war die PNUE bei *L. perenne* deutlich höher als bei *F. rubra*, während sie unter N- bei beiden Spezies auf gleichem Niveau lag. Die Spezies reagierten dabei unterschiedlich auf die N-Versorgung. Bei *L. perenne* war die PNUE unter N+ leicht höher als unter N-, bei *F. rubra* dagegen war sie unter N+ deutlich niedriger als unter N- ($p < 0,05$).

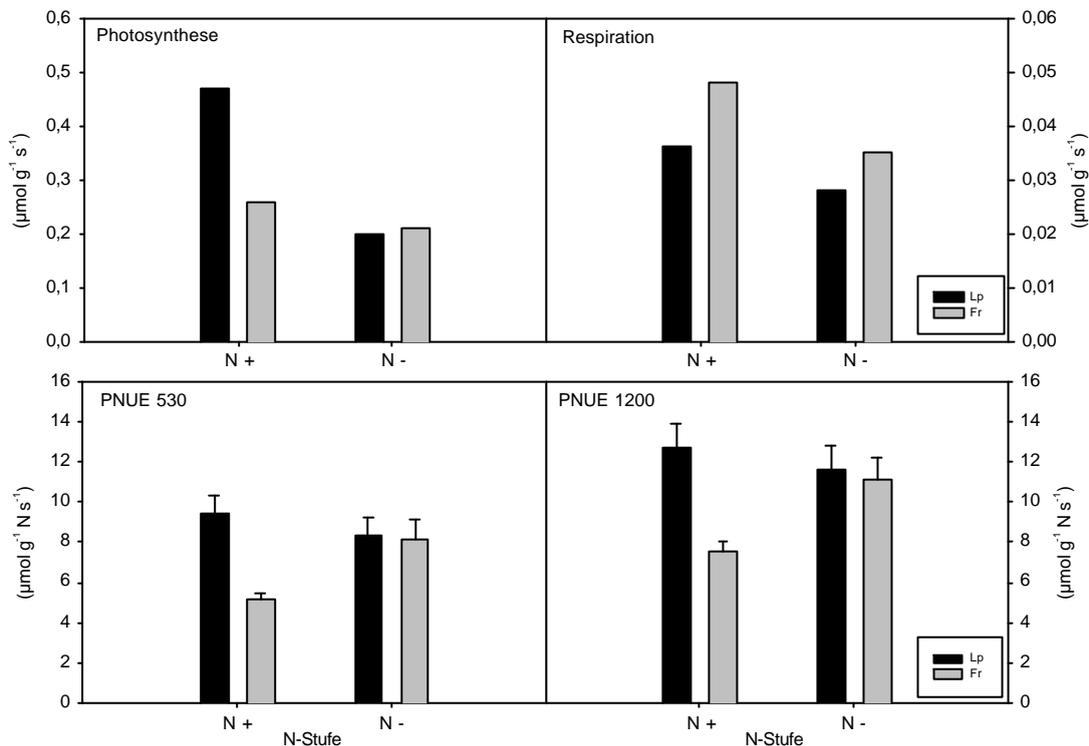


Abb. 5.8: Photosynthese und Respiration (530 bzw. 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) und photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) bei ambienten Lichtverhältnissen (530 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) und bei Lichtsättigung (1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Die Photosynthese- und Respirationsdaten wurden über die Blätter 3 bis 6 gemittelt, die Daten zur PNUE über die Blätter 3 bis 6 und über die im Abstand von 3 Tagen aufeinanderfolgenden Meßtermine. (Daten aus Exp C). I = + 1 Standardfehler (n=14).

Die N-Konzentrationen der Blattockenmasse unterschieden sich nur zwischen den N-Versorgungsstufen signifikant (Tab. 5.6), aber nicht zwischen den Spezies. Auf die Blattfläche bezogen war die N-Menge bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*, was durch die niedrigere spezifische Blattfläche (SLA) dieser Spezies verursacht war (Tab. 5.7). Die Kohlenstoffkonzentration in der Trockenmasse der Blätter war bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*. Der Trockenmasseanteil im Verhältnis zur Frischmasse war ebenfalls bei *F. rubra* höher. Er war außerdem bei beiden Spezies unter N- deutlich höher als unter N+.

Tab. 5.6: Stickstoffgehalt (N), Chlorophyllgehalt, Kohlenstoffgehalt (C) und Trockenmasseanteil (TM-Anteil) des jeweils jüngsten ausgewachsenen Blattes des Haupttriebes (gemittelt über die Blätter 3 bis 6) von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten gemittelt aus Exp A, B und C). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=20$).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
N (% der TM)	4,7 a	2,9 b	4,0 a	2,6 b
N (g m^{-2})	1,3 b	1,0 b	2,3 a	2,0 a
Chlorophyll (g m^{-2})	0,38 b	0,19 c	0,51 a	0,31 b
C (% der TM)	40,4 b	40,3 b	41,0 ab	41,4 a
TM-Anteil (% der FM)	17,7 c	25,2 a	22,4 b	27,8 a

Die spezifische Blattfläche (SLA) der Blätter war bei *L. perenne* höher als bei *F. rubra* und bei beiden Spezies unter N+ höher als unter N- (Tab. 5.7). Die SLA wird dabei von zwei Faktoren beeinflusst, der Blattdichte (Trockenmasse je Blattvolumen) und der Dicke der Blätter. Hier wurden die Unterschiede in der SLA durch verschiedene Blattdichten beeinflusst, während sich die Blattdicke zwischen den Varianten kaum unterschied. Nur bei *F. rubra* war die Blattdicke unter N- erhöht (Tab. 5.7). Hierbei sollte allerdings berücksichtigt werden, daß die Blattdicke aus der projizierten Blattfläche und der Blattquerschnittsfläche berechnet wurde. Dadurch wird die Blattdicke auch von der Faltung des Blattes beeinflusst (s. Abb. 5.9). Berechnet man die Blattdicke statt aus der projizierten Blattfläche aus der bildanalytisch am Mikroskop ermittelten Blattfläche, ergeben sich keine Unterschiede in der Blattdicke zwischen den Spezies (Tab. 5.7). Unter N+ ist die Blattdicke dagegen bei beiden Spezies höher als unter N-.

Tab. 5.7: Spezifische Blattfläche (SLA), Blattdichte und Blattdicke (berechnet aus projizierter bzw. nicht projizierter Blattfläche) gemittelt über die Blätter 4 bis 6 des Haupttriebes von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=6$).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
SLA ($\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$)	34,4 a	20,4 b	17,4 b	10,0 c
Blattdichte (mg mm^{-3})	0,14 c	0,31 b	0,27 b	0,38 a
Blattdicke _{proj} (mm)	0,22 b	0,20 b	0,22 b	0,31 a
Blattdicke _{nproj} (mm)	0,19 a	0,14 b	0,18 a	0,13 b

In Abb. 5.9 ist die Anatomie der Blätter anhand der einzelnen Gewebeanteile am Blattquerschnitt dargestellt. *L. perenne* hatte gegenüber *F. rubra* einen größeren Anteil Epidermis an der Querschnittsfläche ($p < 0,001$), weniger Mesophyll ($p < 0,01$) und weniger Interzellularraum ($p < 0,001$). Der Anteil an Leitbündeln und Fasern unterschied sich nicht nachweislich zwischen den Spezies. Jedoch hatte *L. perenne* eine höhere Anzahl an Leit- und Faserbündeln je Blatt als *F. rubra* (je $p < 0,001$).

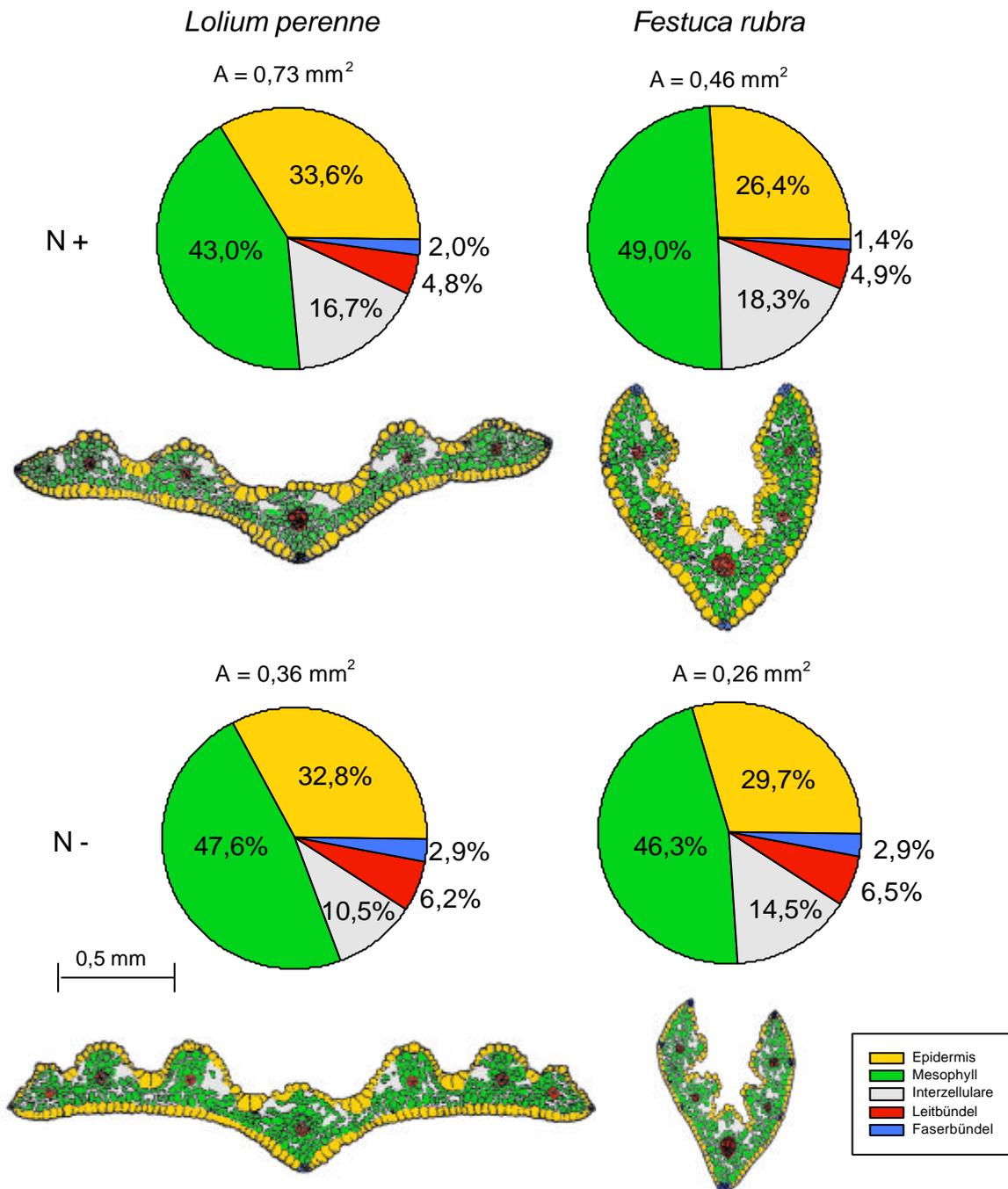


Abb. 5.9: Relative Flächenanteile der Gewebe der Blätter 4 bis 6 des Haupttriebes (n=24) und Blattquerschnitte von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). A = Blattquerschnittsfläche (mm²). (Daten aus Exp B).

Der Anteil an Leitbündeln und Faserbündeln war unter N- höher als unter N+ (je $p < 0,001$), ihre Querschnittsfläche war absolut aber geringer. Der Anteil des Interzellularraums war unter N- niedriger als unter N+ ($p < 0,001$), was bei *L. perenne* stärker ausgeprägt war als bei *F. rubra* ($p < 0,05$). Auf den Epidermis- und den Mesophyllanteil wirkte die N-Versorgung bei den Spezies unterschiedlich. Der Epidermisanteil war bei *F. rubra* im Gegensatz zu *L. perenne* unter N- höher als unter N+ ($p < 0,01$). Der Anteil an Mesophyll war unter N+ bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*, während er unter N- bei *L. perenne* höher war ($p < 0,001$).

Die Lebensdauer der Blätter wurde am Abfall der Photosyntheseraten mit der Zeit abgelesen (Abb. 5.10). Anhand dieser Daten ließ sich die potentielle Lebensdauer der Blätter 3 und 4 des Haupttriebes mit Hilfe einer Regressionsgeraden näherungsweise berechnen (Tab. 5.8). Der Rückgang der Photosyntheseleistung war bei *L. perenne* unter N+ stärker ausgeprägt als unter N-. Bei *F. rubra* dagegen war der Rückgang unter N- stärker als unter N+. Dementsprechend hatte *L. perenne* unter N+ eine niedrigere Blattlebensdauer als unter N-; bei *F. rubra* war die Blattlebensdauer unter N+ höher als unter N-. Unabhängig von der N-Stufe war die Blattlebensdauer von *F. rubra* höher als die von *L. perenne*.

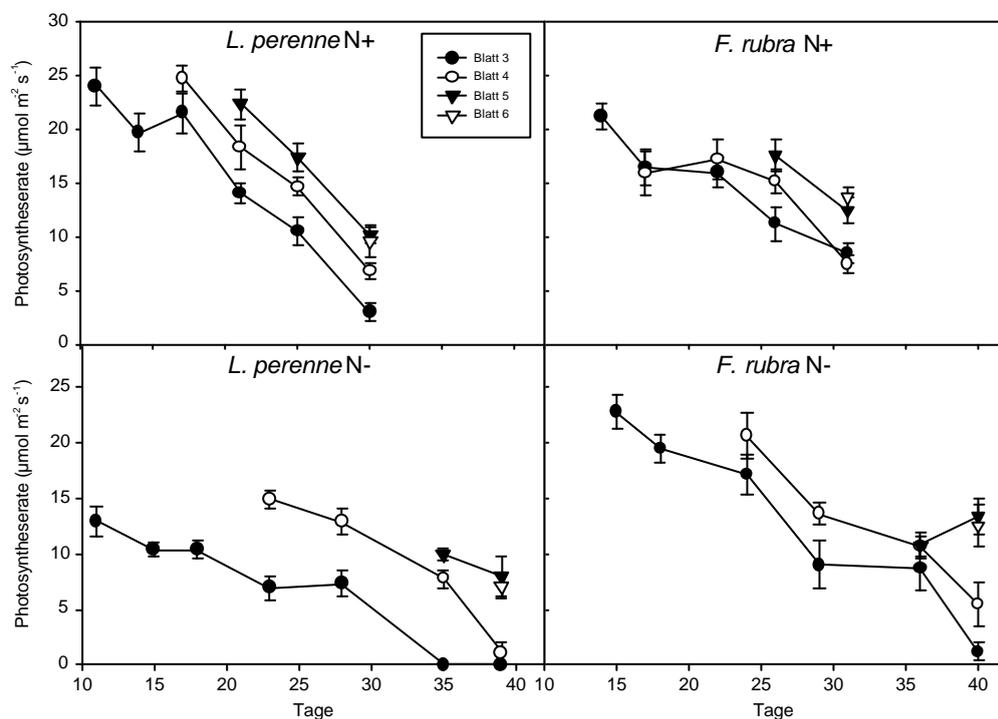


Abb. 5.10: Photosyntheseraten bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$) über die Zeit (Tage nach Versuchsbeginn) der Blätter 3 bis 6 des Haupttriebes von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C). $I = \pm 1$ Standardfehler ($n=10$). Wegen der besseren Übersichtlichkeit der Abbildung wurden die Regressionsgeraden für die Blätter 3 und 4 nicht eingetragen, sondern es wird auf Tab. 5.8 verwiesen.

