

Lehrstuhl für Gründlandlehre
Technische Universität München - Weihenstephan

**Kohlenstoffhaushalt von Einzelpflanzen eines
Sonnenblumenbestandes in Abhängigkeit von der hierarchischen
Position und der N-Versorgung –
Untersuchungen mit $^{13}\text{C}/^{15}\text{N}$ -Markierung**

Katja Klumpp

Vollständiger Abdruck von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. U. Schmidhalter

Prüfer der Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr. H. Schnyder

2. Univ.-Prof. Dr. R. Matyssek

Die Dissertation wurde am 12. November 2002 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 11. Februar 2003 angenommen.

D A N K

An erster Stelle möchte ich mich bei Herrn Professor Dr. Hans Schnyder für die Bereitstellung dieser Arbeit und für das Thema meiner Doktorarbeit bedanken, das mir so viel Freude machte, und das ich mit stetigem Interesse verfolgt habe.

Bei Herrn Dr. Markus Lötscher möchte ich mich für die Betreuung während meiner Arbeit, und für die vielen Stunden bedanken, die er immer bereitwillig für mich investiert hat. In vielen Gesprächen mit ihm wurde meine wissenschaftliche Neugier und mein Interesse immer wieder aufs Neue geweckt, manchmal auch an `dunklen` Tagen. Aus seinen wissenschaftlichen Ansätzen konnte ich vieles mitnehmen, was mir auch in Zukunft eine grosse Hilfe sein wird.

Herr Dr. Thomas Gebbing und Herr Dr. Rudi Schäufole möchte ich für ihre umfassende fachliche und auch moralische Unterstützung und ihre ständige Diskussionsbereitschaft danken. Wir haben viele Stunden miteinander verbracht, sowohl innerhalb, als auch außerhalb meiner Arbeit.

Mein Dank geht auch an Herr Wolfgang Feneis. Er ist der beste Techniker den ich kenne. Kein Wunsch war ihm zu ausgefallen, als dass er ihn nicht auch verwirklichen konnte.

Bedanken möchte ich mich auch bei meinen `Mitbestreitern` Herr Peter Fiener und Herr Fernando Lattanzi, mit denen ich manche fachliche Diskussion hatte, aber auch private Gespräche z.B. über das `Dasein`, oder über `Die hierarchische Position eines Dokorranden`:

Ich möchte niemanden vergessen, und danke allen Anderen, die mich in dieser Zeit begleitet haben. Namentlich erwähnen möchte ich noch Frau Geli Ernst-Schwärzli, Frau Brigitte Schilling, Frau Melitta Sternkopf und Frau Erna Eschenbach.

INHALT

1. Einleitung	1
2. Material & Methoden	7
2.1 Versuchsanlage und -durchführung	7
2.1.1 Versuchsdesign	7
2.1.2 Versuchsbeschreibung	9
2.2 Berechnungen	13
2.2.1 Kohlenstofffixierung	13
2.2.2 Stickstoffaufnahme	14
2.2.3 Statistik	14
2.3 Parameter des Stoffhaushalts	16
3. Ergebnisse	17
3.1 Wachstum und Entwicklung der Pflanzen	17
3.1.1 Trockenmasse und Zuwachs	17
3.1.2 Streckungswachstum und Blattentwicklung	19
3.1.3 Pflanzenallometrie	20
3.1.4 C-Konzentration	23
3.1.5 N-Konzentration	24
3.2 Lichtverteilung	27
3.3 Ressourcenaufnahme	29
3.3.1 Kohlenstofffixierung	29
3.3.2 Stickstoffaufnahme	31
3.4 Ressourcenallokation	32
3.4.1 Kohlenstoff	32
3.4.2 Stickstoff	34
3.4.3 N-Aufnahme und C-Fixierung	35
3.5 Respiration	37
4. Diskussion	40
4.1 C-Tagesbilanz einer Pflanze	42
4.1.1 Respiration von markiertem und <i>nicht</i> markiertem C	45
4.1.2 Verifizierung der C-Tagesbilanz	47
4.1.3 C-Fixierung und respiratorischer Verlust - mögliche Ursachen der Selbstausdünnung	48

4.2 Wachstums- und Erhaltungsrespiration	50
4.3 Einfluss der Ressourcenallokation auf die C-Fixierung	56
4.3.1 C-Allokation	56
4.3.2 N-Allokation	60
5. Zusammenfassung / Summary	64
6. Literatur	69
7. Anhang	81
8. Abkürzungen	82
Lebenslauf	

1. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 607 ‚Wachstum und Parasitenabwehr‘. Der SFB beschäftigt sich mit den Mechanismen der Ressourcenallokation und der Regulation des Ressourcenwettbewerbs bei pflanzlichen Konkurrenzinteraktionen, Pflanze/Parasit-Beziehungen, Interaktionen zwischen Pflanzen und Bodenorganismen und verschiedenen abiotischen Szenarien. Die aus der Vielzahl dieser pflanzlichen Interaktionen entstehenden Konfliktfelder des individuellen Stoffwechsels, wie Zwang zum Wachstum als Ausdruck pflanzlichen Konkurrenzverhaltens und Zwang zur Abwehr von biotischem Stress, beinhalten sowohl die Notwendigkeit der Ressourcenaufnahme, als auch den Einbehalt von Ressourcen. Beides stellt einen wesentlichen Aspekt der individuellen, pflanzlichen Fitness dar und stützt sich auf gemeinsame Mechanismen der Ressourcenverteilung zwischen Primär- und Sekundärstoffwechsel. Ein besseres Verständnis der ‚Fitness‘ könnte dazu beitragen Störanfälligkeiten und Energieaufwand in forst- und landwirtschaftlichen Systemen zu minimieren und die Empfindlichkeit dieser Systeme gegenüber Umwelteinflüssen besser zu beurteilen.

Seit Darwin wird Konkurrenz als eine Triebfeder der Pflanzenentwicklung und der morphologischen Anpassung, sowie der Bildung von Bestandesstrukturen und deren Dynamiken gesehen. Aufgrund dieser Schlüsselposition wurde zwischenpflanzliche Konkurrenz bereits unter zahlreichen Blickwinkeln untersucht. Drei Jahrzehnte Feldstudien zeigten, dass zwischenpflanzliche Konkurrenz zwar eine weit verbreitete, jedoch nicht allgegenwärtige Erscheinung ist (s. Review: Connell 1983). Unter Konkurrenz versteht man, wenn Individuen einer Art oder verschiedener Arten innerhalb eines Lebensraums die selbe Ressource nutzen, wobei in der interspezifischen Konkurrenz zwei oder mehr Arten eine limitierte Ressource gemeinsam nutzen (Tilman 1977). Die Bedeutung der interspezifischen im Vergleich zur intraspezifischen Konkurrenz wurde schon früh in sogenannten ‚Replacement Experimenten‘, durch das Ersetzen von Individuen mit einer zweiten Art

untersucht (Keever 1950, deWit 1960). In der Monokultur, der intraspezifischen Konkurrenz, wurde Konkurrenz dagegen meist beschreibend in Dichte-/Ertrags-Studien dargestellt (Yoda et al. 1963, Harper et al. 1962). Welche Faktoren über die Konkurrenzfähigkeit einer Art entscheiden, bzw. eine ‚erfolgreiche‘ Konkurrenz einleiten, wird nach wie vor diskutiert (Grace 1990, Evans & Poorter 2001).

Zwischenzeitlich gilt das Interesse ebenfalls den Mechanismen und Interaktionen der Konkurrenz. Konkurrenz stellt dabei die Summe der Interaktionen zwischen Individuen über die Zeit dar (Weiner 1990). Kompetitive Interaktionen und Pflanzenwachstum sind maßgeblich für die Bestandeshierarchie innerhalb einer Pflanzenpopulation. Die zwischenpflanzliche Konkurrenz erhöht sich dabei mit zunehmender Größenvarianz („Sizedistribution“ Weiner et al. 2001). Die Ursachen dieser Varianz sind bislang nicht geklärt. Jedoch scheint ‚asymmetrische‘ Konkurrenz für die Varianz der Größen verantwortlich zu sein (Schwinning & Weiner 1998). D. h. große Individuen nehmen überproportional mehr Ressourcen auf als Kleine, während bei der symmetrischen Konkurrenz die Ressourcenaufnahme proportional zur Größe eines Individuums ist (Weiner 1990). Der Wettbewerb um Ressourcen scheint somit ein wichtiger Faktor des größenspezifischen Wachstums zu sein (Weiner & Thomas 1986).

Der Wettbewerb um Ressourcen kann ebenfalls als ‚Fitness‘ im Sinne von Ressourcenverfügbarkeit definiert werden, da diese außer vom Ressourcenangebot auch von den Nachbarnindividuen beeinflusst wird (Goldberg, 1990). Nimmt man an, dass bei limitiertem Ressourcenangebot Wachstum und ‚Fitness‘ korreliert sind, gibt es drei Wege diese zu erhöhen: Erhöhung der Ressourcenaufnahme (Anten & Hirose 1998, Wright & Westoby 2001), Reduktion des Verlusts (Ono et al. 1996) oder Erhöhung der Ressourcennutzung (Chapin 1980, Chapin et al 1987). In jedem Fall ist eine bestimmte morphologisch/physiologische Anpassung für das Durchsetzungsvermögen eines Individuums von Bedeutung. Die Stoff-Allokation kann daher eine wichtige Determinante in der zwischenpflanzlichen Konkurrenz-Beziehung sein. So werden Änderungen der Stoff-Allokation in Organe (Blatt/Spross/Wurzel-Verhältnis) bzw. in Strukturen (z.B. Zellulose, Lignin) oft einer Reaktion des Pflanzenwachstums infolge eines veränderten

Ressourcenangebots zugeschrieben (Anten & Hirose 1998, Shipley 2000, Wright & Westoby 2001). Dennoch ist nicht vollständig geklärt, ob Änderungen im Pflanzenwachstum auf die individuelle Plastizität, oder auf gezielte Anpassung zurückzuführen sind.

Als Folge der zwischenpflanzlichen Konkurrenz ist für die Bestandessituation ein zeitlich änderndes Ressourcenangebot charakteristisch. Bei höheren Bestandesdichten sind diese Änderungen bedeutender, da dort die zwischenpflanzliche Konkurrenz und damit verbundene Größenvarianz höher ist (Weiner 1990). Um ausreichend Licht zu bekommen, müssen kleinere Individuen mit ihren Blättern in die obersten Bestandesschichten vordringen. Der Anteil an photosynthetisch inaktivem Gewebe (Stängel) an der Sprossmasse wird damit groß (Anten & Hirose 1999) und ist unter Umständen nur mit einem relativ größeren Aufwand an Strukturstoffen und Respirationskosten zu erreichen als bei großen Individuen. Aufgrund der niederen hierarchischen Position (geringer Strahlungsgenuss) ist die Netto-Photosynthese geringer als bei großen Individuen. Die in Beständen gefundene dichteabhängige Mortalität könnte daher auf das Absterben der Individuen zurückzuführen sein, deren Nettoassimilation unter einen kritischen Wert fällt (Thomas & Weiner 1989).

Als wachstumslimitierender Nährstoff wurde die Allokation des Stickstoff (N) eingehend untersucht. Nach Bestandsschluss tritt die Konkurrenz um Licht in den Vordergrund. In dichten Beständen orientiert sich die vertikale Verteilung des Blatt-Stickstoffs und der spezifischen Blattfläche ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) daher am Lichtgradienten (Field 1983, Hirose et al. 1988, Anten & Hirose 1999, Hirose & Werger 1995), wobei Anpassung an die Einstrahlung und Alterungsprozesse für diese Verteilung verantwortlich scheinen (Anten et al. 1998, Ono et al. 1996, Rousseaux et al. 1999). In den obersten Bestandesschichten mit hoher Einstrahlung zeigen Blätter mit hohem N-Gehalt eine höhere Nettphotosynthese und sind erst bei höheren Intensitäten lichtgesättigt als Blätter mit geringem N-Gehalt (Connor et al. 1993, Hirose & Werger 1987). Bei geringer Einstrahlung in den unteren Bestandesschichten sind diese Unterschiede dagegen klein oder nicht vorhanden. Daraus lässt sich schließen, dass bei einer limitierter Menge N die tägliche Nettphotosynthese durch Allokation des N in Bestandesschichten mit hoher

Einstrahlung maximiert werden kann (Lemaire et al. 1991, Rousseaux et al. 1999).

Ebenso könnte bei kleinen, beschatteten Pflanzen das N-Aufnahmevermögen limitiert sein, da die Kapazität, Nitrat zu absorbieren oder N_2 zu fixieren von der täglichen C-Aufnahme des Individuums abhängt (Gastal & Saugier 1989). Da die Respirationskosten positiv mit dem N-Gehalt korreliert sind, ist der Respirationsverlust bei hohem N-Gehalt pro Einheit Blattfläche höher als bei geringem N-Gehalt (Hikosaka et al. 1999, Connor et al. 1993, Penning de Vries, 1975). Ein geringerer N-Gehalt könnte bei kleineren, beschatteten Individuen die Respirationskosten senken und möglicherweise ein Vorteil sein. Dem stehen jedoch Befunde gegenüber, die hohe N-Gehalte in Blättern von kleinen, beschatteten Individuen fanden (Hikosaka et al. 1999, Anten & Werger 1996). Hikosaka (1996) und Ono et al. (1996) legten dies allerdings als reduzierte N-Verlagerung in die ‚Sink-Organen‘ in Folge geringer Wachstumsraten aus.

Die Respiration ist ein komplexer metabolischer Prozess, der neben der Bereitstellung von Energie auch C-Gerüste liefert. Im Vergleich zur Photosynthese, die gut untersucht und verstanden ist, sind die Schlüsselfunktionen der Respiration trotz ihrer Beiträge zum Metabolismus und der C-Bilanz einer Pflanze immer noch wenig verstanden (Amthor 2000). In Bestandeswachstums-Modellen wird sie daher häufig als eine Funktion der Photosynthese, der Temperatur oder des N-Gehalts dargestellt (Thornley & Cannell 2000, Tabourel-Tayot & Gastal 1998). Analog zu den Erhaltungs- und Wachstumsprozessen in der Pflanze lässt sich die Respiration in Erhaltungs- und Wachstumsrespiration unterteilen (Thornley 1970, McCree 1970). Methodisch ist die Trennung allerdings schwierig. Eine Reihe von Untersuchungen zur Erhaltungsrespiration basieren daher auf Respirationmessungen während einer verlängerten Dunkelphase (Starvation Methode, Amthor 1989). Mit der Regressions-Methode hingegen (McCree 1970) wird die Respirationsrate auf eine Bedingung von „null“ Wachstum extrapoliert. Der Achsenabschnitt und die Steigung dieser Regressionsgeraden stellen dabei die Erhaltungs- und die Wachstumsrespiration dar (McCree 1970, Amthor 1989). Ungeachtet dieser Annäherungen sind die Zusammenhänge zwischen der Photosynthese und den Respirationsverlusten für Wachstums- und Erhaltungsprozesse noch immer wenig verstanden, da die Respiration ihrerseits von der Entwicklung

(McChutchan & Monson 2001) und der Physiologie (N-Gehalt) einer Pflanze abhängt (Connor et al. 1993, Hikosaka et al. 1999).

Häufig wird die Erhaltungsrespiration mit dem N-Gehalt (Proteingehalt) einer Pflanze in Verbindung gebracht (Penning de Vries 1975, Thornley & Cannell 2000, Zerihun et al. 1998). Da der N-Gehalt ebenfalls mit der Masse einer Pflanze korreliert ist (Hikosaka & Hirose 2001), wird angenommen, dass die Erhaltungsrespiration ebenfalls zur Masse in Beziehung steht (Amthor 1989, McCree 1970). Die Wachstumsrespiration ist dagegen gemäss Definition abhängig von Wachstumsrate einer Pflanze (Amthor 1989).

Über den Beitrag von Reserven bzw. aktuellen Photosyntheseprodukte zur gesamten Pflanzenrespiration bzw. Erhaltungs- und Wachstumsrespiration ist wenig bekannt. Vergleichbare ^{14}C - Markierungsexperimente (pulse-labelling) zeigten, dass Wurzeln 15-25% (Gregory & Atwell 1991) und Blätter bis 10% (Grange 1985) des aktuell fixierten C wieder veratmen. Möglicherweise hängt die Menge an fixiertem C, die wieder respiriert wird, von der Pflanzenentwicklung und der Stoff-Allokation ab. Ein besseres Verständnis der Respirationsmechanismen könnte dazu beitragen, die respiratorischen Verluste, die mit der Erhaltung und dem Wachstum in Verbindung stehen, zu modellieren und mögliche stoffliche/energetische Umsteuerungen zu erklären. Detaillierte Kenntnisse der pflanzeninternen C-Flüsse sowie der Komponenten der täglichen C-Bilanz (Kosten/Nutzen-Analyse) können zur Verbesserung bestehender Wachstumsmodelle beitragen (Tabourel-Tayot & Gastal 1998, Bijlsma & Lambers 2000, Cannell & Thornley 2000).

Anhand eines $^{13}\text{C}/^{15}\text{N}$ Markierungsversuchs mit Individuen eines *Helianthus annuus* L. Bestandes sollen folgende Fragen beantwortet werden:

- Welchen Einfluss hat die hierarchische Position und das N-Angebot, unter Berücksichtigung der täglichen C-Fixierungsraten und Respirationsraten, auf die C-Bilanz der Individuen (Kosten/Nutzen-Analyse)?
- Welchen Anteil nimmt die Respiration von markiertem und *nicht* markiertem C in der täglichen C-Bilanz einer Pflanze ein? Sind diese Befunde mit der Theorie der Erhaltungs- und Wachstumsrespiration zu vereinbaren?

- Werden bei Individuen in ungünstiger hierarchischer Position die C-Fixierungsleistung und Respirationskosten durch Änderungen in der Ressourcenallokation (morphologische/physiologische Anpassung) erhöht bzw. erniedrigt?

2. Material & Methoden

Die vorgestellten Ergebnisse stammen aus Untersuchungen, die am Lehrstuhl für Grünlandlehre in Freising durchgeführt wurden.

2.1 Versuchsanlage und -durchführung

2.1.1 Versuchsdesign

Im Experiment wurden mittels $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -und $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Markierung die C- und N-Aufnahme, -Allokation und -Nutzung von dominanten (D) und subordinaten (d) Individuen aus hierarchisch strukturierten Beständen untersucht. Das Experiment fand in vier Klimakammern (E15 Conviron, Winnipeg, Canada) mit je einer Nutzfläche von 1,5 m² und einem Volumen von 3 m³ statt. Während des Versuchs betrug die Tageslänge 16h. Die photosynthetisch aktive Strahlung (90 cm über Topfoberkante) lag bei 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (PPFD) und wurde von weißem Kaltlicht, fluoreszierenden Leuchten und Glühbirnen erzeugt. Die Temperatur in den Kammern war auf 20°C bzw. 16°C Tag/Nacht eingestellt und die relative Luftfeuchte wurde kontinuierlich auf 70 % gehalten. Als Substrat wurde Quarzsand der Körnung 0,8 mm verwendet. Die Ernährung wurde mit modifizierter Hoagland-Lösung (siehe Abschnitt Nährstoffversorgung) durchgeführt. Die Kammern sind Bestandteil einer CO₂ Gaswechsel- und $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Isotopenmarkierungsanlage, in der die Kammern mit definierter CO₂-Konzentration und C-Isotopie der Luft versorgt werden.

Ansaat und Verfahren

Zur Erstellung eines Pflanzenbestandes wurden einzelne Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.) der Sorte Optisol, CARG, BSA-Nr. 241, zu zwei Saatzeitpunkten (Tag 0 und Tag 7) in sandbefüllte Polyethylentöpfe (5 cm Ø, 35 cm Höhe) gesät. Das durchschnittliche Samengewicht betrug 50 ± 5 mg. Die

Töpfe wurden zu zwei Pflanzendichten, 50 Pfl m⁻² (20 Töpfe/Kiste) und 400 Pfl m⁻² (164 Töpfe/Kiste), in Kisten (B 56 × L 72 × H 32 cm) zusammengestellt. Kisten mit hoher Pflanzendichte enthielten je 82 Töpfe eines Saatzeitpunktes (Tag 0 und 7), die so zusammengestellt wurden, dass ein Topf von 4 Töpfen eines anderen Saatzeitpunktes umgeben waren. Die Kisten mit geringer Pflanzendichte enthielten nur Töpfe der frühen Ansaat (Tabelle: 2.1.1-1). Auf diese Weise wurden sechs Kisten mit hoher und zwei mit geringer Pflanzendichte erstellt und auf die Klimakammern verteilt. Drei der Kammern (Anzuchtkammern) wurden mit Luft einer CO₂-Konzentration von 350 μmol mol⁻¹ und einer C-isotopischen Zusammensetzung (δ ¹³CO₂) von -1,84 ‰ versorgt. Eine Kammer, die mit je einer Kiste mit 50 Pfl m⁻² und 400 Pfl m⁻² bestückt war, diente während des Versuchs als sogenannte Markierkammer. Sie erhielt Luft der selben CO₂-Konzentration jedoch einer anderen C-isotopischen Zusammensetzung (δ ¹³CO₂ -43,7 ‰).

Während des Versuchs wurden den Pflanzen der frühen Ansaat und einer Hälfte der späteren Ansaat eine 5mM Nitrat-N Nährlösung (Verfahren: N) angeboten. Um Konkurrenz im Wurzelraum zu simulieren, bekam die andere Hälfte der Spätsaat Nährlösung mit reduziertem Nitrat-Gehalt (1 mM Nitrat-N, Verfahren: n).

Tabelle 2.1.1-1: Übersicht und Kennzeichnung der Verfahren, sowie Ausschnitt der Pflanzenanordnung in den Kisten. Die Kennzeichnung der Verfahren spiegelt die Dominanzverhältnisse zwischen den Individuen im Bestand wider: dominant (D), subordinat (d), isoliert (I) Nährstoffversorgung mit 5mM Nitrat-N (N) bzw. 1mM Nitrat-N (n) Angebot, leere Töpfe (□).

	Verfahren			
	50 Pfl m ⁻²	400 Pfl m ⁻²		
• Pflanzendichte				
• Ansaat	Tag 0	Tag 0	Tag 7	
• N-Ernährung [mM] Nitrat-N	5	5	5	1
• Kennzeichnung	IN	DN	dN	dn
• Symbole	●	○	▼	▽
• Anordnung der Töpfe	● _ ● _ ● _ ●	○▼○▼○▼○▼○		
	● _ ● _ ● _ ●	▽○▽○▽○▽○▽		
	_ _ _ _	○▼○▼○▼○▼○		

Nährstoffversorgung

Die Nährstoffversorgung mit 5 mM und 1 mM Nitrat-N bestand aus modifizierter Hoagland-Lösung (Hammer et al. 1978, Tabelle: 2.1.1-2) und wurde fünfmal täglich über Tröpfchenbewässerung (im Überschuss) zugeführt.

Tabelle 2.1.1-2: Zusammensetzung der zwei verwendeten Nährlösungen.

	5mM Versorgung (N)	1 mM Versorgung (n)
Makronährstoffe	[mg l⁻¹]	[mg l⁻¹]
Calciumchlorid (CaCl ₂)	138,7	277,5
Calciumnitrat (Ca(NO ₃) ₂ x 4 H ₂ O)	295,2	-
Kaliumdihydrogenphosphat (KH ₂ PO ₄)	68,1	68,1
Kaliumnitrat (KNO ₃)	252,8	101,1
Kaliumsulfat (K ₂ SO ₄)	-	130,7
Magnesiumsulfat (MgSO ₄ x 7 H ₂ O)	246,5	246,5
Natriumchlorid (NaCl)	29,3	29,3
Fotopur Fe-EDTA	45,80	
Mikronährstoffe	[mg l⁻¹]	
Borsäure (H ₃ BO ₃)	1,422	
Kupfersulfat (CuSO ₄ x 5 H ₂ O)	0,039	
Mangansulfat (MnSO ₄ x H ₂ O)	0,761	
Natriummolybdat (Na ₂ MoO ₄ x 2 H ₂ O)	0,012	
Zinksulfat (ZnSO ₄ x 7 H ₂ O)	0,109	

2.1.2 Versuchsbeschreibung

Lichtmessung

Während der 7-wöchigen Versuchsdauer wurde in den Beständen wöchentlich die Lichtverteilung mit Stabsensoren (Solems, Paris, Frankreich) erfasst, wobei in den ersten Wochen nach Versuchsbeginn in Abständen von 5 cm vom Topfrand bis zu einer Höhe von 30 cm gemessen wurde. Ab der 5. Woche wurden die Abstände auf 10 cm erhöht und bis zu einer Höhe von 60 cm

gemessen. Die Strahlung oberhalb des Bestandes (90 cm) wurde zusätzlich mit einem Punktsensor (Licor, Nebraska USA) erfasst.

Kohlenstoff- und Stickstoff-Markierung

In der 3., 4. und 5. Woche wurde der während einer Lichtperiode fixierte C und N einzelner Pflanze markiert (Abb.: 2.1.2-1). Dazu wurde der Topf mit der betreffenden Pflanze vor Beginn der Lichtperiode (insgesamt 13 IN, 11 DN, 10 dN, 9 dn) aus den Beständen der Anzuchtammer entnommen und der Wurzelraum mit 300 ml Aqua. demin. gespült. Nach dem Abtropfen wurde der Topfablauf mit einem Gummipfropfen verschlossen, und der Topf, dem Verfahren entsprechend, mit 100 ml 20atom% ^{15}N (KNO_3) markierter Nährlösung angefüllt. Der so präparierte Topf wurde daraufhin für die Dauer einer Lichtperiode (16h) in den gleichartigen Bestand der Markierkammer gestellt. Zu Beginn der Dunkelperiode wurden die Pflanze für die Respirationssmessung vorbereitet. Hierfür wurde der Wurzelraum erneut mit 300 ml Aqua. demin. gespült und dann dem Verfahren entsprechend mit 250 ml nicht-markierter Nährlösung bewässert. Anschließend wurden die Pflanzen in die Respirationsskammer überführt.

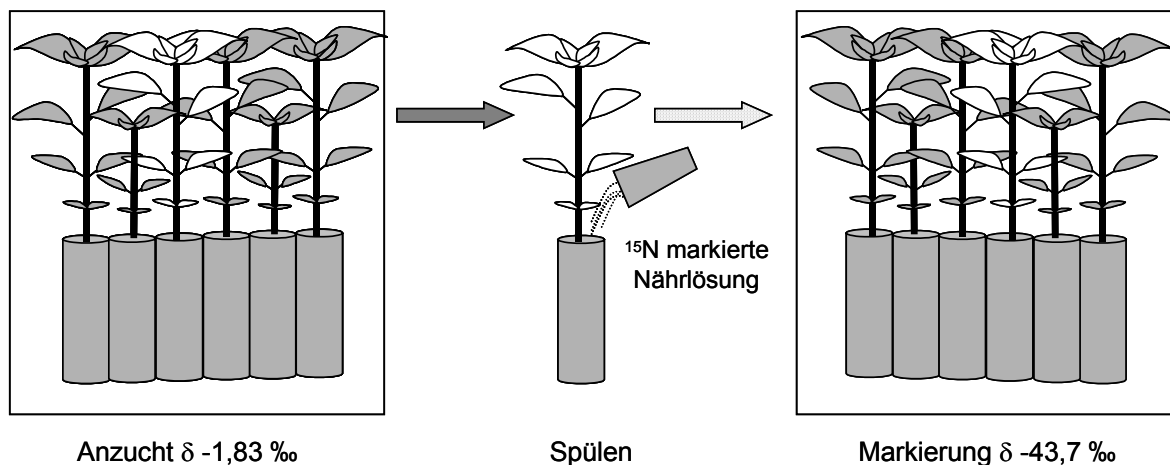


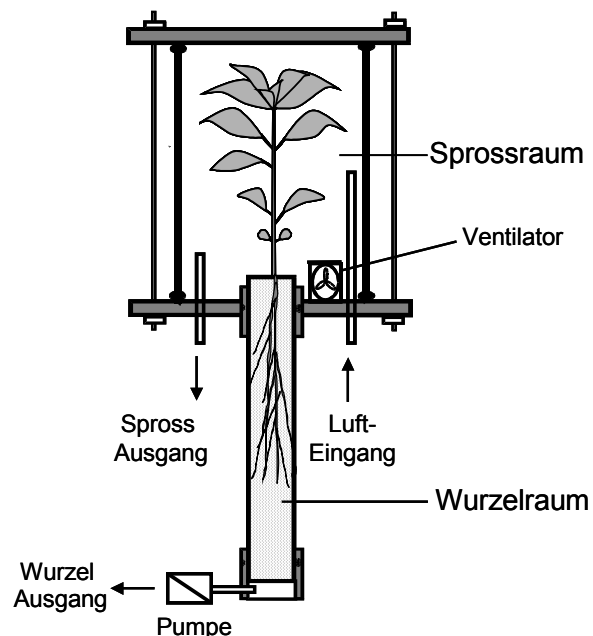
Abbildung 2.1.2-1: Schema der Markierung. Transfer einer Pflanze von der Anzuchtammer in die Markierkammer. Zuvor wurde der Topf mit demin. H_2O gespült und anschließend mit ^{15}N markierter Nährlösung versetzt.