Tab. 5.8: Berechnete Photosyntheserate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) zum Zeitpunkt, an dem das Blatt ausgewachsen ist, durchschnittlicher täglicher Abfall der Photosyntheserate (Steigung der Geraden; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{d}^{-1}$), Blattlebensdauer (d) und Bestimmtheitsmaß der an die Photosynthesewerte angepaßten Gerade für *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp C, gemittelt über Blatt 3 und 4).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
Photosyntheserate	25,4	15,4	19,2	21,6
Photosyntheseabfall	-1,22	-0,66	-0,68	-0,83
Blattlebensdauer	21,1	24,4	28,1	26,1
Bestimmtheitsmaß (r^2)	0,97	0,93	0,82	0,94

5.4 Kohlenstoff- und Stickstoffretranslokation

Bei allen Varianten (beide Spezies und beide N-Stufen) fand eine Retranslokation von Stickstoff aus dem Blatt statt, sobald es ausgewachsen war (Abb. 5.11A). Bei *F. rubra* war die Retranslokationseffizienz (Anteil des ursprünglich vorhandenen N bzw. C, der retransloziert wurde) unter N+ etwas schwächer ausgeprägt als bei den anderen Varianten. Darüber hinaus waren keine Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen zu erkennen. Neben Stickstoff wurde bei *L. perenne* ebenfalls Kohlenstoff ausgelagert, sobald das Blatt ausgewachsen war. Bei *F. rubra* unter N+ dagegen blieb die Kohlenstoffmenge im Blatt während des Versuchszeitraumes in etwa gleich, während bei N- eine Auslagerung von Kohlenstoff ab dem 5-Blatt-Stadium stattfand. Im Durchschnitt lag die Retranslokationseffizienz von Stickstoff bei 65 % und von Kohlenstoff bei 29 %. Bei diesen Daten muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Blattseneszenz der Varianten zu vergleichbaren Entwicklungsstadien der Pflanzen nicht gleich weit fortgeschritten war. Das dritte Blatt war zum Ende des Versuchszeitraumes nur bei *L. perenne* unter N- vollständig seneszent (s. Abb. 5.10).

Eine Retranslokation des „alten“ Stickstoffs und Kohlenstoffs (der zum 4-Blatt-Stadium in der Pflanze bereits inkorporiert war) erfolgte bei beiden Spezies und unter beiden N-Stufen, sobald das Blatt (hier das 3. Blatt des Haupttriebes) ausgewachsen war (Abb. 5.11B). Die Retranslokation von Stickstoff aus den Blättern unter N- war zunächst schneller als aus den Blättern unter N+. Bei *F. rubra* blieb die Retranslokationseffizienz unter N+ während des Versuchszeitraumes unter der der anderen Varianten (Abb. 5.11B). Die Retranslokation von Kohlenstoff aus den Blättern war mit durchschnittlich 57 % zum 7-Blatt-Stadium insgesamt geringer als die von Stickstoff mit durchschnittlich 81 %. Die Varianten unterschieden sich

kaum in ihrer Retranslokationseffizienz, nur bei *F. rubra* unter N+ war die Retranslokationseffizienz gegenüber den anderen Varianten geringer.

Trägt man die Retranslokationseffizienz des „alten“ Stickstoffs bzw. Kohlenstoffs gegen die berechnete Blattlebensdauer des dritten Blattes ab (Abb. 5.11C), so zeigt sich, daß sich die Retranslokationseffizienz von Stickstoff zwischen den Varianten kaum unterschied. Die Retranslokation von Stickstoff hing also bei allen Varianten gleichermaßen von der Seneszenz der Blätter ab. Die Retranslokationseffizienz von Kohlenstoff war auch in Abhängigkeit der Blattlebensdauer bei *F. rubra* unter N+ etwas niedriger als bei den anderen Varianten und bei *L. perenne* unter N+ am höchsten.

Bei der Versuchsvariante, bei der das dritte Blatt des Haupttriebes abgedunkelt wurde, sobald es ausgewachsen war, wurde die Seneszenz dieses Blattes zu einem für alle Varianten vergleichbaren Stadium induziert. In der Retranslokationseffizienz von Stickstoff aus diesem Blatt ließen sich Unterschiede zwischen den Spezies und N-Stufen beobachten (Abb. 5.11D). Zunächst (zum 5-Blatt-Stadium) war die Retranslokation unter N- weiter fortgeschritten als unter N+. Am Ende des Versuchszeitraumes zum 7-Blatt-Stadium war die Retranslokationseffizienz unter beiden N-Stufen bei *L. perenne* mit 77 % niedriger als bei *F. rubra* mit 90 %. Bei *F. rubra* war die Retranslokationseffizienz unter N- (97 %) eindeutig höher als unter N+ (83 %), während sich die Retranslokationseffizienz von *L. perenne* nicht zwischen den N-Stufen unterschied. Die Retranslokationseffizienz von Kohlenstoff war auch hier mit durchschnittlich 58 % deutlich geringer als die von Stickstoff. Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen ließen sich hier nicht erkennen (Abb. 5.11D).

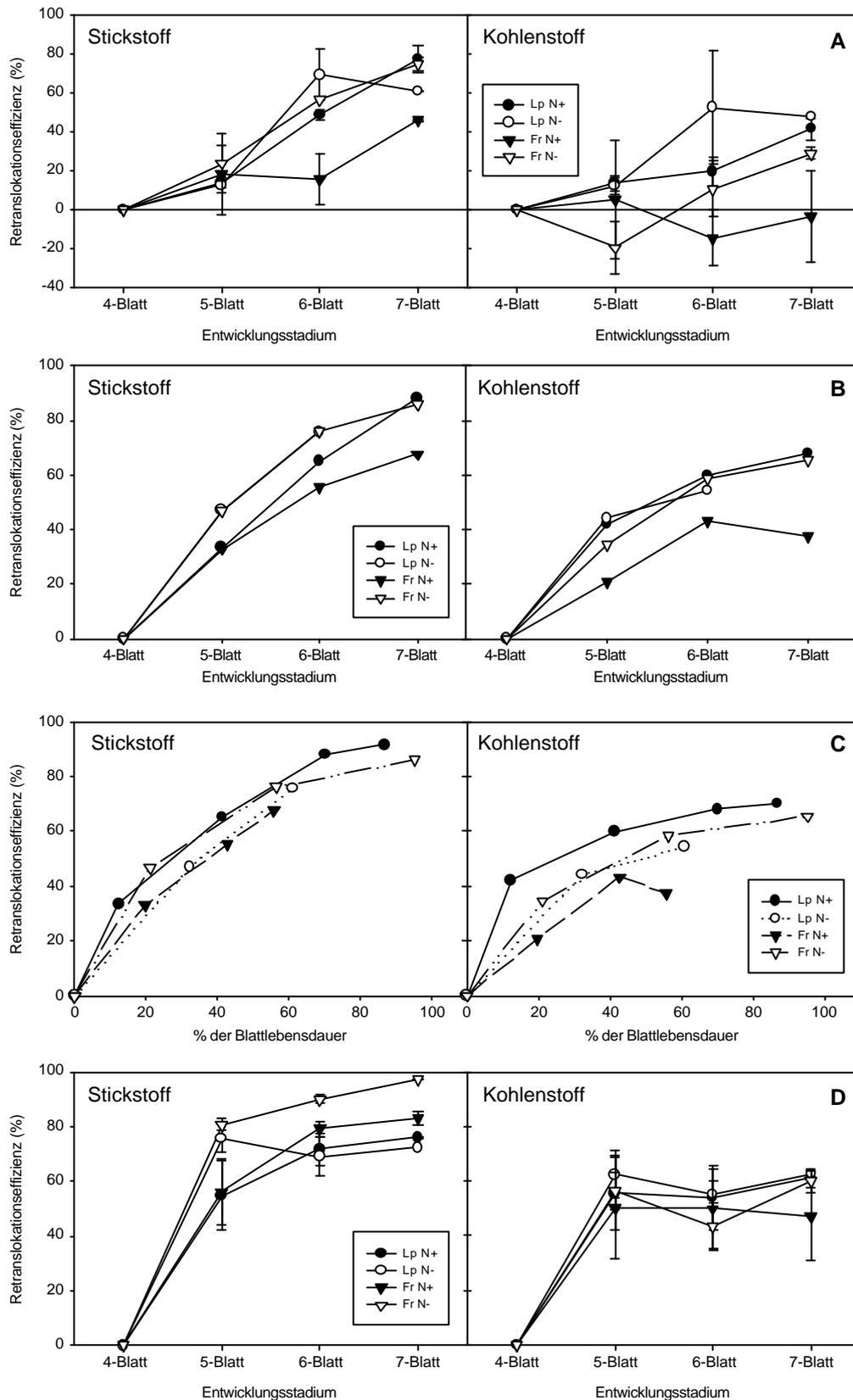


Abb. 5.11: Retranslokationseffizienz des gesamten N und C am Beispiel des 3. Blattes am Haupttrieb in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (A), des „alten“ N und C in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (B), des „alten“ N und C in Abhängigkeit der Blattlebensdauer (C) und des gesamten N und C des abgedunkelten Blattes in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (D) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* (Fr) unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B). I = \pm 1 Standardfehler (n=2).

Die offenbar potentiell höhere Retranslokationseffizienz von Stickstoff bei *F. rubra*, wie sie sich aus Abb. 5.11D ablesen läßt, kann zu einer deutlich höheren Verweildauer des Nährstoffes in der Pflanze führen. Die Modellrechnung (Tab. 5.9) zeigt, daß sich für *F. rubra* gegenüber *L. perenne* unter N+ eine leicht höhere Verweildauer von Stickstoff ergibt und unter N- eine etwa zehnfach erhöhte Verweildauer. Trotz der nur sehr geringen Speziesunterschiede in der N-Effizienz ergibt sich damit über einen längeren Zeitraum berechnet eine einhalbfach höhere N-Ausnutzung bei *F. rubra* gegenüber *L. perenne* unter N+ und eine neunfach erhöhte N-Ausnutzung unter N- (Tab. 5.9).

Tab. 5.9: Durchschnittliche Verweildauer (MRT) von Stickstoff, N-Effizienz (NP) der Pflanze und N-Ausnutzungseffizienz (NUE) der Pflanze von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). (Daten aus Exp B (NP) bzw. C (MRT)).

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>	
	N+	N-	N+	N-
MRT (d)	106	102	190	1016
NP (g g ⁻¹ N d ⁻¹)	5,9	7,2	5,3	6,6
NUE (g g ⁻¹ N)	627	735	1011	6718

Bei diesen Werten sollte man berücksichtigen, daß es sich bei der Verweildauer um einen theoretisch berechneten Wert handelt (vgl. Abschnitt 4.2.1). Voraussetzung für eine Berechnung der Verweildauer ist eigentlich, daß die Pflanzen sich in einem Zustand des Biomassegleichgewichtes befinden, d. h. das Biomassezuwachs und -verluste sich in etwa die Waage halten. In den hier durchgeführten Experimenten lag dagegen ein nahezu exponentielles Wachstum vor. Die absolute Höhe der Verweildauer in der Pflanze muß deshalb nicht den hier berechneten Werten entsprechen; ein Vergleich zwischen den Spezies und N-Stufen kann mit diesen Berechnungen aber durchaus durchgeführt werden.

Der zum Zeitpunkt des 4-Blatt-Stadiums in die Pflanzen vorhandene Stickstoff („alter“ Stickstoff) wurde während des weiteren Wachstums innerhalb der Pflanzen umverteilt (Abb. 5.12). Der Anteil an „altem“ Stickstoff in den älteren Blättern (1 bis 3) des Haupttriebes nahm bei allen Varianten (bei beiden Spezies und unter beiden N-Stufen) ab, besonders stark zwischen dem 4- und 5-Blatt-Stadium, danach etwas schwächer ausgeprägt. Der Anteil an „altem“ Stickstoff in den jüngeren Blättern des Haupttriebes nahm dagegen zu, ebenfalls v. a. zwischen dem 4- und 5-Blatt-Stadium. Auch in den Nebentrieben vergrößerte sich der Anteil an „altem“ Stickstoff während des Wachstums. Hier erhöhte sich der Anteil an „altem“ Stickstoff zwischen dem 4- und 7-Blatt-Stadium um durchschnittlich 24 %, während sich der Anteil von

„altem“ Stickstoff in den jüngeren Blättern des Haupttriebes nur um durchschnittlich 5 % erhöhte. Der Anteil an „altem“ Stickstoff, der in den Wurzeln inkorporiert war, blieb unter N+ in beiden Spezies relativ konstant. Unter N- erhöhte sich in beiden Spezies die relative Menge an „altem“ Stickstoff um einen Anteil von jeweils 8 %.

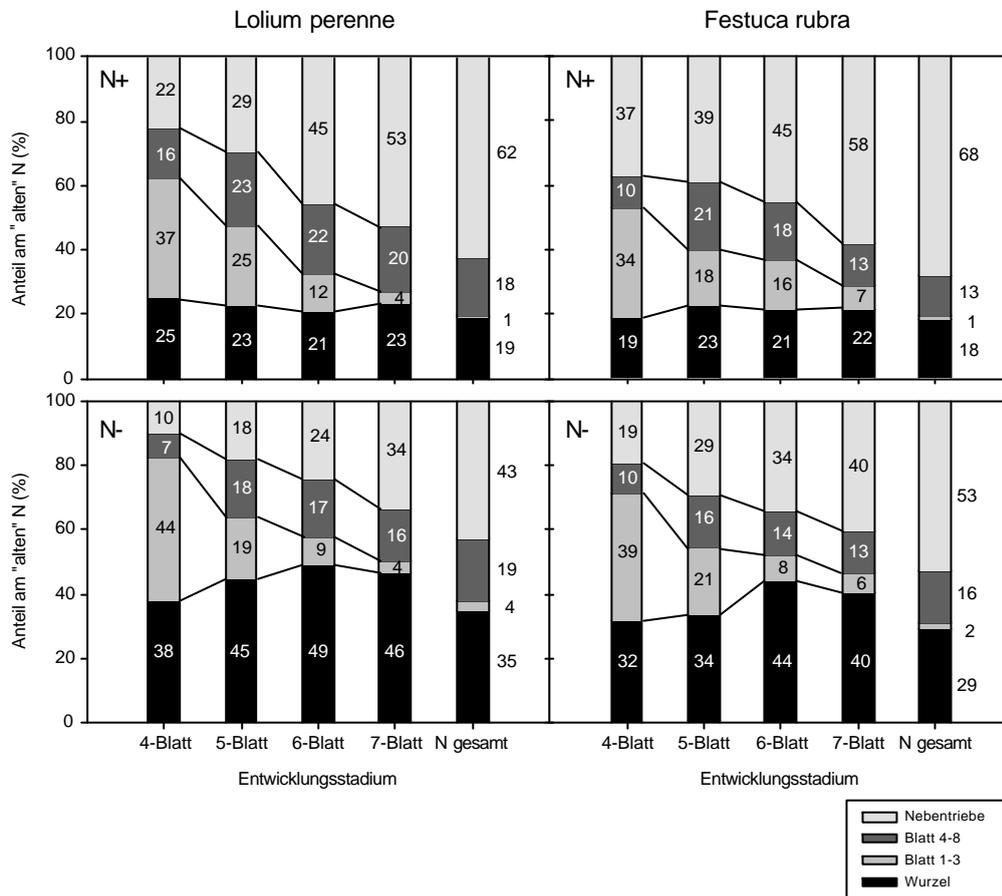


Abb. 5.12: Verteilung des „alten“ Stickstoffs in der Pflanze, dargestellt in relativen Stickstoffanteilen der Wurzeln, der älteren Blätter des Haupttriebes (Blatt 1-3), der jüngeren Blätter des Haupttriebes (Blatt 4-7) und der Nebentriebe von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zu den einzelnen Entwicklungsstadien (4- bis 7-Blatt-Stadium) und Verteilung des Gesamtstickstoffs in der Pflanze zum 7-Blatt-Stadium (N gesamt). (Daten aus Exp B).

Unterschiede zwischen den Spezies und N-Stufen in der Verteilung des „alten“ Stickstoffs auf die Pflanzenorgane beruhten v. a. auf Unterschieden in der Verteilung des Gesamtstickstoffs (Abb. 5.13). Die Pflanzen, die unter ausreichender N-Versorgung angezogen wurden, hatten gegenüber den Pflanzen der reduzierten N-Versorgung einen größeren Anteil an Stickstoff im Sproß, v. a. in den Nebentrieben, und einen kleineren Anteil in den Wurzeln. *F. rubra* hatte unter beiden N-Stufen gegenüber *L. perenne* einen etwas höheren Anteil an Stickstoff im Sproß. Außerdem war bei *F. rubra* ein etwas höherer Anteil des Stickstoffs als bei *L. perenne* in den Nebentrieben zu finden. Diese Unterschiede in der Verteilung des Gesamt-Stickstoffs zwischen den Spezies und N-Stufen traten ebenso in der Verteilung des „alten“ Stickstoffs in der Pflanze auf. Auch beim „alten“ Stickstoff hatte *F. rubra* einen höheren Anteil des

Stickstoffs als *L. perenne* im Sproß und etwas mehr „alten“ Stickstoff als *L. perenne* in den Nebentrieben. Im Vergleich zur Verteilung des Gesamtstickstoffs war der „alte“ Stickstoff bei allen Varianten zu einem größeren Teil in den Wurzeln, leicht stärker im Haupttrieb und zu einem geringeren Teil in den Nebentrieben zu finden (Abb. 5.12).

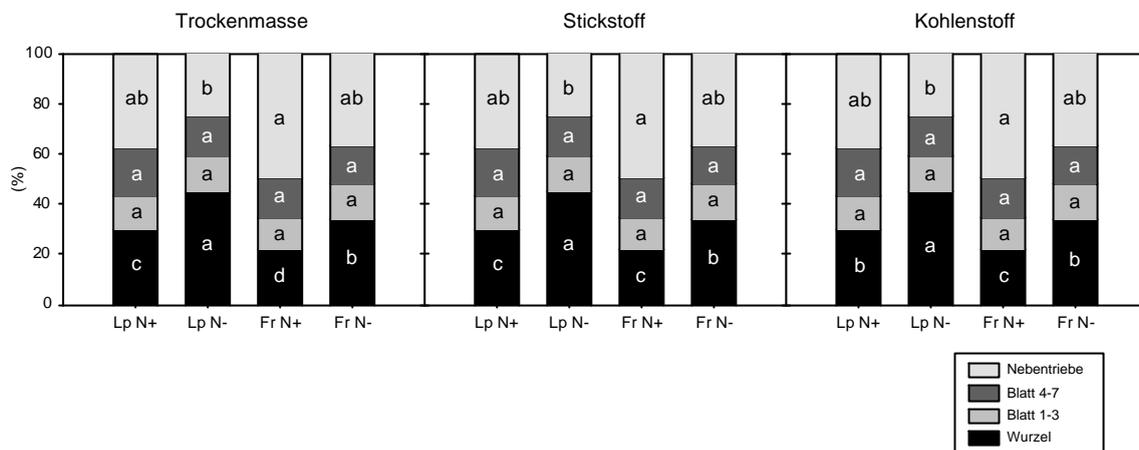


Abb. 5.13: Verteilung der Trockenmasse, des Stickstoffs und des Kohlenstoffs in einer Pflanze, dargestellt anhand der relativen Anteile in den Wurzeln, in den älteren Blättern des Haupttriebes (Blatt 1-3), in den jüngeren Blättern des Haupttriebes (Blatt 4-7) und in den Nebentrieben von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger (N-) N-Versorgung. Die Daten wurden über die Entwicklungsstadien gemittelt (4- bis 7-Blatt-Stadium; Daten aus Exp B). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant bei $p < 0,05$ ($n=8$).

Die Verteilung des Kohlenstoffs auf die verschiedenen Pflanzenorgane war weitgehend identisch mit der N-Verteilung, da beides in erster Linie von der Trockenmasse der jeweiligen Pflanzenorgane abhing (Abb. 5.13; Abb. 5.14, 4-Blatt-Stadium). Die Umverteilung des zum 4-Blatt-Stadium in die Pflanze inkorporierten Kohlenstoffs war insgesamt leicht schwächer ausgeprägt als die Umverteilung des Stickstoffs (Abb. 5.14). An Kohlenstoff wurde zwischen dem 4- und 7-Blatt-Stadium ein Anteil von 29 % aus den älteren Blättern des Haupttriebes umverteilt, an Stickstoff 33 %. Der Anteil an „altem“ Kohlenstoff in den älteren Blättern des Haupttriebes nahm unter N- mit durchschnittlich 34 % etwas stärker ab als unter N+ mit durchschnittlich 24 %. Der Anteil an „altem“ Kohlenstoff in den jüngeren Blättern des Haupttriebes, den Nebentrieben und den Wurzeln nahm bei allen Varianten zu. Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen in der Umverteilung des „alten“ Kohlenstoffs waren darüber hinaus nicht zu erkennen. Gegenüber der Verteilung des Gesamtkohlenstoffs zum 7-Blatt-Stadium war bei allen Varianten mehr „alter“ Kohlenstoff in den Wurzeln und im Haupttrieb und weniger in den Nebentrieben zu finden.

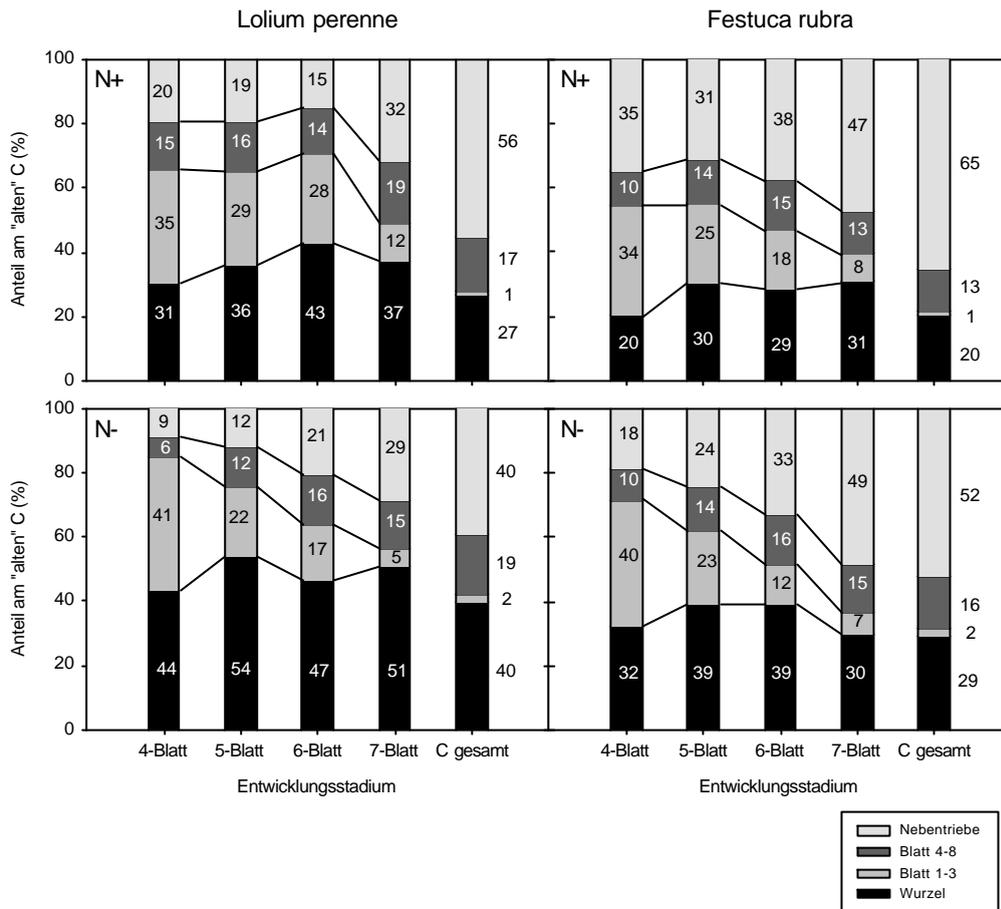


Abb. 5.14: Verteilung des „alten“ Kohlenstoffs in der Pflanze, dargestellt in relativen Kohlenstoffanteilen der Wurzeln, der älteren Blätter des Haupttriebes (Blatt 1-3), der jüngeren Blätter des Haupttriebes (Blatt 4-7) und der Nebentriebe von *L. perenne* und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) zu den einzelnen Entwicklungsstadien (4- bis 7-Blatt-Stadium) und Verteilung des Gesamt-Kohlenstoffs in der Pflanze zum 7-Blatt-Stadium (C gesamt). (Daten aus Exp B).

Eine separate Betrachtung der Stickstoff- und Kohlenstoffmengen in den einzelnen Blättern des Haupttriebes und in den Nebentrieben unterschiedlicher Ordnung ließ keine genauere Verfolgung der Stickstoff- und Kohlenstoffflüsse in der Pflanze zu (s. Anhangstabellen). Bei den Versuchsvarianten, bei denen das dritte Blatt am Haupttrieb abgedunkelt bzw. abgeschnitten wurde, ließen sich keine Unterschiede in den Stickstoff- oder Kohlenstoffmengen einzelner Pflanzenfraktionen zu der unbehandelten Versuchsvariante absichern. Eine Ausnahme stellte jeweils nur das behandelte dritte Blatt dar, das geringere Stickstoff- bzw. Kohlenstoffmengen aufwies als bei der unbehandelten Variante.

6 DISKUSSION

6.1 Relative Wachstumsrate

Die relativen Wachstumsraten unter hoher N-Versorgung lagen mit $187 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ für *L. perenne* und $156 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ für *F. rubra* (Abb. 5.2) im Bereich dessen, was bereits von anderen Autoren für Gräser gefunden worden ist. Bei POORTER und REMKES (1990) lagen die Werte für die relativen Wachstumsraten von Gräsern zwischen 113 und $268 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, bei VAN DER WERF *et al.* (1993a) zwischen 104 und $238 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Für *L. perenne* fanden POORTER und REMKES (1990) eine relative Wachstumsrate von $214 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, also nur leicht höher als in der vorliegenden Untersuchung. *L. perenne* und *F. rubra* stellen damit keine Extreme in der Spanne von Gräsern mit unterschiedlicher relativer Wachstumsrate dar. Vor allem *F. rubra* ist kein extrem langsam wachsendes Gras, sondern liegt in einem mittleren Bereich, wie auch aufgrund des Standortvorkommens zu erwarten war. Die relativen Wachstumsraten unter geringer N-Versorgung lagen bei VAN DER WERF *et al.* (1993a) mit 35 bis $44 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ deutlich unter den hier gefundenen von 130 für *L. perenne* und 120 für *F. rubra*. Die geringe N-Versorgung hier war also noch moderat ausgefallen, während bei der hohen N-Versorgung davon auszugehen ist, daß nahezu maximales Wachstum erreicht wurde.

Als hauptverantwortlich für die höhere relative Wachstumsrate von *L. perenne* zeigte sich die spezifische Blattfläche (SLA) dieser Spezies (Abb. 5.2). Das bestätigt zahlreiche andere Befunde, die aussagen, daß die spezifische Blattfläche Hauptfaktor von Artunterschieden in der relativen Wachstumsrate ist (u. a. POORTER und REMKES, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993a; ATKIN *et al.*, 1998). Die Nettoassimilationsrate (NAR) und das Blattgewichtsverhältnis (LWR) waren jeweils bei *F. rubra* höher und demnach nicht für Artunterschiede in der relativen Wachstumsrate verantwortlich. Die Unterschiede zwischen den Spezies in den Komponenten der relativen Wachstumsrate blieben auch unter geringerer N-Versorgung erhalten, wie auch schon von POORTER *et al.* (1995) im Vergleich schnell und langsam wachsender Pflanzen festgestellt worden war. Die niedrigere relative Wachstumsrate bei geringer N-Versorgung wurde durch eine verringerte spezifische Blattfläche (SLA) verursacht und bei *L. perenne* zusätzlich durch ein geringeres Blattgewichtsverhältnis (LWR). Das hebt sich von den Ergebnissen von POORTER *et al.* (1995) ab, die unter geringer N-Versorgung eine geringere Nettoassimilationsrate (NAR) und ein geringeres Blattgewichtsverhältnis fanden, während sich die spezifische Blattfläche zwischen den N-Stufen nur wenig unterschied. Die Einzelkomponenten der relativen Wachstumsrate sollen gesondert näher diskutiert werden.

6.1.1 Biomasseverteilung

Ein höheres Blattgewichtsverhältnis (LWR) der langsam wachsenden Arten (Abb. 5.2) wurde schon häufig (FICHTNER und SCHULZE, 1992; POORTER *et al.*, 1995; RYSER und LAMBERS, 1995), wenn auch nicht durchgängig (LAMBERS und DIJKSTRA, 1987; POORTER und REMKES, 1990) gefunden. Das vorliegende Ergebnis bestätigt, daß bei Gräsern die langsam wachsenden Arten das höhere LWR haben (GARNIER, 1991). Der Anteil der Blattscheiden an der Trockenmasse spielte in den vorliegenden Ergebnissen keine Rolle für Unterschiede in der Biomasseverteilung (Tab. 5.1). Auftretende Unterschiede in der Triebzahl und in der Blattzahl (Tab. 5.2) konnten den Anteil der Sproßmasse, der nicht für die Photosynthese verwendet wird, demnach nicht deutlich verändern. Wichtig für Unterschiede in der Biomasseverteilung sind also allein der Anteil der Blätter bzw. der Wurzeln. Wichtiger als die Masseanteile von Blättern und Wurzeln wird allerdings die Morphologie von Sproß und Wurzeln eingeschätzt (AERTS *et al.*, 1991; OLFF, 1992). Das niedrigere Blattgewichtsverhältnis der schnell wachsenden Art wurde durch die höhere spezifische Blattfläche (SLA) mehr als ausgeglichen, wie das höhere Blattflächenverhältnis (LAR) (Abb. 5.2) von *L. perenne* zeigt. *F. rubra* war dagegen in der Lage, sein niedrigeres Wurzelmasseverhältnis (Tab. 5.3) durch eine höhere spezifische Wurzeloberfläche auszugleichen. Eine höhere spezifische Wurzellänge wurde schon häufiger bei langsam wachsenden Spezies gefunden (BERENDSE und ELBERSE, 1989; BOOT, 1989). Daraus wurde gefolgert, daß langsam wachsende Spezies ihre Wurzelfunktionen maximieren und schnell wachsende ihre Sproßfunktionen (POORTER und REMKES, 1990). Aus dieser Annahme wird aber nicht verständlich, warum langsam wachsende Pflanzen häufig einen geringeren Wurzelmasseanteil besitzen. Eine geringere Wurzelmasse kann die Atmungsbelastung der Pflanzen verringern. Es zeigte sich jedoch, daß die Atmungsraten je Wurzeltrockenmasse von *F. rubra* höher waren als bei *L. perenne* (Abb. 5.3) und daß die Wurzelrespiration von *F. rubra* zumindest unter hoher N-Versorgung einen größeren Anteil der Bruttphotosynthese beanspruchte (Abb. 5.4). Einziger Vorteil des niedrigeren Wurzelmasseanteils von *F. rubra* war damit der etwas geringere Aufwand an Biomasse für die Wurzeln. Der ökologische Vorteil der höheren spezifischen Wurzeloberfläche scheint damit, wie von BOOT (1989) vorgeschlagen, in einer allgemein effektiveren Nährstoffaufnahme bei Böden mit geringer Nährstoffversorgung zu liegen. Auswirkungen der Biomasseverteilung auf die relative Wachstumsrate der Spezies scheinen dagegen von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Die höhere spezifische Wurzeloberfläche von *F. rubra* beruhte weniger auf Unterschieden im Durchmesser der Wurzeln, als auf Unterschieden in der Dichte des Wurzelmaterials

(Tab. 5.3). Das widerspricht der Aussage, daß schnell wachsende Pflanzen durch eine geringere Dichte ihrer Biomasse Vorteile sowohl in der Aufnahme von Nährstoffen (unterirdisch) als auch Kohlenstoff (überirdisch) erhalten und die Dichte der Biomasse einen Schlüsselfaktor für die unterschiedliche Wachstumsdynamik verschiedener Pflanzenarten darstelle (RYSER und LAMBERS, 1995).