Respirationsmessungen

Gesamtpflanze

Die Dunkel-Respiration einer Pflanze wurde nach Ende der Lichtperiode in einer eigens konstruierten Respirationsskammer erfasst (Abb.: 2.1.2-2). Dabei wurden während 5-h Dunkelperiode die Eingangsluft und die mit respiriertem CO_2 angereicherte Ausgangsluft des Spross- und Wurzelraums mit einem $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Analysator (Li6262, Licor, Lincoln, NE, USA) und einem $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ - $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ Isotopen-Massenspektrometer (DeltaPlus, Finnigan MAT, Bremen) aufgezeichnet. Die Respirationssmessung wurde sowohl an zuvor markierten als auch nicht markierten Pflanzen durchgeführt. Nach Abschluss der Respirationssmessung wurden die Pflanzen geerntet.

Abbildung 2.1.2.-2 Schema der Respirationsskammer mit Anschlüssen für Luft-Eingang (max. Flussrate 1200 ml min^{-1}) und -Ausgänge. Ein Teil der einströmenden Luft wurde mit einer Vakuumpumpe durch den Wurzelraum geleitet (300 ml min^{-1}). Für die Durchmischung der Luft im Sprossraum sorgte ein Ventilator.



Wurzeln

Im Experiment wurden während der Markierung dreimal Tagesgänge (24h) der Wurzelrespiration gemessen. Dazu wurden ca. drei Stunden vor Beginn der Lichtperiode Pflanzen aus der Anzuchtammer entnommen und mit 300 ml Nährlösung bewässert. Darauf wurden beide Topföffnungen mit einem Messanschluss verschlossen (Abb.: 2.1.2-3), und die Pflanzen für 24h in den

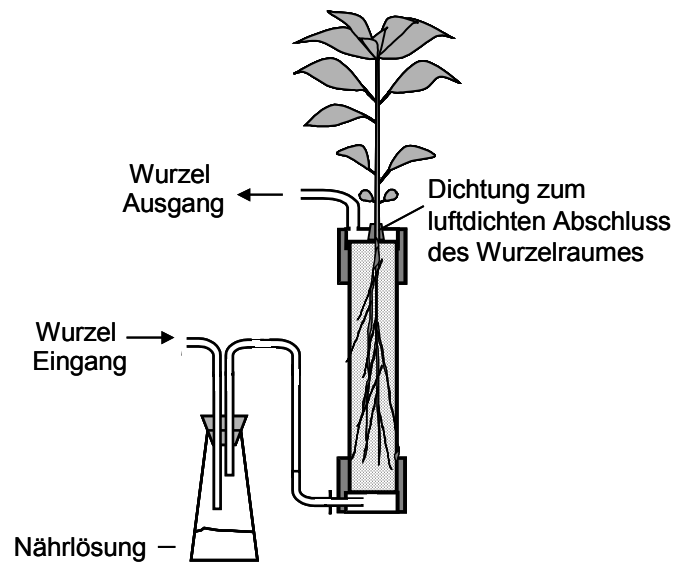


Abbildung 2.1.2-3: Schema der Anschlüsse für die 24-stündige Messung der Wurzelrespiration.

gleichartigen Bestand der Markierkammer gestellt. Die Eingangsluft und die mit CO_2 angereicherte respirierte Ausgangsluft wurde mit dem $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Analysator und dem Isotopen-Massenspektrometer aufgezeichnet. Ferner wurde die Bestandestemperatur und die Wurzeltemperatur erfasst. Während der Messung wurden die Pflanzen viermal mit 100 ml Nährlösung über den Lufteingang bewässert. Zur Vermeidung von Fremdluft bei der Bewässerung wurde der Luftstrom durch eine, mit Nährlösung gefüllte, Flasche geleitet (siehe Schema). Für die Bewässerung wurde das ausgehende Schlauchstück in die Nährlösung getaucht, wodurch Nährlösung zusammen mit der Luft in den Topf transportiert wurde.

Ernte

Zusätzlich zu den markierten Pflanzen und ihren korrespondierenden (nicht markierten) Kontrollpflanzen, wurde in den Wochen in denen nicht markiert wurde, jeweils 6 Pflanzen pro Verfahren für Wachstumsanalysen geerntet. Bei der Ernte wurde jede Pflanze in 5 cm Höhenschichten geschnitten und nach Blätter, Stängel und Wurzeln getrennt. Die Blattfraktion wurden in voll

entwickelte und wachsende Blätter aufgeteilt. Notiert wurden die Anzahl der Blätter, Blattfläche (Li3100, Licor, Nebraska, USA), Stängeldurchmesser an der Stängelbasis, Wuchshöhe und Anzahl der Nodien. ‚Blattansätze‘ die weniger als 2 cm auseinander lagen wurden als ein Nodium definiert.

Aufbereitung der Pflanzenproben

Nach der Ernte wurden die Pflanzenproben erst 30 min. bei 100°C und dann 48h bei 60°C getrocknet. Zur Aufbereitung der Pflanzenproben wurde erst das Trockengewicht bestimmt und dann die Proben in einer Kugelschwingmühle gemahlen.

Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt und dessen isotopische Zusammensetzung

Der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt sowie dessen isotopische Zusammensetzung wurden mit einem Elementaranalyser (Carlo Erba NA1108, Mailand, Italien) bzw. mit dem Isotopen-Massenspektrometer erfasst. Als Laborstandard diente ‚Instant Mehl‘, das in seiner Trockenmasse einen C-Gehalt von 42,32% und einen N-Gehalt von 1,80% aufwies. Seine C-isotopische Zusammensetzung betrug $\delta^{13}\text{C}$ -26,5 ‰.

2.2 Berechnungen

2.2.1 Kohlenstofffixierung

Bei markierten Pflanzen wurde der in einer Probe enthaltene, während der Lichtperiode fixierte C (C_{markiert} , mg) mittels einer Massenbilanz aus der C-Konzentration und -Isotopie bestimmt:

$$C_{\text{markiert}} = C_{\text{Probe}} * (\delta_{\text{Probe}} - \delta_{K_{\text{Anzucht}}}) / (\delta_{K_{\text{Markierung}}} - \delta_{K_{\text{Anzucht}}}) \quad (2.2.1-1)$$

wobei C_{Probe} der C-Gehalt (mg) und δ_{Probe} die Isotopie der Probe einer markierten Pflanze ist. Das $\delta_{K_{\text{Anzucht}}}$ ist das δ der Probe einer Pflanze die in der Anzuchtammer (δ -1,84‰) aufwuchs, während das $\delta_{K_{\text{Markierung}}}$ dem δ einer

Pflanzenprobe entspricht die durchgehend in der Markierkammer (δ -43,7‰) wuchs. Im Experiment wurden ausnahmslos Pflanzen der Anzuchtammer gemessen. Das $\delta_{K_{\text{Markierung}}}$ wurde daher mittels der bekannten Diskriminierung (Δ) geschätzt. Dabei wurde davon ausgegangen, dass Pflanzen unter gleichen Wuchsbedingungen in gleicher Weise ^{13}C diskriminieren (Schnyder 1992). Es galt:

$$\delta_{K_{\text{Markierung}}} = ((\delta_{\text{Markiergas (-43,7‰)}} - \Delta) / (\Delta + 1000)) * 1000 \quad (2.2.1-2)$$

wobei Δ die Diskriminierung der Kontrolle ($\delta_{K_{\text{Anzucht}}}$) gegenüber dem Anzuchtgas (δ -1,84‰) war:

$$\Delta = (\delta_{\text{Anzuchtgas (-1,84‰)}} - \delta_{K_{\text{Anzucht}}}) / (\delta_{K_{\text{Anzucht}}} + 1000) * 1000 \quad (2.2.1-3)$$

2.2.2 Stickstoffaufnahme

Analog zum markierten C wurde der markierte N (N_{markiert} , mg) mittels dem N-Gehalt der Probe (N_{Probe} , mg) und dem Anteil an markiertem N ($^{15}N_{\text{Probe}}$, %) bestimmt (de Visser et al. 1997):

$$N_{\text{markiert}} = N_{\text{Probe}} * ({}^{15}N_{\text{Probe}} - {}^{15}N_{\text{Natur}}) / ({}^{15}N_{\text{Anreicherung}} - {}^{15}N_{\text{Natur}}) \quad (2.2.2-1)$$

wobei ${}^{15}N_{\text{Natur}}$ die natürliche ^{15}N -Anreicherung von 0,0366% und ${}^{15}N_{\text{Anreicherung}}$ die Anreicherung von 20% in der angebotenen Nährlösung war.

2.2.3 Statistik

Vergleiche von Ergebnissen

Statistischen Mittelwertsvergleich von Verfahren (IN, DN, dN, dn) und Terminen (Woche 3-5) wurden mit einer ANOVA durchgeführt, wobei das Programm STATISTICA (StatSoft Inc.) verwendet wurde. Signifikante Unterschiede wurden mit einem Tukey Significant Difference Test (HSD), mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% geprüft

Vergleiche von Schätz- und Messwerten

Zum Vergleich von Schätz- und Messwerten wurde eine RMSE (Root Mean Squared Error) verwendet:

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum (X_{\text{Messung}} - X_{\text{Schätzung}})^2}{n}} \quad (2.2.3-1)$$

$$\text{Mittlere Differenz} = \frac{\sum (X_{\text{Messung}} - X_{\text{Schätzung}})}{n} \quad (2.2.3-2)$$

wobei X_{Messung} die Messwerte, $X_{\text{Schätzung}}$ die geschätzten Werte und n die Anzahl Wertepaare sind. Je kleiner der RMSE desto besser stimmten Mess- und geschätzter Wert überein. Die mittlere Differenz gibt an, ob im Vergleich zum Schätzwert ein Messwert über- oder unterschätzt wird.

2.3 Parameter des Stoffhaushalts

Tabelle 2.3-1: Im Experiment verwendete Parameter und ihre Definition.

Parameter	Beschreibung
C-Masse t=0-h [mg]	C-Masse vor Beginn der Lichtperiode
C-Masse t=16-h [mg]	C-Masse nach Ende der Lichtperiode
C-Masse t=24-h [mg]	C-Masse nach Ende der Dunkelperiode
Brutto C-Fixierung [mg d ⁻¹]	während der Lichtperiode brutto fixierter C (t=16-h)
Relative Brutto-C-Fixierung [g g ⁻¹ d ⁻¹]	während der Lichtperiode brutto fixierter C (t=16-h) pro Einheit C-Masse (t=0-h)
Bruttoassimilationsrate [g m ⁻² d ⁻¹]	während der Lichtperiode brutto fixierter C (t=16-h) pro Einheit Blattfläche
Brutto N-Nutzungseffizienz [g g ⁻¹ d ⁻¹]	während der Lichtperiode brutto fixierter C (t=16-h) pro Einheit Blatt-N
Respirationsrate [mg d ⁻¹]	während 24h respirierter C (markiert und <i>nicht</i> markiert)
Spezifische Respirationsrate [g g ⁻¹ d ⁻¹]	während 24h respirierter C (markiert und <i>nicht</i> markiert) pro Einheit C-Masse (t=0-h)
Netto C-Gewinn [mg d ⁻¹]	Differenz aus C-Massen t=0-h und t=24-h
Relativer C-Gewinn [g g ⁻¹ d ⁻¹]	Netto C-Gewinn pro Einheit C-Masse (t=0-h)
Netto C-Fixierung [mg d ⁻¹]	markierter C in der Gesamtpflanze (t=24-h)
Relative Netto C-Fixierung [g g ⁻¹ d ⁻¹]	markierter C in der Gesamtpflanze (t=24-h) pro Einheit C-Masse (t=0-h)
Nettoassimilationsrate [g m ⁻² d ⁻¹]	markierter C in der Gesamtpflanze (t=24-h) pro Einheit Blattfläche
N-Nutzungseffizienz [g g ⁻¹ d ⁻¹]	markierter C in der Gesamtpflanze (t=24-h) pro Einheit N

3. Ergebnisse

3.1 Wachstum und Entwicklung der Pflanzen

3.1.1 Trockenmasse und Zuwachs

Im Verlauf der 7-wöchigen Bestandesentwicklung nahm die pflanzliche Gesamtmasse bei allen Verfahren sigmoid zu (nicht gezeigt). Im Bestand mit hoher Pflanzendichte zeigte die Frühsaat eine um ein Vielfaches höhere Masse als die Spätsaat. Entsprechend dem Versuchsdesign konnten daher hierarchische Positionen unterschieden werden: dominante, schwere Pflanzen früher Ansaat (DN) und subordinate, leichte Pflanzen später Ansaat (dN, dn). Im Bestand mit geringer Dichte wurden alle Individuen einheitlich früh gesät. Eine hierarchische Differenzierung trat hier nicht ein. Die Pflanzen dieses Verfahrens werden im Folgenden als isoliert wachsende, dominante Pflanzen bezeichnet (IN).

Unabhängig von der Bestandesdichte zeigten dominante Pflanzen (IN, DN) bis 40 Tage nach Versuchsbeginn die gleiche Sprossmassenentwicklung (Abb.: 3.1.1-1). Danach wurde bei IN-Pflanzen kein Zuwachs der Sprossmasse mehr beobachtet. Ein Teil der IN-Pflanzen hatte bereits Knospenansätze gebildet und die mittlere Sprossmasse betrug $5,8 \pm 0,2$ g. DN-Pflanzen stellten ihr Wachstum nicht ein und nach 49 Tagen betrug ihre mittlere Sprossmasse $11,1 \pm 0,4$ g. In der Wurzelmasse unterschieden sich die dominanten Individuen der unterschiedlichen Bestandesdichten nicht. In beiden Verfahren nahm die Wurzelmasse während den ersten 30 Tagen zu und blieben dann konstant. Die spätere Ansaat wirkte sich eindeutig auf die Masse der Individuen aus. So betrug die Sprossmasse der dN-Pflanzen 30 Tage nach Versuchsbeginn nur 10% der DN-Pflanzen. Bei verringertem N-Angebot (dn) war der Massenzuwachs noch geringer, und die Sprossmasse war durchschnittlich 35% leichter ($p < 0,001$) als bei dN-Pflanzen. Allerdings wiesen diese Pflanzen bis 15 Tage nach Versuchsbeginn höhere Wurzelmassen auf als dN-Pflanzen. Diese nahm jedoch nach 30 Tagen ab, und betrug schließlich 70% der dN-Pflanzen.

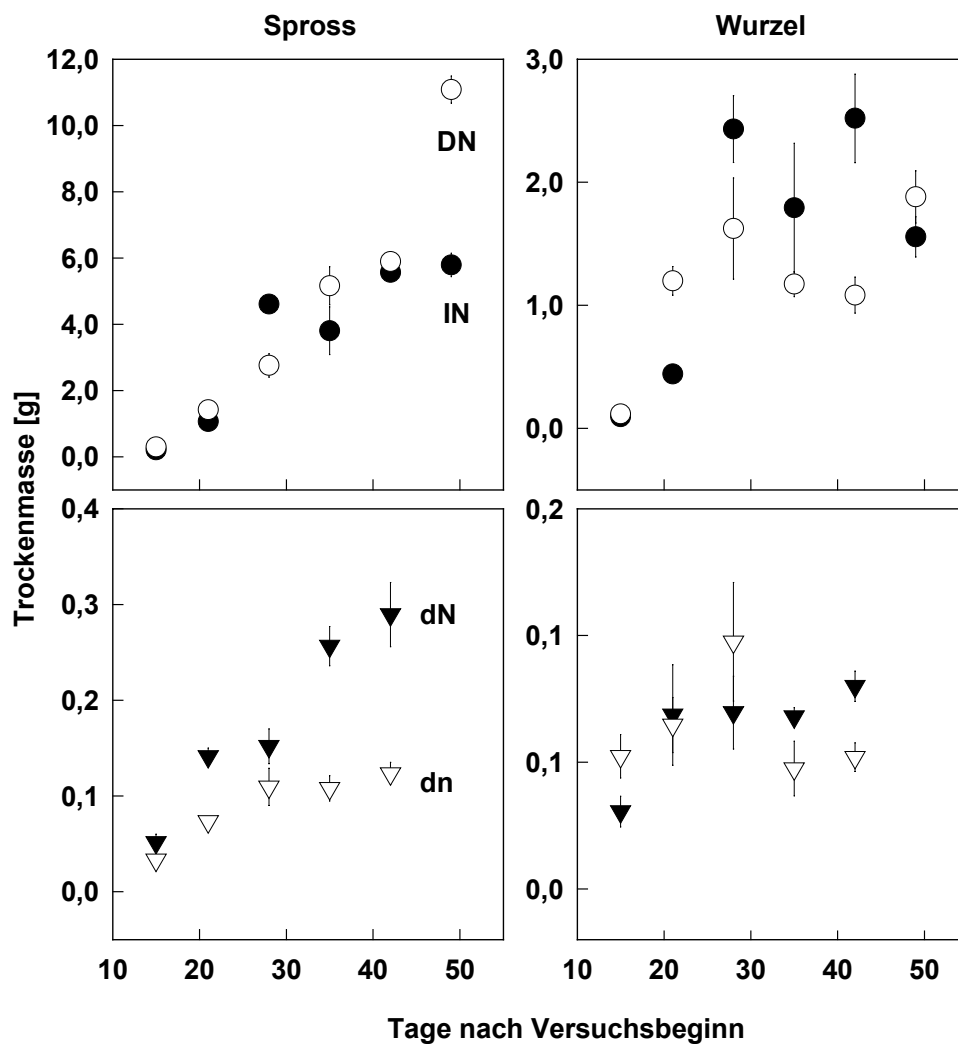
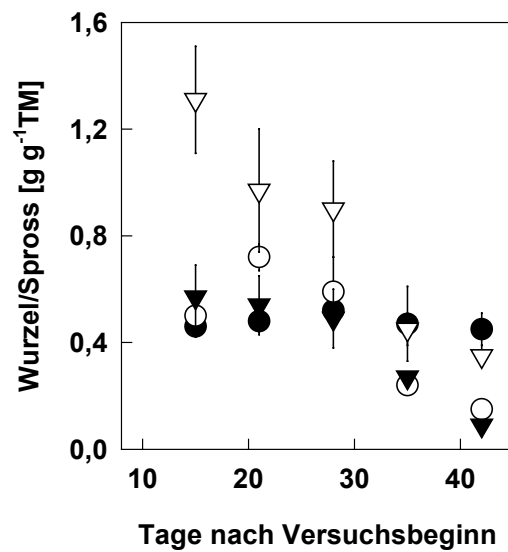


Abbildung 3.1.1-1: Spross- und Wurzelmassen der Früh- (I, D) und der Spätsaat (d), im Bestand mit geringer (I) und hoher Pflanzendichte (d, D), mit einer 5 mM Nitrat-N (N) oder 1 mM Nitrat-N (n) Ernährung. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Infolge der zunehmenden Sprossmasse und des nach 30 Tagen sehr geringen Wurzelmassenzuwachses, war das Wurzel/Spross-Verhältnis (W/S, g g^{-1}) bei allen Verfahren über den Versuchszeitraum rückläufig (Abb.: 3.1.1-2). Zu Beginn des Versuchs wiesen die Pflanzen mit reduziertem N-Angebot (dn) das höchste W/S auf. Dagegen zeigten Pflanzen die bei geringer Dichte wuchsen (IN) ein nahezu konstantes W/S-Verhältnis.

Abbildung 3.1.1-2: Wurzel/Spross-Verhältnis im Verlauf des Aufwuchses. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼) dn (▽).



3.1.2 Streckungswachstum und Blattentwicklung

Im dichten Bestand waren bis 25 Tage nach Versuchsbeginn keine Unterschiede in der Wuchshöhe zwischen DN und dN-Pflanzen beobachtet (Abb.: 3.1.2-1A). Später überwuchsen die DN-Pflanzen die Spätsaat um das doppelte. Die relative Höhe, das Verhältnis der Wuchshöhe von subordinaten und dominanten Pflanzen zeigte deutlich, dass subordinate Pflanzen mit verringertem N-Angebot (dn) von Anfang an kleiner waren als dN-Pflanzen (Abb.: 3.1.2-1B). Diese hielten bis 25 Tage mit den dominanten Pflanzen (Bestandeshöhe) mit und zeigten erst dann schwächeres Streckungswachstum. Die Blattfläche der dominanten Pflanzen (IN, DN) nahm im Lauf der Bestandesentwicklung stark zu (Abb.: 3.1.2-2). Bei geringer Dichte erreichten die Pflanzen nach 30 Tagen eine mittlere Blattfläche von $\sim 539 \text{ cm}^2$, während dies bei hoher Dichte nicht eintrat. Bei subordinaten Pflanzen zeigte die Blattfläche nach 25 Tagen keinen Zuwachs mehr, und betrug etwa ein zehntel (dN) bzw. ein dreißigstel (dn) der DN-Pflanzen.

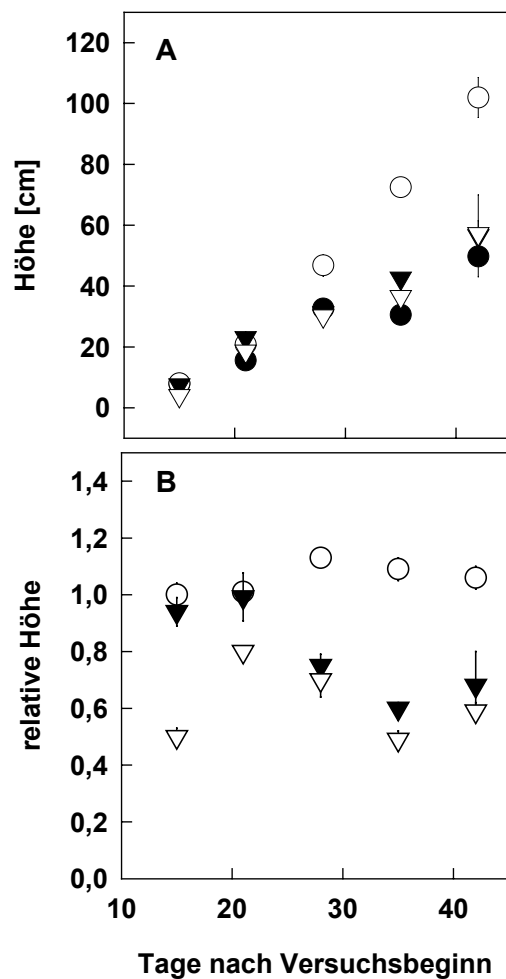


Abbildung 3.1.2-1 A-B: Wuchshöhe und relative Höhe während des Aufwuchses. Die relative Höhe wurde relativ zur Regressionsgeraden der DN-Pflanzen: $y=3,61x-63,57$ ($r=0,93$) berechnet. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

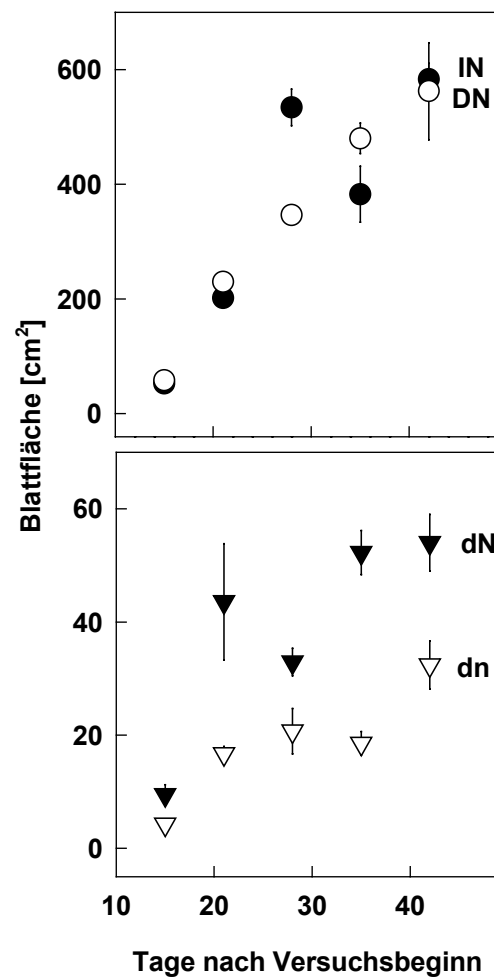


Abbildung 3.1.2-2: Blattflächen dominanter und subordinater Pflanzen während des Aufwuchses. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

3.1.3 Pflanzenallometrie

Mit fortschreitender Bestandesentwicklung und den damit verbundenen Änderungen der Lichtbedingungen nahm das Verhältnis von Blattfläche zu Sprossmasse (Leaf Area Ratio, LAR, $\text{m}^2 \text{g}^{-1} \text{TM}$) bei den Pflanzen der Frühsaat (IN, DN) ab, während es bei den später gesäten Pflanzen (dn, dN) weitgehend konstant blieb (Abb.: 3.1.3-1). Als Folge der unterschiedlichen Änderungen war das LAR der subordinaten Pflanzen am Ende des Versuchs etwa doppelt so

hoch, wie das der Dominanten. Im Unterschied dazu war die spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area, SLA, m^2g^{-1} TM, Abb.: 3.1.3-1) bei den dominanten Pflanzen nahezu konstant, erhöhte sich aber bei den subordinaten Pflanzen nahezu um das Dreifache des Anfangswertes. Nach 3 Wochen hatten subordinate Pflanzen mit hohem N-Angebot (dn) ein etwas höheres SLA als Pflanzen mit verringertem N-Angebot. Das Blattmassen-Verhältnis (LMR, Leaf Mass Ratio, g Blatt TM g^{-1} Spross TM) nahm bei allen Verfahren in ähnlicher Weise ab.

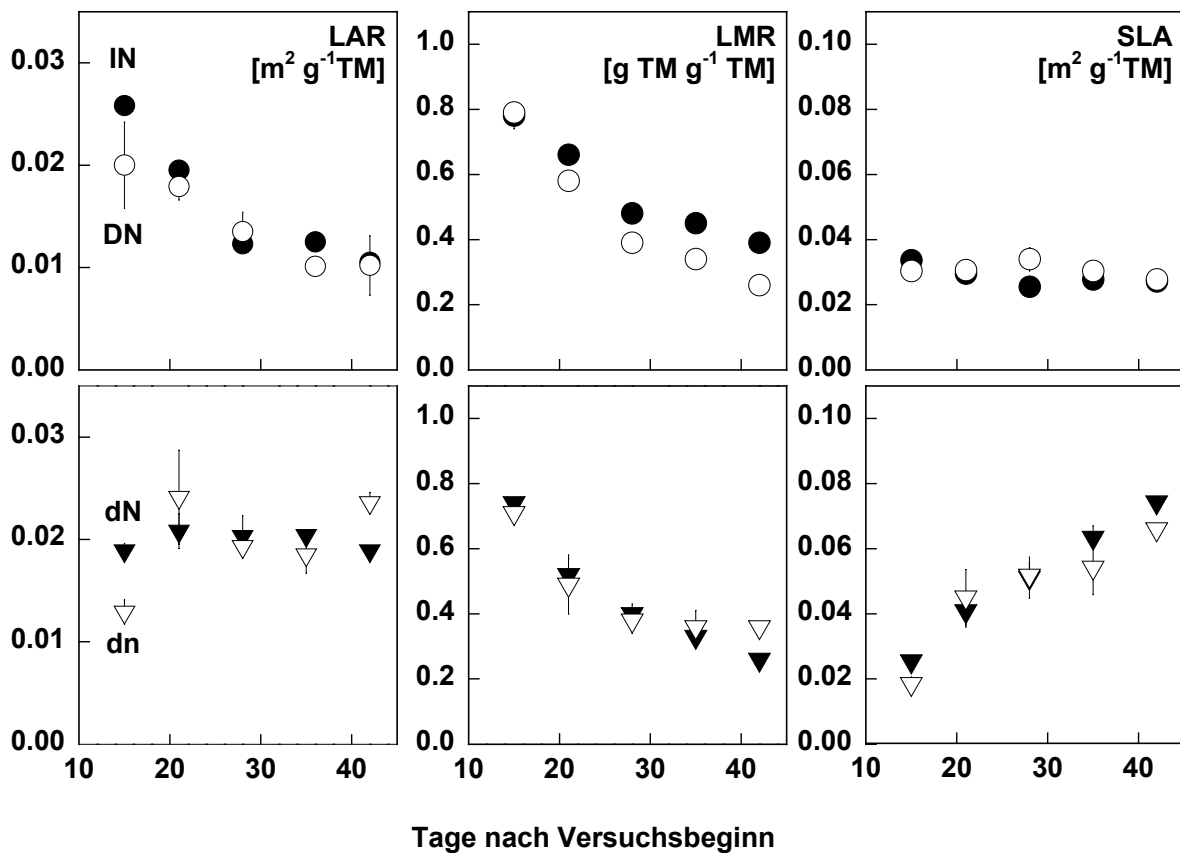


Abbildung 3.1.3-1: Blattflächen-Verhältnis (LAR, Leaf Area Ratio, $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ Spross TM), Blattmassen-Verhältnis (LMR, Leaf Mass Ratio, g Blatt TM g^{-1} Spross TM) und spezifische Blattfläche (SLA, Specific Leaf Area, $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ Blatt TM) im Verlauf des Aufwuchses. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Die spezifische Stängelmasse (Stängelmasse pro Länge, sStM, g TM m^{-1}) nahm während der Bestandesentwicklung bei Pflanzen mit vollem N-Angebot (IN, DN, dN) zu (Abb.: 3.1.3-2). Hingegen war bei Pflanzen mit verringertem N-Angebot keine Änderung während des Aufwuchses erkennbar. Die sStM der

dN- und dn-Pflanzen betrug nach 6 Wochen etwa ein zehntel bzw. ein dreißigstel der DN-Pflanzen.

Im dichten Bestand beeinflusste das Höhenwachstum ebenfalls die mittlere Internodienlänge (Abb.: 3.1.3-3), wobei die längsten Internodien bei den subordinaten Pflanzen gefunden wurden. Diese Pflanzen hatten bis Tag 30 nur Keim- und Primärblätter gebildet, wodurch sich eine hohe mittlere Internodienlänge ergab. Danach kamen weitere Blätter mit kürzeren Internodien hinzu und reduzierten somit die mittlere Länge. Bei geringer Pflanzendichte trat keine verzögerte Blattbildung auf, wodurch die mittlere Internodienlänge während der Bestandesentwicklung konstant war.

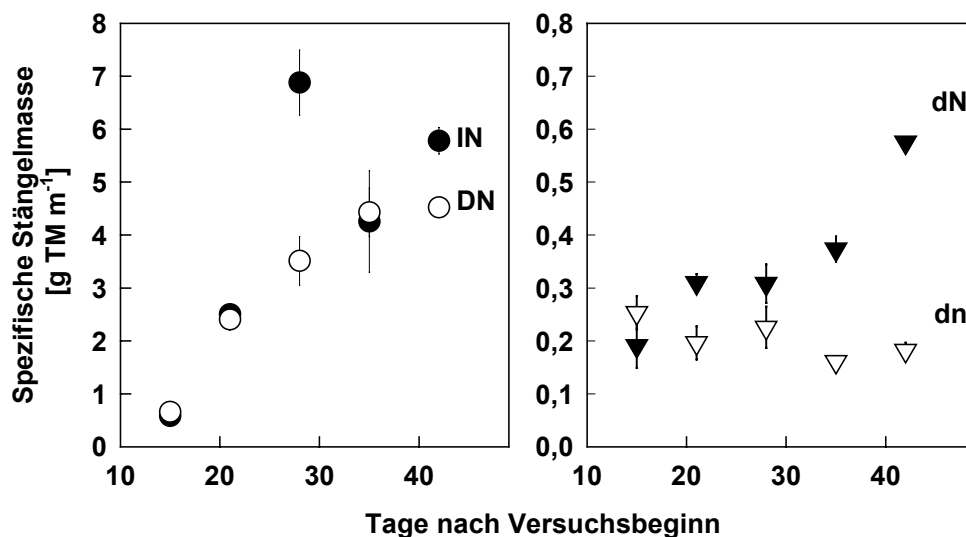


Abbildung 3.1.3-2: Spezifische Stängelmasse im Verlauf des Aufwuchses. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

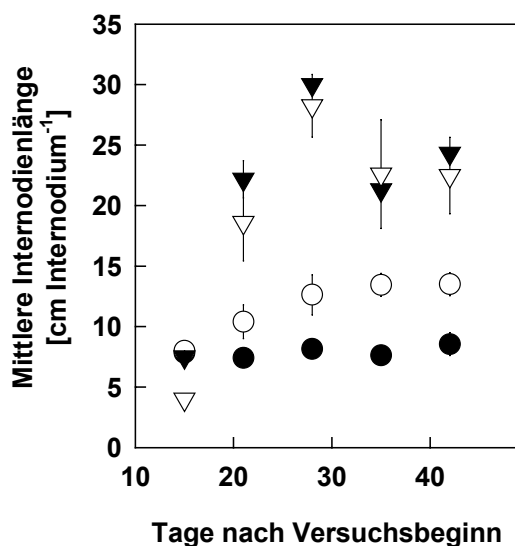
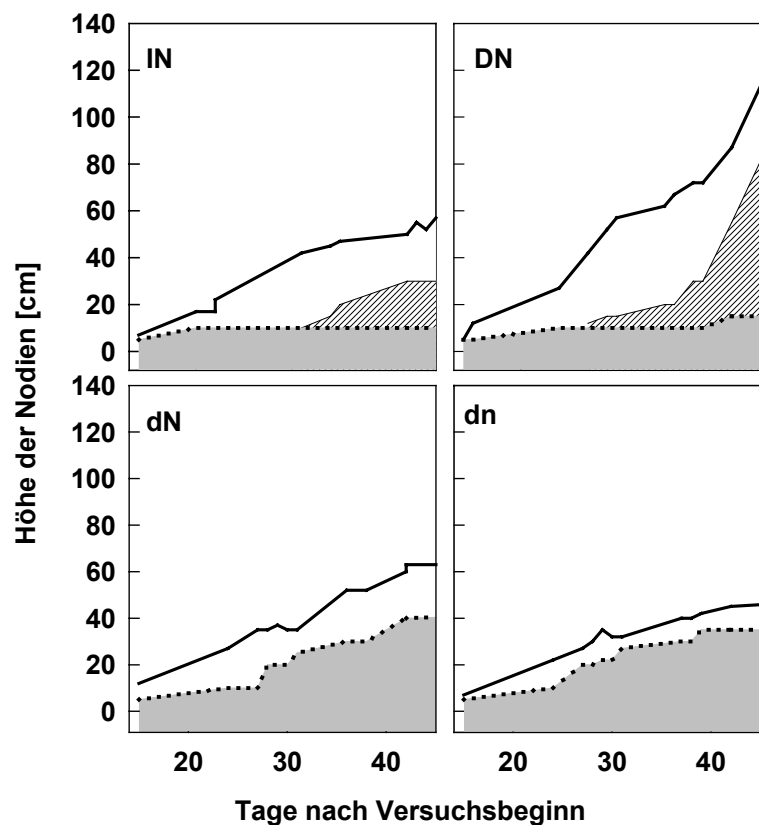


Abbildung 3.1.3-3: Mittlere Internodienlänge, (cm) im Verlauf des Aufwuchses. Keimblätter und nicht vollentwickelte Blätter wurden nicht berücksichtigt. Mittelwerte \pm SE, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

In Abbildung 3.1.3-4 wurden die gemittelte Position des obersten und untersten Nodiums während der Bestandesentwicklung aufgetragen. Die Ergebnisse zeigten, dass subordinate Pflanzen die untersten Internodien kontinuierlich streckten, während dieses Phänomen bei Dominanten kaum (DN), oder gar nicht (IN) auftrat. Bei subordinaten dn-Pflanzen war der Bereich in dem sie Blätter trugen kürzer, als bei dN-Pflanzen. Demgegenüber starben bei Dominanten die untersten Blätter im Laufe der Bestandesentwicklung ab. Im dichten Bestand trat dieser Prozess 7 Tage früher auf, als im Offenen. Am Ende des Versuchs war bei DN-Pflanzen nur noch das oberste Viertel des Stängels beblättert, während bei IN-Pflanzen noch die obere Hälfte der Stängel beblättert war.

Abbildung 3.1.3-4: Lage der Nodien (cm) über der Topfoberkante im Verlauf der Bestandesentwicklung, gezeigt für die obersten (dicke Linie) und untersten Nodien (gepunktete Linie). Stängelabschnitte bis zum ersten Nodium (graue Fläche), mit abgestorbenen Blättern (schraffierte Fläche) und mit lebenden Blättern (weiße Fläche). Keimblätter wurden in dieser Betrachtung nicht berücksichtigt.



3.1.4 C-Konzentration

Bei dominanten Pflanzen war die C-Konzentration ($\text{g C g}^{-1} \text{ TM}$) in Stängeln und Wurzeln deutlich höher, als bei subordinaten Pflanzen (Tabelle: 3.1.4-1). Dies wurde mit einem hohen Aschegehalt des Materials erklärt (Daten nicht gezeigt). Trotz dieser Unterschiede waren die Verfahrenseffekte bezüglich C-Masse mit denen der Trockenmassen vergleichbar. Aufgrund der geringen C-Konzentration

hatte sich bei subordinate dN-Pflanzen der Verfahrenseffekt verstärkt und zwischen Woche 4 und 5 nahm das SLA deutlich zu ($p < 0,05$) und das LMR ab ($p < 0,01$; Abb.: 3.1.4-1).

Tabelle 3.1.4-1: C-Konzentration ($\text{g C g}^{-1} \text{ TM}$) in Blättern, Stängel und Wurzel in Woche (3) 4 und 5, Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), IN (\bullet), DN (\circ), dN (\blacktriangledown), dn (∇).

Wochen	Blätter				Stängel				Wurzel			
	(3)	4	5	0,00	(3)	4	5	0,01	(3)	4	5	0,05
IN	(0,44)	0,04	0,39	0,00	(0,43)	0,05	0,36	0,01	(0,34)	0,02	0,24	0,05
DN	0,38	0,03	0,40	0,01	0,37	0,01	0,36	0,01	0,21	0,03	0,24	0,02
dN	0,40	0,03	0,38	0,03	0,27	0,01	0,25	0,01	0,15	0,03	0,20	0,02
dn	0,42	0,08	0,36	0,01	0,28	0,03	0,29	0,03	0,16	0,03	0,21	0,03

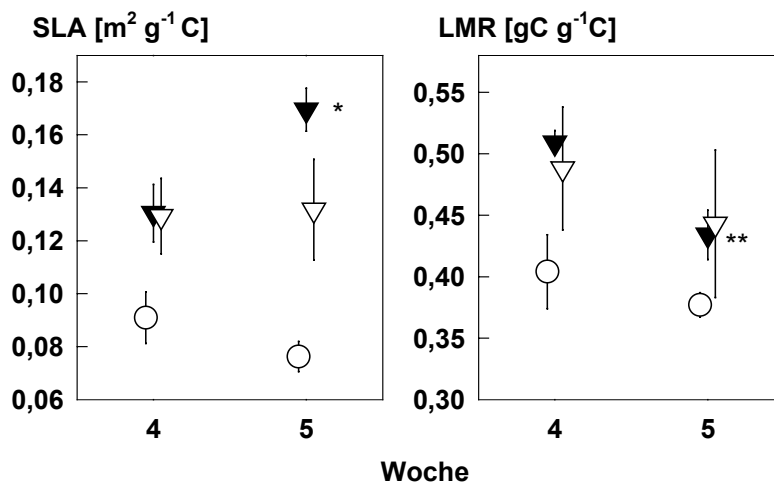


Abbildung 3.1.4-1: Spezifische Blattfläche (SLA) und Blattmassen-Verhältnis (LMR) in Woche 4 und 5 für Pflanzen des dichten Bestandes. Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), signifikante Differenz der Mittelwerte $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**), DN (\circ), dN (\blacktriangledown), dn (∇).

3.1.5 N-Konzentration

Insgesamt wurden in den Blättern höhere N-Konzentrationen, als in den Stängeln und Wurzeln gefunden (Abb.: 3.1.5-1). Beim Verfahrensvergleich zeigten die Pflanzen des dN-Verfahrens in allen Fraktionen die höchsten N-Konzentrationen. DN-Pflanzen zeigten eine vergleichsweise geringe N-Konzentration in den Stängeln. In den Wurzeln wurde die geringste N-Konzentration bei den IN-Pflanzen gefunden.

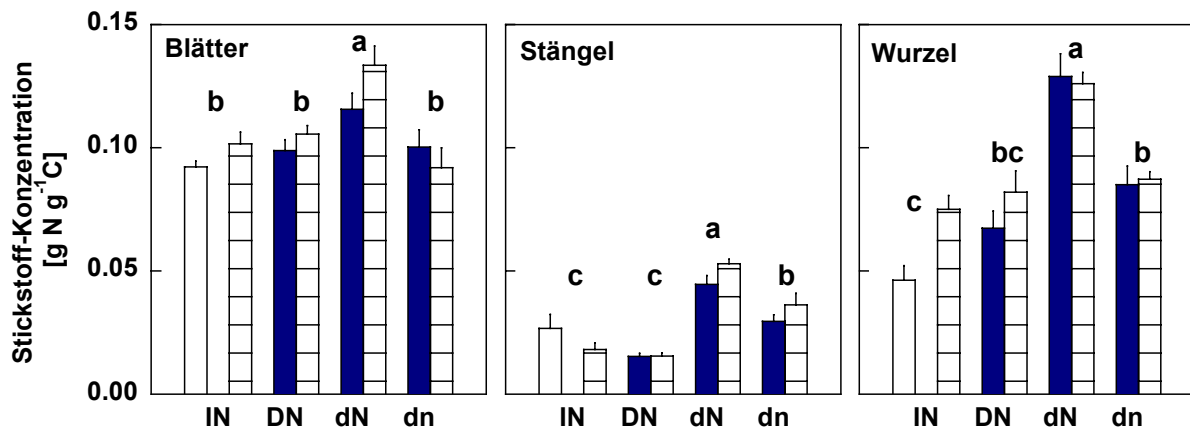


Abbildung 3.1.5-1: N-Konzentration in Blättern, Stängeln und Wurzeln für Woche 3 (weiß), Woche 4 (dunkel) und Woche 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), Buchstaben stellen Mittelwertvergleiche der Verfahren mit dem HSD-Test dar. Für den Vergleich wurden die Werte der Wochen 3-5 zusammengefasst.

Die Beschattung beeinflusste die N-Verteilung innerhalb der Pflanze. So nahm mit zunehmender Beschattung der N-Anteil in den Blättern ab und in den Stängeln zu (Abb.: 3.1.5-2). Ungeachtet des N-Angebotes war bei subordinaten Pflanzen der Anteil am Gesamt-N in den Stängeln und Blättern gleich. In den Wurzeln wurde bei allen Verfahren etwa 10-20% des gesamten N gefunden.

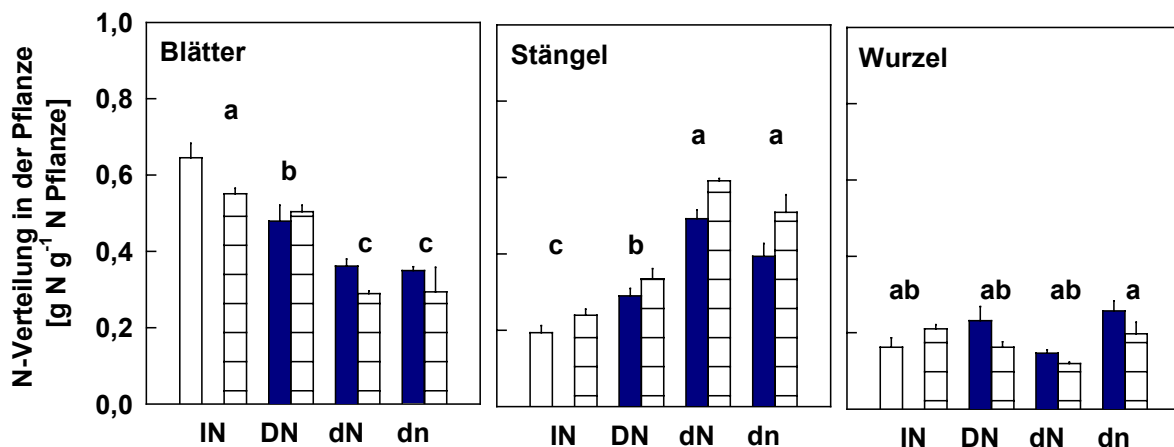


Abbildung 3.1.5-2: N-Verteilung auf Blätter, Stängel und Wurzeln für Woche 3 (weiß), Woche 4 (dunkel) und Woche 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), Buchstaben stellen Mittelwertvergleiche der Verfahren mit dem HSD-Test dar. Für den Vergleich wurden die Werte der Wochen 3-5 zusammengefasst.

Aufgrund der Beschattung und des N-Angebotes variierte der N-Gehalt pro Einheit Blattfläche (N_L ; g N m^{-2}). Der N_L ist das Produkt aus der spezifischen Blattmasse (SLM, g m^{-2}) und der N-Konzentration im Blatt (Abb.: 3.1.5-3). Zwischen Woche 4 und 5 änderten sich im Verfahren dN sowohl die N-Konzentration, als auch das SLM. Dies reduzierte den N_L um 20%. IN-, DN- und dn-Pflanzen zeigten nur geringe Änderungen im SLM und in der N-Konzentration. Aufgrund der Annäherung an die Lichtquelle (Woche 5) nahm bei DN-Pflanzen der N_L leicht zu. Bei dn-Pflanzen nahm der N_L ab. Im offenen Bestand war der N_L über beide Wochen konstant.

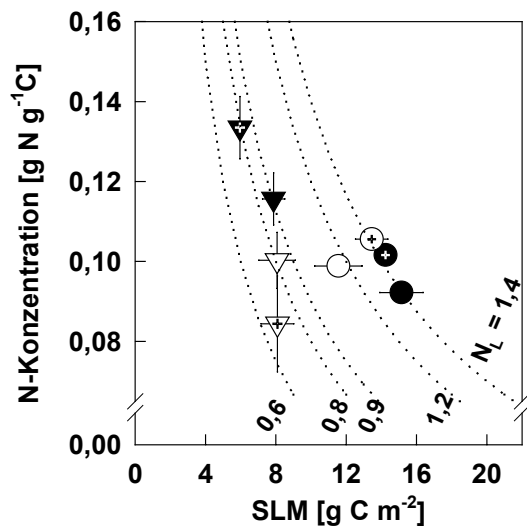


Abbildung 3.1.5-3: N-Konzentration im Blatt in Abhängigkeit der spezifischen Blattmasse (SLM) in Woche 4 und Woche 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), Blattstickstoffgehalt pro Einheit Blattfläche (N_L , g N m^{-2}) als Konstante (Isolinien), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

3.2 Lichtverteilung

Vertikale Blattverteilung und Blattflächenindex

Im dichten Bestand stieg die vertikale Blattflächendichte ($\text{m}^2 \text{ Schicht}^{-1} \text{ m}^{-2}$) in Abhängigkeit der Höhe an (Daten nicht gezeigt). Dominante Pflanzen trugen den Großteil ihrer Blattfläche in den obersten 15-20 cm (Abb.: 3.2-1), während subordinate Pflanzen ihre Blätter vorwiegend in Bereichen trugen, die nicht von Blättern der Dominanten besetzt waren.

Die kumulierte Blattfläche (BFI, Blattflächenindex, $\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) war im dichten Bestand um ein vielfaches höher, als im offenen Bestand (Tabelle: 3.2-1). Im Verlauf des Aufwuchses stieg der BFI im dichten Bestand an, während er sich im offenen Bestand nach 3 Wochen zwischen 2 und 3 bewegte.

Tabelle: 3.2-1: BFI, Blattflächenindex ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) des dichten und offenen Bestandes in den Wochen 3, 4 und 5.

Tage nach Versuchsbeginn	14	21	28	36	42
bei 400 Pfl m^{-2}	1,24	5,24	6,97	11,77	13,85
bei 50 Pfl m^{-2}	0,27	0,84	2,71	1,69	2,91

Lichtverteilung im Bestand

Die photosynthetisch aktive Photonenflußdichte (PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) im Bestand wurde zum einen mit Stabsensoren gemessen, und zum anderen nach

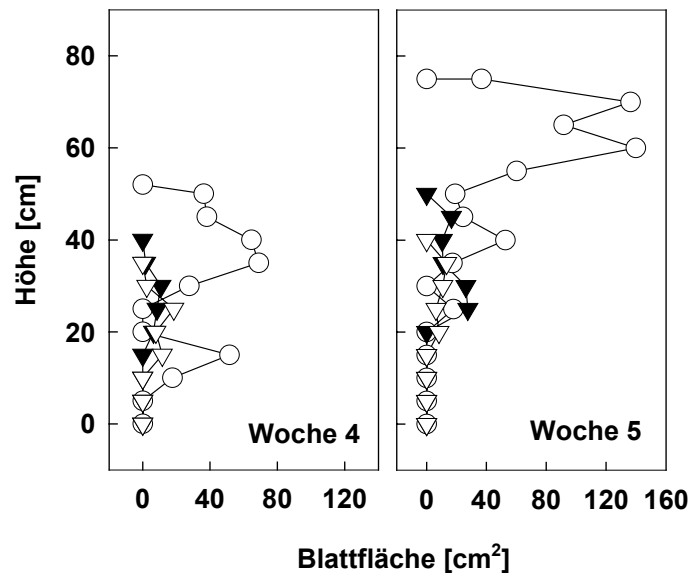


Abbildung 3.2-1: Vertikale Verteilung der mittleren Blattfläche im dichten Bestand für Woche 4 und 5, DN (O), dN (▼), dn (▽).

dem Lambert Beer'schen Gesetz (Monsi & Saeki 1953) über die kumulierte Blattfläche geschätzt. Es galt:

$$I_j = I_0 * e^{-K * BFI} \quad (3.2-1)$$

wobei I_j die in der Blattschicht j ankommende PPFD darstellt und I_0 die Strahlung oberhalb des Bestandes ist. Der Strahlungsabfall K (Extinktionskoeffizient) wurde aus der Steigung der linearen Regression von $\ln(I/I_0)$ zum BFI geschätzt. Bei hoher Pflanzendichte betrug der Extinktionskoeffizient in Woche 4 und 5 0,5 bzw. 0,3. Aufgrund der hohen Blattflächendichte in der obersten Bestandesschicht wurden dort etwa 90% der ankommenden Strahlung von den dominanten Pflanzen absorbiert (Abb.: 3.2-2A). Folglich erhielten subordinate Pflanzen nur etwa 2-3% der gesamten einfallenden PPFD (relativer Lichtgenuss). In der subordinaten Position hatte die Wuchshöhe einen entscheidenden Einfluss auf den Lichtgenuss einer Pflanze (Abbildung 3.2-2B). In Woche 4 z.B. erhöhte sich innerhalb eines Höhenunterschieds von 5 cm die Einstrahlung um $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bzw. $0.6 \text{ mol m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$.

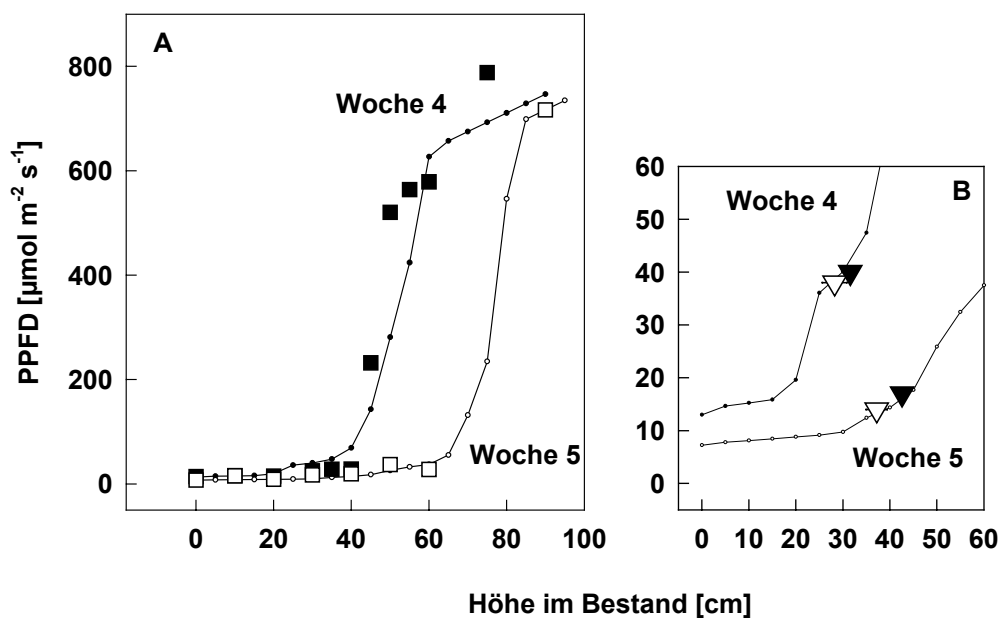


Abbildung 3.2-2: (A) Berechnete Lichtverteilung im dichten Bestand (Linie, Berechnung siehe Text), und Vergleichsmessungen mit Stabsensoren (■, □) für die Wochen 4 und 5. (B) Ausschnitt der Lichtverteilung bei 0-60 PPFD, Symbole zeigen die Strahlungswerte für die gemittelte Höhe der dN- (▼) und dn-Pflanzen (▽) in Woche 4 und 5.