Die Plastizität in der Biomasseverteilung mit der N-Versorgung war bei *L. perenne* höher als bei *F. rubra* (Abb. 5.2), während eine Anpassung der Wurzelmorphologie über ihre spezifische Oberfläche bei keiner der Arten stattfand. Das entspricht der Annahme, daß schnell wachsende Pflanzen eine höhere Plastizität in ihrer Biomasseverteilung besitzen (AERTS *et al.*, 1991; VAN DER WERF *et al.*, 1993a). Anpassungen in der Wurzelmorphologie in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot sind dagegen von geringerer Bedeutung (FRANSEN *et al.*, 1998).

6.1.2 Spezifische Blattfläche

Die spezifische Blattfläche (SLA) von *L. perenne* und *F. rubra* unterschied sich, wie allgemein bei schnell und langsam wachsenden Pflanzenarten (s. Abschnitt 2.1), deutlich voneinander (Abb. 5.2, Tab. 5.7). Wie in anderen Untersuchungen (DIJKSTRA, 1989; GARNIER und LAURENT, 1994; VAN ARENDONK und POORTER, 1994) ließ sich die niedrigere SLA der langsam wachsenden Art vor allem auf die höhere Blattdichte dieser Spezies und nicht auf Unterschiede zwischen den Spezies in der Blattdicke zurückführen (Tab. 5.7).

Genauere anatomische Untersuchungen von Blättern schnell und langsam wachsender Pflanzen, die Aufschluß über ihre Zusammensetzung geben können, sind bislang nur relativ wenige durchgeführt worden (GARNIER und LAURENT, 1994 und VAN ARENDONK und POORTER, 1994). Es zeigte sich allerdings, daß der Anteil der verschiedenen Gewebe am Blattquerschnitt (Abb. 5.9) kaum Anhaltspunkte für die unterschiedlichen Blattdichten der Pflanzenspezies bietet. Eine niedrigere Blattdichte kann sowohl durch höhere Anteile von wasserreichem Gewebe wie Epidermis und Mesophyll verursacht werden, als auch durch mehr Interzellularraum. Beides trifft auf *L. perenne* nicht zu. Zwar war der Anteil an Epidermis am Blattquerschnitt höher, zusammen mit dem Mesophyll ergab sich aber gegenüber *F. rubra* kein höherer Anteil an wasserreichem Gewebe (Abb. 5.9). Der Anteil an Interzellularraum war bei dieser Spezies sogar geringer als bei *F. rubra*. Bei *F. rubra* dagegen konnte kein höherer Anteil an zellwandreichem Fasergewebe festgestellt werden, der zu einer höheren Blattdichte dieser Spezies hätte führen können. VAN ARENDONK und POORTER (1994) hatten höhere Epidermisanteile und niedrige Faseranteile der schnell wachsenden Spezies

festgestellt, GARNIER und LAURENT (1994) höhere Mesophyllanteile. Die höheren Mesophyll- und Interzellularanteile, die hier bei *F. rubra* gefunden worden sind, beruhten darauf, daß diese Spezies einen geringeren Anteil an Epidermis besaß. Betrachtet man nur die innere Blattquerschnittsfläche ohne die Epidermis, verschwinden die Unterschiede dieser Gewebeanteile zwischen den Spezies. Auch auf die Einheit Blattfläche bezogen unterschied sich das darunterliegende Mesophyllvolumen nicht zwischen den Spezies. Unter hoher N-Versorgung betrug die Mesophylldicke unter einer Einheit Blattfläche von *L. perenne* 0,082 mm und von *F. rubra* 0,087 mm, unter niedriger N-Versorgung bei *L. perenne* 0,064 mm und bei *F. rubra* 0,059 mm.

Da sich die Unterschiede in der Blattdichte nicht auf unterschiedliche Gewebeanteile zurückführen lassen, muß angenommen werden, daß die Gewebe langsam wachsender Pflanzen insgesamt aus verhältnismäßig mehr Zellwand und weniger Cytoplasma bestehen, z. B. durch kleinere Zellen oder dickere Zellwände. Tatsächlich sind ja höhere Zellwandanteile am Blattvolumen festgestellt worden (GARNIER und LAURENT, 1994). Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen der spezifischen Blattfläche und der Zellgröße konnte nicht gefunden werden (Diskussion bei GARNIER und LAURENT, 1994). Da die spezifische Dichte von Zellwandmaterial relativ konstant sein soll (s. RODERICK, 1999a), werden also dickere Zellwände der langsam wachsenden Spezies für ihre höhere Blattdichte verantwortlich sein.

Höhere Zellwandanteile können die Stabilität der Blätter erhöhen und damit zu ökologischen Vorteilen der langsam wachsenden Pflanzenarten führen, beispielsweise in der Trittfestigkeit der Pflanzen (DIJKSTRA, 1989), bei extremen Windverhältnissen (PAMMENTER *et al.*, 1986) oder Trockenstreß bei Bodenverdichtung, an die sich die Pflanze mit kleineren Zellgrößen anpassen kann (DIJKSTRA, 1989). Somit kann die Blattlebensdauer der Pflanzen verlängert werden, wobei die längere Blattlebensdauer vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen von Vorteil ist. Auf die Blattlebensdauer wird im Abschnitt 6.3.1 noch näher eingegangen.

Die spezifische Blattfläche hat aber nicht nur Auswirkungen auf die Blattlebensdauer einer Art, sondern auch auf die Photosyntheserate der Blätter. Die Trockenmasse je Einheit Blattfläche hängt mit der Stickstoffmenge der Blattfläche zusammen und beeinflusst damit die Photosyntheserate. Auf diese Zusammenhänge wird zugleich mit der Nettoassimilationsrate noch weiter eingegangen.

6.1.3 Nettoassimilationsrate

Die Nettoassimilationsrate war unter beiden N-Stufen bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne* (Abb. 5.2). Da die Nettoassimilationsrate ein komplexer Parameter ist, sollen zunächst die Gründe für die unterschiedlich hohen Nettoassimilationsraten aufgeschlüsselt werden.

In erster Linie wird die Nettoassimilationsrate von der Photosynthese und den Atmungsbelastungen, die von der Blattfläche getragen werden müssen, bestimmt. Die Sproßphotosynthese je Einheit Blattfläche war bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*, während die N-Stufe nur einen geringen Einfluß hatte (Abb. 5.3). Das spiegelt sehr gut die Unterschiede in der NAR wider (Abb. 5.2). In früheren Untersuchungen war die NAR ebenso wie die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche entweder bei langsam wachsenden Pflanzen höher oder unterschied sich nicht zwischen schnell und langsam wachsenden Spezies (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990; POORTER *et al.*, 1995). Das Verhältnis von Photosynthese- zu Respirationsraten, die aus den vorliegenden Untersuchungen in der Kohlenstoffbilanz berechnet worden sind (Abb. 5.4), läßt sich nur sehr grob beurteilen, da die Übereinstimmung der über den Gaswechsel berechneten Kohlenstoffzunahme mit der in der Kohlenstoffanalyse gemessenen (Tab. 5.4) nicht gegeben war. Die Meßwerte von Respiration und Photosynthese lagen aber noch in einem plausiblen Bereich, wie der Vergleich mit anderen Untersuchungen (POORTER *et al.*, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993c) ergab. Die Sproßrespiration lag in den genannten Untersuchungen zwischen 20 und 40 nmol CO₂ g⁻¹TM s⁻¹, die Wurzelrespiration zwischen 20 und 60 nmol CO₂ g⁻¹TM s⁻¹ und die Photosyntheseraten zwischen 5 und 10 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹. Dem gegenüber steht in den vorliegenden Untersuchungen eine Sproßrespiration von 21 bis 39 nmol CO₂ g⁻¹TM s⁻¹, eine Wurzelrespiration von 38 bis 73 nmol CO₂ g⁻¹TM s⁻¹ und eine Photosyntheserate von 5 bis 7 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹. Wahrscheinlich waren durch die hohen Temperaturen bei den Messungen (s. Abschnitt 4.2.2) die Respirationsraten etwas erhöht und die Photosyntheseraten etwas zu niedrig. Die Anteile des Kohlenstoffs der veratmet wurde, lagen über den üblicherweise gefundenen, v. a. in der Sproßrespiration (vgl. VAN DER WERF *et al.*, 1994). Insbesondere die Respirationsraten von *F. rubra* unter hoher N-Versorgung scheinen mit einer Sproßrespiration von 39 nmol g⁻¹TM s⁻¹ und einer Wurzelrespiration von 73 nmol g⁻¹TM s⁻¹ etwas hoch zu sein. Außerdem können die unterschiedlichen Größen der Pflanzen, die die Meßküvette unterschiedlich gut ausfüllten, zu Schwankungen in der Meßgenauigkeit geführt haben. Da sich die artspezifischen Unterschiede in der Nettoassimilationsrate sehr gut in der Photosyntheseraten je Einheit Blattfläche widerspiegeln, haben die Respirationsraten die Nettoassimilationsrate vermutlich nur wenig beeinflußt. Auch andere Untersuchungen zeigen, daß der entscheidende Faktor für den Nettokohlenstoffgewinn der Pflanzen

die Photosyntheseraten sind und die Atmungsraten dagegen einen geringen Einfluß haben (LAMBERS und POORTER, 1992).

Trotz der höheren Photosyntheseraten je Einheit Blattfläche von *F. rubra* gegenüber *L. perenne* ist die Photosyntheserate bezogen auf die Trockenmasse bei *F. rubra* geringer (Abb. 5.3). Das deckt sich mit anderen Untersuchungen, bei denen die massebezogenen Photosyntheseraten von langsam wachsenden Pflanzen generell niedriger waren als die schnell wachsender Pflanzen (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990; VAN DER WERF *et al.*, 1993c; ATKIN *et al.*, 1996b). Die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche ist dagegen entweder bei langsam wachsenden Pflanzen höher oder unterscheidet sich nicht zwischen schnell und langsam wachsenden Spezies. Die gleich hohe oder höhere Photosyntheserate je Einheit Blattfläche der langsam wachsenden Spezies bei geringeren Photosyntheseraten der Trockenmasse kommt dabei durch die niedrigere spezifische Blattfläche dieser Spezies zustande (Abb. 5.2; DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990). Die niedrigere spezifische Blattfläche wird auch für die geringeren auf die Trockenmasse bezogenen Photosyntheseraten der langsam wachsenden Arten verantwortlich gemacht. Die höhere Trockenmasse je Einheit Blattfläche dieser Blätter soll nämlich zu einer geringeren Lichtabsorption je Einheit Trockenmasse und einer größeren internen Beschattung in den Blättern führen (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER *et al.*, 1990).

Die Unterschiede in der Sproßphotosynthese zwischen den Varianten deckten sich nicht mit denen in der Photosyntheserate des jeweils jüngsten, voll ausgewachsenen Blattes (Abb. 5.7). Die Sproßphotosynthese gibt also nicht ausschließlich die Photosynthesekapazität der Einzelblätter wider, sondern wird auch von weiteren Faktoren deutlich beeinflusst. Die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche des Einzelblattes war unter hoher N-Versorgung bei *L. perenne* höher als bei *F. rubra*; unter geringer N-Versorgung war es umgekehrt. Insgesamt lagen die Photosyntheseraten der jüngsten vollausgewachsenen Blätter – wie nicht anders zu erwarten – auf einem höheren Niveau als die des gesamten Sprosses, da die Photosyntheserate mit zunehmenden Blattalter abnimmt (Abb. 5.10). Es trat also unter hoher N-Versorgung eine Diskrepanz zwischen den Speziesunterschieden in der Sproß- und in der Einzelblattphotosynthese auf. Offenbar war die durchschnittliche Photosyntheserate aller Blätter des Sprosses bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne*, wenn auch die anfängliche Photosynthese des jungen Blattes geringer war. Der Grund dafür war der unterschiedlich schnelle Abfall der Photosyntheseraten mit der Zeit (Abb. 5.10; Tab. 5.8), der zu einer längeren Blattlebensdauer bei *F. rubra* und zu einer kürzeren bei *L. perenne* führte. Unter geringer N-Versorgung dagegen war die Blattlebensdauer der beiden Spezies nahezu gleich, so daß die unterschiedliche

Photosynthesekapazität der Einzelblätter auch zu Unterschieden in der Gesamt-Sproßphotosynthese führte. *F. rubra* erreichte also bei ausreichender N-Versorgung eine höhere Nettoassimilationsrate durch mäßig hohe Photosyntheseraten der Blätter, während bei *L. perenne* das jeweils jüngste Blatt eine sehr hohe Photosyntheseleistung brachte und die älteren Blätter nur niedrige Photosyntheseraten. Die niedrigen Photosyntheseraten der älteren Blätter, wie sie bei *L. perenne* auftreten, sind in dichten Beständen, in denen die unteren Blätter nicht mehr viel Licht bekommen, günstiger, weil die Photosynthesekapazität der unteren Blätter hier ohnehin nicht mehr ausgenutzt werden kann (FIELD, 1983; HIROSE und WERGER, 1987). Es ist deshalb nicht zu erwarten, daß in Beständen, in denen die unteren Blätter stark beschattet werden, die Nettoassimilation von *F. rubra* ebenfalls höher wäre als bei *L. perenne*. Unter geringer N-Versorgung kommt die höhere Nettoassimilationsrate von *F. rubra* tatsächlich durch eine höhere Photosynthesekapazität je Einheit Blattfläche zustande.

In bisherigen Untersuchungen (DIJKSTRA und LAMBERS, 1989; POORTER und EVANS, 1998; WESTBEEK *et al.*, 1999) sind bei Einzelblattmessungen keine Unterschiede in der Photosyntheserate je Einheit Blattfläche zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen gefunden worden, die jeweils unter ausreichender N-Versorgung angezogen wurden. Es läßt sich also nicht folgern, daß die Blattphotosyntheseraten langsam wachsender Pflanzen unter hoher N-Versorgung generell niedriger sind als die schnell wachsender Pflanzen.

Die Respirationsraten der jüngsten vollausgewachsenen Blätter waren unter beiden N-Stufen bei *F. rubra* höher, sowohl auf die Blattfläche als auch auf die Trockenmasse bezogen (Abb. 5.7, 5.8). Möglicherweise hing das mit dem höheren Mesophyllanteil dieser Spezies am Blattvolumen zusammen (Abb. 5.9), da dieses Gewebe physiologisch sehr aktiv ist. Unter hoher N-Versorgung führte das auch zu einer höheren Sproßrespiration von *F. rubra* (Abb. 5.3), unter niedriger N-Versorgung war die Sproßrespiration dagegen nicht höher als bei *L. perenne*, weil die Respirationsraten von *F. rubra* mit zunehmendem Blattalter sehr schnell absanken (Daten nicht gezeigt). POORTER und EVANS (1998) fanden keine systematischen Unterschiede in den Blattrespirationsraten von Pflanzen mit hoher bzw. niedriger spezifischer Blattfläche, die sich auch in ihrer relativen Wachstumsrate unterscheiden. Auf die Blattfläche bezogen waren jedoch die Respirationsraten der Pflanzen mit niedriger spezifischer Blattfläche höher. REICH *et al.* (1998) fanden dagegen eine höhere massebezogene Dunkelrespiration von Blättern mit hoher spezifischer Blattfläche.

Da die Photosyntheseraten sehr stark vom N-Gehalt und der Ausnutzung des Stickstoffs in der Photosynthese abhängen (FIELD und MOONEY, 1986; EVANS, 1989), wird eine Analyse der

Stickstoffnutzung in den Pflanzen (s. Abschnitt 6.2.2) zum weiteren Verständnis unterschiedlicher Photosyntheseraten beitragen.

6.2 Stickstoffhaushalt

Weder in der Stickstoffkonzentration der pflanzlichen Trockenmasse (Abb. 5.5) noch in der Stickstoffproduktivität (Abb. 5.6) ließen sich Unterschiede zwischen den Spezies nachweisen. Durch das Produkt aus Stickstoffkonzentration und –produktivität läßt sich die relative Wachstumsrate einer Spezies ableiten. Es läßt sich also nicht eindeutig nachvollziehen, ob der Unterschied in der relativen Wachstumsrate, der unter hoher N-Versorgung zwischen den Spezies auftrat, durch Unterschiede in der Stickstoffaufnahme oder –nutzung verursacht wurde. Die unterschiedlich hohe relative Wachstumsrate zwischen den N-Stufen ließ sich dagegen in erster Linie auf die niedrigeren N-Konzentrationen in der Pflanze zurückführen (Abb. 5.5). Bei der Berechnung der relativen Wachstumsrate aus der N-Konzentration und N-Produktivität sollte allerdings die Konzentration an organischem Stickstoff verwendet werden, weil nur der organische Stickstoff für das Wachstum der Pflanze wirksam werden kann. Hier standen jedoch nur Daten zur totalen N-Konzentration zur Verfügung. Möglicherweise lag also bei *F. rubra* unter hoher N-Versorgung gegenüber *L. perenne* ein größerer Anteil des Stickstoffs als Nitrat-Stickstoff vor und weniger als organischer Stickstoff. Auch könnten die jeweils leicht geringere N-Konzentration und N-Produktivität bei hoher N-Versorgung zusammen zu einer etwas niedrigeren Wachstumsrate von *F. rubra* geführt haben. POORTER *et al.* (1990) fanden bei ausreichender N-Versorgung sowohl höhere organische N-Konzentrationen der schnellwachsenden Pflanzen als auch eine höhere N-Produktivität. Zum gleichen Ergebnis kamen ATKIN *et al.* (1996a) bei ihrer Untersuchung von Grasarten aus dem alpinen Bereich und dem Tiefland, die sich ebenfalls in ihrer maximalen relativen Wachstumsrate unterscheiden. Unter geringer N-Versorgung ließen sich weder Speziesunterschiede in der N-Konzentration noch in der N-Produktivität nachweisen. Auch in den Untersuchungen von VAN DER WERF *et al.* (1993a) unterschieden sich die schnell und langsam wachsenden Arten bei niedriger N-Versorgung nicht in diesen Komponenten, während bei hoher N-Versorgung eine höhere organische N-Konzentration und N-Produktivität gefunden wurde.

6.2.1 Stickstoffverteilung

Die N-Produktivität wird vor allem von der N-Verteilung in der Pflanze und der photosynthetischen N-Ausnutzung beeinflusst (GARNIER und VACAERYZEELE, 1994). Die N-Verteilung zwischen Sproß und Wurzeln unterschied sich bei hoher N-Versorgung nicht zwischen

F. rubra und *L. perenne*. Zwar hatte *F. rubra* ein höheres Sproß-/Wurzelverhältnis (Tab. 5.1), aber gegenüber *L. perenne* auch eine leicht geringere N-Konzentration im Sproß und eine leicht höhere in den Wurzeln (Abb. 5.5), die diesen Vorteil wieder ausglich. Unter geringer N-Versorgung hatte *F. rubra* durch sein höheres Sproß-/Wurzelverhältnis (Tab. 5.1) einen höheren Anteil an Stickstoff im Sproß (Tab. 5.5). Die N-Konzentrationen im Sproß und in den Wurzeln unterschieden sich hier nicht zwischen den Spezies und übten somit keinen Einfluß auf die N-Verteilung in der Pflanze aus. Bei POORTER *et al.* (1990) hatten die schnell wachsenden Spezies einen höheren Anteil ihres Stickstoffs in den Blättern, da hier auch ein höherer Biomasseanteil der Blätter bei diesen Spezies gefunden wurde. GARNIER *et al.* (1995) differenzierten in ihren Untersuchungen zwischen Gräsern und dikotylen Spezies und konnten zeigen, daß die N-Verteilung in der Pflanze nur bei dikotylen Arten für die N-Produktivität von Bedeutung ist, da diese Arten insgesamt mehr Biomasse in ihre Blätter verteilen und hier der Blattmasseanteil von schnell wachsenden Spezies höher ist. Dementsprechend fanden auch VAN DEN BOOGAARD *et al.* (1996) bei ihrer Untersuchung von Weizensorten, daß der N-Anteil in der Blattmasse für die N-Produktivität bei dieser Art nicht bedeutend war.

6.2.2 Photosynthetische Stickstoffausnutzung

Die photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE) war in zahlreichen Untersuchungen hauptverantwortlich für Artunterschiede in der N-Produktivität (z. B. GARNIER *et al.*, 1995). In den vorliegenden Experimenten unterschied sich weder die PNUE des Gesamtsprosses noch die N-Produktivität zwischen den Spezies (Abb. 5.6). Unter N- war die PNUE bei beiden Spezies höher als unter N+, aber durch den höheren Anteil des Stickstoffs in den Wurzeln (Tab. 5.5) wirkte sich das nicht in einer höheren N-Produktivität aus. Der fehlende Speziesunterschied in der PNUE bei hoher N-Versorgung widerspricht bisherigen Untersuchungen, bei denen die schnell wachsenden Pflanzen eine höhere PNUE besaßen (POORTER *et al.*, 1990; BOOT *et al.*, 1992; PONS *et al.*, 1994; WESTBEEK *et al.*, 1999). Bei niedriger N-Versorgung dagegen fanden auch andere Autoren (VAN DER WERF *et al.*, 1993c; PONS *et al.*, 1994) keine Unterschiede zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen in der PNUE. Bei der Messung der Photosynthese an den Einzelblättern war auch hier die PNUE unter hoher N-Versorgung bei der schnell wachsenden Art (*L. perenne*) höher als bei der langsam wachsenden (*F. rubra*), während bei niedriger N-Versorgung keine Speziesunterschiede auftraten (Abb. 5.8). Auch bei der Untersuchung von Pflanzen alpiner Herkunft (langsam wachsend) und aus dem Tiefland (schnell wachsend) konnten nur geringe Unterschiede zwischen den Spezies in der PNUE des gesamten Sprosses festgestellt werden (ATKIN *et al.*, 1996a), während die PNUE

der Einzelblätter bei den schnell wachsenden Pflanzen höher war (WESTBEEK *et al.*, 1999). Der fehlende Speziesunterschied in der PNUE des Sprosses unter hoher N-Versorgung beruhte wahrscheinlich auf Unterschieden in der N-Ausnutzung in den älteren Blättern des Sprosses. Dadurch, daß die Blätter von *F. rubra* unter hoher N-Versorgung eine höhere Lebensdauer besaßen als die Blätter von *L. perenne* (Tab. 5.8), wurde der Stickstoff, der sich noch in den unteren Blättern befand, anscheinend besser genutzt als bei den bereits stärker seneszenten Blättern von *L. perenne*. Außerdem kann die Belichtung der unteren Blattetagen bei *F. rubra* höher gewesen sein, so daß der Stickstoff in diesen Blättern besser ausgenutzt werden konnte. Bei *L. perenne* könnte eine stärkere Selbstbeschattung aufgetreten sein, weil die absolute Sproßmasse der Einzelpflanzen höher war als bei *F. rubra* (s. Abb. 5.1) und die Blätter eine höhere Fläche aufwiesen (s. Tab. 5.7). Außerdem ist möglicherweise die Sproßarchitektur von *L. perenne* für den Lichtdurchlaß ungünstiger, beispielsweise durch die geringe Faltung der Blattspreiten (s. Abb. 5.9).

Die PNUE der Einzelblätter war, wie erwähnt, unter hoher N-Versorgung bei *L. perenne* deutlich höher als bei *F. rubra*. Bei niedriger N-Versorgung blieb die PNUE von *L. perenne* gleich, während sie bei *F. rubra* deutlich höher war und hier auf gleichem Niveau von *L. perenne* lag (Abb. 5.8). Für die geringere N-Ausnutzung bei hoher N-Versorgung von *F. rubra* kommen mehrere Faktoren in Betracht, wie z. B. bei LAMBERS und POORTER (1992) oder bei PONS *et al.* (1994) aufgeführt. Zum einen könnte bei *F. rubra* unter N+ ein geringerer Anteil des Stickstoffs im Blatt organischer Stickstoff sein, da hier nur der Gesamt-Stickstoff gemessen wurde. Da sich die Photosyntheserate je Einheit Blattfläche bei *F. rubra* zwischen den N-Stufen nicht unterschied (Abb. 5.7), wäre es möglich, daß die Menge an organischem Stickstoff je Einheit Blattfläche unter beiden N-Stufen konstant war. Allerdings war der Chlorophyllgehalt je Einheit Blattfläche von *F. rubra* unter hoher N-Versorgung deutlich höher als unter niedriger (Tab. 5.6), so daß sich zumindest diese Fraktion von organischem Stickstoff bei höherer N-Versorgung erhöht hatte. Ein evtl. höherer Nitratgehalt der Blätter von *F. rubra* unter hoher N-Versorgung konnte also wahrscheinlich nur einen Teil der niedrigen PNUE verursachen. Außerdem ist es möglich, daß die Blätter von *F. rubra* bei hoher N-Versorgung eine sehr hohe Photosynthesekapazität besaßen, die unter den gegebenen Lichtbedingungen nicht ausgenutzt werden konnte. Dies konnte als eine Ursache der geringeren PNUE von langsam wachsenden Pflanzen bei DIJKSTRA und LAMBERS (1989), PONS *et al.* (1994), POORTER und EVANS (1998) und WESTBEEK *et al.* (1999) nachgewiesen werden. Da die Unterschiede zwischen *L. perenne* und *F. rubra* in der PNUE aber auch unter Lichtsättigung ebenso deutlich bestehen blieben wie unter Umgebungslicht (Abb. 5.8), kann dieser

Punkt hier im Gegensatz zu den genannten Untersuchungen ausgeschlossen werden. Vermutlich spielt eine zu geringe Ausnutzung der Photosynthesekapazität nur eine Rolle bei einer niedrigen Belichtung der Blätter. Die Lichtstärke für die Photosynthesemessungen in den genannten Untersuchungen lagen bei 200, 290, 300 und 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, in unseren Versuchen dagegen bei 540 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. *F. rubra* schränkte also trotz des deutlich höheren Stickstoff- und Chlorophyllgehalts je Einheit Blattfläche (Tab. 5.6) und der niedrigen spezifischen Blattfläche (Tab. 5.7) die PNUE bei Umgebungslicht im Verhältnis zur Lichtsättigung nicht stärker ein als *L. perenne*. Die niedrigere spezifische Blattfläche von *F. rubra* scheint demnach nicht durch eine erhöhte interne Beschattung für die geringeren massebezogenen Photosyntheseraten verantwortlich zu sein, wie vielfach argumentiert wurde (z. B. DIJKSTRA, 1989). Die niedrigeren Photosyntheseraten werden also eher durch andere Blatteigenschaften verursacht, die wahrscheinlich indirekt mit der spezifischen Blattfläche verbunden sind. Weitere Unterschiede in der PNUE zwischen schnell und langsam wachsenden Pflanzen konnten in anderen Untersuchungen in einem unterschiedlichen Anteil des organischen Stickstoffs, der in den Photosyntheseapparat integriert wurde, gefunden werden (PONS *et al.*, 1994; POORTER und EVANS, 1998; WESTBEEK *et al.*, 1999) sowie in einer unterschiedlich hohen spezifischen Aktivität der Rubisco (POORTER und EVANS, 1998; WESTBEEK *et al.*, 1999).

6.3 Blattlebensdauer und Retranslokation

6.3.1 Blattlebensdauer

Die Blattlebensdauer war bei *F. rubra* höher als bei *L. perenne* (Tab. 5.8), was der allgemeinen Erwartung an langsam wachsende Pflanzen entspricht. REICH *et al.* (1992) fanden z. B. eine negative Korrelation zwischen der Blattlebensdauer und Faktoren wie der maximalen Photosyntheserate, der spezifischen Blattfläche, dem Blattflächenverhältnis der Pflanze und der relativen Wachstumsrate, also Eigenschaften, in denen sich schnell und langsam wachsende Pflanzen unterscheiden. Direkte Messungen der Blattlebensdauer sind im Vergleich schnell und langsam wachsender Pflanzen bisher allerdings kaum durchgeführt worden.

Die N-Versorgungsstufe wirkte bei den beiden Spezies in entgegengesetzter Weise auf die Blattlebensdauer: *F. rubra* hatte unter hoher N-Versorgung eine höhere Blattlebensdauer als unter niedriger; bei *L. perenne* war es umgekehrt (Tab. 5.8). Auch in anderen Untersuchungen war der Einfluß der N-Verfügbarkeit auf die Blattlebensdauer bei verschiedenen Spezies unterschiedlich (AERTS und DE CALUWE, 1995 sowie Zitate darin). Das bedeutet, daß die Blattlebensdauer beider Spezies offenbar durch unterschiedliche Mechanismen gesteuert

wurde. Wie bei THOMAS und STODDART (1980) beschrieben, kann die Blattseneszenz durch genetische Programmierung gesteuert werden, durch korrelative Faktoren innerhalb der Pflanze wie z. B. Selbstbeschattung und die Sinkstärke wachsender Organe oder durch externe Umweltfaktoren. Über die Ursachen, die in unseren Untersuchungen zu Unterschieden in der Blattlebensdauer geführt haben, läßt sich hier nur spekulieren. Die unterschiedliche Blattlebensdauer zwischen *L. perenne* und *F. rubra* kann genetisch verursacht sein, da jedoch die N-Versorgung unterschiedlich auf die Blattlebensdauer wirkte, reicht diese Erklärung nicht aus. Die kürzere Blattlebensdauer bei *L. perenne* unter hoher N-Versorgung kann durch Selbstbeschattung und durch eine steigende Sinkstärke bedingt durch die Zunahme der Zahl wachsender Blätter und Triebe (Tab. 5.2) verursacht worden sein. Auch bei *F. rubra* stieg die Selbstbeschattung und die Sinkstärke bei hoher N-Versorgung sicherlich an. Bei dieser Spezies wurde die Blattlebensdauer durch diese Faktoren aber nicht verringert. Der einzige Faktor, der bei *F. rubra* die Blattlebensdauer beeinflusste, war das bei niedriger N-Versorgung auftretende N-Defizit, das zu einem verstärkten Abbau von Chlorophyll und Stickstoff und damit zur Blattseneszenz führte.