3.3 Ressourcenaufnahme

3.3.1 Kohlenstofffixierung

In Woche (3) 4 und 5 wurde der täglich fixierte Kohlenstoff mittels Markierung erfasst (vergl. Abschnitt 2.1.2). Die Menge markierten C, die nach 24h im Pflanzenmaterial gefunden wurde, war eng mit dem Lichtgenuss bzw. der hierarchischen Position eines Individuum korreliert. Dominante Individuen mit hohem Lichtgenuss zeigten eine höhere Relative Netto C-Fixierung (Abb.: 3.3.1-1) und Nettoassimilationsrate (NAR, Abb.: 3.3.1-2) als subordinate Individuen. Im dichten Bestand trat zwischen Wochen 4 und 5 bei DN- und dN-Pflanzen keine Änderung der Relativen Netto C-Fixierung auf, während mit verringertem N-Angebot (dn) die Menge an fixiertem C pro Einheit Masse bzw. Blattfläche in Woche 5 reduziert war. Im offenen Bestand war die Relative Netto C-Fixierung und Nettoassimilationsrate in Woche 5 auffallend geringer als in Woche 3.

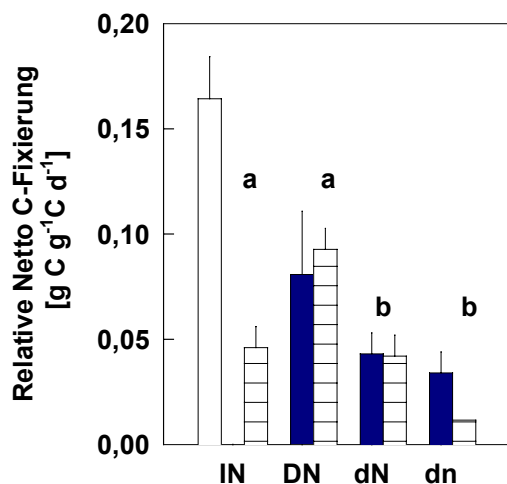


Abbildung 3.3.1-1: Relative Netto C-Fixierung, in den Wochen 3 (weiß), Woche 4 (dunkel) und Woche 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$). Buchstaben stellen Mittelwertvergleiche der Verfahren mit dem HSD-Test dar. Für den Vergleich wurden die Werte der Wochen 3-5 zusammengefasst.

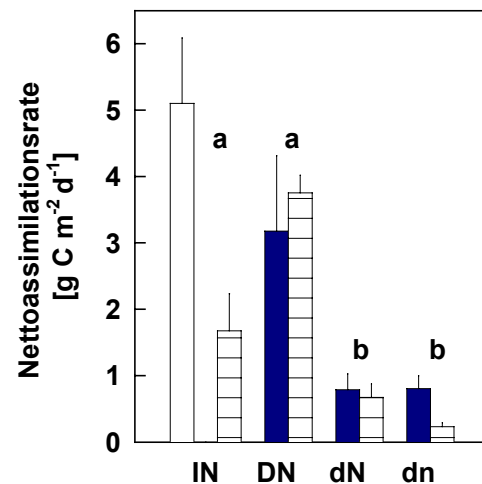


Abbildung 3.3.1-2: Nettoassimilationsrate in den Wochen 3 (weiß), Woche 4 (dunkel) und Woche 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$). Buchstaben stellen Mittelwertvergleiche der Verfahren mit dem HSD-Test dar. Für den Vergleich wurden die Werte der Wochen 3-5 zusammengefasst.

Die Nettoassimilationsrate stand in Verbindung mit der spezifischen Blattmasse (SLM, Abb.: 3.3.1-3). So nahm bei DN-Pflanzen die SLM und die NAR mit Annäherung an die Lichtquelle (von Woche 4 zu Woche 5) zu. Dagegen nahm bei dN-Pflanzen das SLM mit der Reduktion des Lichtangebot ab, während die Nettoassimilationsrate unverändert blieb. Subordinate dn-Pflanzen zeigten keine Änderung des SLM, jedoch eine Abnahme der NAR.

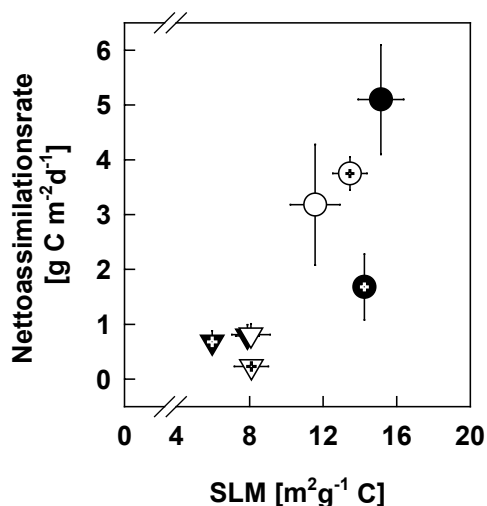


Abbildung 3.3.1-3: Nettoassimilationsrate in Verbindung mit dem SLM für die Woche 4 (3) und 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Kohlenstofffixierung und N-Status

Die NAR ist das Produkt aus dem N_L und der Netto C-Fixierung pro Einheit Blatt-N, der N-Nutzungseffizienz (NUE, $g C g^{-1} N$) einer Pflanze (Abb.: 3.3.1-4). Bei subordinaten Pflanzen entsprach die N-Nutzungseffizienz maximal etwa einem Drittel des Wertes der dominanten Pflanzen. Aufgrund einer gleichsinnigen Änderung des N_L und der NAR blieb bei DN-Pflanzen die NUE zwischen Woche 4 und 5 gleich. Subordinate dN-Pflanzen änderten ihre NUE ebenfalls nicht, da der N_L und die NAR weitgehend gleich blieben. Subordinate dn-Pflanzen wiesen dagegen eine Abnahme des N_L und der NUE auf.

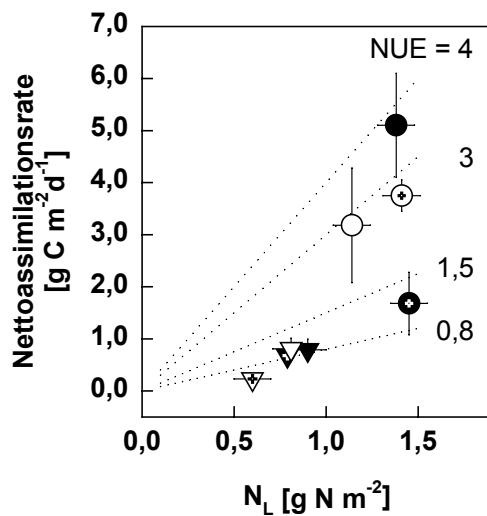


Abbildung 3.3.1-4: Nettoassimilationsrate in Abhängigkeit des N_L (Blatt-N pro Einheit Blattfläche) in den Wochen (3) 4 und 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), N-Nutzungseffizienz als Konstante (NUE, gepunktete Isolinien), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

3.3.2 Stickstoffaufnahme

Die Menge des während einer Lichtperiode aufgenommenen N (N_{neu} , mg) wurde mittels ¹⁵N-Markierung bestimmt. Die N-Aufnahme war abhängig von der hierarchischen Position einer Pflanze (Tabelle: 3.3.2-1). So nahmen dominante Pflanzen mit höherem Lichtgenuss deutlich mehr N auf, als beschattete subordinate Individuen. Zwischen Woche 4 und 5 zeigten subordinate Pflanzen mit verringertem N-Angebot (dn) eine deutlich verringerte N-Aufnahmeleistung.

Pflanzen mit vollem N-Angebot (DN, dN) wiesen dagegen keine Änderungen der Aufnahmeleistung auf. Die N-Aufnahme war mit der Sprossmasse eines Individuums korreliert, wobei die Steigung der Regression bei subordinatorer Pflanze um das 4fache höher war (Abb.: 3.3.2-1).

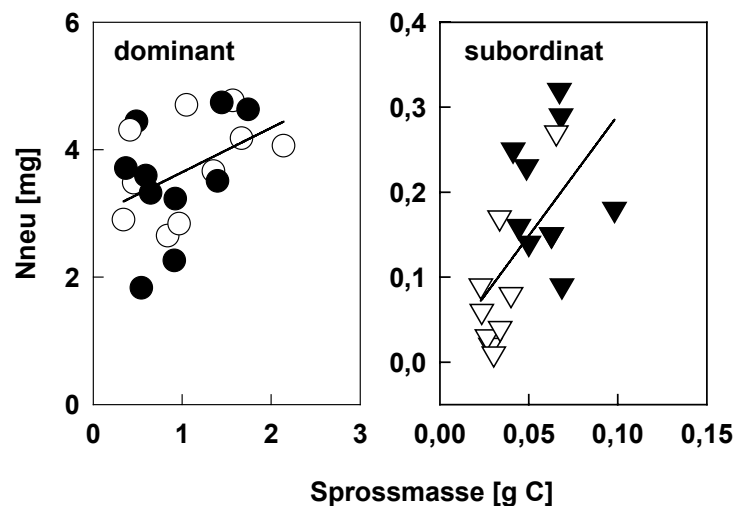


Abbildung 3.3.2-1: N-Aufnahme in Abhängigkeit der Sprossmasse für dominante und subordinate Pflanzen in Woche 3-5. Regression dominante: $y = 0,7x + 2,9$ ($r = 0,44$), subordinate: $y = 2,84x + 0,007$ ($r = 0,60$). IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Tabelle: 3.3.2-1: N-Aufnahme (mg) während einer 16-h Lichtperiode, in den Wochen (3) 4 und 5. Mittelwerte \pm SE ($n = 5$).

Verfahren	Woche (3)	4	Woche 5
IN	(3,63) \pm	0,232	2,73 \pm 0,511
DN	3,77 \pm	0,401	3,76 \pm 0,408
dN	0,22 \pm	0,027	0,18 \pm 0,038
dn	0,15 \pm	0,046	0,04 \pm 0,011

Die Spezifische N-Aufnahmerate (Nneu pro Einheit Wurzel-C, $\text{mg N g}^{-1} \text{ C}$) wies keine signifikante Beziehung zur hierarchischen Position eines Individuum auf (Abb.: 3.3.2-2). Folglich war diese bei DN- und dN-Pflanzen gleich. Pflanzen mit verringertem N-Angebot nahmen dagegen signifikant weniger N pro Einheit Wurzel-C auf, als dN-Pflanzen. Im offenen Bestand war die spezifische N-Aufnahmerate in Woche 3 deutlich höher, als in Woche 5.

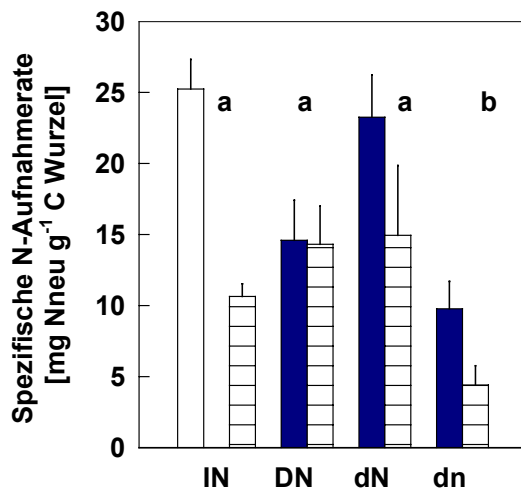


Abbildung 3.3.2-2: Spezifische N-Aufnahme in den Wochen 3 (weiß), 4 (schwarz) und 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), Buchstaben stellen Mittelwertvergleiche der Verfahren mit dem HSD-Test dar. Für den Vergleich wurden die Werte der Wochen 3-5 zusammengefasst.

3.4 Ressourcenallokation

3.4.1 Kohlenstoff

Abbildung 3.4.1-1 untersucht den Zusammenhang zwischen den Anteilen von Blättern, Stängeln und Wurzeln an der Gesamtmasse einer Pflanze, und der relativen Allokation von markierten (neuem) C auf diese Organe. Im dichten Bestand zeigten die Stängel, relativ zu ihrer Masse, generell eine hohe C-

Allokation von aktuell fixiertem C, während die Wurzeln eine relativ geringe C-Allokation aufwiesen. Die höchste Allokation wurde dort bei Pflanzen mit verringertem N-Angebot (dn) gefunden. Im offenen Bestand (IN) befand sich die höchste Allokationen von neuem C in den Blättern.

Von Woche 4 zu 5 nahm bei den IN- und dN-Pflanzen die relative Allokation von neuem C in den Stängeln um 50 bzw. 70% zu, während die Allokation in die Wurzeln bzw. Blätter abnahm. DN-Pflanzen zeigten eine geförderte Allokation in die Blätter und eine verringerte Allokation in die Wurzeln. Subordinate dn-Pflanzen änderten die relative Allokation in keinem ihrer Organe.

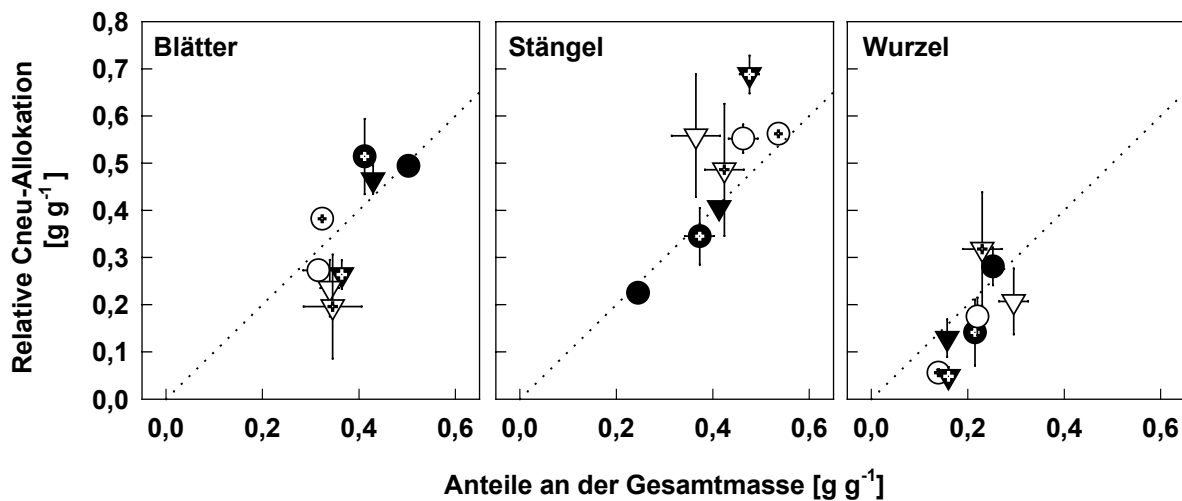


Abbildung 3.4.1-1: Relative Allokation von markiertem C (Cneu) in Abhängigkeit der Massenanteile von Blättern, Stängeln und Wurzeln in den Wochen 4 und 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), 1:1-Linie (gepunktete Linie), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Die Konzentrationen von neuem C ($\text{mg Cneu g}^{-1} \text{C}$) in den Organen spiegeln die hierarchische Position der Pflanzen wider. So wiesen dominante Pflanzen (IN, DN) höhere Cneu-Konzentrationen auf, als subordinate Pflanzen (Tabelle: 3.4.1-1). Im dichten Bestand waren die geringen Konzentrationen von neuem C in den Blättern und Wurzeln der dn-Pflanzen auffallend.

Zwischen den Wochen 3 bzw. 4 und 5 nahm die Cneu-Konzentration in den Sprossorganen der IN- und dn-Pflanzen ab, während dN- und DN-Pflanzen keine Änderung, oder gar eine Erhöhung der Cneu-Konzentration zeigten. In den Wurzeln wiesen alle Verfahren eine Abnahme der Cneu-Konzentration auf.

Tabelle 3.4.1-1: Konzentration von markiertem C (neuer C, mg Cneu g⁻¹ C) in Blättern, Stängeln und Wurzeln für die Wochen (3) 4 und 5. Mittelwerte ± SE (n = 5).

Wochen	Blätter		Stängel		Wurzel	
	(3) 4	5	(3) 4	5	(3) 4	5
IN	(163,6) ± 25,0	50,1 ± 13,0	(158,5) ± 31,0	45,1 ± 15,0	(175,0) ± 26,0	42,0 ± 18,0
DN	72,3 ± 29,0	108,0 ± 10,0	94,2 ± 34,0	97,8 ± 12,0	64,0 ± 20,0	40,0 ± 10,0
dN	45,1 ± 12,0	31,3 ± 10,0	42,2 ± 11,0	57,5 ± 13,0	39,0 ± 15,7	20,0 ± 12,0
dn	25,1 ± 8,0	9,6 ± 6,0	48,5 ± 10,0	10,5 ± 3,0	26,0 ± 10,0	16,9 ± 0,03

3.4.2 Stickstoff

Die Allokation des neuen N (markierter N) in Blättern, Stängeln und Wurzeln stand in Zusammenhang mit dem N-Anteil der Organe am Gesamt-N (Abb.: 3.4.2-1). Jedoch war die relative Allokation von neuem N in den Stängeln und Wurzeln gegenüber ihrem Anteil an Gesamt-N überproportional erhöht, während sie in den Blättern vergleichsweise geringer war. Dies galt besonders für die subordinaten Pflanzen (dN, dn), welche entsprechend viel neuen N in die Stängel allozierten. In den Wurzeln verblieb in allen Verfahren durchschnittlich 30% des neuen N. Zwischen den Wochen 4 und 5 erhöhte sich bei den Verfahren mit vollem N-Angebot (IN, DN, dN) die Allokation von neuem N in die Stängel.

Bei allen Verfahren wurden die höchsten Konzentrationen von neuem N (mg Nneu g⁻¹ C) in den Wurzeln gefunden (Tabelle: 3.4.2-1). In der 4. Woche wurden keine Unterschiede in der Nneu-Konzentration in den Blättern und Stängeln des dichten Bestandes (DN, dN, dn) gefunden, während diese zwischen den Wochen 4 und 5 bei allen Verfahren deutlich abnahm. Besonders stark war diese Abnahme bei Pflanzen mit verringertem N-Angebot.

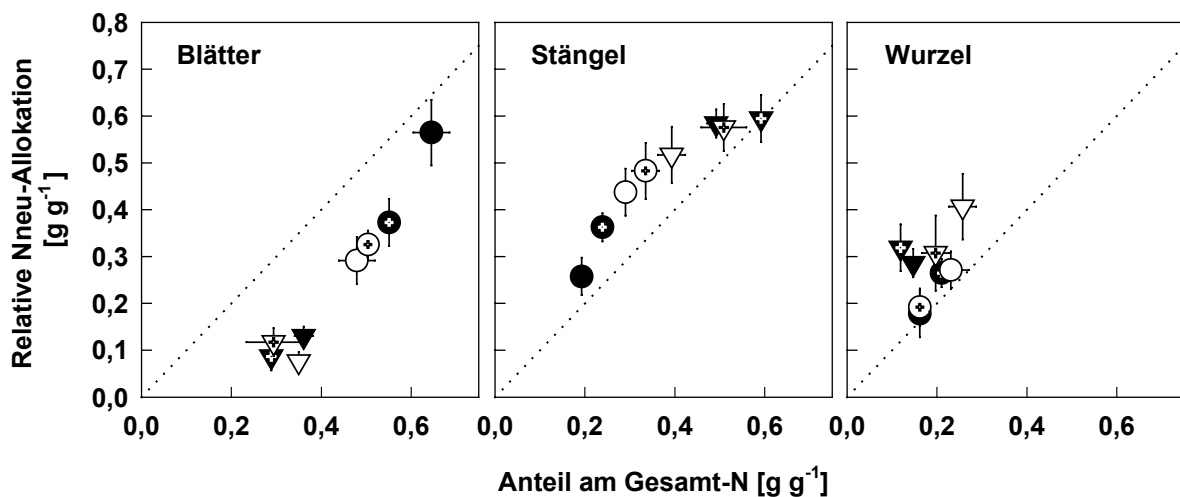


Abbildung 3.4.2-1: Allokation von neuem N (markierter N) in Blättern, Stängeln und Wurzeln in Abhängigkeit des Anteil N am Gesamt-N in Woche (3) 4 und 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), 1:1-Linie (gepunktet Linie), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽)

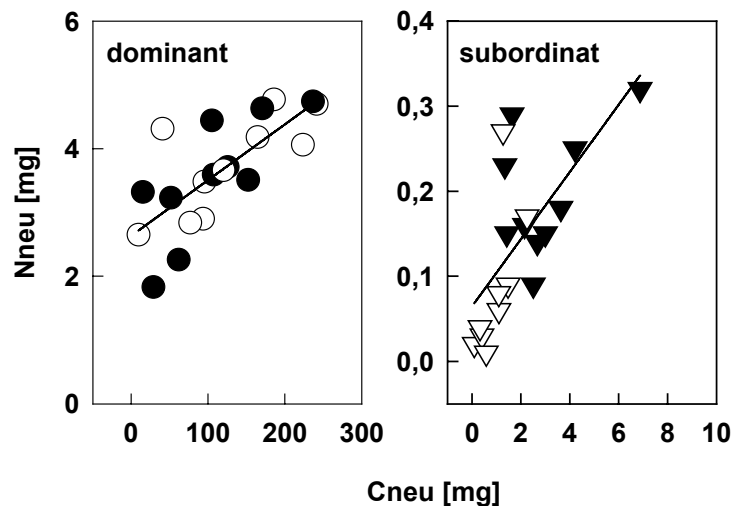
Tabelle 3.4.2-1: Konzentration von markiertem N (neuem N, mg Nneu g^{-1} C) in den Blättern, Stängeln und Wurzeln der Wochen (3) 4 und 5. Mittelwerte \pm SE ($n = 5$).

Woche	Blätter		Stängel		Wurzel	
	(3) 4	5	(3) 4	5	(3) 4	5
IN	(12,40) \pm 0,94	5,47 \pm 0,24	(25,59) \pm 2,56	6,21 \pm 0,78	(25,24) \pm 2,09	10,65 \pm 0,89
DN	9,60 \pm 1,00	6,14 \pm 1,05	6,57 \pm 0,99	3,64 \pm 0,60	14,60 \pm 2,81	14,33 \pm 2,67
dN	8,47 \pm 0,99	6,01 \pm 1,49	8,81 \pm 1,13	4,49 \pm 0,96	23,26 \pm 2,96	14,94 \pm 4,92
dn	8,22 \pm 1,31	2,82 \pm 0,88	7,85 \pm 1,26	1,97 \pm 0,41	9,78 \pm 1,93	4,41 \pm 1,36

3.4.3 N-Aufnahme und C-Fixierung

Die N-Aufnahme zeigte einen engen Zusammenhang mit der Netto C-Fixierung einer Pflanze (Abb.: 3.4.3-1).

Abbildung 3.4.3-1: N-Aufnahme in Abhängigkeit von der Netto C-Fixierung dominante und subordinate Pflanzen in Woche (3) 4 und 5. Regression dominant: $y = 0,0087x + 2,63$ ($r=0,73$); subordinat: $y = 0,040x + 0,064$ ($r=0,67$). IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).



In Abbildung: 3.4.3-2 ist das C/N-Verhältnis der C-Fixierung/N-Aufnahme dem C/N-Verhältnis in der Biomasse gegenübergestellt. Generell wiesen dominante Pflanzen höhere C/N-Verhältnisse in der aktuellen Assimilation und der Gesamt-Biomasse auf. Subordinate dN-Pflanzen zeigten das geringste C/N-Verhältnis in der Biomasse, während im C/N-Verhältnis der aktuellen Assimilation kein Unterschied zwischen den subordinaten Verfahren bestanden. Zwischen den Wochen 4 und 5 nahm im dichten Bestand das C/N-Verhältnis der aktuellen Assimilation zu; diese Zunahme war jedoch bei vollem N-Angebot ausgeprägter.

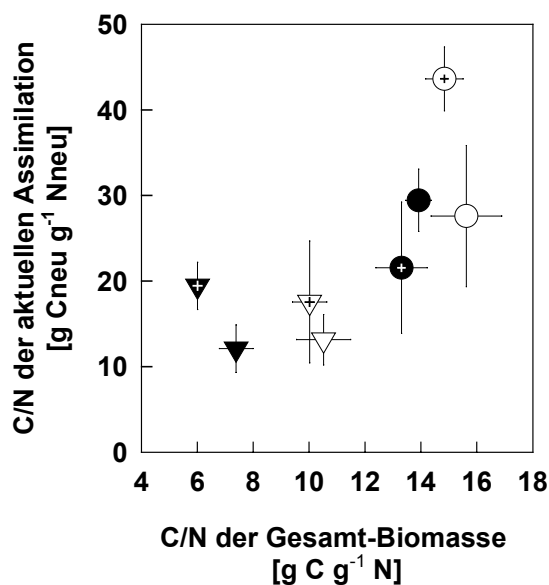


Abbildung 3.4.3-2: C/N-Verhältnis der aktuellen Assimilation in Abhängigkeit des C/N-Verhältnisses der Gesamt-Biomasse in Woche (3) 4 und 5 (Kreuz). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

3.5 Respiration

Unabhängig vom Verfahren, zeigte während der Dunkelperiode der Spross einen weitgehend konstanten Verlauf der Respirationsrate. Die Wurzelrespirationsrate nahm hingegen geringfügig ab (Abb. 3.5.1).

Die Menge, des während einer Dunkelperiode (8h) respirierten C, hing von der Masse bzw. der hierarchischen Position der Pflanze ab (Abb.: 3.5-2). So respirierten schwere, dominante Pflanzen (IN, DN) um ein vielfaches mehr, als subordinate Pflanzen.

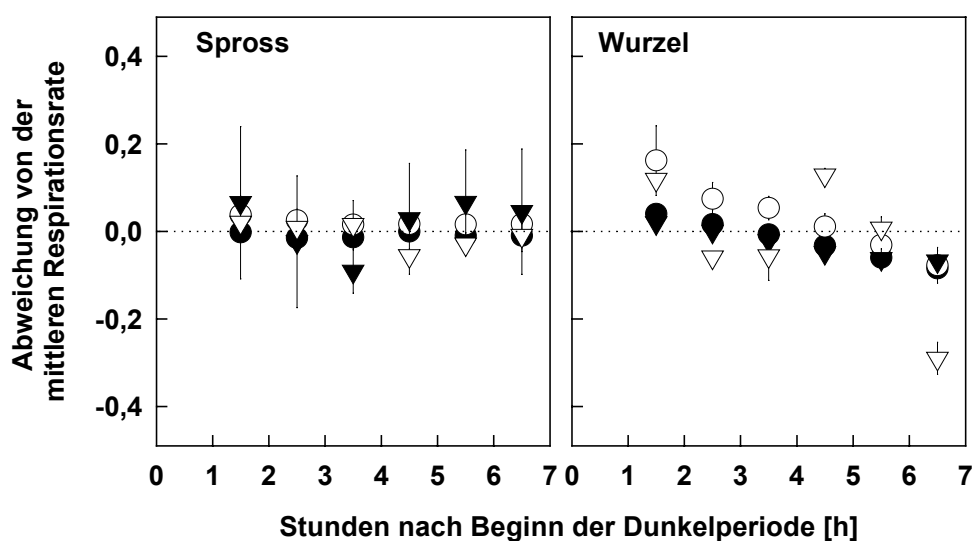
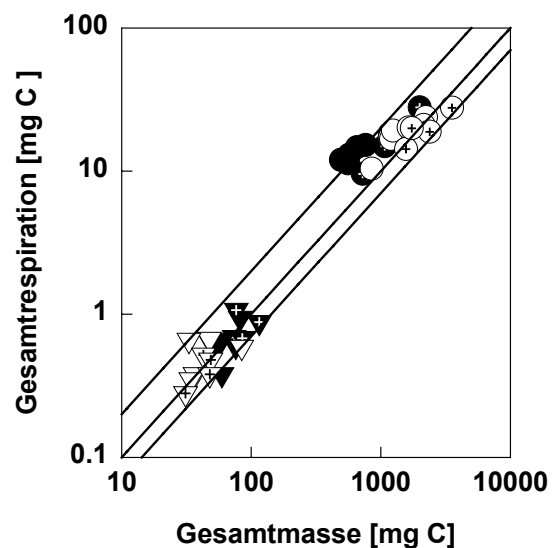


Abbildung 3.5-1: Abweichung von der mittleren Respirationsrate für Spross und Wurzel im Verlauf der Dunkelperiode. Mittelwerte \pm SE von 3 Messreihen, IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).