Unter niedriger N-Versorgung unterschied sich die Blattlebensdauer zwischen *L. perenne* und *F. rubra* mit einer Differenz von 1,7 Tagen (Tab. 5.8) kaum noch voneinander. Das zeigt, daß sich die spezifische Blattfläche allein nicht zur Voraussage der Blattlebensdauer eignet, da *F. rubra* auch bei niedriger N-Versorgung eine niedrigere spezifische Blattfläche und vermutlich höhere Zellwandanteile besaß als *L. perenne*. Statt dessen scheinen äußere Einflüsse wie die N-Versorgung wesentlich bedeutender für die Seneszenz zu sein als der Blattaufbau. Auch bei den Untersuchungen von AERTS und DE CALUWE (1995) konnte kein Zusammenhang zwischen der Blattlebensdauer und der spezifischen Blattfläche verschiedener *Carex*-Arten gefunden werden.

Da die Blattlebensdauer von *F. rubra* bei niedriger N-Versorgung gegenüber *L. perenne* nur geringfügig höher war, wird dieses Merkmal nur von geringer Bedeutung für die Anpassung dieser Spezies an nährstoffarme Standorte sein.

6.3.2 Retranslokation

Die Retranslokation von Assimilaten aus seneszierenden Blättern ist von erheblicher Bedeutung für die Wiederverwertung bzw. Weiterverwertung dieser Stoffe und kann im Falle von Stickstoff vor allem zu einer langfristig besseren Nährstoffausnutzung beitragen. Sowohl bei *L. perenne* als auch bei *F. rubra* fand dementsprechend unter beiden N-Stufen eine deutliche Retranslokation von Stickstoff aus den älteren Blättern (hier 3. Blatt des Haupttriebes) statt

(Abb. 5.11A). Auch die Kohlenstoffmenge im 3. Blatt nahm im Laufe der Blattalterung ab, mit Ausnahme von *F. rubra* unter der hohen N-Versorgung, bei der die Kohlenstoffmenge im Blatt konstant blieb. Der Umfang der Retranslokation lag bei Stickstoff mit durchschnittlich 65 % des ursprünglich vorhandenen Stickstoffs zum 7-Blatt-Stadium etwa auf dem Niveau, das auch in anderen Untersuchungen gefunden wurde. So fanden AERTS und CHAPIN (2000) in einer Datensammlung von Pflanzen unterschiedlicher Ökosysteme Retranslokationseffizienzen von Stickstoff, die nicht über 80 % lagen. In der Datenübersicht von ECKSTEIN *et al.* (1999) lag die Retranslokationseffizienz von Stickstoff bei Graminoiden hauptsächlich im Bereich zwischen 20 und 60 %, bei AERTS (1996) um 60 %. Über die Höhe der Retranslokation von Kohlenstoff konnten keine direkt vergleichbaren Datensätze gefunden werden. Mit durchschnittlich 29 % lag die Retranslokation des Kohlenstoffs deutlich unter der von Stickstoff. Das ist verständlich, da ein großer Teil des Kohlenstoffs in strukturellen Elementen wie z. B. Zellwänden gebunden ist, die während der Blattseneszenz nicht abgebaut werden können. Bei diesen Daten muß allerdings berücksichtigt werden, daß die untersuchten Blätter zum Versuchsende nicht vollständig seneszent waren. Das dritte Blatt war zum Ende des Versuchszeitraumes nur bei *L. perenne* unter N- vollständig seneszent (s. Abb. 5.10).

Unterschiede im Umfang der Retranslokation zwischen den Spezies und N-Stufen waren nur schwach ausgeprägt (Abb. 5.11). Der Umfang der Retranslokation hing unabhängig von Spezies und N-Stufe jeweils ausschließlich vom Fortschreiten der Blattalterung ab (Abb. 5.11C), so daß sich die geringen Unterschiede in der Retranslokationseffizienz durch die unterschiedlich schnelle Blattseneszenz erklären lassen. Die endgültige Retranslokationseffizienz konnte mit diesen Daten nicht festgestellt werden, da nicht bei allen Varianten die Blätter zum Versuchsende vollkommen seneszent waren. Deshalb wurde die Retranslokationseffizienz der abgedunkelten Blätter zu Hilfe genommen (Abb. 5.11D), da hier davon ausgegangen werden kann, daß alle Blätter am Ende des Versuches seneszent waren. Die Retranslokationseffizienz der abgedunkelten Blätter zeigte, daß die potentielle Retranslokationseffizienz von Stickstoff noch deutlich höher liegen kann als bei 80 % (s. AERTS und CHAPIN, 2000). Bei *L. perenne* ging sie nicht über diesen Betrag hinaus, bei *F. rubra* unter niedriger N-Versorgung lag sie bei 97 %. Das spricht dafür, daß bei *F. rubra* ein größerer Anteil des Blattstickstoffs während der Seneszenz retransloziert werden konnte. Vom Kohlenstoff dagegen wurde auch in den abgedunkelten Blättern nicht mehr als 50 bis 60 % des ursprünglich vorhandenen Kohlenstoffs retransloziert (Abb. 5.11D). Die Retranslokation fand bei allen Varianten bis zum nächsten Entwicklungsstadium (in diesem Fall das 5-Blatt-Stadium) der Pflanzen statt, danach blieb die Kohlenstoffmenge in den Blättern in

etwa konstant. Offenbar wird der lösliche Kohlenstoff direkt exportiert, während durch Abbauprozesse im Laufe der Seneszenz kaum noch weiterer Kohlenstoff exportiert werden kann. Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen in der Kohlenstoffretranslokation ließen sich nicht nachweisen.

Unter geringer N-Versorgung führt die erhöhte Retranslokationseffizienz von *F. rubra* rechnerisch zu einer neunfach erhöhten N-Ausnutzung gegenüber *L. perenne* (Tab. 5.9), wenn man davon ausgeht, daß die in den abgedunkelten Blättern aufgetretene potentielle N-Retranslokation auch tatsächlich realisiert wird. Die dagegen verhältnismäßig geringe Differenz in der Retranslokationseffizienz von 24 % zwischen den Spezies ist also von erheblicher ökologischer Bedeutung. Wäre die Blattlebensdauer der beiden Spezies dagegen gleich hoch, bliebe es trotzdem bei einer neunfach erhöhten N-Ausnutzung bei *F. rubra*. Unter hoher N-Versorgung hat *F. rubra* dagegen rechnerisch nur eine 1,6fach erhöhte N-Ausnutzung gegenüber *L. perenne* (Tab. 5.9). Zu der erhöhten N-Ausnutzung trägt hier sowohl die längere Blattlebensdauer als auch die erhöhte Retranslokationseffizienz in gleichem Maße bei. Bei bisherigen Untersuchungen, bei denen der Einfluß der Blattlebensdauer und der Retranslokationseffizienz auf die Verweildauer des Stickstoffs bzw. die N-Ausnutzungseffizienz untersucht wurde, war v. a. die Blattlebensdauer als Einflußfaktor herausgestellt worden, während der Einfluß der Retranslokationseffizienz gering war (ESCUADERO *et al.*, 1992; ECKSTEIN *et al.*, 1999). Im Vergleich von Pflanzen der gleichen Art gewinnen Unterschiede in der Retranslokationseffizienz allerdings an Bedeutung (ECKSTEIN *et al.*, 1999), da sich die Pflanzen eher in ihrer Retranslokationseffizienz unterscheiden, aber kaum in der Blattlebensdauer. Systematische Unterschiede in der Retranslokationseffizienz zwischen Pflanzen verschiedener Wachstumsformen oder in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung konnten bislang nicht gefunden werden (AERTS, 1996). Daraus muß geschlossen werden, daß sich die hier gefundenen Speziesunterschiede in der Retranslokationseffizienz nicht auf Pflanzen verschiedener Wachstumsformen, wie Bäume und Kräuter, übertragen lassen, sondern daß systematische Unterschiede in der Retranslokationseffizienz nur in der Beschränkung auf einzelne Pflanzengruppen, wie Gräser, von Bedeutung sind.

Neben der langfristig erhöhten N-Ausnutzung, die durch eine höhere Retranslokationseffizienz erreicht werden kann, sollte auch die Energiebilanz der Pflanzen als mögliche positive Auswirkung einer hohen Retranslokationseffizienz berücksichtigt werden. Es ist anzunehmen, daß eine Wiederverwendung von Stickstoff der Pflanze Energiekosten, die für eine erneute Assimilation verwendet werden müßten, einsparen kann. Der Elektronenbedarf für die Reduktion von Nitrat und den Einbau in Aminosäuren führt zu einem Elektronenbedarf der

Pflanze, der bei bei einem Viertel dessen liegt, was für die Reduktion von Kohlendioxid benötigt wird (GUERRERO, 1981), und hat damit einen deutlichen Einfluß auf die Energiebilanz der Pflanze. Möglicherweise besitzt *F. rubra* also auch eine langfristig günstigere Energiebilanz, durch die Vorteile auf nährstoffärmeren Standorten gewonnen werden könnten.

6.3.3 Umverteilung der Assimilate

Sowohl Stickstoff als auch Kohlenstoff wurde im Laufe des Wachstums bei beiden Spezies und unter beiden N-Stufen in deutlichem Umfang umverteilt (Abb. 5.12 und 5.14). Der v. a. aus den älteren Blättern des Haupttriebes retranslozierte Stickstoff und Kohlenstoff konnte in den jüngeren, neu gebildeten Blättern des Haupttriebes, in den Nebentrieben und in den Wurzeln wiedergefunden werden. Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen im Umfang und Richtung der Umverteilung konnten nicht nachgewiesen werden. Einzige Ausnahme war, daß unter geringer N-Versorgung bei beiden Spezies Stickstoff in die Wurzeln retransloziert wurde, was unter hoher N-Versorgung nicht der Fall war. Offenbar wird bei geringer N-Versorgung der Bedarf der Wurzeln an Stickstoff durch das erhöhte Wurzelwachstum sehr hoch.

Unterschiede im Umfang der Umverteilung von „altem“ Stickstoff und Kohlenstoff konnten v. a. deshalb nicht beobachtet werden, weil der Abbau von „altem“ Stickstoff und Kohlenstoff sich zwischen den Spezies und N-Stufen nur relativ wenig unterschied (Abb. 5.11 B). Es zeigt sich, daß die Menge an Stickstoff und Kohlenstoff in den Blättern zum einen vom Abbau von „altem“ Stickstoff und Kohlenstoff und zum anderen im Zufluß von neu aufgenommenen Stickstoff und Kohlenstoff, der auch bei alternden Blättern noch stattfand, bestimmt wurde. Auch andere Untersuchungen lassen vermuten, daß ein kontinuierlicher Umsatz von Stickstoff und auch von mit dem Stickstoff verbundenem Kohlenstoff in der Pflanze stattfindet (PHILLIPS *et al.*, 1983; DE VISSER *et al.*, 1992). Unterschiede in der Menge von Stickstoff und Kohlenstoff in den älteren Blättern hingen also nicht allein vom Abbau „alten“ Kohlenstoffs und Stickstoffs ab. Dazu kommt, daß die endgültige Retranslokationseffizienz und eventuelle Unterschiede zwischen den Spezies oder N-Stufen wegen der wenig fortgeschrittenen Blattseneszenz in diesen jungen Pflanzen (Abb. 5.10) kaum zum Ausdruck kam. Schließlich waren auch die Trockenmasseunterschiede zwischen den individuellen Pflanzen z. T. so groß, daß geringe Mengenunterschiede im „alten“ Stickstoff oder Kohlenstoff zwischen den Versuchsvarianten nicht mehr nachzuweisen waren.

6.4 Schlußfolgerungen

Es zeigte sich, daß Speziesunterschiede zwischen *L. perenne* und *F. rubra*, die auf eine Anpassung der Arten an Bedingungen hoher oder niedriger N-Versorgung schließen lassen, in der photosynthetischen N-Ausnutzung lagen, sowie in der Blattlebensdauer, die sich v. a. im Abbau von Blattstickstoff auswirkt. Außerdem gibt es Hinweise auf Unterschiede in der Retranslokationseffizienz von Stickstoff, die erhebliche Auswirkungen auf die N-Ausnutzungseffizienz der Pflanzen haben kann. Daraus läßt sich schließen, daß die Gründe für den unterschiedlichen Erfolg der Arten auf Standorten mit hohem oder niedrigem N-Niveau in der Verwendung und Rückverteilung des Stickstoffs liegt. Zukünftige Forschung sollte deshalb v. a. herauszufinden versuchen, inwieweit sich Pflanzenarten unterschiedlicher Wachstumsdynamik in den Bindungsformen des Stickstoffs in den Blättern unterscheiden, wie sie ihren Stickstoff in der Photosynthese verwenden und welche biochemischen Abbauprozesse während der Blattalterung stattfinden. Die Wechselbeziehung zwischen den Formen, dem Nutzen und dem Abbau von Stickstoff könnten dann zur Klärung der Wachstumsstrategien von Pflanzenarten unterschiedlicher Standorte beitragen.

Hinweise darauf, welche Rolle morphologische Unterschiede der Pflanzen, v. a. im Blattaufbau, für ihre Anpassung an Standorte mit unterschiedlicher Nährstoffversorgung spielen könnte, konnten in diesen Untersuchungen dagegen nicht gefunden werden. Es wäre zu überlegen, ob die Unterschiede in der spezifischen Blattfläche, die zwischen *L. perenne* und *F. rubra* gefunden wurden, nicht eher eine Konsequenz der jeweiligen photosynthetischen N-Ausnutzung sind. ANTEN *et al.* (1995) konnten in Modellberechnungen zeigen, daß bei einer geringen photosynthetischen N-Ausnutzung eine insgesamt niedrigere Blattfläche für die Gesamtphotosyntheseleistung günstiger ist. Detailliertere Untersuchungen der biochemischen Komponenten der Blätter könnten sicher auch hier weiterhelfen.

7 ZUSAMMENFASSUNG

Die Artenzusammensetzung von Grünlandbeständen wird von Standort-, Klima- und Bodenbedingungen beeinflusst. Vor allem die Intensität der Stickstoffdüngung führt zu einer Verschiebung des Artenspektrums hin zu stickstoffliebenderen Arten. Während Auswirkungen von Umwelteinflüssen auf die floristische Bestandeszusammensetzung hinreichend dokumentiert sind, ist über die pflanzenphysiologischen und morphologischen Ursachen, die zur Adaption wichtiger Bestandsbildner an den Standort beitragen, relativ wenig bekannt.

In der vorliegenden Arbeit sollte mit Hilfe stabiler Stickstoff- und Kohlenstoff-Isotope untersucht werden, wie zwei in ihren Ansprüchen an die Stickstoffverfügbarkeit des Standortes sehr verschiedene Grasarten (*Lolium perenne* und *Festuca rubra*) sich in ihrer Physiologie und Morphologie unterscheiden und welche Veränderungen in der Stickstoff- und Kohlenstoff-Allokation damit verbunden sind. Beide Spezies wurden jeweils unter einer ausreichenden (N+) und einer reduzierten (N-) Stickstoffversorgungsstufe in Klimakammern auf Nährlösung angezogen. Es wurde von der Hypothese ausgegangen, daß sich die Arten in ihrer momentanen Effizienz des Stickstoff- und Kohlenstoffhaushaltes nicht sehr stark unterscheiden, daß es aber Unterschiede in der Wiederverwendung einmal gewonnener Assimilate gibt.

Es zeigte sich, daß *L. perenne* unter N+ eine um 20 % höhere relative Wachstumsrate ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) erreichte als *F. rubra*. Unter N- unterschieden sich die Spezies dagegen kaum in ihrer relativen Wachstumsrate. Diese Unterschiede ließen sich v. a. auf die Blattanatomie zurückführen. Die Blätter von *L. perenne* wiesen mit $30 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ eine höhere Blattfläche je Einheit Trockenmasse auf als die Blätter von *F. rubra* ($17 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$), was Vorteile für die Lichtinterzeption und damit die Photosyntheseleistung brachte. Diese blattanatomischen Unterschiede zwischen den Spezies konnte jedoch nicht auf unterschiedliche Anteile der verschiedenen Blattgewebe zurückgeführt werden.

Die niedrigere spezifische Blattfläche von *F. rubra* gegenüber *L. perenne* war dabei mit einem höheren Trockenmasseanteil an der Frischmasse der Blätter und somit einer höheren Blattdichte ($\text{mm}^3 \text{ mg}^{-1}$) verbunden. Diese Unterschiede ließen sich aber nicht auf unterschiedliche Anteile der verschiedenen Blattgewebe zurückführen. Wahrscheinlich sind die Zellwandanteile der Blattgewebe bei *F. rubra* höher, während bei *L. perenne* das Zellumen größeren Raum einnimmt.

Eine genauere Aufschlüsselung des Kohlenstoffhaushalts der Grasarten zeigte, daß sich die höhere Wachstumsrate von *L. perenne* gegenüber *F. rubra* in erster Linie auf eine höhere

Photosyntheseleistung je Einheit Trockenmasse zurückführen ließ. Die Anteile des Kohlenstoffs, die über den Sproß oder die Wurzeln veratmet wurden, schienen dagegen von geringerer Bedeutung für die relative Wachstumsrate der Arten zu sein.

Die Stickstoffeffizienz ($\text{g g}^{-1} \text{N d}^{-1}$) war bei *L. perenne* unter N+ gegenüber *F. rubra* etwa um 10 % erhöht, was zusammen mit einer leicht höheren N-Konzentration in der Pflanze ein schnelleres Wachstum dieser Spezies bewirkte. Unter N- war die Stickstoffeffizienz zwischen den Spezies annähernd gleich. Zwar hatte *L. perenne* eine etwas höhere photosynthetische Stickstoffausnutzung als *F. rubra*, aber auch einen höheren Anteil des Gesamt-Stickstoffs, der in der Wurzelmasse gebunden war und nicht in der Photosynthese genutzt werden konnte.

Eine Wiederverwendung von Stickstoff- und Kohlenstoffassimilaten seneszierender Blätter während des weiteren Wachstums ließ sich für beide Spezies nachweisen. Unterschiede zwischen den Spezies in der Menge des retranslozierten Kohlenstoffs oder Stickstoffs oder in den Prioritäten der Verteilung ließen sich allerdings nicht absichern. Dennoch gab es Hinweise darauf, daß *F. rubra* längerfristig gesehen in der Lage war, deutlich größere Anteile der im ausgewachsenen Blatt vorhandenen Stickstoffassimilate zu exportieren und damit wiederzuverwenden. Unterschiede im Umgang mit Kohlenstoffassimilaten konnten dagegen nicht festgestellt werden.

Die Blattlebensdauer war unter N+ bei *F. rubra* deutlich höher als bei *L. perenne*, unter N- unterschied sie sich aber nur geringfügig zwischen den Spezies. Die reduzierte Stickstoffversorgung verkürzte die Blattlebensdauer von *F. rubra*, aber verlängerte sie bei *L. perenne*. Die Stickstoffversorgung hatte damit neben dem Blattaufbau der Arten einen großen Einfluß auf die Blattlebensdauer.

Die wichtigsten Unterschiede im Hinblick auf die Standortanpassung der Arten scheinen im Umgang der Pflanzen mit ihren Stickstoffassimilaten zu liegen. Es gab Hinweise darauf, daß der Umfang der Stickstoffretranslokation zwischen den Arten verschieden ist, daß die Blattalterung und damit der Abbau von Stickstoff im Blatt bei den beiden Arten in unterschiedlichem Ausmaß von der Stickstoffversorgung der Pflanzen beeinflußt wird und daß es Unterschiede in der photosynthetischen Stickstoffausnutzung zwischen den Arten gibt. Konsequenzen für die Standortanpassung der Arten, die sich aus dem Umgang der Pflanzen mit Kohlenstoffassimilaten oder der Blattanatomie ergeben, lassen sich aus den vorliegenden Daten jedoch nicht eindeutig herleiten.

8 LITERATURVERZEICHNIS

- AERTS, R., 1990: Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84: 391-397.
- AERTS, R. 1996: Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.* 84 (4):597-608.
- AERTS, R., R. G. A. BOOT und P. J. M. VAN DER AART, 1991: The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.
- AERTS, R. und F. S. CHAPIN III, 2000: The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.
- AERTS, R. und H. DE CALUWE, 1994: Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology* 75 (8): 2362-2372.
- AERTS, R. und H. DE CALUWE, 1995: Interspecific and intraspecific differences in shoot and leaf lifespan of four *Carex* species which differ in maximum dry matter production. *Oecologia* 102: 467-477.
- AERTS, R. und M. J. VAN DER PEIJL, 1993: A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos* 66: 144-147.
- ANTEN, N. P. R., F. SCHIEVING, E. MEDINA, M. J. A. WERGER und P. SCHUFFELEN, 1995: Optimal leaf area indices in C₃ and C₄ mono- and dicotyledonous species at low and high nitrogen availability. *Physiol. Plant.* 95: 541-550.
- ATKIN, O. K., B. BOTMAN und H. LAMBERS, 1996a: The relationship between the relative growth rate and nitrogen economy of alpine and lowland *Poa* species. *Plant Cell Environ.* 19: 1324-1330.
- ATKIN, O. K., B. BOTMAN und H. LAMBERS, 1996b: The causes of inherently slow growth in alpine plants: An analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species. *Funct. Ecol.* 19: 1324-1330.
- ATKIN, O. K., M. SCHORTEMAYER, N. MCFARLANE und J. R. EVANS, 1998: Variation in the components of relative growth rate in ten *Acacia* species from contrasting environments. *Plant Cell Environ.* 21: 1007-1017.
- ATKIN, O. K., M. SCHORTEMAYER, N. MCFARLANE und J. R. EVANS, 1999: The response of fast- and slow-growing *Acacia* species to elevated atmospheric CO₂: an analysis of the underlying components of relative growth rate. *Oecologia* 120: 544-554.
- BERENDSE, F., 1994: Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. *Oikos* 71: 253-260.
- BERENDSE, F. und AERTS, R., 1987: Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Funct. Ecol.* 1: 293-296.
- BERENDSE, F. und W. T. ELBERSE, 1989: Competition and nutrient losses from the plant. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 269-284. The Hague: SPB Academic Publishing.
- BERENDSE, F., W. T. ELBERSE und R. H. M. E. GEERTS, 1992: Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* 73 (1): 46-53.

- BIRK, E. M. und P. M. VITOUSEK, 1986: Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* 67 (1): 69-79.
- BLANKE, M. M., 1990: Chlorophyll-Bestimmung mit DMF. *Vitic. Enol. Sci.* 45 :76-78.
- BLANKE, M. M., 1992: Determination of chlorophyll using DMSO. *Vitic. Enol. Sci.* 47 :32-35.
- BOOT, R. G. A., 1989: The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 299-311. The Hague: SPB Academic Publishing.
- BOOT, R. G. A. und K. DEN DUBBELDEN, 1990: Effects of nitrogen supply on growth, allocation and gas exchange characteristics of two perennial grasses from inland dunes. *Oecologia* 85: 115-121.
- BOOT, R. G. A. und M. MENSINK, 1990: Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply. *Plant Soil* 129: 291-299.
- BOOT, R. G. A., P. M. SCHILDWACHT und H. LAMBERS, 1992: Partitioning of nitrogen and biomass at a range of N-addition rates and their consequences for growth and gas exchange in two perennial grasses from inland dunes. *Physiol. Plant.* 86: 152-160.
- BROUWER, R., 1963: Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Meded. Inst. Biol. Scheik. Onderz.* 213: 31-39.
- CAMPELL, B. D. und J. P. GRIME, 1989: A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytol.* 112: 261-267.
- CARLEN, C., R. KÖLLIKER und J. NÖSBERGER, 1999: Dry matter allocation and nitrogen productivity explain growth responses to photoperiod and temperature in forage grasses. *Oecologia* 121: 441-446.
- CASTRO-DÍEZ, P., J. P. PUYRAVAUD und J. H. C. CORNELISSEN, 2000: Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486.
- CHAPIN, F. S. III, 1980: The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- DELÉENS, E., J.-B. CLIQUET und J.-L. PRIOUL, 1994: Use of ¹³C and ¹⁵N plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 133-146.
- DE VISSER, R., H. VIANDEN und H. SCHNYDER, 1997: Kinetics and relative significance of remobilized and current C and N incorporation in leaf and root growth zones of *Lolium perenne* after defoliation: assessment by ¹³C and ¹⁵N steady-state labelling. *Plant Cell Environ.* 20: 37-46.
- DIJKSTRA, P., 1989: Cause and effect of differences in specific leaf area. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 125-140. The Hague: SPB Academic Publishing.
- DIJKSTRA, P. und H. LAMBERS, 1986: Photosynthesis and respiration of two inbred lines of *Plantago major* L. differing in relative growth rate. In: Marcelle, R., H. Clijsters und M. Van Pouke (Hrsg.): *Biological control of photosynthesis*. S. 251-255. The Hague: Martinus Nijhoff Publishers.

- DIJKSTRA, P. und H. LAMBERS, 1989: Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. *New Phytol.* 113: 283-290.
- DINKELAKER, B., V. RÖMHELD und H. MARSCHNER, 1989: Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin. *Plant Cell Environ.* 12: 285-292.
- ECKSTEIN, R. L. und P. S. KARLSSON, 1997: Above-ground growth and nutrient use by plants in a subarctic environment: effects of habitat, life form and species. *Oikos* 79: 311-324.
- ECKSTEIN, R. L., P. S. KARLSSON und M. WEIH, 1999: Leaf live span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol.* 143: 177-189.
- ELBERSE, W. T. und F. BERENDSE, 1993: A comparative-study of the growth and morphology of 8 grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Funct. Ecol.* 7: 223-229.
- ELLENBERG, H., 1979: *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Scripta Geobotanica 9.
- ESCUADERO, A., I. C. SANZ DEL ARCO und J. AYALA, 1992: Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- EVANS, G. C., 1972: *The quantitative analysis of plant growth*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- EVANS, J. R., 1989: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- FARQUHAR, G. D., J. R. EHLERINGER und K. T. HUBICK, 1989: Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503-537.
- FICHTNER, K. und E.-D. SCHULZE, 1992: The effect of nitrogen nutrition on growth and biomass partitioning of annual plants originating from habitats of different nitrogen availability. *Oecologia* 92: 236-241.
- FIELD, C., 1983: Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56: 341-347.
- FIELD, C. und H. A. MOONEY, 1986: The photosynthetic - nitrogen relationship in wild plants. In: Th. J. Givnish (Hrsg.): *On the economy on plant form and function*. S. 25-55. Cambridge: Cambridge University Press.
- FRANSEN, B., H. DE KROON und F. BERENDSE, 1998: Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia* 115: 351-358.
- GARNIER, E., 1991: Above and below-ground resource capture in herbaceous plants: Relationships with growth and biomass allocation. *Trends Ecol. Evol.* 6: 126-131.
- GARNIER, E., 1992: Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *J. Ecol.* 80: 665-675.
- GARNIER, E., P. CORDONNIER, J.-L. GUILLERM und L. SONIÉ, 1997: Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490-498.

- GARNIER, E., O. GOBIN und H. POORTER, 1995: Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Ann. Bot.* 76: 667-672.
- GARNIER E. und LAURENT G., 1994: Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* 128: 725-736.
- GARNIER, E., J. L. SALAGER, G. LAURENT und L. SONIÉ, 1999: Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytol.* 143: 119-129.
- GARNIER, E. und S. VANCAEYZEELE, 1994: Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species: relationships with growth. *Plant Cell Environ.* 17: 399-407.
- GRIME, J. P. und R. HUNT, 1975: Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.
- GRIME, J. P., 1979: *Plant strategies and vegetation processes*. London: John Wiley & Sons.
- GUERRERO, M. G., J. M. VEGA und M. LOSADA, 1981: The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 169-204.
- HAMMER, P. A., 1978: Base-line growth studies of 'Grand Rapids' lettuce in controlled environments. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103 (5): 649-655.
- HEWITT, E. J., 1966: *Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition*. 2. Aufl.. East Malling, Kent, England: Technical Communication: 22.
- HIROSE, T., 1988: Modelling the relative growth rate as a function of plant nitrogen concentration. *Physiol. Plant.* 72: 185-189.
- HIROSE, T. und M. J. A. WERGER, 1987: Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* 72: 520-526.
- HUNT, R., 1982: *Plant growth curves - The functional approach to plant growth analysis*. London: Edward Arnold.
- HUNT, R., A. O. NICHOLLS und A. F. SAMIA, 1987: Growth and root-shoot partitioning in eighteen British grasses. *Oikos* 50: 53-59.
- INGESTAD, T., 1979: Nitrogen stress in birch seedlings II. N, P, Ca and Mg nutrition. *Physiol. Plant.* 45: 149-157.
- KEMP, C. D., 1960: Methods of estimating the leaf area of grasses from linear measurements. *Ann. Bot.* 24: 491-499.
- KLAPP, E. und W. OPITZ VON BOBERFELD, 1990: *Taschenbuch der Gräser*. Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey.
- KOCH, G. W., W. E. WINNER, A. NARDONE und H. A. MOONEY, 1987: A system for controlling the root and shoot environment for plant growth studies. *Environ. Exp. Bot.* 27 (4): 365-377.
- KONINGS, H., 1989: Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 101-123. The Hague: SPB Academic Publishing.
- LAMBERS, H., 1983: The „functional equilibrium“: Nibbling on the edges of a paradigm. *Neth. J. agric. Sci.* 31: 305-311.

- LAMBERS, H. und P. DIJKSTRA, 1987: A physiological analysis of genotypic variation in relative growth rate: Can growth rate confer ecological advantage? In: Van Andel, J., S. P. Bakker und R. W. Snaydon (Hrsg.): *Disturbance in Grasslands*. S. 237-252. Dordrecht: Junk Publishers.
- LAMBERS, H., N. FREIJSEN, H. POORTER, T. HIROSE und A. VAN DER WERF, 1989: Analyses of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 1-17. The Hague: SPB Academic Publishing.
- LAMBERS, H. und H. POORTER, 1992: Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 187-261.
- MARIOTTI, A., 1984: Natural abundance measurements and atmospheric ^{15}N nitrogen standard calibration. *Nature* 311: 251-252.
- MARSCHNER, H., 1995: *Mineral Nutrition of Higher Plants*. London: Academic Press.
- NIEMANN, G. J., J. B. M. PUREVEEN, G. B. ELKEL, H. POORTER und J. J. BOON, 1992: Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia* 89: 567-573.
- OLFF, H., 1992: Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland species. *Oecologia* 89: 412-421.
- PAMMENTER, N. W., P. M. DRENNAN und V. R. SMITH, 1986: Physiological and anatomical aspects of photosynthesis of two *Agrostis* species at a sub-antarctic island. *New Phytol.* 102: 143-160.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., A. H. M. BRUNSTING und H. H. VAN LAAR, 1974: Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *J. Theor. Biol.* 45: 339-377.
- PHILLIPS, D. A., D. M. CENTER und M. B. JONES, 1983: Nitrogen turnover and assimilation during regrowth in *Trifolium subterraneum* L. and *Bromus mollis* L.. *Plant Physiol.* 71: 472-476.
- PONS, T. L., A. VAN DER WERF und H. LAMBERS, 1994: Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow- and fast-growing species: Possible explanations for observed differences. In: Roy, J. und E. Garnier (Hrsg.): *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. S. 61-77. The Hague: SPB Academic Publishing.
- POORTER, H., 1989: Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers, H., M. L. Cambridge, H. Konings und T. L. Pons (Hrsg.): *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. S. 45-68. The Hague: SPB Academic Publishing.
- POORTER, H., 1994: Construction costs and payback time of biomass: A whole plant perspective. In: Roy, J. und E. Garnier (Hrsg.): *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. S. 111-127. The Hague: SPB Academic Publishing.
- POORTER, H. und M. BERGKOTTE, 1992: Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* 15: 221-229.
- POORTER, H. und R. DE JONG, 1999: A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol.* 143: 163-176.