Abbildung 3.5-2: Während der Dunkelperiode (8h) respirierter C in Abhängigkeit der Gesamtpflanzenmasse in Woche (3) 4 und 5 (Kreuz). Respiration von 2, 1 und 0,7% der Gesamtmasse (Isolinien, von oben nach unten). IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽).



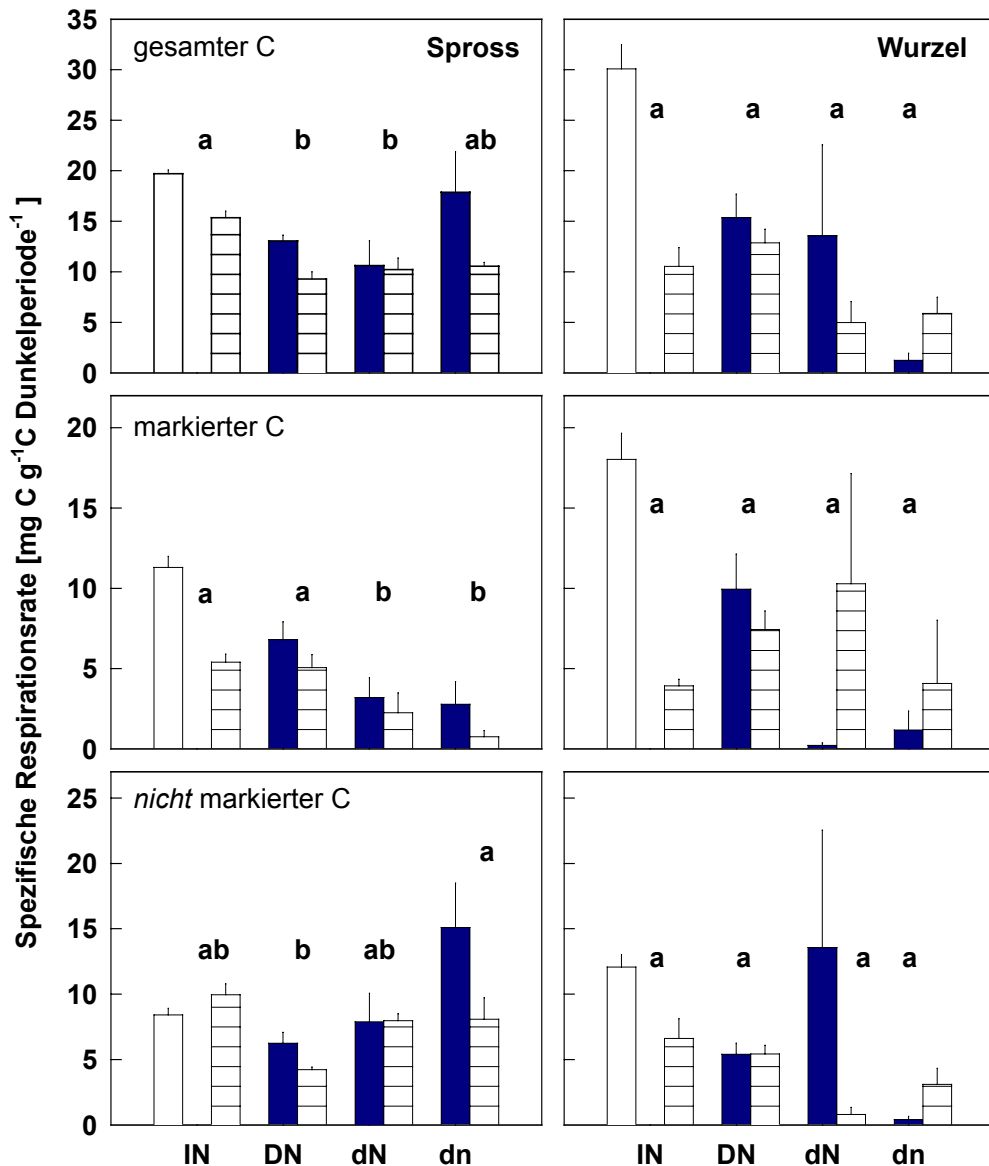


Abbildung 3.5-3: Spezifische Respirationsrate ($\text{mg C g}^{-1} \text{ C Dunkelperiode}^{-1}$) des gesamten, markierten (Cneu) und *nicht* markierten C (Calt) für Spross und Wurzel in den Wochen 3 (weiß), 4 (schwarz) und 5 (liniert). Mittelwerte \pm SE ($n = 5$), Mittelwertsvergleich mit HSD-Test für die Wochen 3-5 zusammengefasst.

Die spezifische Sprossrespirationsrate ($\text{mg C g}^{-1} \text{ C Dunkelperiode}^{-1}$) des Gesamt-C (markierter und nicht markierter C) zeigte keine signifikanten Verfahrensunterschiede innerhalb des dichten Bestandes (Abb.: 3.5-3). Die spezifische Respirationsrate des neuen C (markierter C) wurde jedoch von der hierarchischen Position und dem N-Angebot beeinflusst. So zeigten dominante Pflanzen eine deutlich höhere spezifische Sprossrespirationsrate des markierten C, als subordinate Pflanzen. Zwischen Woche 4 und 5 nahm die spezifische Respirationsrate in allen Verfahren des dichten Bestandes ab. Bei subordinaten

dn-Pflanzen war dieser Effekt jedoch deutlicher, als bei den Verfahren mit vollem N-Angebot (DN, dN).

Die spezifische Sprossrespirationsrate des nicht markierten C war bei Subordinaten mit reduziertem N-Angebot deutlich höher, als bei DN-Pflanzen (Abb.: 3.5-3). Die Spezifische Wurzelrespirationsrate zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Verfahren und der Respirationsrate von markiertem und nicht markiertem C.

Tagesgang der Wurzelrespiration

Die 24-h-Messung der Wurzelrespirationsrate zeigte, dass die Gesamtrespiration zu Beginn der Lichtperiode anstieg, dann einen weitgehend konstanten Verlauf nahm, und schließlich zum Ende der Lichtperiode wieder abnahm (Abb.: 3.5-4). Die Unterschiede in der Respirationsrate zwischen Licht- und Dunkelperiode waren auf die Temperaturänderung zurückzuführen. Etwa 2,5h nach Beginn der Markierung erschien erstmals neuer, markierter C im respirierten CO₂ der Wurzel. Der Anteil des markierten C im respirierten CO₂ nahm während 8h kontinuierlich zu. Danach blieb der Anteil des markierten C am gesamten, respirierten C konstant bei ca. 40%, obwohl die Markierung fort dauerte. Während der Dunkelperiode war der Anteil des markierten C am gesamten respirierten C konstant.

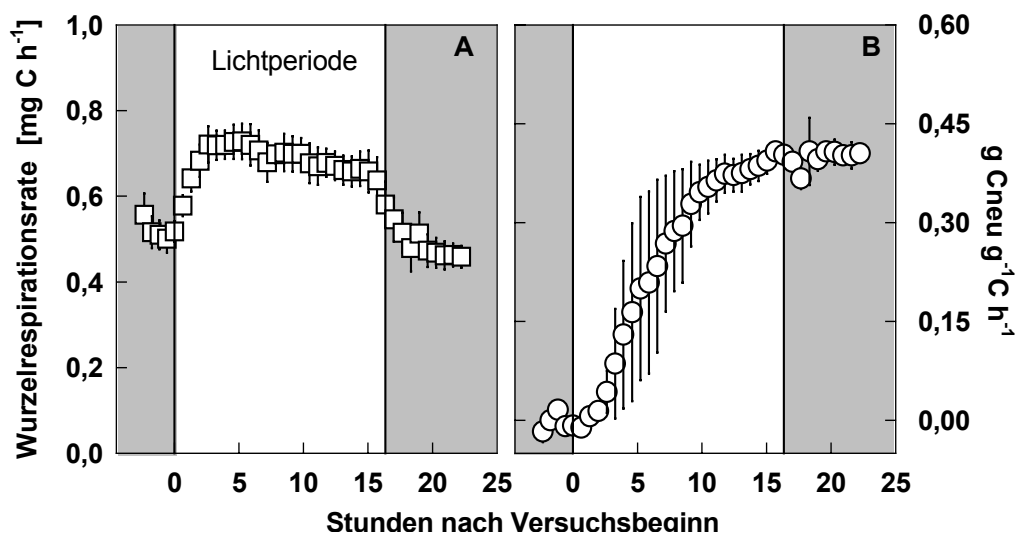


Abbildung 3.5-4: (A) Tagesgang (24h) der Wurzelrespirationsrate und (B) Anteil an markiertem C im respirierten CO₂ dominanter Pflanzen. Für die Messung wurden Pflanzen 3h vor Beginn der Lichtperiode (vertikale Linie) aus ihrem Anzuchtbestand entnommen und in den gleichartigen Markierbestand gestellt. Mittelwerte \pm SE ((A) $n = 5$; (B) $n = 2$).

4. DISKUSSION

Ziel dieser Arbeit war, ein besseres Verständnis über die physiologischen Auswirkungen der hierarchischen Position auf den C- und N-Haushalt zu erlangen. Dazu wurden *Helianthus annuus*-Bestände mit Dichten von 50 und 400 Pflanzen m^{-2} angelegt. Um Individuen in deutlich unterschiedlichen hierarchischen Positionen zu erhalten, wurden die Pflanzen im dichten Bestand zu zwei verschiedenen Zeitpunkten (Tag 0 und 7) gesät. Die Ansaat erfolgte in Töpfe mit einzelnen Pflanzen, und schloss somit Wurzelkonkurrenz aus. Eine Konkurrenz um N im Wurzelraum wurde simuliert, indem eine Hälfte der späteren Ansaat eine Nährlösung mit reduzierter N-Konzentration erhielt, während die übrigen Pflanzen mit einer Vollnährlösung versorgt wurden. Die späte Saat und vor allem das reduzierte N-Angebot wirkten sich schon in einem sehr frühen Stadium auf das Wachstum und die Allometrie der Pflanzen aus. Da die Respirationsraten sehr gering waren, konnten in diesem frühen Stadium der Entwicklung keine Gaswechsellmessungen durchgeführt werden. Die Interpretation der Verfahrenswirkungen stützt sich daher für die ersten zwei Erntetermine ausschließlich auf die Daten der morphologischen Erhebungen. Da sich die Keimlingsentwicklung auf die spätere Konkurrenzsituation und dadurch auf die Assimilationsleistung auswirkte, soll diese hier kurz umrissen werden.

In dichten Beständen entscheidet der Zeitpunkt der Keimung über die hierarchische Position eines Individuum. Ebenso bestimmen eine frühe und schnelle Wuchsleistung die hierarchische Position eines Individuums (Larcher 1994). Die Wuchsleistung steht ihrerseits mit der Ressourcenaufnahme in Verbindung. Der Wettbewerb um Ressourcen wurde häufig in symmetrisch und asymmetrisch unterschieden (Weiner 1990, Schwinning & Weiner 1998). Bei der symmetrischen Konkurrenz erfolgt die Ressourcenaufnahme proportional zur Größe eines Individuums, während bei der asymmetrischen Konkurrenz die großen, dominanten Individuen überproportional mehr Ressourcen aufnehmen als die kleinen, subordinaten Individuen.

In der vorliegenden Untersuchung zeigte die Vervierfachung des BFI (Blattflächenindex $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$, Tabelle: 3.2-1) zwischen Woche zwei und vier (1,24;

5,14), dass die Keimlingsentwicklung der Spätsaat bei rasch zunehmender Konkurrenz um Licht stattfand. Die bei der Keimung vermutlich indirekte, später dann direkte Beschattung induzierte bei der Spätsaat mit vollem N-Angebot (dN) ein relativ zu den Pflanzen der Frühsaat (DN) verstärktes Streckungswachstum. Dies führte dazu, dass diese Pflanzen bis zur dritten Woche nach Versuchsbeginn die selbe Höhe erreichten wie die (dominante) Frühsaat (Abb.: 3.1.2-1). Verstärktes Streckungswachstum der Internodien bei direkter und indirekter Beschattung wurde als Reaktion auf pflanzliche Nachbarschaft ausführlich beschrieben (Ballaré et al. 1987, 1990, 1991, Nagashima et al. 1995). Obwohl die Pflanzen, die Bestandesobergrenze erreichten, war ihre Ressourcenaufnahme wegen ihrer geringen Blattflächenausstattung dennoch limitiert. So war beim Vergleich von 14 Tage alten Pflanzen aus den beiden Ansaatverfahren die Biomasse der Spätsaat deutlich geringer (DN: 414 mg, dN: 210 mg). Das trotz der frühen Biomassenlimitierung verstärkte Streckungswachstum wurde durch eine Reduktion der spezifischen Stängelmasse ermöglicht (DN: 6,59 g TM m⁻¹; dN: 0,31 g TM m⁻¹; Abb.: 3.1.3-2). Das zur späteren Saat zusätzlich reduzierte N-Angebot (Verfahren dn) äußerte sich vor allem in einer relativ zum Spross verstärkten Investition in Wurzelbiomasse (Abb.: 3.1.1-2). Eine Förderung des Wurzelwachstums bei Nährstoffmangel ist bekannt (Chapin 1980, Wilson & Tilman 1995, Gersani et al. 2001). Weniger untersucht ist jedoch der Einfluss des N auf das Keimlingswachstum. In der vorliegenden Untersuchung verzögerte das reduzierte N-Angebot die Blattentwicklung. So besaßen diese Pflanzen nach 14 Tagen nur Keimblätter, während mit ausreichender N-Versorgung (dN) bereits Primärblätter vorhanden waren. Eine ähnliche Beobachtung wurde bei Gräsern gemacht die unter N-Mangel wuchsen (Thomas 1983). Primärblätter von Sonnenblumen, die unter N-Mangel gebildet wurden, wiesen zusätzlich eine spätere positive C-Bilanz auf (Jucknischke & Kutschera 1998). In 8 Tage alten Weizenkeimlingen, bestehend aus Keimblatt und dem ersten Blatt, stammte die Hälfte der gesamten Biomasse aus der Photosynthese des ersten Blattes (Labusch 1997). Die Photosyntheseleistung des ersten Blattes trägt demnach maßgeblich zum Keimlingswachstum bei. Die verzögerte Entwicklung und die bevorzugte Erschließung des Wurzelraums verringerte demzufolge die Konkurrenzkraft der Pflanzen. Als Konsequenz war die

Biomasseproduktion dieser Pflanzen in den ersten Wochen nach der Saat um weitere 30% verringert (Biomasse Tag 21: dN 210 mg, dn 138 mg).

Bei Aufnahme der Gaswechsellmessungen (4 Wochen nach Versuchsbeginn) präsentierten sich die Pflanzen der Spätsaat im Vergleich zur Frühsaat (DN) mit deutlich geringerer Wuchshöhe, Stängelstabilität und Biomasse. Der dichte Bestand setzte sich daher aus kräftig entwickelten Pflanzen, die in der Bestandesoberschicht dominierten (DN) und schwach entwickelten unterwüchsigen (dN, dn) Pflanzen zusammen. Aufgrund des geringen Lichtangebots führen hohe Bestandesdichten zum Absterben der schwächsten, subordinaten Pflanzen. Diese Selbstausdünnung von Beständen („self-thinning“) wurde bereits gut dokumentiert und besagt, dass der logarithmierte Wert der Pflanzendichte mit dem logarithmierten Wert des mittleren Pflanzengewichtes der noch lebenden Individuen linear abnimmt ($-3/2$ Powerlaw, Yoda et al. 1963). Nach Beobachtung von Hiroi & Monsi (1966) dünnte ein Sonnenblumenbestand mit einer Pflanzendichte von 400 Pflanzen m^{-2} ab einer mittleren Masse von $\approx 2,85$ g aus. Im vorliegenden Bestand betrug das mittlere Pflanzengewicht nach 5 Wochen $2,45 \pm 0,54$ g, und befand sich demzufolge nahe an der Grenze zur Selbstausdünnung. Über die physiologischen Ursachen der Selbstausdünnung ist wenig bekannt. Thomas & Weiner (1989) zeigten an einem ausdünnenden, hierarchisch strukturierten *Impatiens pallida* Bestand, dass 80% der Pflanzen mit negativer Wachstumsrate starben. Harper (1989) ging von einer geringen oder negativen Nettoassimilation als unmittelbare Ursache der Selbstausdünnung aus. Er nahm an, dass dies auf den Anteil an photosynthetisch inaktiver Masse und deren respiratorischen Verlust zurückzuführen sei. Im folgenden wird daher auf die tägliche C-Bilanz der Pflanzen näher eingegangen.

4.1 C-Tagesbilanz einer Pflanze

Für die C-Tagesbilanz einer Pflanze wurden die täglichen Raten der C-Fixierung und Respiration berücksichtigt (Abb.: 4.1-1). C-Verluste durch Absterben von Wurzeln und Wurzelausscheidungen wurden nicht erfasst. Ebenso wurde der Blattfall (siehe Abb.: 3.1.3-4) nicht in die C-Tagesbilanz aufgenommen. Das Interesse dieser Arbeit galt besonders dem Zusammenhang zwischen aktuellfixiertem C und seiner Verwendung für die Respiration in Abhängigkeit

der hierarchischen Position und dem N-Angebot. Die Photosyntheseleistung von.

Blättern mit unterschiedlichem Licht- und N-Angebot wurde bereits gut beschrieben (Hirose & Bazzaz 1998, Dreccer et al. 2000, Bange et al. 1997). Frühere Untersuchungen zur Respiration wurden vorwiegend mit dem N-Angebot in Verbindung gebracht (Ögren 2000, Reich et al. 1998) und basierten auf der Messung von Wurzeln (Atkin et al. 2000a, Scheurwater et al. 1998) oder Blättern (Villar et al. 1995, Noguchi et al. 2001). Studien, die gleichzeitig Photosynthese- und Respirationmessungen umfassten, wurden meist an Blättern durchgeführt (Anten & Hirose 2001, Connor et al. 1993, Hikosaka et al. 1999, Barro et al. 1996, Griffin et al. 2001). Da Pflanzen zu 40-60% aus heterotrophen, photosynthetisch inaktivem Gewebe (Wurzel, Stängel) bestehen (Hutchings, 1997, Harper 1989) scheint die ausschließliche Erfassung des Blattgaswechsels für die Interpretation des gesamtpflanzlichen C-Pools unzureichend.

Messungen zur Photosynthese und Respiration an der Gesamtpflanze wurden meist mit Monokotylen durchgeführt (Hirose et al. 1989, Gastal & Saugier 1989) oder beruhen auf der Modellierung einzelner Prozesse (Tabourel-Tayot & Gastal 1998). Das hier vorgestellte Experiment ist die erste Studie auf Gesamtpflanzenebene, in der die C-Fixierung und die Respiration einer Pflanze im Bestand bestimmt wurde.

Im Experiment wurde der Beitrag der aktuellen Photosyntheseprodukte im respirierten CO_2 und in der pflanzlichen Biomasse mittels Markierung des aktuell fixierten CO_2 während einer Lichtperiode bestimmt (Material & Methoden 2.1.2). Die Differenz der C-Masse zwischen $t=0$ -h (Beginn Lichtperiode) und $t=24$ -h

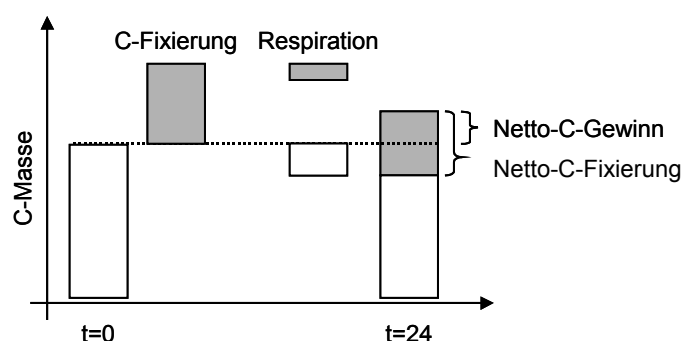


Abbildung 4.1-1: Schematische Darstellung der C-Tagesbilanz einer Pflanze. C-Masse zu Beginn der Lichtperiode (vor der Markierung) $t=0$ -h bzw. nach 16-h Licht- und 8-h Dunkelperiode ($t=24$ -h), markierter C (grau), nicht markierter C (weiß).

(Ende Dunkelperiode) entspricht dem Netto-C-Gewinn einer Pflanze (Abb.: 4.1-1). Da die C-Masse zum Zeitpunkt $t=0$ -h nicht bekannt war, wurde der Netto-C-Gewinn aus der Differenz zwischen der Netto-C-Fixierung (markierter C in der Biomasse bei der Ernte, $t=24$ -h) und der Respirationsrate des *nicht* markierten C berechnet. Die Gesamtrespiration und der darin enthaltene Anteil an *nicht* markiertem C wurde im Experiment während der 8-h Dunkelperiode für Spross und Wurzel getrennt erfasst. Außerdem wurde während 24-h (Licht- und Dunkelperiode) die Wurzelrespiration markierter Pflanzen und damit die Kinetik des markierten C gemessen. Da für den Spross die Respiration nur in der Dunkelperiode bestimmt werden konnte, wurde seine Dunkelrespiration während der Lichtperiode, wie in den folgenden Abschnitten erläutert, geschätzt. Die Dunkelrespiration im Licht wird im wesentlichen vom angebotenen Licht und der Temperatur beeinflusst (Atkin et al. 2000b).

Temperatur

Die Dunkelrespiration nimmt mit steigender Temperatur zu (Zeltich 1971). Die Zunahme wird meist mit einem Faktor Q_{10} von 2 angegeben, der besagt, dass sich bei einer Temperaturerhöhung um 10°C die Respirationsrate verdoppelt. (Amthor, 1989). Im vorliegenden Versuch war die Temperatur während der Lichtperiode um 4°C erhöht. Aus der 24-h Messung ging hervor, dass die Temperaturerhöhung einen positiven Einfluss auf die Wurzelrespirationsrate hat (Abb.: 3.5-5). Zur Schätzung der Respirationsrate im Licht wurde die Respirationsrate der Dunkelperiode mit dem Faktor von 1,3 multipliziert. Letzterer ergibt sich aus der Formel $R_T = R * Q_{10}^{(T - T_{Ref} / 10)}$, wobei R die Respirationsrate der Dunkelperiode, T die Temperatur in der Lichtperiode (20°C) und T_{Ref} die Temperatur während der Dunkelperiode (16°C) ist (Tabourel-Tayot & Gastal 1998, Atkin et al. 2000a). Diese Form der temperaturkorrigierten Respirationsraten wurde auch in anderen Arbeiten verwendet (Tabourel-Tayot & Gastal 1998, Taylor et al. 1998, McCutchan & Monson 2001).

Lichthemmung der Dunkelrespiration

Die Dunkelrespiration wird neben der Temperatur auch vom Licht beeinflusst (Amthor 1989, Johnson 1990). So wiesen eine Reihe von Untersuchungen einlichtabhängige Reduktion der Blattrespiration von 15-70% nach (Brooks & Farquhar 1985, Villar et al. 1995). Nach Beobachtungen von Krömer (1995) war die Reduktion auf eine verringerte Aktivität des Krebs-Zyklus bei photosynthetisierenden Blättern zurückzuführen. Atkin et al. (2000b) fanden außerdem eine Temperaturabhängigkeit der lichtabhängigen Reduktion. Demzufolge wurde im vorliegenden Experiment unterstellt, dass bei einer Temperatur von 20°C die Blattrespiration im Licht um 45% reduziert war (Atkin et al. 2000b). Der Anteil der Blattrespiration an der gesamten Sprossrespiration wurde aus dem Blatt/Spross-Massenverhältnis (LMR, Leaf Mass Ratio) geschätzt. Zur lichtabhängigen Reduktion der Stängelrespiration wurden keine Angaben gefunden. Für die Stängelrespiration wurde daher aufgrund der geringen Lichtinterzeption keine lichtabhängige Korrektur vorgenommen. Folglich ergab sich für den Spross eine durchschnittliche lichtinduzierte Reduktion der Respirationsrate von 20%. Aufgrund der Temperaturerhöhung (um 4° C) war die berechnete Gesamtrespiration trotz der lichtbedingten Reduktion der Sprossrespiration während der Lichtperiode höher als während der Dunkelperiode (Daten nicht gezeigt, siehe schematische Darstellung in Abb.: 4.3-2).

4.1.1 Respiration von markiertem und *nicht* markiertem C

Literaturangaben zur Folge werden täglich ca. 30-50% der aktuellen Photosyntheseprodukte wieder veratmet (Van der Werf et al. 1994, Loomis & Connor 1992). Allerdings konnte der Anteil an aktuellen Photosyntheseprodukten in der Respiration, sowie der Einfluss der hierarchischen Position und das N-Angebot auf diesen Beitrag bislang nicht direkt gemessen werden. Angaben hierüber beruhen daher auf modellhaften Berechnungen (Poorter et al. 1995, Van der Werf et al. 1988, 1994, Mata et al. 1996). Im vorliegenden Versuch wurde die Kinetik des während der Lichtperiode fixierten, markierten C in der Wurzelrespiration während einer 24-

h-Messung erfasst. Für den Spross wurde der Anteil des markierten C im respirierten CO₂ während der Lichtperiode unter Annahmen berechnet.

Da der Tagesgang der Wurzelrespirationsrate während der Lichtperiode (Daten nicht gezeigt) einen konstanten Verlauf zeigte, wurde für den Spross ebenfalls eine konstante Respirationsrate angenommen (Abb.: 3.3-2).

Konstante Wurzelrespirationsraten während der Photoperiode fanden auch Scheurwater et al. (1998) bei einem Grasbestand. In der

vorliegenden 24-stündigen Messung der Wurzelrespiration wurde etwa 2,5h Stunden nach Beginn der Markierung markierter C im respirierten CO₂ nachgewiesen (Abb.: 3.5-5). In den darauffolgenden 8h stieg die Respirationsrate des markiertem C kontinuierlich an. Ein verzögertes Auftreten aktueller Assimilationsprodukte im respirierten CO₂ der Wurzel wurde ebenfalls bei Weizen beobachtet (Hansen 1977). Dagegen wurde bei ¹⁴C markierten Weizenblättern 2h nach Beginn der Lichtperiode noch kein markierter C im respirierten CO₂ nachgewiesen (McChasin et al. 1988). Dies könnte auf eine verzögerte Nutzung der Assimilationsprodukte in ausgewachsenen Blättern hindeuten. Für den Gesamtspross sind keine Angaben über den Beitrag aktueller Assimilationsprodukte zur Respiration im Licht bekannt. In einer ersten Annäherung wurde daher angenommen, dass analog der Wurzel 2h nach Beginn der Lichtperiode markierter C im Spross respiriert wurde, und der Anteil an markiertem C im respirierten CO₂ während der Lichtperiode - ähnliche wie in der Wurzel linear - zunahm. (Abb.: 4.1.1-1).

In der Dunkelperiode wurde sowohl in der Spross- als auch in der Wurzelrespiration ein konstanter Anteil an markiertem C gemessen und als solcher in die Berechnung übernommen.

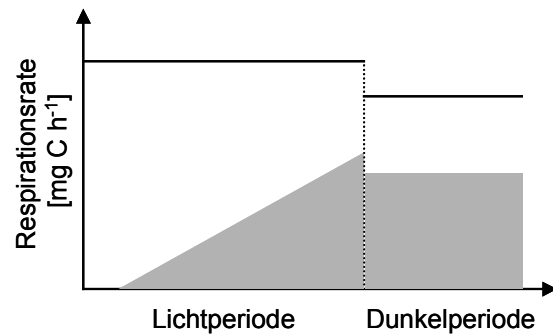


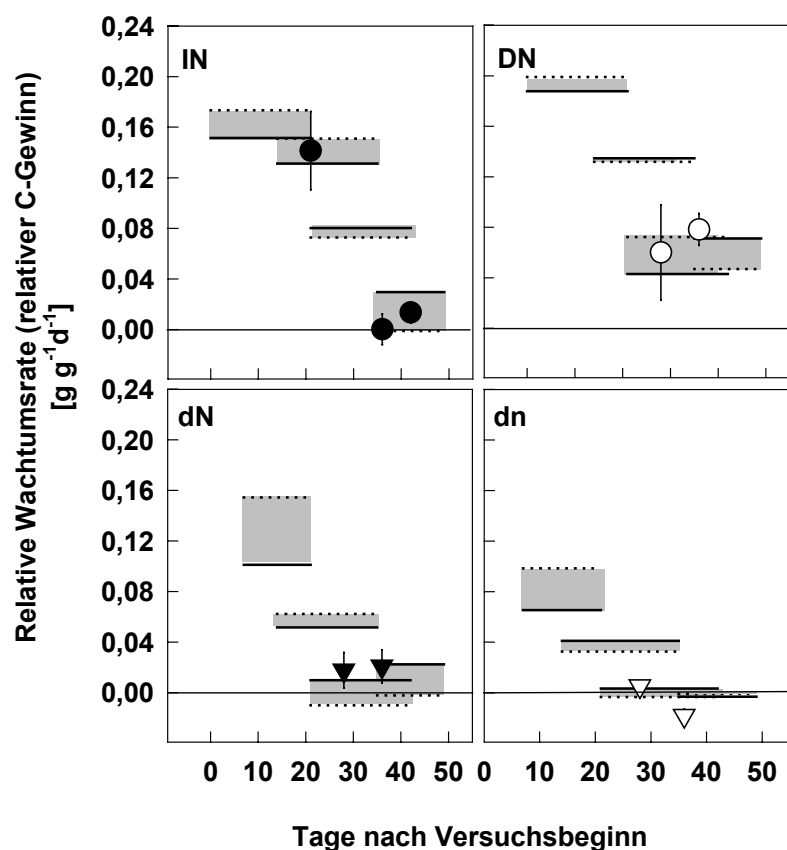
Abbildung 4.1.1-1: Schematische Darstellung der Respirationsrate des markierten C (graue Fläche) und des Gesamt-C (Linie) während einer Licht- und Dunkelperiode. Unterschiede in den Respirationsraten zwischen Ende Licht- und Beginn Dunkelperiode resultieren aus der Temperaturdifferenz zwischen den beiden Perioden (siehe Text).

4.1.2 Verifizierung der C-Tagesbilanz

Die C-Tagesbilanz wurde unter einer Reihe von Annahmen hinsichtlich der Sprossrespiration im Licht geschätzt. Zur Prüfung dieser Annahmen wird im Folgenden der relative Netto C-Gewinn (Saldo der C-Tagesbilanz, Anhang, Tabelle: 7-1) der Relativen Wachstumsrate (RWR, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) gegenübergestellt, wobei diese mittels der wöchentlich geernteten Biomasse geschätzt wurde. Aufgrund der großen Unterschiede in der Biomasse wurden die Pflanzen für jeden Erntetermin in zwei Gewichtsklassen aufgeteilt, wobei die mittlere Masse als Orientierung diente. Die Schätzung der RWR erfolgte mit der mittleren Trockenmasse der schweren und leichten Pflanzen, wobei Zeitintervalle von jeweils 14 Tagen gewählt wurden (Abb: 4.1.2-1). Der aus der C-Tagesbilanz stammende relative C-Gewinn stimmte gut mit der RWR überein, und stützte damit die zur Berechnung der C-Tagesbilanz getroffenen Annahmen für die Sprossrespiration.

Die Wachstumsrate wurde von der Position und dem N-Angebot beeinflusst. So wiesen dominante Pflanzen mit hohem Lichtgenuss und vollem N-Angebot eine vergleichsweise höhere Wachstumsrate auf als subordinate Pflanzen. Untersuchungen von Wilson & Tilman (1995) bestätigten dies.

Abbildung 4.1.2-1: Relativer C-Gewinn (Symbole, Mittelwerte \pm SE, $n = 5$) und relative Wachstumsrate (RWR) im Verlauf des Aufwuchses. Die RWR ist dargestellt für zwei Gewichtsklassen: schwere (gepunktete Linie) und leichte Pflanzen (durchgezogene Linie). Für die Berechnung der RWR wurden Zeitintervalle von drei Ernteterminen (14 - 21 Tage) verwendet. Graue Flächen: Spanne zwischen den RWR der beiden Gewichtsklassen.



4.1.3 C-Fixierung und respiratorischer Verlust - mögliche Ursachen der Selbstausdünnung

Wie lange Pflanzen mit negativer C-Bilanz überleben können ist bisher wenig untersucht. Sicherlich führt eine negative Wachstumsrate schließlich zum Tod einer Pflanze, und könnte somit die Ursache für die dichteabhängige Mortalität in Beständen sein (Harper 1989). Eine positive C-Bilanz ist nur dann gewährleistet, wenn die Respirationsverluste (Kosten) durch die Photosynthese gedeckt werden. Im Folgenden wird dargestellt, welche Auswirkungen die hierarchische Position und die N-Ernährung auf die tägliche C-Bilanz (C-Fixierung und Respiration) dichtegestresster Pflanzen hat.

Nach Bestandschluss blieben die subordinaten Pflanzen nicht nur im Längenwachstum hinter den Dominanten zurück, auch war ihre relative Brutto C-Fixierung ($\text{g C g}^{-1}\text{C d}^{-1}$) wesentlich geringer (\emptyset 45% bis 80% im Vergleich zu den Dominanten). Andere Untersuchungen bestätigten dies für die Sprossmasse, die mit der Menge fixierten C korreliert war (Hikosaka et al. 1999, Anten & Hirose 2001). Bemerkenswerterweise war der spezifische Respirationsverlust ($\text{g C g}^{-1}\text{C d}^{-1}$) nahezu unabhängig von der Brutto C-Fixierung, der hierarchischen Position und der N-Ernährung einer Pflanze (Abb.: 4.3-1). Dessen ungeachtet, überstiegen bei subordinaten, mangelernährten Pflanzen (dn) die Respirationsverluste die Brutto C-Fixierung, und die Pflanzen wiesen eine negative C-Bilanz auf.

Die Trennung der Respirationsverluste in markierten und *nicht* markierten C zeigte, dass dominante Pflanzen deutlich höhere Anteile an markiertem C respirierten als subordinate Pflanzen. Die Höhe der Respiration von markiertem C hing nahezu ausschließlich von der Höhe der Brutto C-Fixierung ab. So wurden unabhängig von der N-Ernährung und der Position 13% ($\text{SE} \pm 1,7$; $n = 29$, Abb. 4.1.3-1) des fixierten C (markiert) am gleichen Tag wieder respiriert. Zitate zur Menge aktuellen C in der Respiration fehlen in der Literatur. Vergleichbare Untersuchungen mit ^{14}C -Markierung zeigten, dass Wurzeln 15-25% (Gregory & Atwell 1991) und Blätter bis zu 10% (Grange 1985) des fixierten C wieder veratmen. Ebenso könnte die beschriebene Beziehung zwischen dem Kohlenhydratgehalt und der Respiration eines Blattes ein Hinweis auf gefundene Verbindung zwischen der Respiration von markiertem C

und der C-Fixierung sein (Azcón-Bieto & Osmond 1983, Azcón-Bieto et al. 1983).

Unabhängig von der C-Fixierung wurden täglich 2,6% (SE \pm 0,12; $n = 29$) der Masse (*nicht* markiert) respiriert (Abb.: 4.1.3-2). Die vom Wachstum unabhängige Respiration, jedoch zur Masse der Pflanzen proportional, wird oft Erhaltungsatmung genannt (Thornley, 1970, McCree, 1970, Amthor 1989). Untersuchungen zeigten, dass in Spross und Wurzel täglich 1,7 bzw. \sim 3,7 % der Masse für die Erhaltung veratmet werden (Van der Werf et al. 1988, Hirose et al. 1989, Szaniawski & Kielkielwitz 1982, Johnson 1990). Die gefundenen Ergebnisse wurden somit bestätigt. Bei dn-Pflanzen überstieg der tägliche Verlust von 2,6% der Masse die Brutto C-Fixierung bei weitem, und war daher maßgeblich für die negative C-Tagesbilanz verantwortlich.

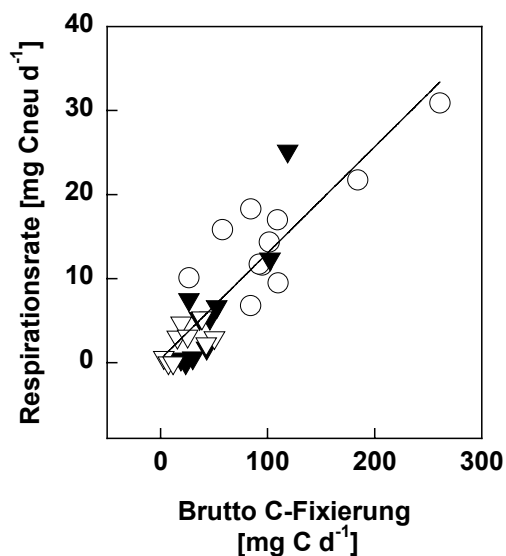


Abbildung 4.1.3-1: Respirationsrate von markiertem C (Cneu) in Abhängigkeit Brutto C-Fixierung, gezeigt für Pflanzen des dichten Bestandes. DN (○), dN (▼), dn (▽), Regressionsgerade, $y=0,126x + 0,69$, $r=0,88$; Steigung ($p < 0,001$).

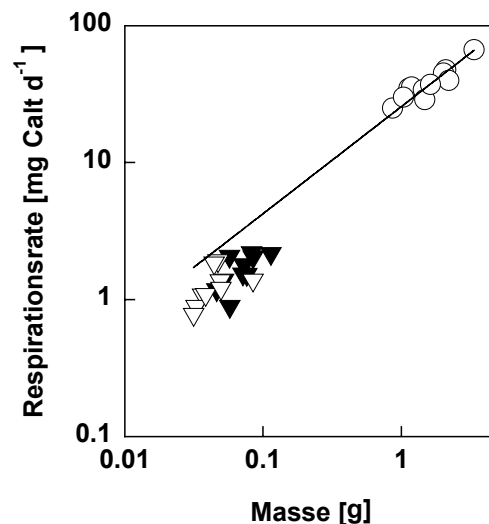


Abbildung 4.1.3.2: Respirationsrate von *nicht* markiertem C (Calt) in Abhängigkeit der Masse, gezeigt für die Pflanzen des dichten Bestandes. DN (○), dN (▼), dn (▽), Regressionsgerade, $y=25,6x^{0,78}$, $r=0,98$; Steigung ($p < 0,001$).

4.2 Wachstums- und Erhaltungsrespiration

Analog zu den Erhaltungs- und Wachstumsprozessen in der Pflanze wird die Respiration häufig in Erhaltungs- und Wachstumsrespiration unterteilt. Zur Modellierung von C-Flüssen innerhalb einer Pflanze ist diese Unterscheidung von besonderer Bedeutung (Tabourel-Tayot & Gastal 1998, Bijlsma & Lambers 2000, Cannell & Thornley 2000). Abschnitt 4.1.3 zeigte, dass im dichten Bestand, die Respiration von markiertem C direkt proportional zur Brutto C-Fixierung war, während die Respiration von *nicht* markiertem C mit der Masse korreliert war (Abb. 4.1.3-1, Abb.: 4.1.3-2). Penning de Vries (1975) ordnete einen großen Teil der Erhaltungsrespiration dem Protein-Turnover zu. Es ist denkbar, dass der Protein Turnover primär mit der Respiration von (*nicht* markiertem) ‚altem‘ C verbunden ist.

Die Trennung des Respirationsverlustes in Erhaltungs- und Wachstumsrespiration ist methodisch schwierig. Zahlreiche Untersuchungen zur Erhaltungsrespiration basieren auf Respirationsmessungen während einer verlängerten Dunkelphase (Starvation Methode, Amthor 1989). Aufgrund anzunehmender, biochemischer und physiologischer Änderungen während einer verlängerten Dunkelphase wurden diese allerdings mehrfach infrage gestellt (McCree & Silsby 1978). Mit der Regressions-Methode wird eine lineare Beziehung zwischen der relativen Wachstumsrate (RWR) und der spezifischen Respirationsrate pro Einheit Biomasse erstellt, wobei der Achsenabschnitt (m) und die Steigung (g) der Regressionsgeraden die Erhaltungs- und Wachstumsrespiration darstellen (McCree 1970, Amthor 1989):

$$\text{spezifische Respiration} = g * (\text{RWR}) + m \quad (4.2-1)$$

Die Anwendung der Regressions-Methode (Abb.: 4.2-1) zeigte im dichten wie im offenen Bestand eine gute Übereinstimmung zwischen dem Achsenabschnitt ($m = 0,027$ bzw. $0,037$) und der Respirationsrate von nicht markiertem C pro Einheit Masse ($\text{g C g}^{-1} \text{ C d}^{-1}$; dichter Bestand $0,026 \pm 0,001$; offener Bestand $0,041 \pm 0,003$) bzw. der Steigung ($g = 0,11$ bzw. $0,18$) und der Respirationsrate von markiertem C pro Einheit brutto fixiertem C ($\text{g C g}^{-1} \text{ C d}^{-1}$; dichter Bestand $0,13 \pm 0,02$; offener Bestand $0,17 \pm 0,02$). Diese Ergebnisse unterstützten die

Vermutung, dass die Respiration von nicht markiertem C tatsächlich unmittelbar mit Erhaltungsprozessen in Verbindung steht, während die Respiration von markiertem C direkt mit Wachstumsprozessen verbunden ist. Im Folgenden soll mit weiteren Ansätzen untersucht werden inwiefern die Respiration von markiertem und nicht markiertem C der Wachstums- und Erhaltungsrespiration entspricht.

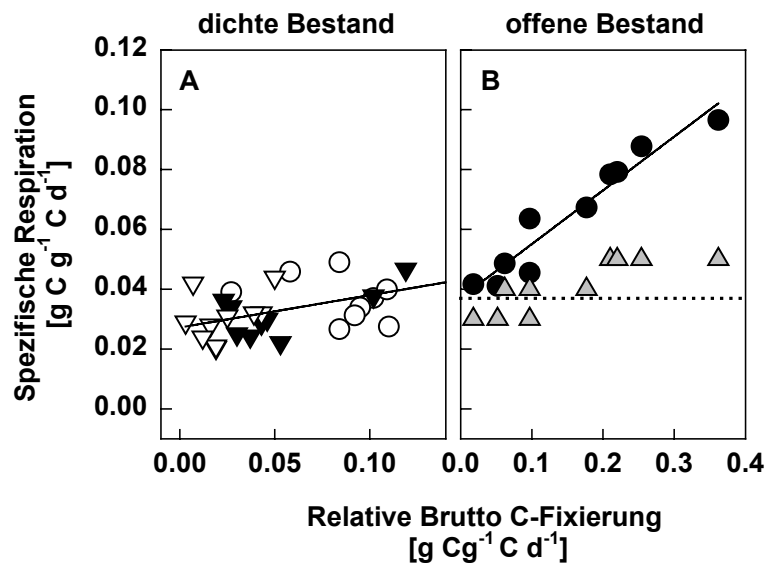


Abbildung: 4.2-1: (A) Spezifische Respirationsrate (gesamt C) in Abhängigkeit der relativen Brutto C-Fixierung in den Wochen 3-5 im dichten (A) und offenen Bestand (B) für IN (●), DN (○), dN (▼), dn (▽) Regressionsgeraden dichter Bestand: $y = 0,11x (\pm 0,024; ***) + 0,027 (\pm 0,002; ***)$, ($r=0,64$), offener Bestand: $y = 0,18x (\pm 0,02; ***) + 0,037 (\pm 0,003; ***)$, ($r=0,96$). Respirationsrate von *nicht* markiertem C (Δ) in Abhängigkeit der relativen Brutto C-Fixierung in den Wochen 3 und 5 im offenen Bestand (B). Gepunktet Linie stellt die mittels Regressionsgeraden geschätzte Erhaltungsrespiration (0,037) dar. $p < 0,001$ (***)

Erhaltungsrespiration

Zur Berechnung der Erhaltungsrespiration wurden zwei Ansätze herangezogen. Als erster Ansatz wurde hierfür die Regressions-Methode nach Untersuchungen von Szaniawski & Kielkiewicz (1982) an Sonnenblumen verwendet. Danach wurde für die Erhaltung einer Pflanze $7,85 \text{ mg C g}^{-1} \text{ TM d}^{-1}$ im Spross und $15,05 \text{ mg C g}^{-1} \text{ TM d}^{-1}$ in der Wurzel verbraucht (bei 25°C).

In die Erhaltungsrespiration fließen vorwiegend Kosten aus Prozessen des Protein Turnover, der Nitratreduktion und des Ionentransport ein (Penning de Vries 1975, Cannell & Thornley 2000, Tabourel-Tayot & Gastal 1998), wobei

der Protein-Turnover bis 60% der Erhaltungsrespiration ausmachen soll (Visser et al. 1992, Zerihun et al. 1998, Bouma et al. 1994), und weitere 10-60% der Ionenaufnahme in der Wurzel zufallen (Van der Werf et al. 1989) In einem zweiten Ansatz wurde die Erhaltungsrespiration ($R_{\text{Erhaltung}}$) mittels einer von Tabourel-Tayot & Gastal (1998; MecaNiCAL) verwendeten Formel für Protein Turnover und Ionentransport berechnet:

$$R_{\text{Erhaltung}} = (\text{top ktp} (TM_{\text{Protein}}) + \text{kom} TM_{\text{Pfl}}) \quad (4.2-2)$$

Wobei top die Protein Turnover Rate ($0,12 \text{ d}^{-1}$), ktp die Kosten des Turnover ($0,2 \text{ g C g}^{-1} [\text{recycelte Proteine}] \text{ d}^{-1}$; de Visser et al. 1992), kom die Kosten des Ionentransports ($0,0024 \text{ g C g}^{-1} \text{ TM d}^{-1}$; Penning de Vries 1975) und TM_{Pfl} , TM_{Protein} die pflanzliche und Protein Trockenmasse darstellen. Zur Schätzung des Protein-Gehalts wurde der N-Gehalt mit dem Faktor 6,25 multipliziert (Poorter & Jong 1999). In Sonnenblumen liegen etwa 97,5% des N in Form von Proteinen vor, wovon 44% der RUBISCO zugeordnet werden (Penning de Vries 1975).

Der Vergleich von geschätzter Erhaltungs-Respirationsrate und der Respirationsrate von nicht markiertem C wurde mittels einer RMSE-Test (Root Mean Squared Error) durchgeführt (Abschnitt 2.2.3).

Sowohl die grafische Gegenüberstellung als auch die RMSE deklarierten für beide Ansätze eine geringe Abweichung von der Respirationsrate von nicht markiertem C (Abb.: 4.2-2, Tabelle: 4.2-1). Unterschiede traten lediglich in der mittleren Differenz (Werte in

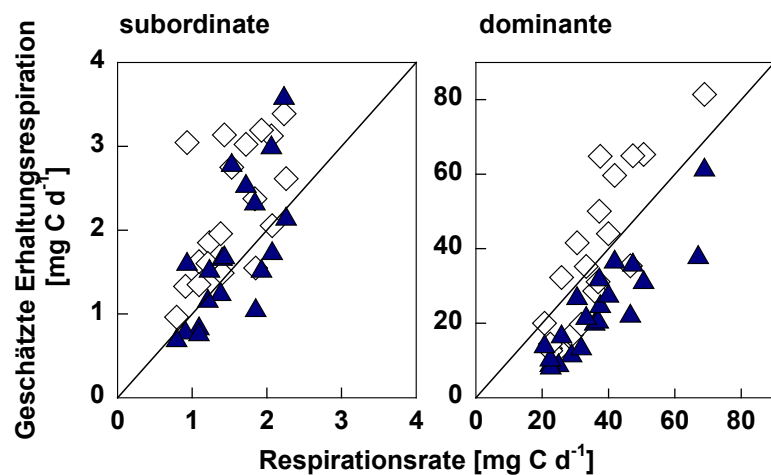


Abbildung 4.2-2 Die Erhaltungsrespiration geschätzt nach Szaniawski & Kielkiewicz (1982, ◇) und Tabourel-Tayot & Gastal (1998, ▲) gegen die Respirationsrate von *nicht* markiertem C für dominante und subordinate Pflanzen für die Wochen 3-5.

Klammern) auf. So lagen die geschätzten Werte nach dem Ansatz von ‚Szaniawski & Kielkiewicz‘ im dichten Bestand generell höher, als die Respirationsrate von nicht markiertem C (negatives Vorzeichen), während die Respirationsrate nach dem Ansatz von ‚Tabourel-Tayot & Gastal‘ mit Ausnahme der dN-Pflanzen stets geringer war. Im offenen Bestand wurde die Respirationsrate von nicht markiertem C generell unterschätzt.

Tabelle 4.2-1: RMSE (Root Mean Square Error, mg C d^{-1}) zwischen der Respirationsrate von *nicht* markiertem C und dem Schätzwert der Erhaltungsrespiration einer Pflanze für die Wochen 3-5. Zum Vergleich wurde die mittlere Respirationsrate von *nicht* markiertem C (mg C d^{-1} ; \pm SE) für die Wochen 3-5 zusammengefasst. Je kleiner die RMSE desto besser ist die Übereinstimmung von Mess- und Schätzwert. Die Über- bzw. Unterschätzung der Respirationsrate von *nicht* markiertem C ist als mittlere Differenz dargestellt (Werte in Klammern, Berechnung s. Abschnitt 2.2.3), wobei eine Überschätzung des Schätzwertes eine negative mittlere Differenz resultiert.

	IN	DN	dN	dn
Tabourel-Tayot & Gastal	5,68(16,4)	3,53(10,75)	0,24(-0,55)	0,12(0,23)
Szaniawski & Kielkiewicz	3,81(5,84)	4,19(-10,94)	0,33(-0,84)	0,26(-0,56)
mittlere Respirationsrate	27,07 \pm 2,86	38,53 \pm 3,45	1,68 \pm 0,14	1,29 \pm 0,13

Die Erhaltungsrespiration beinhaltet eine Vielzahl von Prozessen wie Phloem-Beladung, Turnover, Ionentransport und -aufnahme (Cannell & Thornley 2000, Thornley & Cannell 2000). Es ist daher möglich, dass das Herausgreifen zweier Prozesse (Protein Turnover und Ionentransport) die Respiration unterschätzt. Ebenfalls nimmt die Höhe der Erhaltungsrespiration mit dem Alter bzw. Entwicklungsstatus einer Pflanze ab (Van der Werf et al. 1994, Bouma et al. 1994, Villar et al. 1995). Bei einer linearen Beziehung (‚Szaniawski & Kielkiewicz‘) wird dies vernachlässigt und könnte die Überschätzung erklären.

Wachstumsrespiration

Unter Wachstumsrespiration versteht man die Menge Biomasse die veratmet wird um eine Einheit neuer Biomasse zu bilden (Penning des Vries 1975). Zur Ermittlung der Wachstumsrespiration wurden ebenfalls zwei Ansätze gewählt.

Im Ansatz nach Szaniawski & Kielkiewicz (1982) veratmeten Sonnenblumen $0,33 \text{ g C g}^{-1}$ Zuwachs an Biomasse d^{-1} . Im vorliegenden Versuch entsprach der Zuwachs an Biomasse der Differenz der C-Massen $t=0\text{-h}$ und $t=24\text{-h}$ (Netto C-Gewinn, Anhang, Tabelle: 7-1). Im Vergleich dazu wurden im Ansatz nach Cannell & Thornley (2000) im Mittel $0,176 \text{ g C g}^{-1}$ neuem C verbraucht, wobei der neue C im vorliegenden Versuch Menge an markiertem C im Pflanzenmaterial (Netto C-Fixierung, Anhang, Tabelle: 7-1) gleichgesetzt wurde.

Abbildung 4.2-3: Wachstumsrespiration berechnet nach Szaniawski & Kielkiewicz (1982, \diamond) und Cannell & Thornley (2000, \blacktriangle) gegen die Respirationsrate von markiertem C für dominante und subordinate Pflanzen für die Wochen 3-5.

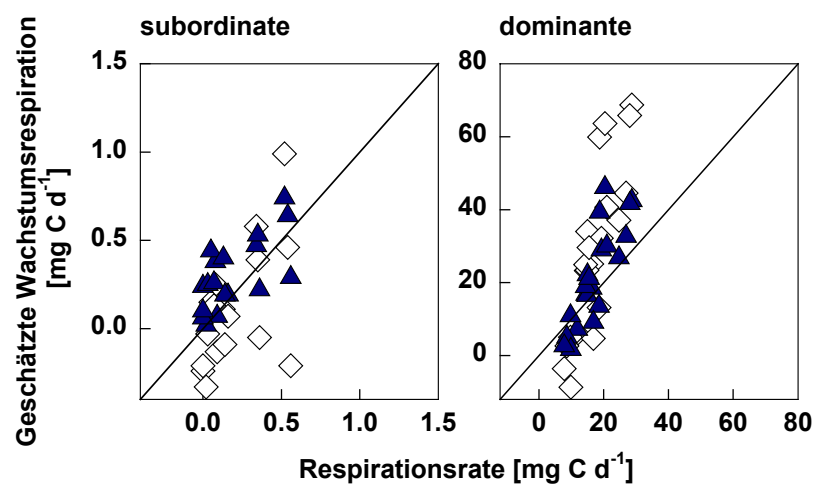


Tabelle 4.2-2: RMSE (Root Mean Square Error, mg C d^{-1}) zwischen der Respirationsrate von markiertem C und dem Schätzwert der Wachstumsrespiration einer Pflanze für die Wochen 3-5. Zum Vergleich wurde die mittlere Respirationsrate von markiertem C (mg C d^{-1} ; \pm SE) für die Wochen 3-5 zusammengefasst. Die Über- bzw. Unterschätzung der Respirationsrate von markiertem C ist als mittlere Differenz dargestellt (Werte in Klammern, Berechnung s. Abschnitt 2.2.3), wobei eine Überschätzung des Schätzwertes eine negative mittlere Differenz resultiert.

	IN	DN	dN	dn
Cannell & Thornley	1,67 (-1,19)	3,77 (-7,11)	0,08 (-0,11)	0,04 (-0,06)
Szaniawski & Kielkiewicz	3,60 (-3,6)	8,10 (-17,9)	0,09 (0,00)	0,09 (0,21)
mittlere Respirationsrate	14,24 \pm 1,05	23,02 \pm 2,10	0,29 \pm 0,08	0,12 \pm 0,04

Wie die RMSE zeigten, stimmte bei subordinaten Pflanzen (dN, dn) die Respirationsrate des markierten C gut mit der nach Cannell & Thornley (2000) geschätzte Wachstumsrespiration überein (Tabelle 4.2-2). Bei geringen Respirationsraten von markiertem C wich jedoch die nach Szaniawski &

Kielkiewicz (1982) geschätzte Wachstumsrespiration deutlich ab. Dies war auf die Berechnungsgrundlage zurückzuführen, da ein negativer ‚Netto C-Gewinn‘, wie im Beispiel der dn-Pflanzen, eine negative Wachstumsrespiration resultierte. Bei dominanten Pflanzen ergaben beide Ansätze einen Schätzwert der höher war als die Respirationsrate von markiertem C (negatives Vorzeichen).

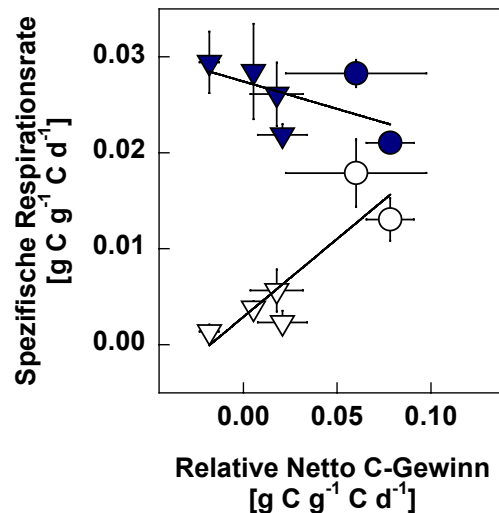
Die Ursache für diese Abweichung ist möglicherweise die Zusammensetzung der neu gebildeten Biomasse. So zeigten Ciavarella et al. (2000), dass unbeschattet, schwere Phalaris-Pflanzen relativ höhere Stärke-Gehalte besaßen, als die beschatteten, leichteren Pflanzen. Dass Dominanten höhere Zellulose- und Reserve-Gehalte besitzen als subordinaten Pflanzen ist plausibel. Die Synthese dieser Stoffe ist mit relativ geringen Konstruktionskosten verbunden (Penning de Vries et al. 1974, Lambers & Rychter 1989, Poorter 1994). Dies wird bei beiden Ansätzen nicht berücksichtigt, da beide von einer durchgängig linearen Beziehung zwischen dem Biomassezuwachs und der Wachstumsrespiration ausgehen (konstanten ‚Kosten‘).

Der Vergleich zeigte, dass die Respirationsrate von markiertem und nicht markiertem C gut mit der geschätzten Wachstums- bzw. Erhaltungsrespiration übereinstimmt. Bis zu 60% der Erhaltungsrespiration werden dem Protein Turnover zugeordnet, wobei täglich etwa 2-15% der Proteine degradiert werden. (De Visser et al. 1992, Zerihun et al. 1998, Bouma et al. 1994). Da die degradierten Proteine zum größten Teil aus Photosyntheseprodukten vorangegangener Lichtperioden aufgebaut sind, besteht das freigesetzte CO₂ aus nicht markiertem C.

Unter Wachstum wird im Allgemeinen Biomassezuwachs verstanden. Dieser kann sowohl neue Zellen als auch Zellulose, Lignin, Fette und Reserven beinhalten. Entsprechend der Freisetzung von nicht markiertem C bei der Degradation ‚alter‘ Proteine, wird beim Ein- und Umbau aktueller Photosyntheseprodukte in neue Biomasse, CO₂ aus markiertem C gebildet. Die positive Beziehung zwischen der Respirationsrate von markiertem C und dem relativen Netto C-Gewinn (ein Maß für die relative Wachstumsrate) bestätigte dies (Abb.: 4.2-4). Im Gegensatz dazu, war die Respirationsrate von nicht markiertem C praktisch unabhängig von der ‚RWR‘, was die Annahme

unterstützt, dass sie kausal mit der Erhaltungsrespiration in Verbindung gebracht werden kann.

Abbildung 4.2-4: Spezifische Respirationsrate von markiertem (weiß) und nicht markiertem C (dunkel) in Abhängigkeit des relativen Netto C-Gewinns für dominante DN-Pflanzen (○) und subordinate dN- und dn-Pflanzen (▽) in Woche 4 und 5. Mittelwerte \pm SE, (n=5), Regressionsgerade des markierten C: $y = 0,16x$ ($p < 0,05$) - 0,003 (n.s.; $r = 0,87$); nicht markierter C: $y = -0,06x$ (n.s.) + 0,027 ($p < 0,001$; $r = 0,58$).



4.3 Einfluss der Ressourcenallokation auf die C-Fixierung

4.3.1 C-Allokation

Der Einfluss des Lichtangebotes auf die Produktion pflanzlicher Biomasse, sowie auf die Photosyntheseleistung einzelner Blätter, ist gut untersucht und verstanden (Blackman & Wilson 1951, Connor et al. 1993). Die C-Fixierungsleistung von ganzen Pflanzen, die zunehmend beschattet werden, zumal wenn sie im Bestand stehen, ist dagegen wenig untersucht. Charakteristisch für die Bestandessituation ist die Konkurrenzsituation, aufgrund des sich zeitlich ändernden Lichtangebotes. Pflanzen reagieren darauf mit einer Änderung der Ressourcenallokationsmuster, d.h. sie ändern ihre Architektur und ihre allometrischen Verhältnisse.

Zwischen den Wochen 4 und 5 nahm das relative Lichtangebot in den untersten Bestandsschichten von ca. 8% auf 2-3% ab (Abb.: 3.2-2), wodurch das Lichtangebot für die subordinaten Pflanzen um ca. 50% sank. Die im Abschnitt 4.1.3 diskutierte Bilanzierung zeigte, dass aufgrund des reduzierten

Lichtangebotes die Brutto C-Fixierung der dn-Pflanzen abnahm und die respiratorischen Verluste in der fünften Woche nicht mehr gedeckt wurden (Anhang, Tabelle: 7-1). Die Brutto C-Fixierung der dN-Pflanzen war dagegen unverändert, und eine positive relative Wachstumsrate (hier täglicher Netto C-Gewinn) wurde erzielt. Im folgenden soll unter Berücksichtigung der zeitlichen Dynamik und der C-Allokation überprüft werden, wie das N-Angebot die Reaktion subordinater Pflanzen bei Verminderung des Lichtangebotes beeinflusste.

Die relative Brutto C-Fixierung ($g\ C\ g^{-1}C\ d^{-1}$) ist das Produkt aus der Bruttoassimilationsrate (BAR, $g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) und den Allokationsparametern SLA, LMR bzw. Sp:Pfl-Verhältnis:

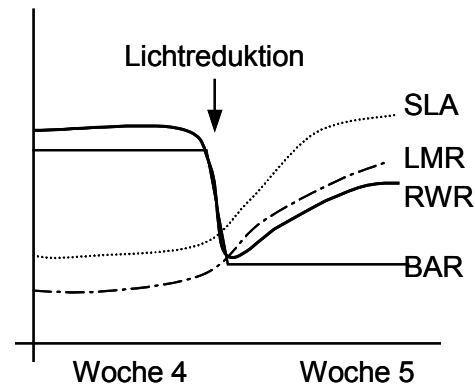
$$\frac{dC}{C_{Pfl}} = BAR \times SLA \times LMR \times Sp : Pfl \quad (4.3.1-1)$$

$$\frac{dC}{C_{Pfl} \times t} = \left[\frac{dC}{BF \times t} \right] \times \left[\frac{BF}{C_{bl}} \right] \times \left[\frac{C_{bl}}{C_{Sp}} \right] \times \left[\frac{C_{Sp}}{C_{Pfl}} \right] \quad (4.3.1-2)$$

Bei geringer Einstrahlung, charakteristisch für subordinate Pflanzen, ist die C-Fixierungsleistung annähernd proportional zur absorbierten Strahlung (Connor et al. 1993, Hirose & Bazzaz 1998). Untersuchungen zeigten, dass eine bei abnehmender Einstrahlung entsprechend geringere Fixierungsleistung durch Änderungen der Biomasse-Allokation zugunsten der Blätter kompensiert werden kann (Wright & Westoby 2000, Shipley 2000). Derartige Allokationen gehen jedoch auf Kosten der Stängel- und/oder Wurzelmasse und führen zu einer Änderung des Blattmassen-Verhältnisses (Leaf Mass Ratio, LMR, $g\ g^{-1}$) bzw. des Spross-Wurzel Verhältnisses (Sp:Wu). Eine weitere Möglichkeit die C-Fixierung zu steigern besteht darin, mit der vorhandenen Blattbiomasse mehr Blattfläche zu bilden oder in das Streckungswachstum der Stängel zu investieren, um Bestandesschichten mit höherer Einstrahlung zu erreichen. Dies äußert sich in einer Änderung der spezifischen Blattfläche (Specific Leaf Area, SLA $m^2\ g^{-1}$) bzw. der spezifischen Stängellänge. Solche allometrische Anpassungen zeigten sich in mehreren Untersuchungen mit einer negativen Korrelation zwischen dem Lichtangebot und dem SLA bzw. dem LMR (Anten

& Hirose 1999, Hirose & Werger 1995, Anten & Hirose 1998, Wright & Westoby 2001). Bei einer Reduktion des Lichtes könnte demzufolge eine Erhöhung des SLA und LMR die Effizienz der Lichtausbeute verbessern und eine positive RWR gewährleisten (Abb.: 4.3.1-1).

Abbildung 4.3.1-1: Bei Lichtreduktion zu erwartende Änderungen der relativen Wachstumsrate (RWR) der Bruttoassimilationsrate (BAR), der spezifischen Blattmasse (SLA) und dem Blattmassen-Verhältnis (LMR), nach Shipley (2000).



Das im Vergleich zu den Dominanten geringe Lichtangebot bei den subordinaten Pflanzen führte zu der erwarteten Biomasse-Allokation in die Blätter, wie das höhere LMR und SLA zeigten (Abb.: 3.1.4-1). Die Anpassungen waren jedoch nicht ausreichend, um die Verringerung der Bruttoassimilationsrate auszugleichen.

Die zusätzliche Lichtreduktion innerhalb der Wochen 4 und 5 glichen subordinate Pflanzen mit vollem N-Angebot (dN) mittels einer Änderung des SLA und LMR aus, so dass die Pflanzen brutto etwa die gleiche Menge C fixierten wie in der Vorwoche (Anhang, Tabelle: 7-1). Mit abnehmendem Lichtangebot hatte sich die Blattfläche nahezu verdoppelt (Abb.: 3.1.2-2), während die Blattmasse unbeeinflusst blieb. Durch die einseitige Änderung der Blattparameter nahm das SLA zu. Um einer Lichtreduktion entgegen zu wirken, besteht ebenfalls die Möglichkeit, Blätter in höhere Bestandesschichten zu heben. Die dafür erforderlichen C-Investitionen im Stängel wurden bei dN-Pflanzen ebenfalls gefunden (Abb.: 3.4.1-1). In Verbindung mit der unveränderten Blattmasse bewirkte dies eine Abnahme des LMR (Abb.: 3.1.4-1). Die Zunahme des SLA reflektierte die in anderen Untersuchungen gefundene Anpassung an Beschattung (Anten & Hirose 1998, Wright & Westoby 2001), während das LMR die beschriebene Anpassung nicht zeigte.

Im Allgemeinen nimmt das Lichtangebot mit der relativen Wuchshöhe im Bestand zu (Anten & Hirose 1999, Dreccer et al. 2000), womit das SLA und LMR negativ mit der relativen Wuchshöhe bzw. dem Lichtangebot korrelieren (Anten & Hirose 1998). Im vorliegenden Versuch konnten subordinate Pflanzen das abnehmende Lichtangebot (nach Bestandesschluß) nicht mit der Wuchshöhe ausgleichen, wie die Abnahme der relativen Höhe im Verlauf des Aufwuchses belegte (Abb.: 3.1.2-1). Das Lichtangebot nahm daher bei Subordinaten mit der Wuchshöhe ab (Abb.: 3.2.-2). Das SLA ist stark am Lichtangebot ausgerichtet (Wright & Westoby 2001). Das SLA der dN-Pflanzen war an das abnehmende Lichtangebot angepasst, wie die Zunahme dokumentierte (Abb.: 3.1.3-1). Das LMR hingegen orientierte sich stärker an der Bestandesentwicklung i. e. S. an der Wuchshöhe, und erklärte damit die Abnahme mit abnehmendem Lichtangebot.

Bei subordinaten Pflanzen mit verringertem N-Angebot wurde die Abnahme der Brutto C-Fixierung auf eine unzureichende Biomassen-Allokation zurückgeführt, da das SLA und die LMR im Vergleich zur Vorwoche unverändert waren (Abb.: 3.1.4-1). Mit Reduktion des Lichtangebotes hatte die Wuchshöhe zugenommen, eine Investition in Stängel-, Blattmasse (Abb.: 3.4.1-1) oder Blattfläche (Abb.: 3.1.2-2) fand jedoch nicht statt. Die Blattfläche betrug nunmehr 50% der dN-Pflanzen, und glich die Lichtreduktion nicht aus. Die Änderung der Stängellänge (Höhe), ohne eine C-Investition in Stängelmasse, verringerte die spezifische Stängelmasse ($sStM, g m^{-1}$).

Für die unzureichende Biomassenallokation der dn-Pflanzen schien ihr ‚abgezehrter‘ Zustand verantwortlich. Als Grund hierfür wurden die in bereits frühem Stadium veränderten allometrischen Verhältnisse gesehen. Um sich mehr N zu erschließen waren dn-Pflanzen schon unmittelbar nach der Keimung gezwungen vermehrt in Wurzelmasse zu investieren. Die gefundene Ergebnisse bei Konkurrenz um N im Wurzelraum wurden damit bestätigt (Gersani et al. 2001, Schippers et al. 1999). Diese ‚wurzellastige‘ C-Allokation machte sich bei dn-Pflanzen schon früh in einem höheren Wurzel:Spross-Verhältnis bemerkbar (Abb.: 3.1.1-2). Im ‚Bestreben‘ mit der Wuchshöhe der Dominanten bzw. dem Lichtangebot mitzuhalten, wurde die vorhandene Blatt- und Stängelmasse nach der Keimung entsprechend verteilt. So besaßen dn-Pflanzen trotz geringerer Sprossmasse bei gleicher Wuchshöhe das gleiche SLA wie Pflanzen mit vollem

N-Angebot. Das LMR und die sStM waren dagegen bei gleicher Wuchshöhe stets geringer (Abb.: 3.1.2-1, Abb.: 3.1.3-1). Das Vermögen zur Anpassung der Ressourcenallokation schien nach 4 Wochen einen Punkt erreicht zu haben, der eine weitere Kompensierung ausschloss. Die Anpassungsfähigkeit der dn-Pflanzen war damit maßgeblich vom N-Angebot beeinflusst.

4.3.2 N-Allokation

Im vorigen Abschnitt wurde gezeigt, wie das N-Angebot die allometrische Anpassungsfähigkeit beschatteter Pflanzen beeinflusst. Außer der Architektur und den allometrischen Verhältnissen, hat auch der N-Gehalt selbst einen Einfluss auf die Fixierungsleistung einer Pflanze. In der Formel 4.3.1-1 kann die Bruttoassimilationsrate (BAR) durch das Produkt aus der Bruttofixierung pro Einheit Blatt-N (N-Nutzungseffizienz, Nitrogen Use Efficiency, NUE $\text{g C g}^{-1} \text{N}$) und dem N pro Einheit Blattfläche (N_L , g N m^{-2}) ersetzt werden:

$$\frac{dC}{C_{Pfl}} = NUE \times N_L \times SLA \times LMR \times Sp : Pfl \quad (4.3.2-1)$$

$$\frac{dC}{C_{Pfl}} = \left[\frac{dC}{N_{bl}} \right] \times \left[\frac{N_{bl}}{BF} \right] \times \left[\frac{BF}{C_{bl}} \right] \times \left[\frac{C_{bl}}{C_{Sp}} \right] \times \left[\frac{C_{Sp}}{C_{Pfl}} \right] \quad (4.3.2-2)$$

Der N_L ist positiv mit dem Strahlungsangebot (Hirose et al. 1988, 1989, Sadras et al. 1993) und der C-Fixierungsleistung korreliert (Field, 1983, Sinclair & Horie 1989, Hirose & Werger 1987, Connor et al. 1993). Aus der Beziehung von Fixierungsleistung und N_L ergibt sich die N-Nutzungseffizienz, die bei gegebenen N_L mit dem Strahlungsangebot ansteigt (Hirose & Werger 1987). Eine bei abnehmender Einstrahlung entsprechend geringere Fixierungsleistung kann mittels einer Erhöhung des N_L verbessert werden (Wright & Westoby 2000, 2001). Eine Zunahme des N_L erfolgt durch eine Abnahme der Blattfläche und/oder einer Erhöhung des N-Gehaltes, wobei dieser ebenfalls die N-Nutzungseffizienz beeinflusst (Hirose & Werger 1987). So nimmt bei einer Abnahme des N_L mittels Erhöhung der Blattfläche die NUE zu (Wright & Westoby 2000, 2001), während eine zusätzliche Investition in Blatt-N die NUE verringert. Hikosaka & Hirose (2001) zeigten, dass die NUE ebenfalls von der

N-Aufnahme/-Verlust einer Pflanze abhängt. Pflanzen mit höherer N-Aufnahme wiesen so eine höhere NUE auf, als solche mit geringerer. In einem modellhaften Ansatz, der von einer konstanten Fixierungsleistung ausging, wurde ebenfalls von einer Zunahme der relativen Wachstumsrate durch eine erhöhte N-Aufnahme ausgegangen (Hirose 1986). Lichtbedingte Änderungen des N_L und der NUE in Verbindung mit der Fixierungsleistung wurden größtenteils für Blätter in unterschiedlichen Höhen im Bestand, für den Verlauf eines Aufwuchses oder modellhaft beschrieben (Bange et al. 1997, Sadras et al. 1993, Hikosaka Terashima 1995). Betrachtungen von ganzen Pflanzen, unter sich zeitlich änderndem Lichtangebot und Einbezug der N-Aufnahme, sind wenig bekannt. Hier soll unter Berücksichtigung der N-Allokation und -Aufnahme die Bruttoassimilationsrate subordinater Pflanzen bei einer Abnahme des Lichtangebotes untersucht werden.

Der im Vergleich zu den Dominanten geringere NL der Subordinaten (Abb.: 3.1.5-3; 3.3.1-4) entsprach der erwarteten Anpassung an Beschattung (Lemaire et al. 1991; Sadras et al. 1993, Anten et al. 1995). Da auch die NUE deutlich geringer war (Anhang, Tabelle: 7-1), konnte das geringere Lichtangebot in den unteren Bestandsschichten nicht ausgeglichen werden, wodurch die Bruttoassimilationsrate der subordinaten Pflanzen nur etwa 25% der dominanten Pflanzen betrug.

Mit der Reduktion des Lichtangebots in Woche 5 war die BAR und der NL der subordinaten Pflanzen mit vollem N-Angebot etwas geringer, als in Woche 4. Durch Verdoppelung der Blattfläche und der Zunahme des Blatt N-Gehaltes um 40% (Woche 4: $2,93 \pm 0,2$ mg N, Woche 5: $4,11 \pm 0,35$ mg N) nahm der NL leicht ab. Es ist bekannt, dass die bei abnehmender Einstrahlung geringere Fixierungsleistung mittels Erhöhung der spezifischen Blattfläche (i.e.S. Blattfläche) kompensiert werden kann (Shipley 2000, Anten & Hirose 1998), wobei dies bei gegebenem Blatt N-Gehalt zu einer starken Abnahme des NL und damit der Fixierungsleistung führt (Field 1983, Connor et al. 1993). Die hier gezeigte Zunahme des N-Gehaltes, in Verbindung mit einer größeren Blattfläche, könnte damit eine weitere Erklärung (vgl. Abschnitt 4.3) für die annähernd gleich bleibende Bruttoassimilationsrate der dN-Pflanzen sein.

Hirose & Werger (1987) zeigten, dass die Beziehung zwischen Fixierungsleistung und N_L bei geringen Strahlungsintensitäten schwach ist. Allerdings ist bei geringen Strahlungsintensitäten die Effizienz, mit der absorbiertes Licht in Biomasse umgesetzt wird höher, als bei hohen Strahlungswerten (Hirose & Bazzaz 1998, Hikosaka et al. 1999). Diese Strahlungsnutzungseffizienz nimmt mit Abnahme des N_L zu, da dies meist mit einer Erhöhung der Blattfläche einhergeht (Hikosaka & Terashima 1995). Es wird angenommen, dass Pflanzen einen N_L anstreben („optimaler“ N_L), der zwischen den maximalen Effizienzen der N-Nutzung und Strahlungsnutzung liegt (Hikosaka et al. 1999, Hikosaka & Terashima 1995, Hirose & Bazzaz 1998). Im vorliegenden Experiment nahm die NUE mit Reduktion des N_L leicht zu. Dies bestätigte die beschriebene negative Korrelation zwischen dem N_L und der NUE (Hirose & Werger 1987, Wright & Westoby 2000, 2001). Gleichzeitig wurde die Annahme des „optimalen“ N_L gestützt, da eine mangelnde Investition in Blatt-N zwar die NUE weiter erhöhte, die Fixierungsleistung aber gesenkt hätte. Die Blattflächenerhöhung deutete ebenfalls darauf hin, dass die Effizienz der Strahlungsnutzung optimiert wurde.

Um bei einer Lichtreduktion entsprechend den N_L anzupassen, besteht neben einer Erhöhung der Blattfläche ebenfalls die Möglichkeit den N-Gehalt zu verringern. Die dafür erforderliche Abnahme des N-Gehaltes im Blatt wurde bei subordinaten Pflanzen mit verringertem N-Angebot (dn) gefunden. In Verbindung mit der unveränderten Blattfläche nahm der N_L ab, und war damit im Vergleich zu den dN-Pflanzen geringer. Da keine Änderung der Blattfläche erfolgte, glich der „angepasste“ N_L das geringere Lichtangebot nicht aus, und die Bruttoassimilationsrate nahm ab (Anhang, Tabelle: 7-1).

Der NUE und N_L sind Faktoren, die die Respiration beeinflussen. Es ist daher denkbar, dass aufgrund der limitierten Anpassung (vgl. Abschnitt 4.3.1) die dn-Pflanzen den Blatt-N reduzierten (damit verbunden die NUE und den N_L), um Verluste durch die Respiration zu verringern (Hirose & Werger 1987, Hikosaka et al. 1999, Connor et al. 1993, Anten et al. 1995, Reich et al. 1998).

Sensitivitätsanalysen verdeutlichten, dass die Fixierungsleistung subordinater Pflanzen mehr von einer Blattflächenzunahme profitiert, als von einer N-Gabe (Anten & Hirose 2001). Die Blattflächenzunahme hängt jedoch auch vom N-Angebot ab (Jucknischke & Kutschera 1998), wie die deutlich kleineren

Blattflächen von Kartoffel-Pflanzen mit geringem N-Angebot zeigten (Vos & van der Putten 1998). Bei dn-Pflanzen wurde die mangelnde Investition in Blatt-N und/oder Blattfläche der um 60% geringeren spezifischen N-Aufnahme ($\text{mg N g}^{-1} \text{ C Wurzel}$) in Woche 5 zugeschrieben (Abb.: 3.3.2-2). Die geringere N-Aufnahme der dn-Pflanzen war mit der ebenfalls geringeren Netto C-Fixierung zu erklären, da die N-Aufnahme und die Netto C-Fixierung korreliert waren (Abb.: 3.4.2-1). Untersuchungen, die einen Zusammenhang zwischen der N-Aufnahme der täglichen netto Fixierungsleistung fanden, bestätigen die gefundenen Ergebnisse (Gastal & Saugier 1989). Ebenso wie an die Netto C-Fixierung, war die N-Aufnahme an die Sprossmasse gekoppelt (Abb.: 3.3.2-1). Eine geringere N-Aufnahme unmittelbar nach der Keimung ist daher denkbar, da dn-Pflanzen bereits 15 Tage nach Versuchsbeginn weniger Sprossmasse aufwiesen. Bei ausreichender N-Versorgung und einer Abnahme des Lichtangebotes über die Zeit, schien vor allem die Blattfläche, bzw. deren Anpassungsfähigkeit maßgeblich. Der N-Gehalt beeinflusst hierbei vorwiegend die Effizienz der C-Aufnahme. Bei N-Mangel wurde dagegen vor allem die Anpassungsfähigkeit der Blattfläche und die Ressourcenallokationen beeinträchtigt. Die daraus resultierende geringere Fixierungsleistung konnte durch eine effizientere C-Aufnahme nicht kompensiert werden.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 607 ‚Wachstum und Parasitenabwehr‘ durchgeführt. Ein Schwerpunkt des SFBs war die Untersuchung von Mechanismen der Ressourcenallokation und der Regulation des Ressourcenwettbewerbs bei pflanzlichen Konkurrenzinteraktionen. Ressourcenwettbewerb und -allokation bestimmen besonders in hierarchisch strukturierten Beständen über das ‚Schicksal‘ eines Individuums, da dort die Ressourcen (Licht, Stickstoff) heterogen verteilt und/oder limitiert sind. In hierarchisch strukturierten Beständen variiert daher die Ressourcenverfügbarkeit zwischen den Pflanzen. Diese Differenzen bedingen erhebliche Unterschiede in der Photosyntheseleistung und dem respiratorischen Verlust einzelner Individuen. Beides wird durch eine Änderung der Ressourcenallokation (C, N) in den Pflanzenorganen zusätzlich modifiziert.

In einem Versuch unter kontrollierten Bedingungen wurden hierzu mittels $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ - und $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Markierung die Auswirkungen der hierarchischen Position auf die C- und N-Aufnahme, -Allokation und -Nutzung von dominanten und subordinaten Individuen eines Bestandes untersucht. Die Untersuchung wurde an Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.) durchgeführt, die in zwei Bestandesdichten (50 und 400 Pfl m^{-2}) angezogen wurden. Der dichte Bestand umfasste eine Früh- und Spätsaat, die sich zu dominanten bzw. subordinaten Pflanzen entwickelten. Im Bestand mit geringer Dichte wurden alle Pflanzen zum selben Zeitpunkt gesät. Eine hierarchische Differenzierung fand hier nicht statt. Alle Pflanzen wuchsen einzeln in Töpfen, so dass Wurzelkonkurrenz ausgeschlossen war. Eine Hälfte der subordinaten Pflanzen erhielt eine Nährlösung mit reduzierter N-Konzentration, während die Übrigen mit einer Vollnährlösung versorgt wurden. Während der Lichtperiode wurde sämtlicher aufgenommener C und N eines Individuums markiert. Die hierfür verwendete Markierungsanlage ermöglichte es erstmals, die Netto C-Fixierungsleistung eines Individuums im Bestand zu erfassen. Der respiratorische C-Verlust wurde durch CO_2 -Gaswechsellmessungen an der ganzen Pflanze ermittelt. Aus der Netto C-Fixierungsleistung und dem Respirationsverlust wurde die Brutto C-Fixierungsleistung einer Pflanze berechnet.

Die Konkurrenzsituation im dichten Bestand führte zu einer Änderung des Lichtangebotes über die Zeit. Bei subordinaten Pflanzen nahm während des Aufwuchses das relative Lichtangebot von 100% auf ca. 2-3% ab. Eine Änderung der Architektur und der allometrischen Verhältnisse fand bei diesen Pflanzen in einem sehr frühen Stadium statt. Dies betraf besonders das Streckungswachstum der Stängel, welches relativ zu den dominanten Pflanzen verstärkt war. Dennoch blieben Subordinate während des Aufwuchses im Längenwachstum, der Biomasseakkumulation und der Fixierungsleistung weit hinter den Dominanten zurück. Fünf Wochen nach der Saat lag das mittlere Pflanzengewicht im dichten Bestand nahe der Grenze zur dichtestress-abhängigen Mortalität.

Subordinate Pflanzen hatten eine wesentlich geringere relative Fixierungsleistung (Brutto C-Fixierung pro Einheit Biomasse, $\text{g C g}^{-1} \text{C d}^{-1}$, -49% bis -87% im Vergleich zu den Dominanten). Im Vergleich dazu, war der spezifische Respirationsverlust praktisch unabhängig von der Fixierungsleistung, der hierarchischen Position und der N-Ernährung. Bei subordinaten, mangelernährten Pflanzen überstiegen die Respirationsverluste die Brutto C-Fixierung, so dass die C-Bilanz negativ wurde. Die Respiration von C, das aus der aktuellen Photosynthese stammte (markierter C) hing von der Höhe der Brutto C-Fixierung ab, während die Respiration von ‚altem‘ C (nicht markiertem C) vor allem von der Masse einer Pflanze beeinflusst wurde. Unabhängig von der N-Ernährung und der Position wurden täglich 13% des fixierten C (markierten C) und 2,6% der Masse (nicht markierter C) respiriert. Bemerkenswerterweise waren bei subordinaten, mangelernährten Pflanzen bereits die Respirationsverluste an nicht markiertem C (Masse) höher als die Brutto C-Fixierung. Bei Subordinaten mit ausreichender N-Versorgung wurde der gesamte respiratorische Verlust dagegen durch die Brutto C-Fixierung gedeckt. Die Respiration von markiertem und nicht markiertem C wurde als Wachstums- bzw. Erhaltungsrespiration interpretiert.

Das N-Angebot beeinflusste maßgeblich die Anpassungsfähigkeit einer Pflanze an das zeitlich sich ändernde Lichtangebot. Subordinate mit ausreichender N-Versorgung erhöhten die Blattfläche und den Blatt-N Gehalt, und modifizierten auf diese Weise ihre Blattstruktur, um die Lichtinterzeption zu verbessern. In Verbindung mit der Stängelstreckung glich dies das abnehmende Lichtangebot

aus und gestattete eine Fixierungsleistung, die den respiratorischen Verlust deckte.

Das zur späteren Saat zusätzlich reduzierte N-Angebot bewirkte dagegen vor allem eine relativ zum Spross verstärkte Investition in Wurzelbiomasse, sowie eine verzögerte Primärblattentwicklung. Die Biomasseproduktion war damit schon unmittelbar nach der Keimung beeinträchtigt und schränkte somit die Anpassungsfähigkeit der Pflanzen ein. So war beispielweise das Blattmassen-Verhältnis und die Stängelmasse pro Einheit Stängellänge dieser Pflanzen bei gleicher Wuchshöhe stets geringer, als bei ausreichender N-Versorgung. Da die Pflanzen ihre Biomasse nicht unbegrenzt ‚verdünnen‘ konnten, wurde ihre Anpassungsfähigkeit an das abnehmende Lichtangebot zunehmend eingeschränkt. Schließlich nahm die Fixierungsleistung und die N-Aufnahme ab, während der respiratorische Verlust relativ zur Masse (Erhaltungsrespiration) unverändert hoch blieb. Die daraus resultierende negative C-Bilanz wurde als physiologische Ursache für das dichtestressabhängige Absterben subordinater Pflanzen angesehen.

Carbon fluxes of individual plants in sunflower stands with respect to hierarchy and N supply - Results from a $^{13}\text{C}/^{15}\text{N}$ -labelling approach

This work was conducted within the framework of the ‘Sonderforschungsbereich 607’ “Growth and Defence” project. One objective of the SFB was to investigate the mechanics of resource allocation and the regulation of resources in competitive plant interactions. Due to heterogeneous distribution and/or limitation of resources (e.g. light or nitrogen) in a hierarchically structured plant stand, survival is mainly determined by resource competition and allocation. As a result of differences in resource availability, photosynthesis and respiration of individual plants may differ substantially. Additionally, both photosynthesis and respiration may be modified by resource allocation to different plant organs.

In an experiment under controlled conditions the impact of hierarchical position on C- and N-uptake, -allocation and -use of dominant and subordinate individuals was estimated using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ - and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -labelling techniques. The experiment was conducted with sunflowers (*Helianthus annuus* L.) growing in stands at two densities (50 and 400 plants m^{-2}). The denser stand included plants with a early and a late sowing (7 days later), thus producing dominant and subordinate individuals. In the low density stand all individuals were sown at the same time and no hierarchical structure developed. Each plant was grown in a separate pot and exclude root competition. Half of the subordinate plant were fertilised with a low N nutrient solution while the others received a full nutrient solution. During the light period all C and N taken up by individual plants was labelled, allowing net C-fixation of individual plants growing in a stand to be measured for the first time. During the dark period respiratory losses were monitored with individual CO_2 -gas exchange measurements of whole plants. The C-balance of single plants was determined from the net C-fixation and respiratory losses.

Due to competition the light environment in the dense stand changed over time. During growth the relative light supply for subordinate plants was reduced from 100% to 2-3%. Hence, plant architecture and allometric ratios of these plant

changed, primarily increasing relative stem growth compared to dominant plants. Length growth, biomass accumulation and C-fixation was substantially reduced in subordinate plants. Five weeks after sowing the mean plant weight was close to the self-thinning line, i.e. a situation of density related mortality. Subordinate plants had a considerably smaller relative gross C-fixation ($\text{g C g}^{-1} \text{C d}^{-1}$; 49% to 87% less than dominant plants). However, specific respiratory loss ($\text{g C g}^{-1} \text{C d}^{-1}$) was almost independent from C-fixation, hierarchical position and N-supply in subordinate plants. In N-deficient subordinate plants respiratory loss exceeded gross C-fixation and their C-balance became negative. The respiration of recently fixed C (i.e. labelled C) depended on the gross C-fixation, while respiration of 'old' C (i.e. *non*-labelled C) was dependant on plant mass. Plants respired 13% of recently fixed C (labelled C) and 2,6% of 'old' C (non-labeled C) daily, independent of N supply or position. Notably, for subordinate N-deficient plants the respiratory loss of non-labelled C was higher than gross C-fixation. However, with sufficient N-supply total respiratory loss of subordinate was covered by gross C-fixation. The respiration of labelled and *non*-labelled C was interpreted as growth and maintenance respiration, respectively.

N-supply mainly affected the adaptation of plants to temporary changes in light conditions. N-sufficient plants increased leaf-area and leaf-N, improving leaf light interception. Combined with stem elongation this compensated for decreased light availability and lead to C-fixation exceeding respiration.

The deficient N-supply of subordinate plants resulted in a increased root to shoot ratio and delayed the development of primary leaves. Hence, N supply directly affected biomass production after germination and decreased adaptability. For plants of the same height, leaf mass ratio and stem mass per unit stem length was reduced in N-deficient plants compared to N-sufficient plants. This 'dilution of mass' was restricted and adaption to light condition was lost. Finally, in subordinate plants C-fixation and N-uptake decreased while respiratory loss relative to mass (maintenance respiration) remained unchanged. The resulting negative C-balance could be seen as the physiological cause for density-related mortality of subordinate plants.

6. LITERATUR

- Amthor, J.S. (1989). *Respiration and crop productivity*. Springer Verlag, New York Inc.
- Amthor, J.S. (2000). The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration Paradigms: 30 years later. *Ann Bot*, 86, 1-20.
- Anten, N.P.R., Schieving, F., & Werger, M.J.A. (1995). Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C₃ and C₄ mono- and dicotyledonous species. *Oecologia*, 101, 504-513.
- Anten, N.P.R. & Werger, J.A. (1996). Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. *Oecologia*, 105, 30-37.
- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (1998). Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Ann Bot*, 82, 665-673.
- Anten, N.P.R., Miyazawa, K., Hikosaka, K., Nagashima, H., & Hirose, T. (1998). Leaf nitrogen distribution in relation to leaf age and photon flux density in dominant and subordinate plants in dense stands of a dicotyledonous herb. *Oecologia*, 113, 314-324.
- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (1999). Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *J Ecol*, 87, 583-597.
- Anten, N.P.R. & Hirose, T. (2001). Limitation on photosynthesis of competing individuals in stand and the consequences for canopy structure. *Oecologia*, 129, 186-196.
- Atkin, O.K., Edwards, E.J., & Loveys, B.R. (2000a). Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol*, 147, 141-154.

- Atkin, O.K., Evans, J.R., Ball, M.C., Lambers, H., & Pons, T.L. (2000b). Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance. *Plant Physiol*, 122, 915-923.
- Azcón-Bieto, J. & Osmond, C.B. (1983). Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. *Plant Physiol*, 71, 574-581.
- Azcón-Bieto, J., Lambers, H., & Day, D.A. (1983). Effect of photosynthesis and carbohydrate status on respiratory rates and the involvement of the alternative pathway in leaf respiration. *Plant Physiol*, 72, 598-603.
- Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., Casal, J.J., & Ghera, C.M. (1987). Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell and Environment*, 10, 511-557.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., & Sánchez, R.A. (1990). Far-Red radiation reflected from adjacent leaves: An early signal of competition in plant canopies. *Science*, 247, 329-332.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., & Sánchez, R.A. (1991). On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reaction mediated phytochrome. *Oecologia*, 86, 561-57.
- Bange, M.P., Hammer, G.L., & Rickert, K.G. (1997). Effect of specific leaf nitrogen on radiation use efficiency and growth of sunflower. *Crop Sci*, 37, 1201-1207.
- Barro, F., González-Fontes, A., & Maldonado, J.M. (1996). Relation between photosynthesis and dark respiration in cereal leaves. *J Plant Physiol*, 149, 64-68.
- Bijlsma, R.J. & Lambers, H. (2000). A dynamic whole plant-model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 2. Balanced growth driven by fluxes and regulated by signals from C and N substrate. *Plant and Soil*, 220, 71-87.

- Blackman, G.E. & Wilson, G.L. (1951). Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VII. An analysis of differential effects of light intensity on the net-assimilation rate, leaf-area ratio, and relative growth rate of different species. *Ann Bot*, 15, 374-408.
- Bouma, T.J., De Visser, R., Janssen, J.H.J.A., De Kock, M.J., Van Leuwen, P.H., & Lambers, H. (1994). Respiratory energy requirements and rate of protein turnover *in vivo* determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and a probe to assess its effects. *Physiol Plant*, 92, 585-594.
- Brooks, A. & Farquhar, G.D. (1985). Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-biphosphat carboxylase oxygenase. *Planta*, 165, 397-406.
- Cannell, M.G.R. & Thornley, J.H.M. (2000). Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. *Ann Bot*, 85, 45-54.
- Chapin III, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., & Waring, R.H. (1987). Plant responses to multiple environmental factors. Physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth. *BioScience*, 37, 49-57.
- Chapin III, F.S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Ann Rev Ecol Syst*, 11, 233-260.
- Ciavarella, T.A., Simpson, R.J, Dove, H., Leury, B.J., & Sims, I.M. (2000). Diurnal changes in the concentration of water-soluble carbohydrates in *Phalaris aquatica* L. pasture in spring, and the effect of short-term shading. *Aust J Agr Res*, 51, 749-756.
- Connell, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am Nature*, 122, 661-696
- Connor, D.J., Hall, A.J., & Sadras, V.O. (1993). Effect of nitrogen content on the photosynthetic characteristics of sunflower leaves. *Aust J Plant Physiol*, 20, 251-263.

- De Visser, R., Spitters, C.J.T. & Bouma, T.J. (1992). Energy costs of protein turnover: theoretical calculation and experimental estimation from regression of respiration on protein concentration of full grown leaves. In Lambers, H. & Van der Plas L.H.W (Eds.). *Molecular, biochemical and physiological aspects of plant respiration*. (pp. 496-508). SPB Academic Publishing, The Hague.
- De Visser, R., Vianden, H., & Schnyder, H. (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 ^{13}C and ^{15}N steady-state labeling. *Plant, Cell and Environment*, 20, 37-46.
- De Witt, C.T.(1960). On competition. *Versl. Landbouwk Onderz.* 66, 8 , 88.
- Dreccer M.F., Oijen, M.V., Schapendonk, A.H.C.M., & Rabbinge, C.S. (2000). Dynamics of vertical leaf nitrogen distribution in a vegetative wheat canopy. Impact on canopy photosynthesis. *Ann Bot*, 86, 821-831.
- Evans, J.R. & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance; the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24, 755-767.
- Field, C. (1983). Allocation leaf nitrogen for the maximation of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56, 341-347.
- Gastal, F. & Saugier ,B. (1989). Relationship between nitrogen uptake and carbon assimilation in whole plants of tall fescue. *Plant, Cell and Environment*, 12, 407-418.
- Gersani, M., Brown, J.S., O'Brien, E.E., Maina, G.M., & Abramsky, Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *J Ecol*, 89, 660-669.
- Goldberg, D.E. (1990). Components of resource competition in plant communities. In J.B. Grace & D. Tilman (Eds.), *Perspectives on Plant Competition* (pp. 27-49). Academic Press Inc., London.

- Grace, J.B. (1990). On the relationship between plant traits and competitive ability. In J.B. Grace & D. Tilman (Eds.), *Perspectives on Plant Competition* (pp. 51-65). Academic Press, Inc., London.
- Grange, R.I. (1985) Carbon partitioning in mature leaves of pepper effect of daylength. *J Exp Bot*, 36, 1749-59
- Gregory, P.J. & Atwell, B.J. (1991). The fate of carbon in pulse-labeled cops of barley and wheat. *Plant and Soil*, 136,205-213.
- Griffin, K.L., Tissue, D.T., Turnbull, M.H., Schuster, W., & Whitehead, D. (2001). Leaf dark respiration as a function of canopy position in *Nothofagus fusca* trees grown at ambient and elevated CO₂ partial pressures for 5 years. *Funct Ecol*, 15, 497-505.
- Hammer, P.A.T. (1978). Base-line Growth Studies of "Grand Rapids" Lettuce in Controlled Environments. *J Amer Soc Hort Sci.*, 103, 649-655.
- Hansen, G.K. (1977) Adaption to photosynthesis and diurnal oscillation of root respiration rates for *Lolium multiflorum*. *Phys Plant*, 39, 275-279.
- Harper, J.L. & McNaughton, I.H. (1962) The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations in *Papaver* species. *New Phytol*, 61, 175-188.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press London.
- Hikosaka, K. & Terashima, I. (1995). A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*, 18, 605-618.
- Hikosaka, K. (1996). Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the photosynthetic apparatus of leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta*, 198, 144-150.

- Hikosaka, K., Sudoh, S., & Hirose, T. (1999). Light acquisition and use by individuals competing in a dense stand of an annual herb, *Xanthium canadense*. *Oecologia*, 118, 388-396.
- Hikosaka, K. & Hirose, T. (2001). Nitrogen uptake and use by competing individuals in a *Xanthium canadense* stand. *Oecologia*, 126, 174-181.
- Hiroi, T. & Monsi, M. (1966). Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities. *J Fac Sci Univ of Tokyo*, 9, 241-285.
- Hirose, T. (1986). Nitrogen uptake and plant growth. II. An empirical model of vegetative growth and partitioning. *Ann Bot*, 58, 487-496.
- Hirose, T. & Werger, M.J.A. (1987). Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiol Plant*, 70, 215-222.
- Hirose, T., Werger, M.J.A., Pons, T.L., & van Rheeën, J.W.A. (1988). Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. *Oecologia*, 77, 145-150.
- Hirose, T., Lambers, H., Konings, H., & Van der Werf, A. (1989). Modelling of respiration: effect of variation in respiration on plant growth in two *Carex* species. *Funct Ecol*, 3, 655-665.
- Hirose, T. & Werger, J.A. (1995). Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology*, 76(2), 466-471.
- Hirose, T. & Bazzaz, F.A. (1998). Trade-off between light- and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Ann Bot*, 82, 195-202.
- Hutchings, M.J. (1997). Resource allocation patterns on clonal herbs and their consequences for growth. In F.A. Bazzaz & J. Grace (Eds), *Plant resources allocation*, (7, pp. 161-189). Academic Press, New York.
- Johnson, I.R. (1990). Plant respiration in relation to growth, maintenance, ion uptake and nitrogen assimilation. *Plant, Cell and Environment*, 13, 319-328.
- Jucknischke, A. & Kutschera, U. (1998). The role of the cotyledons and

- primary leaves during seedling establishment in sunflower. *J Plant Physiol*, 153, 700-705.
- Keever, C. (1950). Causes of succession in old field of Piedmont, North Carolina. *Ecol Monogra*, 20, 230-250.
- Krömer, S. (1995). Respiration during Photosynthesis. *Annu Rev Physiol Plant Mol Biol*, 46, 45-70.
- Labusch, U. (1997). Die Nutzung und Verteilung von Kornreserven und Produktion der aktuellen Photosynthese während des Keimlingswachstums von Weizen (*Triticum aestivum*. L.). *Dissertation*, Universität Bonn, Shaker Verlag, Aachen.
- Lambers, H. & Rychter, A.M. (1989). The biochemical background of variation in respiration rate: respiratory pathways and chemical composition. In H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings & T.L. Pons (Eds.), *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* (pp. 199-225), SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands.
- Larcher, W. (1994) *Ökophysiologie der Pflanzen*. 5. Aufl. UTB, Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Lemaire, G., Onillon, B., Grosse, G., Allirand, J.M. & Chartier, M. (1991). Nitrogen distribution within a Lucerne canopy during regrowth: Relation with light Distribution. *Ann Bot*, 68, 483-488.
- Loomis, R.S. & Connor, D.J. (1992). *Crop ecology: Productivity and management in agricultural systems*. Academic Press, Cambridge.
- Mata, C., Scheurwater, I., Martins-Loucao, M.A., & Lambers, H. (1996). Root respiration, growth and nitrogen uptake of *Quercus suber* seedlings. *Plant Physiol Biochem*, 34(5), 727-734.
- McChashin, B.G Cossin, E.A., & Canvin, D.T. (1988). Dark respiration during photosynthesis in wheat leaf slices. *Plant Physiol*, 87(1), 155-161.

- McCree, K.J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: I. Setlik (Eds.). *Prediction and measurements of photosynthetic productivity* (pp. 221-229). Centre of Agriculture Publishing and documentation, Wageningen.
- McCree, K.J. & Silsbury, J.H. (1978). Growth and maintenance requirements of subterranean clover. *Crop Sci*, 13-18.
- McCutchan, C.L. & Monson, R.K. (2001). Night-time respiration rate and leaf carbohydrate concentration are not coupled in two alpine perennial species. *New Phytol*, 149, 419-430.
- Monsi, M. & Saeki, T. (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften, seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap J Bot*, 14, 22-53.
- Nagashima, H., Terashima, I., & Katoh, S. (1995). Effects of plant on frequency distribution of plant height in *Chenopodium album* stands: Analysis based on continuous monitoring of height-growth of individual plants. *Ann Bot*, 75(4), 173-180.
- Noguchi, K., Nakajima, N., & Terashima, I. (2001). Acclimation of leaf respiratory properties in *Alocasia odora* following reciprocal transfers of plant between high- and low-light environments. *Plant, Cell and Environment*, 24, 831-839.
- Ögren, E. (2000). Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration. *Physiol Plant*, 108, 295-299.
- Ono, K., Terashima, I., & Watanabe, A. (1996). Interaction between nitrogen deficit of plant and nitrogen content in the old leaves. *Plant Cell Physiol*, 37(8), 1083-1089.
- Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M., & van Laar, H.H. (1974). Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *J theor Biol*, 45, 339-377.

- Penning de Vries, F.W.T. (1975). The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann Bot*, 39, 77-95.
- Poorter, H. (1994). Construction costs and payback time of biomass: A whole plant perspective. In J. Roy & E. Garnier (Eds.), *The whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction* (pp. 111-127), SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands.
- Poorter, H., van de Vijver, C.A.D.M., Boot, G.A., & Lambers, H. (1995). Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil*, 171(2), 217-227.
- Poorter, H. & Jong, D. (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, 143-176.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., Vose, J.M., Volin, J.C., Gresham, C., & Bowmann, W.D. (1998). Relationship 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.
- Rousseaux, M.C., Hall, A.J & Sánchez, R.A. (1999). Light Environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. *Crop Sci*, 39(4), 1093-1100.
- Sadras, V.O., Hall, A.J., & Connor, D.J. (1993). Light-associated nitrogen distribution profile in flowering canopies of sunflower (*Helianthus annuus* L.) altered during grain growth. *Oecologia*, 95, 488-494.
- Scheurwater, I., Cornelissen, C., Dictus, F., Welschen, R., & Lambers, L. (1998). Why do fast and slow growing species differ so little in their rate of root respiration, considering the large differences in rate of growth and ion uptake? *Plant, Cell and Environment*, 21, 995-1005.
- Schippers, P., Snoeiijing I., & Kropff, M.J. (1999). Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *New Phytol*, 143, 547-559.

- 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.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113(4), 447-455.
- Shipley, B. (2000). Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1207-1216.
- Sinclair, T.R. & Horie, T. (1989). Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci*, 29, 90-98.
- Szaniawski, R.K. & Kielkiewicz, M. (1982). Maintenance and growth respiration in shoot and roots of sunflower plants grown at different root temperatures. *Physiol Plant*, 54, 500-504.
- Tabourel-Tayot, F. & Gastal, F. (1998). MecaNiCAL, a supply-demand model of carbon and nitrogen partitioning applied to defoliated grass 1. Model description and analysis. *Eur J Agr*, 9, 223-241.
- Taylor, D.K., Rank, D.R., Keiser, D.R., Smith, B.N., Criddle, R.S., & Hansen, L.D. (1998). Modelling temperature effects on growth-respiration relation of maize. *Plant, Cell and Environment*, 21, 1143-1151.
- Thomas, H. (1983). Analysis of the nitrogen response of leaf extension in *Lolium temulentum* seedlings. *Ann Bot*, 51, 363-371.
- Thomas, S.C. & Weiner, J. (1989). Growth, death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. *J Ecol*, 77, 524-536.
- Thornley, J.H.M. (1970). Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, 227, 304-305.
- Thornley, J.H.M. & Cannell, M.G.R. (2000). Modelling the components of plant respiration: Representation and Realism. *Ann Bot*, 85, 55-67.

- Tilman, D. (1977). Resource competition between planktonic algae – experimental and theoretical approach. *Ecol*, 58 (2), 338-348.
- Van der Werf, W.A., Kooijman, A., Welschen, R., & Lambers, H. (1988). Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiol Plant*, 72, 483-491.
- Van der Werf, A., Hirose, T., & Lambers, H. (1989). Variation in root respiration; causes and consequences for growth. In H. Lambers (Eds.), *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* (pp. 227-240), SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands.
- Van der Werf, A., Poorter, H., & Lambers, H. (1994). Respiration as dependent on a species inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant. In J. Roy & E. Garnier (Eds.), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction* (pp. 91-110), SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Villar, R., Held, A.A., & Merino, J. (1995). Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant Physiol*, 107(2), 421-427.
- Vos, J. & van der Putten, P.E.L. (1998). Effect of nitrogen supply on leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in potato. *Field Crops Res*, 59(1), 63-72.
- Weiner, J. & Thomas, S.C. (1986). Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*. 47, 211-222.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant population. *TREE*, 5(11), 360-364.
- Weiner, J., Stoll, P., Müller-Landau, H., & Jasentuliyana, A. (2001). The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *Amer Nat*, 158(4), 438-450.

- Wilson, S.D. & Tilman D. (1995). Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology*, 76(4), 1169-1180.
- Wright, I.J. & Westoby M. (2000). Cross-species relationship 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. & Westoby, M. (2001). Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisation across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127, 21-29.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa ,H.& Hozumi, K. (1963). Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Phytopathology*. 34, 1025-1033.
- Zelitch, I. (1971). *Photosynthesis, photorespiration and plant productivity*. Academic press, New York.
- Zerihun, A., McKenzie, B.A., & Morton, J.D. (1998). Photosynthate costs associated with the utilization of different nitrogen-forms: Influence on the carbon balance of plants and shoot-root biomass partitioning. *New Phytol*, 138, 1-11.

7. ANHANG

Tabelle 7-1: Ergebnisse der C-Tagesbilanz für die Wochen 3, 4 und 5 Mittelwerte \pm SE, ($n = 5$).

Verfahren Woche	IN		DN		dN		dn	
	3	5	4	5	4	5	4	5
C-Masse t=0-h [mg]	520,03 44,01	1217,33 139,19	1261,66 214,85	2018,46 295,29	59,12 6,25	83,95 7,94	50,29 11,85	42,57 3,43
Brutto C-Fixierung [mg]	109,20 12,23	78,12 15,32	133,92 46,28	215,53 23,07	2,71 0,57	4,01 1,21	1,71 0,24	0,55 0,19
C-Masse t=16-h [mg]	629,22 43,83	1295,45 144,61	1395,59 239,37	2233,99 309,80	61,83 6,02	87,95 7,87	52,00 11,90	43,12 3,53
Respiration [mg] während 24-h	40,06 1,92	54,46 7,87	56,59 7,08	65,70 5,71	1,88 0,27	2,39 0,30	1,52 0,24	1,31 0,17
nicht markierter C [mg] im respirierten CO ₂	23,93 1,59	41,26 7,48	34,55 3,76	41,85 5,42	1,55 0,25	1,82 0,13	1,32 0,22	1,26 0,18
markierter C [mg] im respirierten CO ₂	16,13 0,66	13,20 0,45	22,03 4,20	23,85 2,01	0,33 0,13	0,58 0,32	0,20 0,07	0,06 0,03
C-Masse t=24-h [mg]	589,17 42,18	1240,99 136,87	1339 232,95	2168,3 304,98	59,95 5,80	85,56 7,78	50,48 11,75	41,8 3,43
Netto C-Gewinn [mg]	69,14 11,31	23,66 12,82	77,34 40,98	149,83 19,18	0,83 0,71	1,61 0,92	0,19 0,12	-0,76 0,23
Relative Netto C-Gewinn [g g ⁻¹ d ⁻¹]	0,142 0,031	0,013 0,012	0,060 0,037	0,078 0,013	0,018 0,014	0,021 0,013	0,005 0,003	-0,018 0,005
Relative Brutto-C-Fixierung [g g ⁻¹ d ⁻¹]	0,220 0,036	0,057 0,013	0,106 0,041	0,112 0,015	0,050 0,014	0,050 0,018	0,038 0,007	0,013 0,004
Bruttoassimilationsrate [g m ⁻² d ⁻¹]	5,881 1,087	2,012 0,496	1,591 0,334	3,736 1,228	4,188 0,299	0,885 0,272	0,776 0,261	0,885 0,175
N-Nutzungseffizienz (brutto) [g g ⁻¹ d ⁻¹]	4,126 0,586	1,424 0,313	3,134 0,951	3,051 0,346	0,986 0,279	1,007 0,336	1,078 0,127	0,440 0,125

8. ABKÜRZUNGEN

Abkürzung	Beschreibung	Einheit
LAR	Blattfläche pro Einheit Sprossmasse, leaf area ratio	$\text{m}^2 \text{g}^{-1}$
SLA	spezifische Blattfläche	$\text{m}^2 \text{g}^{-1}$
SLM	spezifische Blattmasse	g m^{-2}
LMR	Blatt-/ Sprossmassen Verhältnis	g g^{-1}
sStM	spezifische Stängelmasse	g m^{-1}
NAR	Nettoassimilationsrate	g m^{-2}
BAR	Bruttoassimilationsrate	g m^{-2}
N_L	N-Gehalt pro Einheit Blattfläche	g m^{-2}
PPFD	photosynthetische aktive Photonenflussdichte	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
NUE	N-Nutzungseffizienz	g g^{-1}

LEBENS LAUF

PERSÖNLICHE DATEN

Katja Klumpp
geboren am 06. Dezember 1970
in Göppingen

AUSBILDUNG

1977 – 1980

Grundschule, Eybach

1980 – 1988

Daniel Straub Realschule, Geislingen an der Steige

Mittlere Reife

1988 – 1990

Wirtschaftsgymnasium, Geislingen an der Steige

Allgemeine Hochschulreife im Mai 1990

1992 - 1998

Biologie Studium an der Universität Ulm
Diplom im April 1990

BERUFLICHE TÄTIGKEITEN

1990 - 1992

Württembergische Metallwaren Fabrik, WMF,
Geislingen an der Steige
Kaufmännische Gehilfin

1998 - 2003

Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Lehrstuhl
für Grünlandlehre der Technischen Universität
München