- POORTER, H. und J. R. EVANS, 1998: Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.
- POORTER, H. und G. D. FARQUHAR, 1994: Transpiration, intercellular carbon-dioxide concentration and carbon-isotope discrimination of 24 wild-species differing in relative growth rate. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 507-516.
- POORTER, H. und P. POTHMANN, 1992: Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. *New Phytol.* 120: 159-166.
- POORTER, H. und C. REMKES, 1990: Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- POORTER, H., C. REMKES und H. LAMBERS, 1990: Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiol.* 94: 621-627.
- POORTER, H., A. VAN DER WERF, O. K. ATKIN und H. LAMBERS, 1991: Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species. *Physiol. Plant.* 83: 469-475.
- POORTER, H., C. A. D. M. VAN DE VIJVER, R. G. A. BOOT und H. LAMBERS, 1995: Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant Soil* 171: 217-227.
- READER, R. J., 1998: Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat. *Plant Ecol.* 134: 43-51.
- REICH, P. B., 1993: Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: 'the blind men and the elephant retold'. *Funct. Ecol.* 7: 721-725.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS und D. S. ELLSWORTH, 1992: Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 365-392.
- REICH, P. B., M. B. WALTERS, D. S. ELLSWORTH, J. M. VOSE, J. C. VOLIN, C. GRESHAM und W. D. BOWMAN, 1998: Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* 114: 471-482.
- REYNOLDS, H. L. und C. D'ANTONIO, 1996: The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: opinion. *Plant Soil* 185: 75-97.
- ROBINSON, D. und I. H. RORISON, 1988: Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Funct. Ecol.* 2: 249-257.
- RODERICK, M. L., S. L. BERRY, I. R. NOBLE und G. D. FARQUHAR, 1999a: A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. *Funct. Ecol.* 13: 683-695.
- RODERICK, M. L., S. L. BERRY, A. R. SAUNDERS und I. R. NOBLE, 1999b: On the relationship between the composition, morphology and function of leaves. *Funct. Ecol.* 13: 696-710.
- RODERICK, M. L., S. L. BERRY und I. R. NOBLE, 2000: A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Funct. Ecol.* 14: 423-437.
- RYSER, P. und H. LAMBERS, 1995: Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil* 170: 251-265.

- SCHEURWATER, I., C. CORNELISSEN, F. DICTUS, R. WELSCHEN und H. LAMBERS, 1998: Why do fast- and slow-growing grass species differ so little in their rate of root respiration, considering the large differences in rate of growth and ion uptake? *Plant Cell Environ.* 21: 995-1005.
- SCHEURWATER, I., M. DÜNNEBACKE, R. EISING und H. LAMBERS, 2000: Respiratory costs and rate of protein turnover in the roots of a fast-growing (*Dactylis glomerata* L.) and a slow-growing (*Festuca ovina* L.) grass species. *J. Exp. Bot.* 51: 1089-1097.
- SCHIPPERS, P. und H. OLFF, 2000: Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecol.* 149: 219-231.
- SCHLÄPFER, B. und P. RYSER, 1996: Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos* 75: 398-406.
- SCHNYDER, H., 1992: Long-term steady-state labelling of wheat plants by use of natural $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ mixtures in an open, rapidly turned-over system. *Planta* 187: 128-135.
- SHAVER, G. R. und F. S. CHAPIN III, 1991: Production:biomass relationships and element cycling in contrasting arctic vegetation types. *Ecol. Monogr.* 61: 1-31.
- SHIPLEY, B. und R. H. PETERS, 1990: A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. *Am. Nat.* 136: 139-153.
- SMALL, E., 1972: Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Can. J. Bot.* 50: 2227-2233.
- THOMAS, H. und J. L. STODDART, 1980: Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 83-111.
- TILMAN, D., 1988: *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton: Princeton University Press.
- TILMAN, D., 1990: Mechanisms of plant competition for nutrients: The elements of a predictive theory of competition. In: Grace, J. B. und D. Tilman (Hrsg.): *Perspectives on plant competition*. S. 117-141. London: Academic Press.
- VAN ARENDONK, J. J. C. M., G. J. NIEMANN, J. J. BOON und H. LAMBERS, 1997: Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry. *Plant Cell Environ.* 20: 881-897.
- VAN ARENDONK, J. J. C. M. und H. POORTER, 1994: The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* 17: 963-970.
- VAN DEN BOOGAARD, R., S. GOUBITZ, E. J. VENEKLAAS und H. LAMBERS, 1996: Carbon and nitrogen economy of four *Triticum aestivum* cultivars differing in relative growth rate and water use efficiency. *Plant Cell Environ.* 19: 998-1004.
- VAN DER WERF, A., M. VAN NUENEN, A. J. VISSER und H. LAMBERS, 1993a: Contribution of physiological and morphological plant traits to a species' competitive ability at high and low nitrogen supply. A hypothesis for inherently fast- and slow-growing monocotyledonous species. *Oecologia* 94: 434-440.
- VAN DER WERF, A., A. J. VISSER, F. SCHIEVING und H. LAMBERS, 1993b: Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast- and slow-growing species. *Funct. Ecol.* 7: 63-74.

- VAN DER WERF, A., M. VAN NUENEN, A. J. VISSER und H. LAMBERS, 1993c: Effects of N-supply on the rates of photosynthesis and shoot and root respiration of inherently fast-growing and slow-growing monocotyledonous species. *Physiol. Plant* 89: 563-569.
- VAN DER WERF, A., H. POORTER und H. LAMBERS, 1994: Respiration as dependent on a species' inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant. In: Roy, J. und E. Garnier (Hrsg.): *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. S. 91-110. The Hague: SPB Academic Publishing.
- VANDE VIJVER, C. A. D. M., R. G. A. BOOT, H. POORTER und H. LAMBERS, 1993: Phenotypic plasticity in response to nitrate supply of an inherently fast-growing species from a fertile habitat and an inherently slow-growing species from an infertile habitat. *Oecologia* 96: 548-554.
- VÁZQUEZ DE ALDANA, B. R. und F. BERENDSE, 1997: Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Funct. Ecol.* 11: 619-626.
- VÁZQUEZ DE ALDANA, B. R., R. H. E. M. GEERTS und F. BERENDSE, 1996: Nitrogen losses from perennial grass species. *Oecologia* 106 :137-143.
- VITOUSEK, P., 1982: Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.* 119: 553-572.
- WESTBEEK, M. H. M., T. L. PONS, M. L. CAMBRIDGE und O. K. ATKIN, 1999: Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species. *Oecologia* 120: 19-26.
- WILSON, P. J., K. THOMPSON und J. G. HODGSON, 1999: Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.
- WITKOWSKI, E. T. F. und B. B. LAMONT, 1991: Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.
- WRIGHT, I. J. und M. WESTOBY, 2000: Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Funct. Ecol.* 14: 97-107.
- WRIGHT, I. J. und M. WESTOBY, 2001: Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127: 21-29.

9 ANHANG

Anhangtab. 1: Trockenmasse verschiedener Sorten von *L. perenne* und *F. rubra* unter ausreichender ($13 \text{ mg N } \Gamma^{-1}$; N+) und reduzierter ($1,4 \text{ mg N } \Gamma^{-1}$; N-) N-Versorgung nach 43 Tagen Versuchsdauer.

	N+		N-	
	Sproß	Wurzel	Sproß	Wurzel
<i>Lolium perenne</i>				
Gremie	147	41	85	42
Lipondo	107	27	44	15
Lihersa	120	27	66	47
Liprinta	186	36	86	36
<i>Festuca rubra</i>				
Condor	23	5	28	6
Roland 21	45	10	12	1
Licato	13	3	30	5
N.F.G. Roemer	48	8	28	7
Lifalla	26	4	24	3

Anhangtab. 2: Trockenmasse (mg) von *L. perenne* cv. „Liprinta“ und *F. rubra* cv. „N.F.G. Roemer“ unter Nährlösungen mit unterschiedlichen N-Versorgungsstufen nach 43 Tagen Versuchsdauer.

Nährlösung ($\text{mg N } \Gamma^{-1}$)	<i>L. perenne</i>	<i>F. rubra</i>
105	196	38
52,5	145	49
13	222	56
1,4	122	35
0,014	85	13

Anhangtab. 3: Trockenmasse (TM) in mg von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-) in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium (3-8) und Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.1.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
TM 3	8,4	6,7	6,1	4,2	2	*	n.s.	n.s.
TM 4	19,0	13,4	11,7	8,0	2	*	n.s.	n.s.
TM 5	54,5	51,9	44,4	38,3	2	n.s.	n.s.	n.s.
TM 6	189,0	132,1	141,9	87,4	2	*	*	n.s.
TM 7	434,9	290,9	258,1	198,5	2	n.s.	n.s.	n.s.
TM 8	785,6							

n.s. = nicht signifikant; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,001$; *** = $p < 0,0001$

Anhangtab. 4: Relative Wachstumsrate (RGR), Nettoassimilationsrate (NAR), Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtsverhältnis (LWR) und spezifische Blattfläche (SLA) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.2.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
RGR (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	187,4	129,9	155,6	120,4	2	n.s.	*	n.s.
NAR (mg mm ⁻² d ⁻¹)	10,2	11,0	12,2	12,9	2	n.s.	n.s.	n.s.
LAR (mm ² mg ⁻¹)	19,8	14,9	12,4	9,8	2	*	n.s.	n.s.
LWR (g g ⁻¹)	0,58	0,51	0,63	0,65	2	**	n.s.	n.s.
SLA (mm ² mg ⁻¹)	34,2	29,0	19,6	15,2	2	**	n.s.	n.s.

n.s. = nicht signifikant; * = p<0,05; ** = p<0,001; *** = p<0,0001

Anhangtab. 5: Sproßphotosynthese je Einheit Blattfläche (PhBf), je Einheit Trockenmasse (PhG), Sproßrespiration (SR) und Wurzelrespiration (WR) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.3.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
PhBf (µmol m ⁻² s ⁻¹)	5,83	4,95	7,35	7,18	50	***	*	n.s.
PhG (µmol g ⁻¹ s ⁻¹)	137,4	77,8	120,2	63,7	10	n.s.	***	n.s.
SR (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)	26,77	22,58	39,09	21,41	10	n.s.	**	*
WR (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)	43,62	36,17	73,14	40,82	10	*	**	n.s.

n.s. = nicht signifikant; * = p<0,05; ** = p<0,001; *** = p<0,0001

Anhangtab. 6: C-Konzentration, N-Konzentration (in % der Trockenmasse) und der Trockenmasseanteil an der Frischmasse der Gesamtpflanze (%), des Sprosses und der Wurzel von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.5.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
C gesamt	41,3	40,9	42,0	42,2	10	**	n.s.	n.s.
C Sproß	41,5	41,0	42,3	42,2	10	**	n.s.	n.s.
C Wurzel	40,9	40,9	40,9	41,9	10	n.s.	n.s.	n.s.
N gesamt	4,0	1,6	3,8	1,5	10	n.s.	***	n.s.
N Sproß	4,4	1,7	4,0	1,6	10	n.s.	***	n.s.
N Wurzel	2,9	1,4	3,2	1,4	10	n.s.	***	n.s.
TM-Anteil gesamt	14,7	15,9	15,6	18,9	10	**	**	n.s.
TM-Anteil Sproß	18,0	26,1	21,7	31,0	10	**	***	n.s.
TM-Anteil Wurzel	9,6	10,1	8,1	10,5	10	n.s.	***	*

n.s. = nicht signifikant; * = p<0,05; ** = p<0,001; *** = p<0,0001

Anhangtab. 7: Photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE; $\mu\text{mol g}^{-1}\text{N d}^{-1}$) und N-Effizienz (NP; $\text{mg mg}^{-1}\text{N d}^{-1}$) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.6.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
PNUE	3,2	4,5	3,2	4,1	10	n.s.	**	n.s.
NP	5,9	7,2	5,3	6,6	2	n.s.	n.s.	n.s.

n.s. = nicht signifikant; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,001$; *** = $p < 0,0001$

Anhangtab. 8: Photosynthese und Respiration auf die Blattfläche (Bf) ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) und auf die Trockenmasse (G) ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{ s}^{-1}$) bezogen sowie photosynthetische N-Ausnutzung (PNUE; $\mu\text{mol g}^{-1}\text{N s}^{-1}$) bei ambienten Lichtverhältnissen ($530 \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ PAR) und bei Lichtsättigung ($1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ PAR) von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.7 und 5.8.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
Photosynthese (Bf)	14,64	7,93	11,74	11,63	40	n.s.	***	***
Respiration (Bf)	-1,10	-1,30	-2,11	-2,30	40	***	n.s.	n.s.
Photosynthese (G)	0,47	0,20	0,26	0,21	4	n.s.	*	n.s.
Respiration (G)	-0,04	-0,03	-0,05	-0,04	4	n.s.	n.s.	n.s.
PNUE 530	9,38	8,28	5,17	8,15	14	*	n.s.	*
PNUE 1200	12,70	11,64	7,54	11,11	14	**	n.s.	*

n.s. = nicht signifikant; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,001$; *** = $p < 0,0001$

Anhangtab. 9: Relative Flächenanteile der Gewebe der Blätter 4 bis 6 des Haupttriebes (% des Blattquerschnittes) sowie Anzahl der Leit- und Faserbündel von *L. perenne* (Lp) und *F. rubra* unter hoher (N+) und niedriger N-Versorgung (N-). Ergebnisse der Varianzanalyse mit n Wiederholungen und den Einflußfaktoren Spezies (S) und N-Stufe (N). Daten zu Abb. 5.9.

	<i>L. perenne</i>		<i>F. rubra</i>		Varianzanalyse			
	N+	N-	N+	N-	n	S	N	S*N
Epidermis	33,6	32,8	26,4	29,7	24	***	n.s.	**
Leitbündel	4,8	6,2	4,9	6,5	24	n.s.	***	n.s.
Faserbündel	2,0	2,9	1,4	2,9	24	n.s.	***	n.s.
Mesophyll	43,0	47,6	49,0	46,3	24	**	n.s.	***
Interzellulare	16,7	10,5	18,3	14,5	24	***	***	*
Anzahl Leitbündel	13,5	12,6	6,8	6,6	24	***	n.s.	n.s.
Anzahl Faserbündel	19,4	18,2	8,4	8,8	24	***	n.s.	n.s.

n.s. = nicht signifikant; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,001$; *** = $p < 0,0001$

Danksagung

Herrn Prof. Dr. W. Kühbauch danke ich für die Überlassung des Themas. Herrn Prof. Dr. H. Goldbach danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Ganz besonders bedanke ich mich bei Herrn Dr. I. Rademacher für die ständige Gesprächsbereitschaft und Unterstützung in Rat und Tat.

Bei allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Lehrstuhls für Allgemeinen Pflanzenbau möchte ich mich für die Zusammenarbeit und Hilfe bedanken. Für ihre besondere Mitarbeit im Projekt bedanke ich mich bei S. Damm, V. Förterer, I. Hanitsch und L. Schmitz. Bei D. Rupprecht aus der Agrikulturchemie möchte ich mich für die Analysen am Massenspektrometer bedanken. Vielen Dank ebenso für die tatkräftige Unterstützung der Hilfskräfte M. Maeting, H. Nickels, H. Neff und S. Buhn, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Nicht zuletzt möchte ich mich bei meinen Eltern bedanken, die mir vor und während der Promotion einen ständigen Rückhalt gegeben haben.

Die Arbeit wurde unter den Kennzeichen Ku 366/19-1 und Ku 366/19-3 von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt.