

Reaktionen von drei Süßgrasarten mit unterschiedlichen Nährstoffansprüchen
auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen und NH_4^+ -Gaben
in Rein- und in Mischkultur

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig Universität Gießen

vorgelegt von Martin de Jong

Gießen, September 2003

D 26

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Mayer
1. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. hc. Hans-Jürgen Jäger
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Andreas Fangmeier

Tag der mündlichen Prüfung: 19.12.2003

	Seite	
1	Einleitung und Aufgabenstellung	11
1.1	Weltweite Stickstoffemissionen	11
1.2	Globale NH ₃ -Emissionen	11
1.3	Regionale NH ₃ -Emissionen	12
1.4	Regionale NH ₃ -Emissionen: Deutschland	13
1.5	Prognose der weiteren Entwicklung der weltweiten Stickstoffemissionen	13
1.6	Stickstoffdepositionen	14
1.6.1	NH ₃ -Deposition	14
1.6.2	Stickstoffdepositionsmengen	15
1.6.3	Stickstoffdepositionen in Deutschland	15
1.6.4	Regionale und lokale Unterschiede	17
1.7	Auswirkungen des Stickstoffeintrags	18
1.8	Gefahren für Pflanzengesellschaften an nährstoffarmen Standorten	20
1.8.1	Halbtrockenrasen	21
1.8.2	Ursachen der Gefährdung von Halbtrockenrasen	21
1.8.3	Stickstoffbilanz für Halbtrockenrasen	23
1.8.4	Critical load	23
1.8.5	Veränderungen in Halbtrockenrasen durch Stickstoffeintrag	23
1.8.6	<i>Arrhenatherum elatius</i>	24
1.8.7	<i>Brachypodium pinnatum</i>	24
1.9	NH ₃ -Wirkungen auf Wildpflanzen	25
1.10	Die aktuelle Studie	26
2	Material und Methoden	27
2.1	Charakterisierung der untersuchten Pflanzenarten	27
2.1.1	<i>Bromus erectus</i>	27
2.1.2	<i>Brachypodium pinnatum</i>	30
2.1.3	<i>Arrhenatherum elatius</i>	32
2.2	Design des Experiments	35
2.3	Anzucht und Behandlung der Modellpflanzengesellschaften	36
2.3.1	Saatgut und Kultivierung	36
2.3.2	Substrat	37
2.3.2.1	Diasporenpotential im Substrat	38
2.3.3	Container und Bewässerung	38
2.3.4	Überwinterung der Modellkulturen	39
2.4	Pflanzenexpositionsanlage	40
2.4.1	Erfassung der Klimadaten	41
2.4.2	NH ₄ ⁺ -Düngung	41
2.4.3	NH ₃ -Begasung	42

2.5	Schädlingskontrolle	42
2.6	Wirkungsparameter	44
2.6.1	Erhebungen auf der Ebene Populationen und Pflanzengemeinschaften	44
2.6.1.1	Nicht-destruktive Erhebungen	44
2.6.1.1.1	Phänologie, Wuchshöhe, Anzahl der Triebe pro Pflanze	44
2.6.1.1.2	Blattentfaltungsintervall und Blattlebensdauer	46
2.6.1.1.3	Fotographische Dokumentation der Bestandesstruktur	47
2.6.1.1.4	Vertikale Strahlungsverteilung in den Monokultur-Beständen	47
2.6.1.2	Destruktive Erhebungen	48
2.6.1.2.1	Sprosstrockengewicht, Bestandesstruktur	48
2.6.1.2.2	Blattflächenmessungen	48
2.6.1.2.3	Bestimmung der Wurzelbiomasse	49
2.6.2	Ökophysiologische Erhebungen	49
2.6.2.1	Gaswechsellmessungen	49
2.6.2.2	Auswertung der Gaswechsellmessungen	52
2.6.2.2.1	Datenauswertung zweites Versuchsjahr (1996)	52
2.6.2.2.2	Datenauswertung drittes Versuchsjahr (1997)	58
2.6.2.2	Kohlenhydratanalysen	64
2.7	Datenauswertung, Statistik	65
3	Ergebnisse	67
3.1	Klimatische Bedingungen	67
3.1.1	Temperatur	67
3.1.2	Relative Luftfeuchtigkeit	69
3.1.3	Niederschläge	70
3.1.4	Tägliche Strahlungssumme	71
3.1.5	Klimatische Bedingungen außerhalb und innerhalb der Referenz-Kammer	72
3.2	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Wirkungen auf der Ebene Populationen und Pflanzengemeinschaften	75
3.2.1	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Effekte auf Monokulturen	75
3.2.1.1	Phänologie, Geschwindigkeit der Entwicklung	75
3.2.1.2	Wuchshöhe	81
3.2.1.3	Anzahl der Triebe pro Pflanze (Bestockung)	87
3.2.1.4	Anzahl und prozentualer Anteil reproduktiver Triebe	91
3.2.1.5	Blattentfaltungsintervall (Phyllochron)	94
3.2.1.6	Blattlebensdauer	97
3.2.1.6.1	Höhe der Ansatzstellen der Blattspreiten	100
3.2.1.7	Sprosstrockengewicht	103
3.2.1.8	Entwicklung der Sprosstrockenmasse von 1995 bis 1997	117
3.2.1.9	Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten, Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtsverhältnis (LWR), spezifische Blattfläche (SLA)	120

3.2.1.10	Höhenverteilung von Sprosstrockenmasse und Blattfläche	131
3.2.1.10.1	Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse	131
3.2.1.10.2	Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf im dritten Versuchsjahr (1997)	137
3.2.1.10.3	Höhenverteilung der Blattfläche	139
3.2.1.10.4	Höhenverteilung der Blattfläche in Prozent der Blattfläche pro Topf im dritten Versuchsjahr (1997)	144
3.2.1.11	Vertikale Strahlungsverteilung (PAR-Profile)	147
3.2.1.12	Prozentuale Anteile verschiedener Pflanzenteile am Sprosstrockengewicht	150
3.2.1.13	Gewebedichte (Trockengewicht/Frischgewicht) von Blättern, Stängeln und der gesamten Sprossbiomasse	156
3.2.1.14	Wurzeltrockengewicht	159
3.2.1.15	Wurzel/Spross-Verhältnis	162
3.2.2	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Effekte auf Mischkulturen	164
3.2.2.1	Sprosstrockengewicht	164
3.2.2.2	Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf in der dritten Vegetationsperiode (1997) - Vergleich der Reaktion der Arten in Monokultur und in Mischkultur	181
3.2.2.3	Vergleich der prozentualen Anteile verschiedener Pflanzenteile am Sprosstrockengewicht in Mono- und Mischkultur	187
3.2.2.4	Prozentuale Anteile der Arten an der oberirdischen Biomasse in den Mischkulturen	193
3.2.2.5	Entwicklung der prozentualen Anteile der Arten in den Mischkulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)	201
3.2.2.6	Relativer Ertrag	206
3.3	Ökophysiologische NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Wirkungen	219
3.3.1	Gaswechsel	219
3.3.2	Kohlenhydratgehalte der Blattspreiten (erste Vegetationsperiode [1995])	225
3.3.2.1	Saccharose	226
3.3.2.2	Stärke	228
3.3.2.3	Fructane	228
3.3.2.4	Reduzierende Zucker	229
3.3.2.5	Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate	231
3.4	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Effekte auf die Rangordnung der Arten	232
4.	Diskussion	235
4.1	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Effekte auf Monokulturen	235
4.1.1	Sprosstrockengewicht	235
4.1.1.1	Mögliche Ursachen einer abgeschwächten Wachstumsförderung unter einem hohen NH ₃ - und NH ₄ ⁺ -Angebot	240
4.1.1.1.1	Limitation durch andere Wachstumsfaktoren	240

4.1.1.1.2	Einschränkung der Aufnahme von NH_3 und NH_4^+	246
4.1.1.1.3	Toxische Effekte erhöhter Ammoniakkonzentrationen	247
4.1.1.2	Wodurch wurde die Reduktion der Sprosstrockenmasse im 3. Versuchsjahr verursacht ?	249
4.1.1.3	Vergleich der Sprosstrockenmasse in den Modellkulturen mit Daten aus Freilandbeständen	250
4.1.2	Entwicklungsgeschwindigkeit	253
4.1.2.1	Phänologische Entwicklung der Versuchspflanzen	253
4.1.2.2	Vergleich mit der phänologischen Entwicklung an natürlichen Standorten	254
4.1.2.3	Negative Effekte der Behandlungen auf die phänologische Entwicklung	257
4.1.3	Blattentfaltungsrates	262
4.1.3.1	Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Blattentfaltungsrates	265
4.1.3.2	Einfluss des Wuchsverhaltens auf die Blattentfaltungsrates	266
4.1.3.3	NH_3 -Effekte in der aktuellen Studie	269
4.1.4	Anzahl der Triebe	274
4.1.4.1	Entwicklung der Triebanzahl im Jahreslauf	275
4.1.4.2	Einflüsse der Stickstoffversorgung auf die Triebbildung	278
4.1.4.3	$\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Effekte in der aktuellen Studie	281
4.1.4.4	Vergleich mit den Ergebnissen anderer Studien	284
4.1.5	Reproduktion	288
4.1.5.1	Einflüsse der Nährstoffversorgung auf die Reproduktion	290
4.1.5.2	Die Behandlungseffekte in der aktuellen Studie im Vergleich zu anderen Untersuchungen	291
4.1.6	Blattlebensdauer, spezifische Blattfläche, Gewebedichte der Blattspreiten	294
4.1.6.1	Blattlebensdauer	294
4.1.6.2	Spezifische Blattfläche und Gewebedichte der Blattspreiten	297
4.1.6.3	Differenzen zwischen den untersuchten Arten	299
4.1.6.4	Blattlebensdauer bei Süßgräsern	300
4.1.6.5	Die spezifische Blattfläche (SLA) bei Süßgräsern	302
4.1.6.6	Gewebedichte bei Süßgräsern	303
4.1.6.7	Effekte eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes	303
4.1.6.7.1	Akkumulation nichtstruktureller Kohlenhydrate ?	306
4.1.6.7.2	Nährstoffmangel ?	306
4.1.6.7.3	Einflüsse der Wasserversorgung ?	307
4.1.6.8	Entwicklung von SLA und Gewebedichte über mehrere Versuchsjahre	308
4.1.6.9	Auswirkungen der Nährstoffversorgung auf das Blattalter	308
4.1.6.9.1	Ansatzhöhe der Blattspreiten oder Zeitpunkt der Blattentfaltung ?	310
4.1.7	Blattfläche, Blatttrockengewicht	311

4.1.7.1	Allgemeine Stickstoff-Effekte auf Blattfläche und Blattrockengewicht bei Süßgräsern	312
4.1.7.2	NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Effekte auf Blattfläche und -rockengewicht	312
4.1.7.3	Einflüsse der Triebdichte und der Blattfläche pro Trieb auf die Blattfläche der Modellbestände	313
4.1.7.4	Differierende Strategien der untersuchten Arten	315
4.1.7.5	Blattflächenindex (LAI) der Kulturen im Vergleich zu Freilandbeständen	317
4.1.8	Wuchshöhe, vertikale Verteilung von Biomasse, Blattfläche und Strahlung, Gewebedichte der Stängel	318
4.1.9	Blattflächen- und Blattgewichtsverhältnis, prozentualer Anteil der Organe an der Sprosstrockenmasse	326
4.1.9.1	Effekte einer erhöhten Stickstoffverfügbarkeit auf LWR und LAR	329
4.1.9.2	Effekte eines erhöhten NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Angebotes auf LAR, LWR und die prozentuale Zusammensetzung der Sprosstrockenmasse	330
4.1.9.3	Mögliche Ursachen für die Veränderungen von LAR, LWR und der prozentualen Anteile	332
4.1.9.4	Einflüsse der Entwicklungsgeschwindigkeit auf LAR und LWR	332
4.1.10	Wurzeltrockengewicht, Wurzel/Spross-Verhältnis	333
4.1.10.1	Vergleich der unterirdischen Biomasse in den Modellkulturen mit Daten aus Freilandflächen	334
4.1.10.2	Das Wurzel/Spross-Verhältnis (RSR)	338
4.1.10.3	Unterschiedliche Reaktionen bei schnell- und langsamwachsenden Arten	340
4.1.10.4	Die Bedeutung der Wurzelmorphologie	342
4.1.10.5	Veränderungen der unterirdischen Biomasse und des RSR bei einem erhöhten NH _y -Angebot	344
4.1.10.6	Reaktionen der unterirdischen Biomasse von Süßgräsern auf ein verändertes Angebot anderer Stickstoffverbindungen	347
4.1.10.7	Mögliche Ursachen für die Verkleinerung des RSR bei <i>Arrhenatherum</i>	349
4.1.11	Gaswechsel	350
4.1.11.1	Einflüsse der Blattmorphologie auf die Photosyntheserate	353
4.1.11.2	Photosynthese eines Pflanzenbestandes	355
4.1.11.3	Stomatäre Leitfähigkeit, Transpiration und Wassernutzungseffizienz	355
4.1.12	Kohlenhydrate	358
4.1.12.1	NH _y -Effekte auf den Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate	361
4.2	Entwicklung der Mischkulturen	364
4.2.1	Mischkultur aus <i>Arrhenatherum</i> und <i>Bromus</i>	365
4.2.1.1	Die Initialphase der Modellgemeinschaft	365
4.2.1.2	Die weitere Entwicklung der Mischkultur	367
4.2.1.3	Mögliche Ursachen für die Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse in dieser Mischkultur	367

4.2.1.3.1	Nährstoffmangel	367
4.2.1.3.2	Verringerte Lichtkonkurrenz durch <i>Arrhenatherum</i>	371
4.2.1.4	Mögliche Einflüsse der experimentellen Rahmenbedingungen	371
4.2.1.5	Ergebnisse anderer experimenteller Studien	372
4.2.2	Mischkultur aus <i>Arrhenatherum</i> und <i>Brachypodium</i>	373
4.2.2.1	Die Initialphase der Mischkultur	373
4.2.2.2	Die weitere Entwicklung der Mischkultur	374
4.2.3	Mischkultur aus <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	378
4.2.3.1	Die Initialphase der Mischkultur	379
4.2.3.2	Die Rolle der Lichtkonkurrenz in dieser Mischkultur	379
4.2.4	Mischkultur aus <i>Arrhenatherum</i>, <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	381
4.2.4.1	Die Entwicklung der 3-Arten-Kultur im 2. und 3. Versuchsjahr	383
4.2.5	Weitere Konkurrenzfaktoren	384
4.2.6	Zusammenfassung der Entwicklung in den Mischkulturen	385
5.	Wuchsstrategien	386
6.	Schlussfolgerungen	388
7.	Zusammenfassung	390
8.1	Übersicht Abbildungen	392
8.2	Übersicht Tabellen	399
9.	Literaturverzeichnis	403
	Danksagungen	
	Erklärung	

1 Einleitung und Aufgabenstellung

Die Emission stickstoffhaltiger Verbindungen hat in den vergangenen Jahrzehnten weltweit stark zugenommen. Aus anthropogenen Quellen gelangen heute weltweit größere Mengen reaktiver Stickstoffverbindungen in die Umwelt als präindustriell durch natürliche Prozesse (VITOUSEK 1994). Über 80 % der emittierten Stickoxide (NO_x) und etwa 70 % der Ammoniak-Emissionen (NH_3) sind anthropogenen Ursprungs (VITOUSEK et al. 1997 a). Erhöhte Emissionen stickstoffhaltiger Verbindungen in die Atmosphäre führen zu steigenden Depositionen, die als wichtigste Ursache für die Eutrophierung vieler, vormals nährstoffarmer Ökosysteme angesehen werden müssen (BERENDSE et al. 1993).

1.1 Weltweite Stickstoffemissionen

In terrestrischen Ökosystemen werden auf biologischem Wege jährlich zwischen 90 und 130 Mt (Millionen Tonnen) fixiert, d.h. aus dem großen Reservoir unreaktiven Stickstoffs (N_2) in der Atmosphäre in für alle Organismen nutzbare Verbindungen überführt (GALLOWAY et al. 1995). Menschliche Tätigkeiten führen zu einer zusätzlichen Fixierung von etwa 140 Mt N a^{-1} . So nahm v.a. durch die industrielle Produktion von stickstoffhaltigen Düngemitteln die festgelegte Menge zwischen 1950 und 1990 von ca. 10 Mt N a^{-1} auf ca. 80 Mt N a^{-1} zu und wird bis 2030 vermutlich auf über 135 Mt N a^{-1} ansteigen. Weitere 40 Mt N a^{-1} fixieren angebaute Leguminosen. Etwa 50 % des anthropogen gebundenen Stickstoffs werden als NO_x und NH_3 wieder freigesetzt (VITOUSEK 1994), durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe gelangen weltweit jährlich über 20 Mt dieser Verbindungen in die Atmosphäre, mehr als 50 Mt N entstehen bei der Verbrennung von Biomasse, werden durch Veränderungen der Landnutzung und bei der Trockenlegung von Feuchtgebieten aus Langzeitspeichern freigesetzt (GALLOWAY et al. 1995).

1.2 Globale NH_3 -Emissionen

Im weltweiten Maßstab tragen Stickoxide und Ammoniak annähernd gleichviel zu den stickstoffhaltigen Emissionen bei. Nach Schätzungen von LEE et al. (1997, zit. in ASMAN et al. 1998) betragen die globalen NO_x -Emissionen etwa 40 Mt N a^{-1} , die jährlich freigesetzte Menge an NH_3 wird auf etwa 50 Mt N a^{-1} geschätzt (BOUWMAN et al. 1997, zit. in ASMAN et al. 1998). Während Stickoxide vor allem bei der Verbrennung fossiler Brennstoffe (ca. 20 Mt N a^{-1}), sowie der Verbrennung von Biomasse (ca. 8 Mt N a^{-1}) und durch mikrobielle Aktivität in gedüngten Böden (ca. $5 - 20 \text{ Mt N a}^{-1}$) entstehen (VITOUSEK et al. 1997 a), wird Ammoniak v.a. in der Agrarwirtschaft freigesetzt. Nach Schätzungen von BOUWMAN et al. (1997, zit. in ASMAN et al. 1998) stammt fast der gesamte anthropogene Anteil von ca. 70 % an den weltweiten NH_3 -Emissionen aus landwirtschaftlichen Quellen. Besonders ins Gewicht fällt dabei die Tierhaltung mit einem Anteil von etwa 40 % (ca. 22 Mt N a^{-1}). NH_3 wird in diesem Bereich sowohl aus den Stallungen, bei der Lagerung und Ausbringung von Betriebsdünger als auch beim Weidegang der Tiere emittiert (ASMAN et al. 1998). Weitere landwirtschaftliche Quellen für NH_3 sind die Abgabe aus synthetischen Düngemitteln, durch Nutzpflanzen und die Verbrennung von Biomasse (s. Tab. 1). Industrielle Prozesse, bei denen NH_3 freigesetzt wird, wie die Herstellung

von Ammoniak und stickstoffhaltiger Düngemittel (Daten zur Umwelt 1997) spielen in der Gesamtbilanz nur eine untergeordnete Rolle.

Tab. 1: Weltweite NH₃-Emissionen 1990 (nach BOUWMAN et al. 1997)

Quelle	Emissionen	
	Mt N a ⁻¹	%
Viehwirtschaft	21,7	40,3
synthetische Düngemittel	9,0	16,7
Nutzpflanzen	3,6	6,7
Verbrennung von Biomasse in der Landwirtschaft und Nutzung von Biotreibstoff	2,7	5,0
menschliche Exkreme	2,6	4,8
Industrie	0,2	0,4
Nutzung fossiler Brennstoffe	0,1	0,2
<u>Zwischensumme anthropogene Emissionen</u>	39,9	74,2
Meeresflächen	8,2	15,2
Biomassebrände in natürlichen Ökosystemen	3,2	5,9
ungestörte Ökosysteme	2,4	4,5
Wildtiere	0,1	0,2
<u>Zwischensumme natürliche Quellen</u>	13,9	25,8
<u>Gesamtsumme</u>	53,8	100

1.3 Regionale NH₃-Emissionen

In Regionen mit einer besonders intensiven landwirtschaftlichen Tierhaltung kann dessen Anteil an den NH₃-Emissionen deutlich höher sein. So stammen in den meisten Ländern Europas zwischen 75 und 100 % der NH₃-Emissionen aus der Viehhaltung und der damit verbundenen Güllewirtschaft (HOOGERVORST 1998, HUTCHINGS et al. 2001, HYDE et al. 2003). Die höchsten NH₃-Emissionen werden in Europa mit 100 kg ha⁻¹ a⁻¹ in den Niederlanden erreicht, während der Mittelwert aller europäischen Länder bei 25 kg ha⁻¹ a⁻¹ liegt (Schätzungen für das Jahr 1990, HOOGERVORST 1998), wo es jedoch zu Konzentrationen intensiver Tierhaltung kommt, kann dieser Wert regional deutlich ansteigen. DRAGOSITS et al. (2002) ermittelten bei der Aufstellung eines lokalen NH₃-Inventars für ein 25 km² Untersuchungsgebiet in England Schwankungsbreiten der NH₃-Emissionen von 0 – 2000 (1993) und 0 – 8000 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (1996) mit den Maxima bei einer Geflügelfarm.

ASMAN et al. (1998) schätzten, dass sich die NH₃-Emissionen in Europa seit 1950 etwa verdoppelt haben. Nach Modellrechnungen des europäischen Überwachungsprogramms EMEP erreichten sie

jedoch im Jahre 1985 mit ca. 5,9 Mt a⁻¹ ein Maximum und nehmen seitdem wieder ab, bis zum Jahr 1994 um etwa 17 % auf ca. 4,9 Mt a⁻¹ (DATEN ZUR UMWELT 2000). ERISMAN et al. (2003) schätzen, dass die Emission von NH₃ in Europa zwischen 1990 und 1998 um 14 % zurückgegangen ist. Zwar ist ein Teil dieser Reduktion wahrscheinlich auf verbesserte Schätzverfahren zurückzuführen, eine wichtige Rolle spielte jedoch eine Verminderung der Zahl der gehaltenen Tiere

(HOOGERVORST 1998). Der Rückgang der Emissionen wurde dabei nach ERISMAN et al. (2003) in erster Linie durch eine Verminderung der landwirtschaftlichen Produktion im Osten Europas verursacht und nur im geringen Maße durch gezielte Maßnahmen zur Minimierung. Nach bis ins Jahr 2010 reichenden Prognosen von BULL & SUTTON (1998) werden die europaweiten NH₃-Emissionen zunächst nicht weiter zurückgehen.

1.4 Regionale NH₃-Emissionen: Deutschland

In Deutschland wurden 1994 etwa 620 kt NH₃ emittiert, auch hiervon stammte der überwiegende Teil aus der Tierhaltung (ca. 86 %) gefolgt von der Anwendung stickstoffhaltiger Mineraldünger (ca. 9%) (DATEN ZUR UMWELT 1997). Die Emissionen des Jahres 1994 lagen in den alten Ländern nach Modellrechnungen des Umweltbundesamtes im wesentlichen auf dem Niveau des Jahres 1970, während in der DDR bzw. in den neuen Ländern nach einem gleichmäßigen Anstieg im Zeitraum von 1970 bis 1989 die Emissionen seit 1990 stark rückläufig sind - 1994 waren sie um etwa 50 % unter das Niveau des Jahres 1970 gefallen. Verursacht wurde dies vor allem durch den drastischen Abbau der Tierbestände und den rückläufigen Einsatz stickstoffhaltiger Mineraldünger zwischen 1990 und 1994 in den neuen Ländern (DATEN ZUR UMWELT 1997). Nach Berechnungen des Umweltbundesamtes wurden im Jahr 2000 in Deutschland 598 kt NH₃ in die Atmosphäre emittiert. Die Reduktion im Vergleich zum Jahr 1990 betrug knapp 20% (<http://www.umweltbundesamt.de/luft/bericht/aktuelle-daten/schadstoffe/nh3/index.htm>, Stand: 21.08.2002).

Die Entwicklung der Ammoniak-Emissionen in Deutschland zeigt damit ähnliche Tendenzen wie die der Stickoxide, deren Emission bis Ende der siebziger Jahre in Folge der Zunahme des Energieverbrauchs kontinuierlich zugenommen hatte. Durch technische Maßnahmen zur Minderung der Emissionen des Straßenverkehrs und aus Feuerungssystemen haben sich die NO_x-Emissionen seit Mitte der achtziger Jahre überproportional zur Abnahme des Energieverbrauchs vermindert. Von 1990 bis 1994 gingen sie um etwa 16 % zurück (alte Länder 10 %, neue Länder 44 %) (DATEN ZUR UMWELT 1997).

1.5 Prognose der weiteren Entwicklung der weltweiten Stickstoffemissionen

Im globalen Maßstab ist jedoch durch das Bevölkerungswachstum besonders in den südlichen Ländern der Erde und einer oftmals ineffizienten Energienutzung auch in den Industrieländern, die zu einem steigenden Bedarf an Energie und Nahrung führen, mit einer weiteren Zunahme der freigesetzten Stickstoffverbindungen zu rechnen (DINCER & ROSEN 1998, SUTTON & DRAGOSTIS 1999, MOSIER et al. 2001). Allein die globalen NO_x-Emissionen werden nach einer Prognose von

GALLOWAY et al. (1994) im Jahre 2020 um mehr als das Doppelte über den Mengen zu Beginn der 90er Jahre liegen. Die stärksten Zuwächse sind dabei in den z.Zt. noch weniger entwickelten Ländern der Erde zu erwarten, deren NO_x -Emissionen sich vor allem durch den steigenden Verbrauch fossiler Brennstoffe fast vervierfachen werden, während in den bereits industrialisierten Nationen Zuwächse zwischen 10 und 30 % zu erwarten sind. Damit werden sich bis zum Jahr 2020 die augenblicklichen prozentualen Anteile von Industrienationen (ca. 60%) und weniger entwickelten Ländern (ca. 40 %) an den weltweiten NO_x -Emissionen umkehren.

1.6 Stickstoffdepositionen

Da ein Großteil der in die Atmosphäre freigesetzten Stickstoffverbindungen wieder deponiert wird, führen erhöhte Emissionen zu einem Anstieg der auf Wasseroberflächen, Vegetation oder Böden eingetragenen Stickstoffmengen. Etwa 70 bis 80 % der emittierten Stickstoffverbindungen werden in terrestrischen Ökosystemen deponiert (GOULDING et al. 1998). Der Eintrag von Stickstoff in diese Systeme kann z.B. durch Düngung, d.h. beabsichtigte Zufuhr, durch Stickstofffixierung, Überschwemmungen, über das Grundwasser oder durch grasende Tiere erfolgen. Die Deposition stickstoffhaltiger Verbindungen aus der Atmosphäre muss jedoch z.Zt. als wichtigste Ursache für die Eutrophierung vieler, vormals nährstoffarmer Ökosysteme angesehen werden, die landwirtschaftlich nicht oder nur extensiv genutzt werden (BERENDSE et al. 1993).

1.6.1 NH_3 -Deposition

Die Verweilzeiten emittierter Spurenstoffe in der Atmosphäre sind unterschiedlich, sie werden durch das jeweilige Depositionsverhalten geprägt. Zwar kann NH_3 besonders in Form von NH_4^+ auch über Distanzen von bis zu 1000 km und mehr transportiert werden (VAN DER EERDEN et al. 2001), im Vergleich zu SO_x oder NO_x ist die durchschnittliche Verweildauer von NH_3 in der Atmosphäre jedoch kürzer, mit der Folge, dass die Deposition v.a. auf Landflächen erfolgt (BULL & SUTTON 1998).

Der Eintrag von freigesetztem NH_3 erfolgt vorrangig durch trockene Deposition von NH_3 und nasse Deposition von NH_4^+ . Auf klimatologischen Untersuchungen in den Niederlanden basierende Modellrechnungen zeigten, dass in der Nähe von Emissionsquellen der Eintrag in erster Linie als trockene Deposition von NH_3 erfolgt, während in weiterer Entfernung die nassen Deposition von NH_4^+ vorherrscht. In Ländern mit einer hohen Dichte an NH_3 -Emittenten erfolgt die Deposition daher sowohl in Form von NH_3 aus lokalen Quellen als auch von NH_4^+ aus entfernten Quellen, in Ländern mit einer geringen Emissionsdichte dominiert dagegen die nasse Deposition von NH_4^+ (ASMAN et al. 1998).

Die Größenordnung besonders der trockenen Deposition ist stark von den Eigenschaften der Rezeptorfläche abhängig und daher sehr variabel (STEUBING & FANGMEIER 1992). Die Deposition hängt zudem von der jährlichen Niederschlagsmenge und ihrer jahreszeitlichen Verteilung, der Windgeschwindigkeit und von Expositions- oder Luv- und Lee-Effekten ab, etwa vor bzw. hinter Gehölzen (ELLENBERG jun. 1987). Auch die Höhe und Dichte der Vegetation ("Rauhigkeit") spielt eine wichtige

Rolle (ASMAN 1998). Je größer diese ist, um so stärker unterscheidet sich die Deposition im Pflanzenbestand von der im Freiland. Nach HEIL (1988) ist der Blattflächenindex (LAI) dafür ein gutes Maß.

1.6.2 Stickstoffdepositionsmengen

Die Stickstoffeinträge aus der Atmosphäre sind heute im Vergleich zur Situation vor der Industrialisierung und der Intensivierung der Landwirtschaft stark erhöht. Bei Niederschlagsmessungen in Regionen der südlichen Halbkugel, die von anthropogenen Stickstoffeinträgen bisher wenig berührt wurden, wurden nasse Depositionen zwischen $0,1$ und $0,7 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ermittelt, 40 % in Form von Nitrat und 60 % als Ammonium (GALLOWAY et al. 1996, zit. in VITOUSEK et al. 1997 a). Die aktuellen Depositionsmengen in Teilen der Vereinigten Staaten liegen um das zehnfache, in einigen Regionen der USA und Europas sogar um das hundertfache über diesen Werten (VITOUSEK et al. 1997 a, FENN et al. 2003). Aktuelle Niederschlagsmessungen in Süd-Chile deuten mit ca. $3 - 7 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ auch in bislang wenig betroffenen Gebieten auf steigende Stickstoffeinträge (GODOY et al. 2001, OYARZUN et al. 2002).

Nach ELLENBERG (1977) betrug die Menge stickstoffhaltiger Verbindungen, die mit den Niederschlägen jährlich in den Boden gelangte, noch in den 20er Jahren dieses Jahrhunderts höchstens 6 bis 8 kg N ha^{-1} , Mitte der 70er Jahre wurden vielerorts schon mehr als 10 bis $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ gemessen. Im englischen Rothamsted, wo im Rahmen von Langzeitexperimenten seit 1856 auch die Stickstoffdeposition aus der Atmosphäre ermittelt wird, nahm die jährlich eingetragene Menge von anfangs etwa 10 kg N ha^{-1} bis 1996 auf ca. 45 kg N ha^{-1} zu (GOULDING et al. 1998).

Es muss damit gerechnet werden, dass die Stickstoffeinträge weltweit weiter zunehmen werden. So prognostizieren BUSCH et al. (2001) bis 2040/50 einen Anstieg der Stickstoffdepositionen in Waldökosysteme um 36 % gegenüber 1980/90 und eine Zunahme der Säureeinträge um 46 %.

1.6.3 Stickstoffdepositionen in Deutschland

In Deutschland wurden Ende der 80er Jahre nach Modellrechnungen von BARTNICKI & ALCAMO (1989) durchschnittlich zwischen 30 und $40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ eingetragen. Zu Beginn der 90er Jahre schätzte das Umweltbundesamt, basierend auf Niederschlagsmessungen in ganz Europa, die jährlichen Depositionsmengen in den zentraleuropäischen Quellregionen von NO_x -Emissionen auf 30 und $50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ allein in Form von Nitrat-Stickstoff (DATEN ZUR UMWELT 1992).

Flächendeckend für Europa wird im Rahmen eines europäischen Überwachungsprogramms (EMEP) mittels atmosphärischer Transportmodelle die gesamte Deposition (nass und trocken) berechnet. Nach den Simulationsergebnissen für das Jahr 1997 wies der mitteleuropäische Raum die höchsten Depositionen von oxidiertem Stickstoff auf (Abb. 1). In Belgien, den Niederlanden, Deutschland, Polen, Tschechien und Großbritannien betragen nach dem EMEP-Modellen die durchschnittlichen Stickstoffeinträge aus NO_x über $10 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (DATEN ZUR UMWELT 2000), lagen damit jedoch deutlich unter den genannten Schätzungen für den Beginn der 90er Jahre.

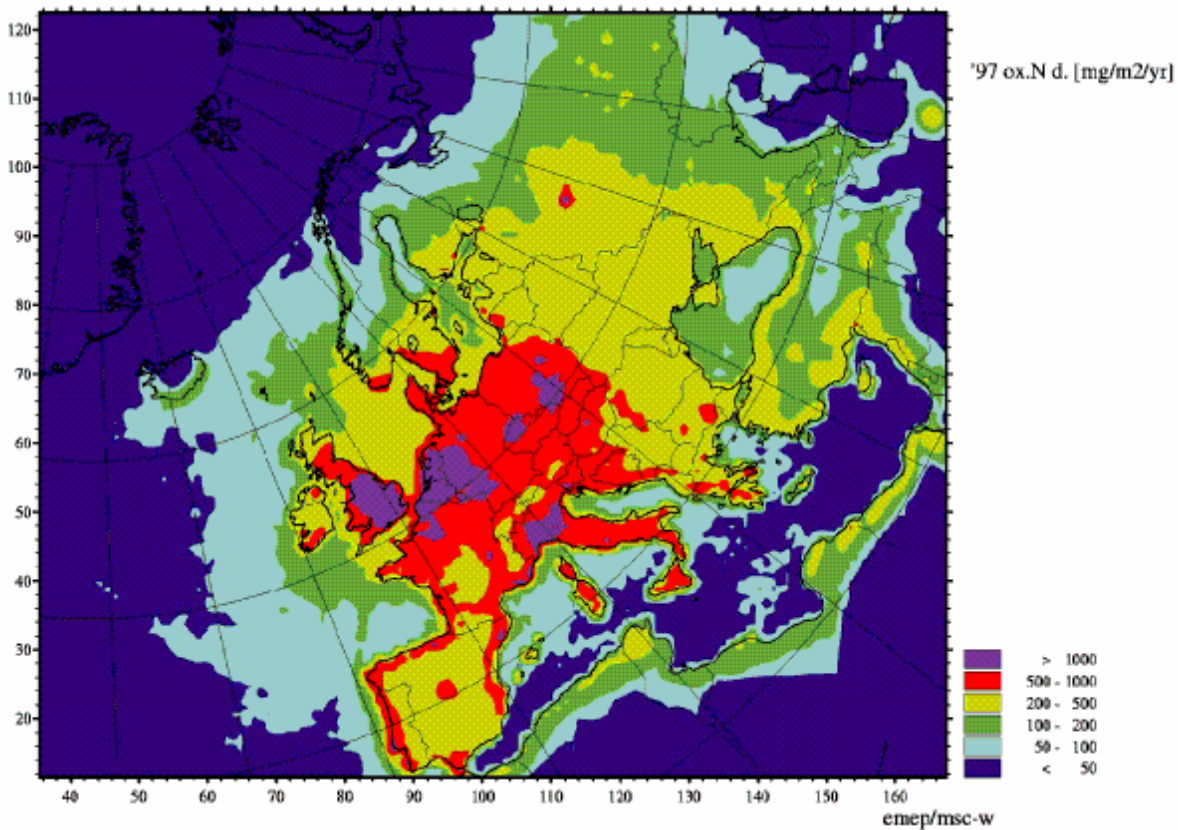


Abb. 1: Gesamtdositionen von oxidiertem Stickstoff (N_{ox})1997, Fundstelle: Daten zur Umwelt 2000 NH_y-Depositionen

Hinzu kommen vor allem im Nordwesten der Bundesrepublik und in Holland erhebliche Stickstoffeinträge durch Ammoniak- und Ammonium-Immissionen. ASMAN & VAN JAARVELD (1990) schätzten die jährliche Deposition von NH_y in der gesamten Bundesrepublik auf ca. 16 kg N ha⁻¹ (± mindestens 30% Schätzfehler), der größere Teil davon wird als NH₃ durch trockene Deposition (Eintrag von Gasen, Stäuben oder Aerosolen) abgelagert (ca. 9 kg N ha⁻¹ a⁻¹), der Rest als NH₄⁺ in Niederschlägen gelöst eingetragen (ca. 7 kg N ha⁻¹ a⁻¹). Die Gesamtdosition ist seit 1970 mindestens um den Faktor 2,2 erhöht (ASMAN & VAN JAARVELD 1990). Nach den Simulationsergebnissen der EMEP-Transportmodelle für das Jahr 1997 traten die maximalen Einträge von reduziertem Stickstoff (Ammoniak und Ammonium) mit Werten über 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹ im Grenzgebiet Niederlande – Deutschland - Belgien auf (Abb. 2). Für Irland, Westfrankreich, Süddeutschland, Österreich, der Schweiz und Norditalien wurden Werte zwischen 10 und 20 kg N_{red} ha⁻¹ a⁻¹ ausgewiesen. Alle genannten Gebiete waren im Jahre 1997 auch durch die höchsten Emissionen von reduziertem Stickstoff gekennzeichnet. Mit bis zu 50 000 Tonnen NH₃ je Rasterelement von 50 x 50 km Größe und Jahr lag dabei das Grenzgebiet Deutschland - Niederlande an der Spitze. Die Gesamtdositionsraten stickstoffhaltiger Verbindungen betragen nach den EMEP-Transportmodellen für das Jahr 1993 im größten Teil Mitteleuropas zwischen 10 und 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹, in den Niederlanden und Teilen Deutschlands über 20 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (DATEN ZUR UMWELT 2000).

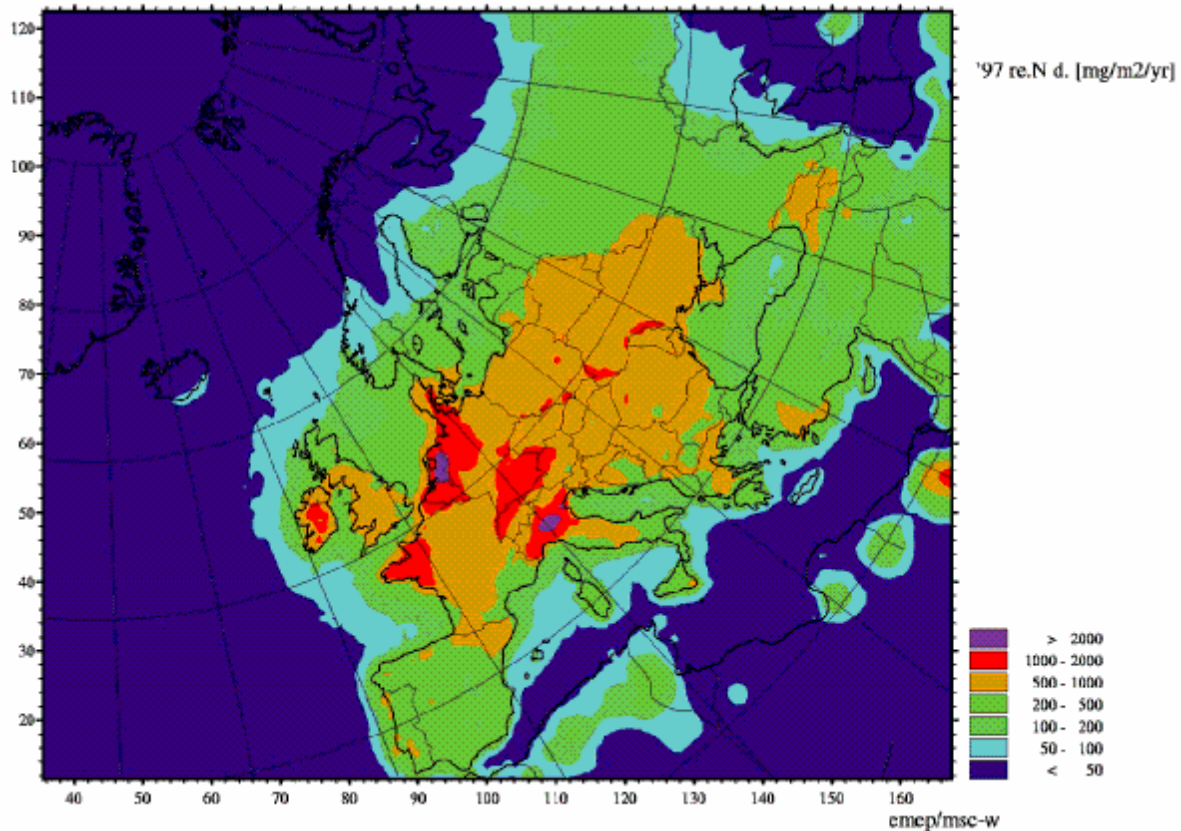


Abb. 2: Gesamtdositionen von reduziertem Stickstoff (N_{red}) 1997, Fundstelle: Daten zur Umwelt 2000

1.6.4 Regionale und lokale Unterschiede

ERISMAN et al. (1998) schätzten für die Niederlande jedoch einen Stickstoffeintrag allein aus NH₃ in Höhe von ca. 34 kg N ha⁻¹ a⁻¹ (1993). Zwar gingen die Depositionsraten gegenüber der Situation im Jahre 1980 mit ca. 37 kg N ha⁻¹ a⁻¹ etwas zurück, der geschätzte Eintrag liegt aber über den EMEP-Werten. Diese Durchschnittswerte können regional und lokal deutlich überschritten werden. So wurden in niederländischen Waldflächen Stickstoffdepositionsraten zwischen 50 und 170 kg N ha⁻¹ a⁻¹ gemessen, Ammoniak oder Ammonium machten mehr als 80 % dieses Stickstoffeintrags aus (IVENS 1990 zit. in BERENDSE et al. 1993). Nach ERISMAN et al. (1998) liegt der NH₃-Eintrag in Waldflächen der Niederlande etwa 20 %, in Heideflächen ca. 10 % über dem landesweiten Mittel, während die Depositionen in Gebiete mit anderer naturnaher Vegetation um ca. 10 % geringer ist. Deutlich niedrigere NH₃-Einträge ermittelten HUBER et al. (2002) in einer südbayerischen Untersuchungsfläche. Basierend auf dreijährigen Messungen (1995-1997) der Ammoniakflüsse in den Waldboden schätzten sie jährliche Einträge zwischen ca. 6 kg N ha⁻¹ in Buchen- und ca. 10 kg N ha⁻¹ in Fichtenbeständen.

DRAGOSITS et al. (2002) ermittelten für ihr englisches Untersuchungsgebiet anhand von Modellrechnungen starke räumliche Variationen der NH₃-Depositionsraten (von 0 bis über 80 kg N ha⁻¹ a⁻¹). Während der Eintrag in landwirtschaftlich genutzte Flächen meist nur gering war, diese stattdessen NH₃ emittierten, waren besonders die Ränder von Wäldern und kleine „Inseln“ halb-natürlicher Vege-

tation inmitten intensiv landwirtschaftlich genutzter Flächen NH_3 -Depositionen von über $80 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ausgesetzt. Unter dem Durchschnitt lagen die Depositionsraten im Kernbereich größerer Naturschutzgebiete.

Dass die eingetragenen Stickstoffmengen trotz einer im Vergleich zu Waldflächen deutlich niedrigeren Rauigkeit von Grünland- und Heidegesellschaften auch dort erheblich sein können, bestätigen auch andere Autoren. So stellten BOBBINK et al. (1990, zit. in BERENDSE et al. 1993) in Grünlandbeständen an Straßenrändern in den Niederlanden jährliche Depositionsmengen zwischen 35 und 55 kg N ha^{-1} fest. Auch in Kalkhalbtrockenrasen mit einer niedrigen Wuchshöhe wurden Einträge von 32 bis $46 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ gemessen (VAN DAM 1990, zit. in BERENDSE et al. 1993).

Erschwerend bei der Abschätzung der tatsächlichen Depositionsmengen wirkt sich auch aus, dass Pflanzenbestände NH_3 nicht nur aufnehmen sondern auch abgeben können (SUTTON et al. 1995). So belegen Freilandmessungen des NH_3 -Austausches zwischen Atmosphäre und Vegetation, dass landwirtschaftlich genutzte Flächen in der Bilanz als NH_3 -Quelle fungieren, während Pflanzenbestände an stickstoffarmen Standorten NH_3 -Senken sind (FANGMEIER & JÄGER 2001).

Im größten Teil Europas mit Ausnahme von Skandinavien, Italien und der Ostküste Englands beträgt der Anteil der $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Deposition an der gesamten Stickstoffdeposition über 50% , in Regionen mit hohen Ammoniakemissionen kann er sogar über 70% betragen. Damit trägt die $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Deposition fast überall in Europa signifikant zum Eintrag von Stickstoff in Ökosysteme bei (HESTERBERG et al. 1996, HOOGERVORST 1998).

1.7 Auswirkungen des Stickstoffeintrags

Zusätzlich zum Ausbringen von synthetischen Stickstoffdüngern, dessen Verbrauch in den letzten fünfzig Jahren weltweit um etwa das 20-fache gestiegen ist (SMIL 1997), in der Wirkung jedoch flächenbezogen und damit relativ begrenzt ist, führt die Deposition stickstoffhaltiger Verbindungen in vielen Gebieten, besonders in den Industrieländern, flächendeckend zu einem erhöhten Stickstoffangebot (ELLENBERG jun. 1989). Dieser Stickstoff reichert sich allmählich an und beeinflusst regional wie global natürliche und halb-natürliche Ökosysteme (BOBBINK 1998, SUTTON & DRAGOSTIS 1999). So können erhöhte Stickstoffeinträge in Waldgesellschaften zu einer Produktivitätssteigerung und durch die Bildung von Biomasse auch zu einer vermehrten Speicherung von Kohlenstoff aus der Atmosphäre beitragen (z.B. ABER et al. 1995 zit. in VITOUSEK et al. 1997 a), die starke Wachsförderung kann jedoch zu einem Mangel an anderen Nährstoffen (z.B. Phosphor oder Magnesium) führen, der durch die im Waldboden vorhandenen Nährstoffe nicht ausgeglichen werden kann (BUSCH et al. 2001, VAN DER EERDEN et al. 2001).

Besonders in Böden mit einer geringen Pufferkapazität können hohe Stickstoffdepositionen zu einer Versauerung führen, die die Ausbreitung säuretoleranter Arten und – wo solche vorhanden sind – eine verminderte Vitalität der Bäume zur Folge hat (BOBBINK et al. 1998). Messungen der Einträge aus der Atmosphäre in einem norddeutschen Kiefernforst zeigten, dass dort etwa die Hälfte der Verbindungen, die potentiell zur Versauerung beitragen, Stickstoffverbindungen waren (DÄMMGEN &

ZIMMERLING 2002). Wird die Aufnahmefähigkeit eines Ökosystems für Stickstoff überschritten (Stickstoffsättigung) kommt es durch den vermehrten Austrag von Nitrat ins Grundwasser bzw. in Flüsse und Seen zu deren Eutrophierung bzw. Versauerung. Zusätzlich zum Nitrat werden auch wichtige basische Kationen wie Calcium, Magnesium oder Kalium ausgewaschen (VITOUSEK et al. 1997 a). Auch besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem Stickstoffeintrag in Waldflächen und dem Austrag toxischer Stoffe wie Aluminium oder Schwermetallen (DISE et al. 2001, VAN DER EERDEN et al. 2001). VAN DER EERDEN et al. (2001) schließen jedoch aus dem jetzigen Wissensstand, dass die wichtigste Wirkungsweise der Stickstoffeinträge in westeuropäische Ökosysteme in der Eutrophierung und weniger in der Versauerung liegt.

Erhöhte Stickstoffeinträge können sich auch negativ auf die Mykorrhiza auswirken (EGERTON-WARBURTON & ALLEN 2000, VAN DER EERDEN et al. 2001, NILSSON & WALLANDER 2003). Zwar wird das Wachstum der oberirdischen Pflanzenteile zunächst durch eine verstärkte Stickstoffaufnahme und –weiterleitung durch die Mykorrhizapilze gefördert, werden in der Folge jedoch weniger Kohlenhydrate in die Wurzeln verlagert, kann dies zu einer reduzierten Mykorrhizierung mit negativen Folgen für die Nährstoffversorgung der Pflanzen führen (BRUNNER 2001, EATON & AYRES 2002). Bei einem erhöhten Stickstoffangebot kann sich auch die Zusammensetzung der Pilzgemeinschaft verändern, mit potentiell negativen Folgen für die Stickstoffmineralisation (EATON & AYRES 2002).

Stickstoff ist in vielen natürlichen und halb-natürlichen Ökosystemen der wichtigste wachstumsbegrenzende Nährstoff. Wenn sich seine Verfügbarkeit erhöht, sind deutliche Auswirkungen auf die Dominanzverhältnisse zu erwarten, schnellwachsende Arten werden auf Kosten der langsamwachsenden typischen Arten gefördert, es kommt zu Verschiebungen in der Vegetationszusammensetzung. Da die Biomasse schnellwüchsiger Arten schneller abgebaut wird als bei langsamwachsenden Arten kann die veränderte Vegetationszusammensetzung zu einer Beschleunigung des Nährstoffkreislaufes führen (HOBBIE 1992 zit. in STRENGBOM et al. 2001, CARROLL et al. 2003). Eine Zunahme der Stickstoffmineralisation und der Nitrifikation als Folge von Verschiebungen in der Artenzusammensetzung muss jedoch nicht mit Veränderungen der Streuqualität verbunden sein. Dies beobachteten BOWMAN & STELTZER (1998), in einer alpinen Tundra Nordamerikas, in der aufgrund erhöhter anthropogener Stickstoffeinträge *Deschampsia flexuosa* auf Kosten der bisher dominierenden Art zunahm. Sie vermuteten artspezifische Unterschiede in der Bildung von Feinwurzeln und sekundärer Pflanzenstoffe als Ursache für die artspezifischen Unterschiede in der Stickstoffmineralisation.

In der Folge können sich schnellwachsende Arten auch nachdem der Stickstoffeintrag wieder reduziert wurde, auf vormals verarmten Flächen halten (WEDIN & TILMAN 1990 zit. in STRENGBOM et al. 2002). Da in nährstoffarmen Ökosystemen meist nur geringe Stickstoffverluste durch Auswaschung oder Denitrifikation auftreten, steigt das bereits erhöhte Stickstoffangebot durch den beschleunigten Abbau angesammelter Streu und einem Anstieg der Stickstoffmineralisationsrate noch weiter an (BOBBINK 1998). Vom erhöhten Stickstoffangebot profitieren v.a. hochwüchsige Arten. So nahm in Grünlandgesellschaften in England und in Nord-Amerika bei einer experimentell verbesserten Stickstoffversorgung die Sprossbiomasse bei einer kleinen Zahl stickstoffbedürftigerer Arten zu –

v.a. Süßgräser – mit negativen Auswirkungen auf die Diversität in diesen Versuchsfeldern (WILLIAMS 1978 zit. in VAN DER EERDEN et al. 2001, SILVERTOWN 1980, VERMEER & BERENDSE 1983, TILMAN 1993, WILSON & TILMAN 2002, JOHNSON et al. 2003, SAMMUL et al. 2003).

1.8 Gefahren für Pflanzengesellschaften an nährstoffarmen Standorten

Besonders bedroht durch den anthropogen erhöhten Stickstoffeintrag sind Pflanzengesellschaften an nährstoff-, speziell stickstoffarmen Standorten. Arten, die an diese Standorte angepasst und nur dort konkurrenzfähig sind - nach einer Zusammenstellung von ELLENBERG jun. (1985) sind dies mehr als die Hälfte der in Deutschland vorkommenden Pflanzenarten - geraten bei besserer Stickstoffversorgung schnell den dann geförderten stickstoffbedürftigeren Arten gegenüber ins Hintertreffen (VAN DER EERDEN et al. 2001). Der zunehmende Einfluss erhöhter Stickstoffdepositionen auf verschiedene nährstoffarme Ökosysteme in Europa aber auch in anderen Teilen der Welt ist durch zahlreiche Studien belegt. Die Beobachtungen reichen von der Verdrängung typischer Arten in niederländischen und deutschen Zwergstrauchgesellschaften durch hochwüchsige Gräser (ROELOFS et al. 1987, STEUBING & BUCHWALD 1989, BERENDSE et al. 1993, BOBBINK et al. 1998, BRITTON et al. 2003), über den Rückgang niedrigwüchsiger und die Zunahme nährstoffbedürftigerer Arten in Hochmoorflächen (LEE et al. 1993 zit. in LEE & CAPORN 1998, BOBBINK et al. 1998, BERENDSE et al. 2001, GUNNARSSON et al. 2002, LIMPENS et al. 2003) bis zur wachsenden Dominanz nitrophiler Arten in der Krautschicht ehemals relativ nährstoffarmer Waldgesellschaften in Deutschland (WILMANN & BOGENRIEDER 1986, KONOPATZKY 1998, GEHRMANN 2003), England (LING 2003), Frankreich (THIMONIER et al. 1994 zit. in LEE & CAPORN 1998), den Niederlanden (VAN BREEMEN & VAN DIJK 1988, VAN DER EERDEN et al. 1998) oder Südschweden (TYLER 1987 zit. in BERENDSE et al. 1993). Übersichten finden sich bei BOBBINK et al. (1998) und VAN DER EERDEN et al. (2001). Auch in subalpinen und alpinen Pflanzengesellschaften kommt es durch die Zunahme von Gräsern wie *Deschampsia flexuosa* und *Calamagrostis villosa* zu einer Verdrängung typischer Pflanzenarten, wie FABISZEWSKI & WOJTUN (2001) aus Polen berichten. Steigende Stickstoffdepositionen führten in den USA innerhalb der letzten 60 Jahre zu einer Ausbreitung bewaldeter Flächen auf Kosten der natürlichen Grasländer (KOCKY & WILSON 2001). Der Waldzuwachs war dort besonders groß, wo mit bis zu $22 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ auch die größten Stickstoffeinträge gemessen wurden.

Erhöhte Stickstoffeinträge können auch die Beziehungen zwischen einer Pflanzenart und ihren natürlichen Feinden verändern und so zu deutlichen Vegetationsveränderungen führen. So ist experimentell belegt, dass der unter Stickstoffdeposition erhöhte Stickstoffgehalt der Blätter von *Calluna vulgaris* die Entwicklung des Heidekäfers (*Lochmaea suturalis*) fördert. Der vermehrte Blattfraß führt zum Blattverlust und in der Folge zu einer starken Förderung von Gräsern wie *Deschampsia flexuosa* (VAN DER EERDEN et al. 1991). In einer Studie von STRENGBOM et al. (2002) führte eine erhöhte Stickstoffverfügbarkeit zu einem erhöhten Befall der Blätter von *Vaccinium myrtillus* mit einem parasitischen Pilz. Vom vorzeitigen Blattfall konnte wiederum *Deschampsia flexuosa* noch stärker als von

den Stickstoffeinträgen profitieren.

1.8.1 Halbtrockenrasen

Zu den Pflanzengesellschaften, die auf besonders stickstoffarmen Standorten wachsen, gehören auch die Halbtrockenrasen. Sie sind entsprechend durch einen hohen Anteil an Magerkeitszeigern gekennzeichnet. Studien zur Geschichte der mitteleuropäischen Vegetation deuten darauf hin, dass bis auf sehr kleine und isolierte Vorkommen etwa auf Hügelkuppen vor dem Neolithikum keine Halbtrockenrasen existierten (WILMANN 1997, POSCHLOD & WALLISDEVRIES 2002). Halbtrockenrasen können somit als Teil einer breiten Palette naturnaher Ersatzgesellschaften eingestuft werden, die bedingt durch menschliche Nutzung an die Stelle der in Mitteleuropa natürlichen, mehr oder weniger geschlossenen Waldgesellschaften traten. Auf sommertrockenen, meist basischen Böden, denen durch Mahd oder Beweidung ständig Nährstoffe entzogen wurden und die entsprechend besonders an Stickstoff aber auch an Phosphor verarmten (CRITCHLEY et al. 2002), ohne dass dies durch Düngergaben wieder ausgeglichen worden wäre, waren sie zwischen dem 15. und der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts sehr verbreitet (ELLENBERG 1996, WILLEMS 2001, POSCHLOD & WALLISDEVRIES 2002). Heute sind sie vielerorts verschwunden oder auf kleine Restflächen zusammengeschrumpft. In einem 250 km² großen Untersuchungsgebiet in der Nordwestschweiz ermittelten ZOLLER et al. (1986) z.B. eine Abnahme der Halbtrockenrasenfläche zwischen 1949/54 und 1982/83 um etwa 80 %. Noch 1955 in der nördlichen Wetterau und dem Vorderen Vogelsberg häufige Halbtrockenrasen auf Basalt waren 1991 großteils zerstört (DE JONG 1992). Neben Mooren gehören Trocken- und Halbtrockenrasen in Deutschland zu den am stärksten gefährdeten Pflanzenformationen mit einem Anteil von 34 % aktuell gefährdeter Arten (nur Hauptvorkommen, KORNECK & SUKOPP 1988). RIECKEN et al. (1994) stufen sowohl die submediterranen als auch die subkontinentalen Halbtrockenrasen als bundesweit stark gefährdete Biotoptypen ein, die nur schwer regenerierbar sind.

1.8.2 Ursachen der Gefährdung von Halbtrockenrasen

Gefährdungsursachen sind vor allem deutliche Veränderungen in den landwirtschaftlichen Produktionsweisen, besonders seit den 50er Jahren, die auf dem Großteil der Nutzfläche zu einer starken Intensivierung führten. Viele Halbtrockenrasen wurden durch Düngung innerhalb kurzer Zeit in intensiv genutztes Grünland überführt (ELLENBERG 1996). Bereits KNAPP (1951) forderte, Naturschutz durch die Unterlassung von Düngemaßnahmen auf ehemaligen Magerweiden zu betreiben.

Der ursächliche Zusammenhang zwischen Veränderungen der Vegetation und erhöhten Nährstoffeinträgen in (z.T. ehemaligen) Halbtrockenrasen ist u.a. durch eine Reihe von experimentellen Freilandstudien vor allem aus Holland belegt. So veränderte sich die Vegetation von Versuchspartzen eines vormals landwirtschaftlich genutzten Halbtrockenrasens durch hohe Gaben von Stickstoff, Phosphor und Kalium (NPK-Dünger) innerhalb von sieben Jahren von einem artenreichen in ein artenarmes, hochwüchsiges *ARRHENATHERETUM ELATIORIS*, dominiert von wenigen, hochproduktiven Grasarten. Auf den Partzen, die keine Düngergaben erhielten, konnte sich dagegen ein typisches *MESOBROMETUM*

ERECTI regenerieren (WILLEMS 1980). Bei Düngeexperimenten in Kalkmagerrasen der Schwäbischen Alb wurden durch NPK-Gaben v.a. Gräser gefördert, darunter *Arrhenatherum elatius* und *Holcus lanatus*, während niedrigerwüchsige Magerkeitszeiger wie *Sanguisorba minor* oder *Thymus pulegioides* in ihrer Häufigkeit abnahmen (BRIEMLE 1990).

Auf weniger ertragreichen Standorten wurde dagegen die Bewirtschaftung häufig ganz eingestellt, besonders da sich die traditionellen Nutzungsformen der Heugewinnung und der Schafbeweidung wirtschaftlich immer weniger lohnten (POSCHLOD & WALLISDEVRIES 2002). Die mit der dann beginnenden Sukzession verbundenen Prozesse sind für Halbtrockenrasen mehrfach beschrieben worden (SCHREIBER & SCHIEFER 1985, HAKES 1987 u.a.). Die fehlende Entnahme von Biomasse führt häufig zur Ausbildung einer mehr oder weniger mächtigen und geschlossenen Streuschicht. Zusammen mit einer größeren Dichte der Pflanzenbestände führt dies dazu, dass weniger Licht in tiefere Schichten der Vegetation vordringt. Konkurrenzschwache, niedrigwüchsige Arten leben ein kümmerliches oder verschwinden vollständig. Befinden sich auf den Halbtrockenrasen oder in deren Nähe Gehölze, die Wurzelausläufer bilden, verbuschen diese Flächen sehr schnell. Letztendlich entwickelt sich wieder die dem Standort entsprechende Waldgesellschaft (ELLENBERG 1996, WOLF 1980).

Verläuft dieser Prozess in Pflanzengesellschaften mit einer relativ geringen jährlichen Phytomasseproduktion auch relativ langsam, ändert sich doch mit der Zeit u.a. das Mikroklima in den Beständen: eine mächtigere Streudecke dämpft z.B. die auf den Standorten von Halbtrockenrasen häufige periodische Austrocknung des Oberbodens. Dies hat Auswirkungen auch auf den Nährstoffhaushalt der Bestände. Höhere Luftfeuchtigkeit auch in den oberen Bodenschichten bedeutet in der Regel u.a. eine Verbesserung der Bedingungen zur Streuzersetzung (SCHREIBER & SCHIEFER 1985). Damit tritt eine "autogene" Eutrophierung (RUTHSATZ 1989) oder "Selbst-Eutrophierung" (TAMM 1990) ein, welche durch den anthropogene Stickstoffeintrag häufig verstärkt wird (STEUBING & BUCHWALD 1989).

Die Akkumulation von Stickstoff in Ökosystemen ist wahrscheinlich einer der wichtigsten Faktoren, die sowohl die Sukzessionsrate als auch die Veränderungen in der Artenzusammensetzung bestimmen. Stickstoff ist einer der Pflanzennährstoffe, der über die Sukzession stark angereichert wird (TAMM 1990, BERENDSE et al. 1993). Die hohen aktuellen Stickstoffeinträge führen zu einer starken Beschleunigung der Sukzession in nährstoffarmen Ökosystemen (BERENDSE et al. 1993).

Die Phänomene einer fortschreitenden Sukzession und der Stickstoffeintrag verstärken sich dabei im Sinne einer positiven Rückkopplung gegenseitig, da brachliegende oder schon mit höher wachsenden, stickstoffbedürftigeren Pflanzen durchsetzte Bestände eine größere "Rauhigkeit" besitzen als regelmäßig abgemähte oder beweidete. Hierdurch kommt es z.B. bei NH_4^+ zu einem gegenüber dem Freilandniederschlag etwa um das Doppelte gesteigerten Eintrag via Interzeption durch die Pflanzen (HEIL 1988). VAN DAM et al. (1990) stellten bei Untersuchungen in einem von der Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*) dominierten Kalkhalbtrockenrasen in Holland fest, dass die Interzeptionsdeposition, also die von den Pflanzen aus der Luft "ausgekämmte" Menge an Stickstoff, mit ca. $13 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ nahezu die Größe der Deposition im Freilandniederschlag (ca. $17,5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) erreichte. Die daraus resultierende Gesamtdeposition von ca. $30,5 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ übertraf die Stickstoff-Minerali-

sationsrate im Bestand (ca. $23 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$). Auch die Verbuschung ehemals gehölzfreier Flächen verstärkt über gesteigerte Stickstoffdepositionen aufgrund von Luv- und Lee-Effekten in Gehölznähe die Eutrophierung.

1.8.3 Stickstoffbilanz für Halbtrockenrasen

Dass auch in genutzten Halbtrockenrasen ein erheblicher Teil des eingetragenen Stickstoffs akkumuliert werden kann, zeigten BERENDSE et al. (1993), die mit Datenmaterial von VAN DAM und BOBBINK & WILLEMS eine Bilanz der Stickstoff-Einträge und -Verluste eines holländischen Kalkhalbtrockenrasens aufstellten (alle Werte $\text{N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$). Die Deposition aus der Atmosphäre war dabei mit ca. 40 kg der mit Abstand größte Eintrag, aus der Fixierung durch Leguminosen oder Blaualgen stammten lediglich ca. 1 kg. Von dieser zugeführten Menge wurden dem Ökosystem durch die jährlich einmalige Mahd etwa 25 kg wieder entzogen, ca. 1 kg gingen durch Denitrifikation und nur etwa 1 kg durch Auswaschung verloren, 14 kg wurden in den Pflanzen und im Boden gespeichert.

1.8.4 Critical load

Neben den Nutzungsänderungen muss die Deposition stickstoffhaltiger Verbindungen als eine der wichtigsten Gefährdungsursachen von Halbtrockenrasen und anderen nährstoffarmen Ökosystemen angesehen werden (RIECKEN et al. 1994). Die derzeitigen Depositionsmengen liegen in großen Teilen Mitteleuropas weit über den für diese Systeme akzeptablen Grenzen (BOBBINK et al. 1992). Als „critical load“ für Halbtrockenrasen (*Mesobromion*), bei dessen Überschreitung es zu negativen Veränderungen dieses Ökosystems kommt, sahen BOBBINK et al. (1992) einen Eintrag von 14 - 25 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ an. Neuere Schätzungen von BOBBINK (1998) gehen für Kalkhalbtrockenrasen von einem Schwellenwert zwischen 10 und 20, u.U. auch bis 40 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ aus. Diese Grenzwerte basieren v.a. auf den Ergebnissen niederländischer Untersuchungen, die in der Regel nicht mehr genutzte Kalkhalbtrockenrasen zum Gegenstand hatten, sowie auf Modellrechnungen mit unterschiedlichen Stickstoffeinträgen. Für ungenutzte Halbtrockenrasen in Südwestdeutschland (mit einem P_2O_5 -Gehalt zwischen 9 und 136 kg ha^{-1}) kalkulierte NEITZKE (2001) anhand der Veränderungen der Stickstoffnettomineralisationsrate zwischen den durch angrenzende Landwirtschaftsflächen beeinflussten Randzonen und den Kernbereichen einen kritischen Eintrag von 20 – 30 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. WILSON et al. (1995) leiteten aus einer experimentellen Studie für aktuell durch Beweidung genutzte, phosphatlimitierte Kalkhalbtrockenrasen in England einen „kritischen Eintrag“ zwischen 42 und 55 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ab. Dies deutet darauf hin, dass Unterschiede in der Nutzungsform die Effekte erhöhter Stickstoffeinträge stark beeinflussen können (BOBBINK 1998, CARROLL et al. 2003).

1.8.5 Veränderungen in Halbtrockenrasen durch Stickstoffeintrag

Während die natürlich waldfrei bleibenden Trockenrasen (*Xerobrometum*) durch erhöhte Stickstoffdepositionen nur wenig gefährdet scheinen - WILMANN (1988) stellte bei Vergleichsuntersuchungen im Kaiserstuhl keine deutlichen Veränderungen gegenüber der Situation vor 40 Jahren fest - muss bei

den auf tiefergründigen Standorten vorkommenden Halbtrockenrasen zumindest von einer Mitverantwortung erhöhter Stickstoffeinträge aus der Atmosphäre für beobachtete Veränderungen ausgegangen werden (ZOLLER et al. 1986, RUTHSATZ 1989, BOBBINK 1991, BERENDSE et al. 1993). Unabhängig voneinander belegen Freilandstudien in verschiedenen Regionen Westeuropas ähnliche Veränderungen der Halbtrockenrasen: viele typische Arten der Trespenrasen, darunter v.a. konkurrenzschwache Arten und Magerkeitszeiger nehmen ab, *Brachypodium pinnatum* breitet sich, wenn vorhanden, aus und nährstoffbedürftigere Arten, darunter der Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*), dringen vermehrt ein (WILMANNNS & KRATOCHWIL 1983, SCHREIBER & SCHIEFER 1985, BOBBINK & WILLEMS 1987, HAKES 1988, WILMANNNS 1989, BOBBINK 1991, DE JONG 1992, QUINGER et al. 1994).

1.8.6 *Arrhenatherum elatius*

Arrhenatherum elatius ist durch schnelles Wachstum, große Blattfläche und deren günstige Verteilung an der Sprossachse selbst anderen Arten des Wirtschaftsgrünlands (MOLINIO-ARRHENATHERETALIA) durch Lichtkonkurrenz überlegen (KNAUER & RÜGER 1980). Bei einer ausreichenden Nährstoffversorgung gilt dies auch gegenüber typischen Halbtrockenrasenarten wie der Aufrechten Trespe (*Bromus erectus*) (BORNKAMM et al. 1975). Von einer Verbesserung der Nährstoffversorgung kann *Arrhenatherum* als Art des Wirtschaftsgrünlands in besonderem Maße profitieren (ELLENBERG 1996). Auf diese Weise können hohe Mineraldüngergaben innerhalb weniger Jahre die Umwandlung eines Trespenrasens (MESOBROMETUM ERECTI) in eine Glatthaferwiese (ARRHENATHERETUM SALVIETOSUM) bewirken (ELLENBERG 1996).

1.8.7 *Brachypodium pinnatum*

Vor allem in Halbtrockenrasen an mittleren, tiefergründigen Standorten übernimmt die Fieder-Zwenke (*Brachypodium pinnatum*) häufig eine dominierende Rolle. Diese hat zwar wie *Bromus erectus* ihren Verbreitungsschwerpunkt in Halbtrockenrasen (OBERDORFER 2001), wird dort aber - ähnlich *Arrhenatherum* - durch eine verbesserte Stickstoffversorgung stärker als andere Arten gefördert (BOBBINK 1991). Vor allem in Folge einer Nutzungseinstellung kann sich dieser hochwüchsige Rhizom-Geophyt (SCHIEFER 1981) rasch ausbreiten und bildet häufig sehr dichte Bestände mit einer starken Streuschicht. Dies führt zu einer erheblichen Verringerung der Lichtdurchlässigkeit und zur Abnahme anderer, vorzugsweise niedrigwüchsiger Arten (s. 2.1.2, WILMANNNS 1975, WILMANNNS & KRATOCHWIL 1983, HAKES 1987, MÖSELER 1989, BOBBINK 1991).

Besonders in niederländischen Naturschutzgebieten wurde seit Ende der 70 er Jahre eine starke Ausbreitung von *Brachypodium* beobachtet. Da sich die Nutzungs- bzw. Pflegeform seit den 50 er Jahren nicht verändert hatte (Mahd im Herbst), wurden als Ursache die deutlich erhöhten Stickstoffdepositionen vermutet (BOBBINK & WILLEMS 1987). Dies wurde durch eine Reihe experimenteller Studien bestätigt, in denen Stickstoffgaben zu einer deutlichen Zunahme von *Brachypodium* führten (BOBBINK et al. 1988, BOBBINK 1991). Aus den Ergebnissen von Versuchen in brachliegenden

Halbtrockenrasen-Parzellen mit unterschiedlichen Nährstoffgaben (N, P, K), in denen durch Stickstoffgaben (auch ohne Phosphor) v.a. *Brachypodium pinnatum* gefördert wurde (WILLEMS et al. 1993), schloss BOBBINK (1991), dass diese Art mehr als andere Halbtrockenrasenarten von erhöhten Stickstoffeinträgen aus der Atmosphäre profitiert.

Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung können aber sehr langsam vor sich gehen - insbesondere dann, wenn bei anhaltender Nutzung eine Nährstoffentnahme erfolgt. So beobachteten MORECROFT & al. (1994) bei einer Studie in einem aktuell beweideten Halbtrockenrasen in England („Festuca-Avenula grassland“ ohne die in England seltenere Art *Brachypodium pinnatum*) auch nach drei Jahren erhöhter Stickstoffzufuhr keine Veränderungen der Dominanzverhältnisse unter den Gefäßpflanzen. Erst im sechsten Versuchsjahr führten die Behandlungen zu einer Abnahme der Deckung bei Kräutern und Seggen, während der Anteil der Süßgräser kaum verändert wurde (LEE & CAPORN 1998).

1.9 NH₃-Wirkungen auf Wildpflanzen

Die Wirkung von gasförmigem Ammoniak wurde bisher vor allem an Nutzpflanzen untersucht, über die Reaktionen von Wildpflanzen liegen vergleichsweise wenige Arbeiten vor. Die meisten Studien wurde in den Niederlanden mit Bäumen (vor allem *Pinus sylvestris* und *Pseudotsuga menziesii*) und an Arten der Sandheide durchgeführt. Zu den Arten, die im Rahmen von Begasungsexperimenten in Open-top Kammern erhöhten NH₃-Konzentrationen ausgesetzt wurden, zählen neben *Calluna vulgaris* Kräuter wie *Antennaria dioica* oder *Viola canina* aber auch Süßgräser wie *Agrostis capillaris* oder *Deschampsia flexuosa*. VAN DER EERDEN et al. (1990), VAN DER EERDEN (1992), PEARSON & STEWART (1993), FANGMEIER et al. (1994), VAN DER EERDEN et al. (1998), VAN DER EERDEN et al. (2001), FANGMEIER & JÄGER (2001) und KRUPA (2003) liefern Übersichten der Wirkung von NH₃ und NH₄⁺ auf Pflanzen und terrestrische Ökosysteme. Niedrige Konzentrationen stimulieren den pflanzlichen Metabolismus und führen v.a. beim Spross zu einer Wachstumsförderung. Das mit höheren Stickstoffgehalten einhergehende, verstärkte Wachstum kann jedoch mit einer geringeren Stresstoleranz gegen Parasiten und Krankheitserreger verbunden sein. Wird die Assimilationskapazität für NH₃ und NH₄⁺ überschritten, treten toxische Effekte auf, bis hin zur Bildung von Nekrosen. Die stomatare Leitfähigkeit kann unter NH₃-Exposition erhöht sein, wodurch die Transpiration zunimmt. Da zugleich jedoch häufig das Wurzelwachstum weniger gefördert wird, kann es häufiger zu Wasserstress kommen.

Auf der Ebene von Pflanzengesellschaften führt der Eintrag von Stickstoff als NH₃ oder NH₄⁺ zu einer Förderung stickstoffbedürftigerer Arten. Da etwa 50 % aller in Deutschland vorkommenden Pflanzenarten und zwei Drittel der gefährdeten Arten nur auf stickstoffarmen Standorten konkurrenzfähig sind (ELLENBERG jun. 1985) können auch niedrige Stickstoffdepositionen in Form von NH₃ oder NH₄⁺ zu Veränderungen der Dominanzverhältnisse in Pflanzengesellschaften führen. Experimentelle Studien im Hinblick auf die Reaktion von Halbtrockenrasen auf gasförmiges NH₃ stehen bisher noch aus.

1.10 Die aktuelle Studie

In einem dreijährigen, vom Umweltbundesamt finanzierten Forschungsprojekt wurde untersucht, wie sich Ammoniak (NH_3) und Ammonium (NH_4^+) alleine und in Kombination auf Pflanzenarten aus Halbtrockenrasen auswirken. Dabei wurden verschiedene Ebenen betrachtet: vom Pflanzenbestand bis zur Physiologie der einzelnen Pflanze. In der hier vorliegenden Studie werden die Ergebnisse der Wirkungserhebungen auf der Populationsebene vorgestellt, ergänzt durch Untersuchungen zum Gaswechsel und zum Kohlenhydratstatus der Versuchspflanzen.

Als Testpflanzen wurden mit *Bromus erectus* HUDS (Aufrechte Trespe) und *Brachypodium pinnatum* (L.) P.B. (Fieder-Zwenke) zwei typische, in Halbtrockenrasen häufig bestandsbildende Arten ausgewählt, die jedoch unterschiedlich stark auf eine erhöhte Stickstoffverfügbarkeit reagieren (s. 2.1.1 & 2.1.2). Als dritte Art kam mit *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. PRESL (Glatthafer) ein typisches Gras des Wirtschaftsgrünlandes hinzu, das wie andere Fettwiesen-Arten von einem verbesserten Stickstoffangebot besonders profitieren kann und von dessen verstärktem Eindringen in vormals nährstoffarme Halbtrockenrasen daher eine Gefährdung ausgeht. Die drei Arten wurden einzeln und in allen Kombinationen als Modellpflanzengesellschaften angezogen.

Die wichtigsten Fragestellungen waren:

- Wie wirkt NH_3 als gasförmige, trockene und als nasse Deposition (NH_4^+) auf das Wachstum der drei untersuchten Arten? Wie unterscheiden sich die Wuchsleistungen der Arten in Abhängigkeit vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot?
- Welchen Einfluss hat die Art der Konkurrenz (intra- bzw. interspezifisch) auf die Reaktionen der drei Arten?
- Verändern sich unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Dominanzverhältnisse in den Modellgemeinschaften aus mehreren Arten, wenn ja, was sind die möglichen Wirkungsmechanismen?

2 Material und Methoden

2.1 Charakterisierung der untersuchten Pflanzenarten

Alle drei in dieser Studie verwendeten Arten gehören zur Familie Poaceae (Gramineae), Süßgräser. Die Nomenklatur richtet sich nach SCHMEIL (2000).

2.1.1 *Bromus erectus* HUDS., Aufrechte Trespe

Bromus erectus ist ein ausdauerndes, lockere bis dichte Horste bildendes Gras, das zwischen 30 und 120 cm hoch werden kann. Der Großteil der Blattspreiten befindet sich an gestauchten Blatttrieben (HEGI 1935) im Bereich zwischen 0 und 30 cm über der Bodenoberfläche (GRIME et al. 1988), wäh-



rend die unverzweigten, meist steif aufrechten oder leicht ausgebreiteten Halmtriebe in erster Linie als Träger der Blütenrispen dienen. Die Blattspreiten an den vegetativen Trieben können über 30 cm lang werden, sind 2 - 3 mm breit, flach oder – besonders bei Wassermangel - eingerollt. Die Fläche eines Blattes bleibt i.d.R. unter 1000 mm² (GRIME et al. 1988). Die Blattspreiten an den Halmtrieben sind flach, mit etwa 10 cm relativ kurz und mit bis zu 6 mm breiter als die Grundblätter. Sie sind zwar der photosynthetisch aktiven Strahlung besser ausgesetzt, machen aber nur einen geringen Prozentsatz der gesamten Blattfläche aus. Alle Blattspreiten sind locker behaart oder kahl und relativ grob (HEGI 1935, HUBBARD 1985).

Abb. 3 aus ROTHMALER (1999)

Bromus ist ein Hemikryptophyt, dessen Blätter relativ langlebig sind. Im Herbst sterben jedoch viele der Blätter ab, oft bleibt aber zumindest ein Bereich an der Blattbasis auch im Winter grün. *Bromus* ist in der Lage, auch im Winter geringfügig zu wachsen. Wie es aufgrund eines hohen DNA Gehaltes in den Zellkernen (22,6 pg) zu erwarten ist, kann sich diese Art bereits im zeitigen Frühjahr rasch entwickeln, sie wächst jedoch relativ langsam (GRIME et al. 1988, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990).

Die Regeneration erfolgt in erster Linie über die Bildung von Samen. Die Hauptblütezeit liegt in den Monaten Mai bis Juli. Die Karyopsen, deren Gewicht 3 - 4 mg beträgt (GRIME et al. 1988, KALTOFEN & SCHRADER 1991), können direkt nach der Samenreife im Juli/August auskeimen, sind jedoch auch in der Lage, an der Bodenoberfläche zu überwintern (GRIME et al. 1988). In begrenztem Maße breitet *Bromus* sich auch vegetativ aus. So kann die Größe eines Horstes durch die Anlage zusätzlicher vegetativer Triebe zunehmen, ältere Pflanzen bilden auf diese Weise häufig

einen ausgedehnten Ring (AUSTIN 1968). Nur selten entwickeln sich auch kurze Rhizome (GRIME et al. 1988, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990).

Die Art bildet ein dichtes, mit einer Wurzeltiefe von ca. 60 bis 90 cm mitteltiefes bis tiefes Wurzelsystem. An den stark verzweigten Wurzeln findet sich häufig vesiculär-arbuskuläre Mykorrhiza (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982, GRIME et al. 1988, OBERDORFER 2001, CORNELISSEN et al. 2001).

Bromus erectus ist das typische, bestandsbildende Gras der durch regelmäßige Mahd entstandenen und erhaltenen Halbtrockenrasen, wie sie besonders im süddeutschen und Schweizer Raum auf nährstoffarmen, trockenen und sonnigen Standorten noch vor einigen Jahrzehnten weit verbreitet waren (BAUMGART 1990, ELLENBERG 1996). Neben Trocken- und Halbtrockenrasen findet man die Art in Salbei-Glatthaferwiesen, an Rainen und Dämmen, an Erdanrissen, auf entwässerten Moorwiesen und steinigten, sonnigen Hängen (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, ROTHMALER 2001).

Bromus ist ein Trockenzeiger, der auf trockenen Böden häufiger vorkommt als auf frischen (ELLENBERG 2001) sowie ein Magerkeitszeiger (OBERDORFER 2001), der auf stickstoffarmen Standorten häufiger ist als an stickstoffreichen (ELLENBERG 2001). Er wächst meist auf basenreichen, mäßig saueren bis milden (pH nicht unter 4,5, am häufigsten auf Böden mit einem pH zwischen 7 und 8, GRIME et al. 1988), mehr oder weniger humosen, lockeren, flach- bis tiefgründigen Lehm- und Lößböden auf Kalk, Basalt, Porphyr oder Gneis (OBERDORFER 2001). *Bromus* kann als dürre- und kältefest gelten, ist empfindlich gegen Nässe, regenreiche Lage und Beschattung (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990). Als „Lichtpflanze“ kommt er nur ausnahmsweise bei weniger als 40 % r. B. vor (ELLENBERG 2001).

Bromus wird als Ordnungscharakterart der BROMETALIA ERECTI BR.-BL. ET TX.36 (submediterrane Trocken- und Halbtrockenrasen) eingestuft, kann auch im trockenen ARRHENATHERION (Tal-Fettwiesen) und MOLINION (Pfeifengraswiesen) auftreten (OBERDORFER 2001).

Das aus dem Vorkommen einer Pflanzenart unter den Konkurrenzbedingungen eines Freilandstandortes nicht auf ihre „Ansprüche“ geschlossen werden kann, zeigte bereits ELLENBERG (1952) im „Hohenheimer Grundwasserversuch“. In Reinkultur ohne Einflüsse interspezifischer Konkurrenz wuchs *Bromus* ebenso wie *Arrhenatherum* am besten im mäßig feuchten bis feuchten Bereich, in Mischsaaten mit *Arrhenatherum* und anderen Arten wurde *Bromus* jedoch aus seinem physiologischen Optimalbereich verdrängt und hatte nur im trockeneren Bereich größere Anteile am Bestand, hier lag demnach sein ökologisches Optimum. Ähnliches gilt auch für die Stickstoffversorgung, dessen Einschränkung *Bromus* keineswegs „liebt“, sondern wie alle bisher untersuchten Gräser durch Stickstoffgaben bis zu einem weit über der natürlichen Versorgung liegenden Optimum gefördert wird. Die Stärke dieser Förderung ist jedoch schwächer als bei *Arrhenatherum* und anderen nährstoffbedürftigeren Obergräsern (VOGEL 1978, SHARIFI 1983 a), so dass auf einem mittelgründigem Kalkboden bereits eine starke Düngung ausreicht, um einen von *Bromus* dominierten Halbtrockenrasen in eine Glatthaferwiese zu verwandeln. Auf mageren Böden macht seine Genügsamkeit *Bromus* jedoch zum überlegenen Wettbewerber (ELLENBERG 1996).

Da *Bromus* einen großen Teil seiner Reservestoffe in den Blattbasen speichert, ist er empfindlich gegen Beweidung z.B. durch Schafe, von denen er zu allen Jahreszeiten gern gefressen wird (ELLENBERG 1996). Aber auch eine sehr niedrige Schnitthöhe kann *Bromus* schädigen. So wurde *Bromus* in einem tschechischen Untersuchungsgebiet durch die in den 1920er Jahren noch übliche Mahd per Hand unterdrückt, breitete sich aber nach der in den 1950er Jahren erfolgten Umstellung auf Maschinen aus (SILLINGER 1929 und TLUSTAK 1972 zit. in KLIMES & KLIMESOVA 2002). Auf beweideten Flächen wird *Bromus* als nicht weidefeste Art von *Brachypodium pinnatum* als dominierender Art abgelöst (OBERDORFER 2001), die aufgrund ihrer zusätzlich als Nährstoffvorrat genutzten queckenähnlichen Rhizome deutlich dominanter ist als *Bromus* (ELLENBERG 1996). *Bromus* ist zudem stärker von einer Reproduktion über Samen abhängig und reagiert empfindlicher auf Brände als *Brachypodium* (GRIME et al. 1988). Trotz des relativ flachen Wurzelsystems ist *Bromus* tendenziell auf trockenere, flachergründige Böden beschränkt, die *Brachypodium* weniger gut besiedeln kann (GRIME et al. 1988). *Bromus* ist im Gegensatz zu *Brachypodium* in der Lage, während kühler, feuchter Phasen im Jahreslauf auf solche trockenen Standorte vorzudringen. In gemischten Gesellschaften wird somit *Bromus* durch niederschlagsreiche Frühjahrperioden gefördert, während der Anteil von *Brachypodium* bei trockenem Wetter zunimmt (BORNKAMM 1961 b).

Wie bei den meisten Halb trockenrasenarten nimmt auch die Häufigkeit von *Bromus* durch die Zerstörung von Wuchsorten insgesamt ab (ELLENBERG 2001). Zwar ist *Bromus* häufig mit artenreicher Vegetation assoziiert, dort wo vormals beweidete Flächen nicht mehr genutzt werden, kann *Bromus* zunächst jedoch stark zunehmen und dichte, artenarme Bestände bilden. Im Beisein von *Brachypodium* gewinnt dieses aber oftmals die Oberhand und unterdrückt *Bromus* (GRIME et al. 1988).

Bromus erectus ist im Süden Deutschlands verbreitet, in den Alpen erreicht er Höhen bis 1350 m ü. NN. Im mittleren Gebiet ist er zerstreut, in der norddeutschen Tiefebene nur selten zu finden. Die submediterrane Art ist in Süd- und Mitteleuropa weit verbreitet, im Kontinentalitätsgefälle liegt ihr Schwerpunkt als ozeanische Art im Westen Europas (ELLENBERG 2001). Im Norden reicht das Areal bis in die südlichsten Teile Skandinaviens, umfasst Südwestasien, Nordwestafrika und die Kanaren. Nach Nordamerika wurde die Art eingeführt (HEGI 1935, HUBBARD 1985).

Bromus ist ein grobes und rohfaserreiches Gras (HUBBARD 1985), dessen Futterertrag gering bis mäßig ist, das allerdings auf armen Kalkböden einigen Ertrag abwirft (HEGI 1935). Bei frühem Schnitt als mittelmäßiges Heu geschätzt ist der Nachwuchs nur gering bis mäßig, meist ohne Halme. Nach KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD (1990) sind Trespenwiesen auf nicht ackerfähigen, eine Düngung nicht lohnenden Flächen brauchbar, auf besseren Böden sei ihre Umwandlung in Glatthafer-Mischwiesen durch Düngung und evtl. Bewässerung zu empfehlen.

Strategie nach GRIME et al. (1988): Stellung zwischen C-S-R und stresstolerierender Konkurrenzart (C-S).

Bromus gehört zu den physiologisch wie ökologisch bestuntersuchten Pflanzenarten (ELLENBERG 1996), die auch in zahlreichen experimentellen Studien verwendet wurde (z.B. SMITH & BUNTING

1971, SHARIFI 1983 a & b, MITCHLEY & GRUBB 1986, RYSER & NOTZ 1996).

Soweit nicht angegeben nach: HEGI 1935, HUBBARD 1985, GRIME et al. 1988, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, OBERDORFER 2001, ROTHMALER 2001, KALTOFEN & SCHRADER 1991, DÜLL & KUTZELNIGG 1994 und SCHMEIL 2000.

2.1.2 *Brachypodium pinnatum* (L.) P.B. (s. str.), Fieder-Zwenke

Brachypodium ist ein ausdauerndes Gras, das lockere bis dichte Horste bildet und 60 bis 120 cm hoch wird. Die Mehrzahl der Blattspreiten finden sich in der Höhenzone zwischen 0 und 30 cm über dem Boden (GRIME et al. 1988) an meist aufrechten Blatt oder Halmtrieben, die blütentragenden Stängel tragen ähnlich wie bei *Bromus* nur wenige Blattspreiten. Die gewöhnlich steif aufrechten, flachen oder eingerollten Blattspreiten können bis zu 45 cm lang



und 2 bis 6 mm (selten bis zu 10 mm) breit werden (HUBBARD 1985). Die Fläche einer Blattspreite liegt i.d.R. unter 2000 mm² (GRIME et al. 1988). Die Blätter sind spärlich behaart oder unbehaart und relativ rau.

Brachypodium wird als Hemikryptophyt oder Geophyt (ELLENBERG 2001), von OBERDORFER (2001) auch als Chamaephyt eingestuft. Seine Blätter sind relativ langlebig, die Mehrzahl stirbt jedoch im Spätherbst ab. Wie es aufgrund des mit 2,5 pg sehr niedrigen DNA-Gehaltes des Zellkerns zu vermuten ist, beginnt *Brachypodium* erst im späten Frühjahr mit dem Austreiben, das Wachstumsmaximum wird im Gegensatz zu *Bromus* erst im Sommer erreicht (GRIME et al. 1988).

Abb. 4 aus ROTHMALER (1999)

Die Art verlässt sich fast ausschließlich auf die vegetative Regeneration. Mit Hilfe zahlreicher, weit kriechender, drahtiger Rhizome ist *Brachypodium* in der Lage, sich stark auszubreiten und durch die Bildung ausgedehnter, fast reiner Bestände manchmal große Gebiete zu beherrschen (HEGI 1935, HUBBARD 1985). Die generative Reproduktion spielt dagegen nur eine untergeordnete Rolle. Werden Ähren gebildet, so blühen diese im Juni und Juli. Die Karyopsen mit einem Gewicht von etwa 3 mg sind ab September reif, keimen jedoch erst im folgenden Frühjahr aus. Einige Samen können auch an der Pflanze überwintern. Die Samenproduktion ist insgesamt sehr gering, *Brachypodium* bildet nur wenige keimfähige Samen, ein Fruchtansatz von 20 % wurde als Mittelwert ermittelt. Die Karyopsen bilden im Boden keine ausdauernde Samenbank (GRIME et al. 1988).

Das mitteldichte Wurzelsystem erreicht mit bis zu 100 cm eine mittlere Tiefe (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982), als Wurzelkriech-Pionier hat er bodenfestigende Wirkung (OBERDORFER 2001), an den Wurzeln findet sich meist vesiculär-arbuskuläre Mykorrhiza (GRIME et al. 1988,

CORNELISSEN et al. 2001). Da die Rhizome von *Brachypodium* bis zu 2 cm unter der Erdoberfläche wachsen, ist die Art relativ tolerant gegen Brände und ist gegenüber der feuersensitiven Art *Bromus* konkurrenzbegünstigt (GRIME et al. 1988).

Die Fieder-Zwenke ist ein typisches und häufig bestandsbildendes Gras ehemals oder noch aktuell beweideter Halbtrockenrasen und kommt dort häufig zusammen mit *Bromus* vor. Die Beweidung herrschte besonders im mittleren und nördlichen Mitteleuropa vor, während in Süddeutschland auf entsprechenden Flächen die Mahd verbreiteter war (BAUMGART 1990). Da nur die ganz jungen Blätter von Schafen gefressen werden (ELLENBERG 1996) wird *Brachypodium* als „Weideunkraut“ durch extensive Beweidung gefördert. Daneben findet man die Art auch in Trockengebüschen, lichten Wäldern und ihren Säumen, an Bahndämmen, Straßenrändern und als Erstberaser an offenen Bodenstellen. *Brachypodium* wächst auf trockenen bis mäßig frischen, mittel- bis tiefgründigen Lehm- und Lößböden (OBERDORFER 2001). Als Schwachsäure- und Schwachbasenzeiger (ELLENBERG 2001) kommt es meist auf basenreichen, häufig kalkhaltigen, mild bis mäßig sauren (pH meist > 5,0, Schwerpunkt bei 7,5 - 8,0, GRIME et al. 1988) Böden vor. Die Zwenke gilt als Magerkeitszeiger (OBERDORFER 2001), wird aber von einer verbesserten Stickstoffversorgung stärker als andere Halbtrockenrasenarten gefördert (BOBBINK 1991). Als Licht-Halbschattpflanze (OBERDORFER 2001) kann *Brachypodium* auch Wuchsorte mit einer relativer Beleuchtungsstärke (r.B.) unter 20 % besiedeln (ELLENBERG 2001). HAKES (1987) fand in Halbtrockenrasen Nordhessens die maximalen oberirdischen Biomassen von *Brachypodium* nicht an den voll beleuchteten Wuchsorten, sondern in Parzellen mit mittelstarker Beleuchtung (30 - 60 % r.B.).

Brachypodium ist Klassencharakterart der FESTUCO-BROMETEA BR.-BL.ET TX.43 (Trocken- und Halbtrockenrasen) (OBERDORFER 2001).

In den meisten Kalk-Halbtrockenrasen Westeuropas hat *Brachypodium* seit Ende der 70er Jahre zugenommen, unabhängig ob diese als Schafweide oder zur Heugewinnung genutzt bzw. regelmäßig abgebrannt werden (BOBBINK & WILLEMS 1987, GRIME et al. 1988). Besonders nach einer Nutzungseinstellung kann *Brachypodium* durch eine starke Zunahme der Blattfläche und der Biomasse sehr dichte Bestände bilden. Die Lichtdurchlässigkeit der Vegetation wird zusätzlich durch eine oft mächtige und langlebige Schicht unzersetzter Streu, die sich am Boden ansammelt, verringert. Dies hemmt das Wachstum von niedrigwüchsigen Arten und führt zu einer starken Abnahme der floristischen Diversität der Vegetation (HAKES 1987, GRIME et al. 1988, BOBBINK 1991).

Obwohl die Art in Halbtrockenrasen zugenommen hat, ist durch den fortgesetzten Verlust solcher Flächen bei der Zahl der Wuchsorte insgesamt eine abnehmende Tendenz zu verzeichnen (ELLENBERG 2001).

Brachypodium ist in den mittleren und südlichen Teilen Deutschlands verbreitet, im nördlichen Tiefland selten bis fehlend, im Gebirge kommt er bis 1800 m ü. NN vor. Die Art, die nach ELLENBERG (2001) im Kontinentalitätsgefälle eine Mittelstellung zwischen einem subozeanischen und einem subkontinentalen Schwergewicht einnimmt, von OBERDORFER (2001) jedoch als eurasiatisch (kontinentale) Art eingestuft wird, ist im größeren Teil Europas mit Ausnahme des äußersten Nordens verbreit-

tet, ihr Schwerpunkt liegt jedoch in Südost- und Osteuropa. Außerdem kommt die Art in Südwest-Asien und Nordwest-Afrika vor.

Brachypodium ist ein schlechtes, ertragsarmes Futtergras, dass nur jung gefressen, später jedoch gemieden wird und sich daher bei extensiver Beweidung ausbreitet (s.o.).

Strategie nach GRIME et al. (1988): Stress-tolerierender Konkurrent.

Auch *Brachypodium* wurde bereits in einer ganzen Reihe von experimentellen Studien untersucht (z.B. WERNER 1983, BORNKAMM 1985, BOBBINK et al. 1987, WILLEMS et al. 1993).

Soweit nicht angegeben nach: HEGI 1935, HUBBARD 1985, GRIME et al. 1988, HÄUPLER & SCHÖNFELDER 1989, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, OBERDORFER 2001, ROTHMALER 2001, ELLENBERG 1996 und SCHMEIL 2000.

2.1.3 *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & K. PRESL ssp. *elatius*, Glatthafer

Arrhenatherum ist ein ausdauerndes, praktisch allerdings oft nur 3- bis 6-jähriges (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990) Obergras mit Horsten, deren Dichte sehr variabel sein kann (PFITZENMEYER 1962). Das ausgesprochen hochwüchsige Gras kann eine Höhe von 180 cm erreichen und trägt an den in der Regel aufrechten oder leicht ausgebreiteten Stängeln sowohl Blätter als



auch Rispen. Bei schlechten Wuchsbedingungen können die Triebe aber auch nur 40 cm hoch sein. Die Unterschiede in der Höhe gehen in erster Linie auf differierende Internodienlängen zurück und weniger auf die Anzahl der Internodien (PFITZENMEYER 1962). Neben Halmen mit Blütenständen werden auch Triebe gebildet, die rein vegetativ bleiben (KALTOFEN & SCHRADER 1991). Die Blattspreiten sind 10 bis 40 cm lang und 4 bis 10 mm breit, flach, oberseits locker bis spärlich behaart oder unbehaart und relativ rau (HEGI 1935, HUBBARD 1985). Die Fläche einer Blattspreite bleibt meist unter 4000 mm² (GRIME et al. 1988). Die Blätter enthalten im Vergleich zu anderen Süßgräsern ungewöhnlich hohe Konzentrationen an Phosphor und Calcium (GRIME et al. 1988).

Abb. 5 aus ROTHMALER (1999)

Arrhenatherum ist ein Hemikryptophyt, dessen Blätter relativ kurzlebig sind, ein Teil kann jedoch den Winter über grün bleiben. Der DNA-Gehalt im Zellkern ist mit 16,0 pg (GRIME et al. 1988) vergleichsweise hoch. Die Art ist in der Lage, ab März oder, wenn eine Mindesttemperatur von 5,6 °C gegeben ist, bereits früher neue Blattriebe zu entwickeln. Dies kann bis in den Dezember anhalten (PFITZENMEYER 1962).

Die Regeneration erfolgt in erster Linie über die Bildung von Samen. Pflanzen von *Arrhenatherum*

können diese bereits im Jahr ihrer Keimung produzieren. Eine ausreichende Bestäubung in der Blütezeit im Juni und Juli ermöglicht einen guten Samenansatz. Die Karyopsen sind in der Lage, unmittelbar nach dem Samenfall im Juli und August ohne Dormanzphase zu keimen (PFITZENMEYER 1962). *Arrhenatherum* bildet keine Samenbank aus (GRIME et al. 1988). Die durch Wind- und Klettverbreitung transportierten Karyopsen haben ein Einzelgewicht zwischen 2,5 und 3,5 mg (GRIME et al. 1988, KALTOFEN & SCHRADER 1991) und sind damit relativ groß. Dies erschwert zwar die Verbreitung, ermöglicht es *Arrhenatherum* jedoch, auch bei Beschattung ein relativ großes erstes Blatt auszubilden, was die Etablierung von *Arrhenatherum* z.B. auf groben Geröllhalden erleichtert, wo die Samen oft in tiefen Spalten keimen (GRIME et al. 1988). Die vegetative Vermehrung spielt nur eine untergeordnete Rolle. In seltenen Fällen werden relativ kurze Rhizome gebildet (PFITZENMEYER 1962, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990), entsprechend ist die Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung begrenzt. Durch das Auseinanderbrechen von Rhizomverbindungen können jedoch eng benachbarte Tochterpflanzen entstehen (GRIME et al. 1988).

Glatthaferpflanzen bilden ein dichtes und ausgedehntes Wurzelsystem aus. Wo es der Boden erlaubt sind sie häufig tiefwurzelnd (GRIME et al. 1988), nach PFITZENMEYER (1962) bis 150 cm, auf tiefgründig gelockertem Boden sogar bis 280 cm (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Die Wurzeln sind zäh und drahtartig (HEGI 1935), mit vesiculär-arbuskulärer Mykorrhiza (GRIME et al. 1988, CORNELISSEN et al. 2001).

Arrhenatherum ist sehr weit verbreitet und besiedelt eine weite Palette nicht oder nur wenig beschatteter Habitate (GRIME et al. 1988). Es ist bestandsbildend in nährstoffreichen Wiesen wärmerer Lagen (ROTHMALER 2001), die zur Heugewinnung gemäht, jedoch nicht oder nur selten beweidet werden (PFITZENMEYER 1962). Zur Blütezeit beherrscht es das Bild derartiger Bestände häufig vollständig (HEGI 1935). *Arrhenatherum* ist auch an Hecken- und Wegrainen, Straßenrändern und an lichten Waldstellen (HEGI 1935) zu finden. Auf eine gewisse Toleranz gegenüber Störungen deuten die Vorkommen in montanen Naturgras-Halden hin (OBERDORFER 2001) und die Fähigkeit von *Arrhenatherum*, auf Kiesbänken an Meeren und Flüssen (HUBBARD 1985, GRIME et al. 1988) ebenso wie als wichtiger Erstbesiedler auf (Kalkstein-)Geröll zu wachsen (GRIME et al. 1988).

OBERDORFER (2001) stuft *Arrhenatherum* auch als Rohbodenpionier ein, es ist in der Lage, unter nur wenig produktiven Bedingungen zu bestehen. Am häufigsten tritt *Arrhenatherum* jedoch als konkurrenzstarke und potentiell dominante Art in hochproduktiver und ungestörter Vegetation auf, in Wiesen entwickelt es sich am besten unter hohen Düngergaben (GRIME et al. 1988). Die Art ist ein Frischezeiger, der v.a. auf mittelfeuchten Böden wächst (ELLENBERG 2001), nach HUBBARD (1985) kommt *Arrhenatherum* auf feuchten bis mäßig trockenen, auch wechselfeuchten jedoch nicht auf nassen oder häufig überfluteten (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990) Böden vor. Da es jedoch keine besonders hohen Anforderungen an die Wasserversorgung stellt, kommt es v.a. in warmen, regenarmen Lagen vor, während nasse, raue, windexponierte und besonders spätfrostgefährdete Lagen gemieden werden (PFITZENMEYER 1962, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990). Als Schwachsäure- und Schwachbasenzeiger wächst es niemals auf stark sauren Böden (ELLENBERG 2001), wird im genutzten Grünland mit bis auf 8,0 steigendem pH häufiger (GRIME et

al. 1988) und bevorzugt basenreiche gut durchlüftete (PFITZENMEYER 1962), tiefgründige, mehr oder weniger humose Lehmböden in wintermild-sommerwarmer Klimalage (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, OBERDORFER 1990). *Arrhenatherum* ist an stickstoffreichen Standorten häufiger als auf mittelmäßigen und besiedelt nur ausnahmsweise auch ärmere Standorte (ELLENBERG 2001). Als „Lichtpflanze“ (OBERDORFER 1990), die nur ausnahmsweise bei weniger als 40 % relativer Beleuchtungsstärke vorkommt (ELLENBERG 2001), erträgt *Arrhenatherum* höchstens schwachen Schatten lichter Gehölze (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990).

Arrhenatherum wird als namensgebende Charakterart des Verbandes ARRHENATHERION ELATIORIS W. KOCH 26 (Tal-Fettwiesen) eingestuft (OBERDORFER 2001).

Die assoziierte floristische Diversität ist nach GRIME et al. (1988) relativ gering und nimmt mit zunehmender Dominanz von *Arrhenatherum* noch ab.

Arrhenatherum ist in Deutschland von der Ebene bis in mittlere Gebirgslagen (bis 1650 m ü. NN) verbreitet und überall häufig. Mit der Düngung steigt die Art auch in höhere Be rglagen auf. Wo die Art vorkommt, ist sie meist dominant. Das Verbreitungsgebiet der subatlantisch-submediterranen Art (OBERDORFER 2001), im Kontinentalitätsgefälle nach ELLENBERG (2001) als ozeanisch-subozeanisch eingestuft, umfasst fast ganz Europa mit Ausnahme des Nordostens von Skandinavien und der Arktis, im Mittelmeergebiet nur in der Bergstufe, Nordafrika und das westliche Asien. *Arrhenatherum* kommt als eingeführte Art auch in Nordamerika und Australien vor.

Der Glatthafer gehört zu den Arten mit einer starken Ausbreitungstendenz (ELLENBERG 2001). Zu den Ursachen müssen neben Veränderungen der Nutzung z.B. durch die weniger intensive Pflege von Straßenrändern und Bahntrassen oder dem Rückgang der Schafbeweidung (GRIME et al. 1988) auch erhöhte Stickstoffdepositionen angesehen werden, von denen konkurrenzstärkere und nährstoffbedürftigere Arten wie *Arrhenatherum* stärker profitieren als konkurrenzschwache Arten, die besser an Nährstoffmangel angepasst sind (ELLENBERG 1985). Aufgrund seines schnellen Wachstums, der großen Blattfläche und deren günstiger Verteilung an der Sprossachse ist *Arrhenatherum* selbst anderen Arten des Wirtschaftsgrünlands durch Lichtkonkurrenz überlegen (KNAUER & RÜGER 1980). Bei einer ausreichenden Nährstoffversorgung gilt dies auch gegenüber typischen Halbtrockenrasenarten wie der Aufrechten Trespe (*Bromus erectus*) (BORNKAMM et al. 1975). Wird *Arrhenatherum* durch Düngung gefördert, sind kleinere Arten bereits nach zwei Jahren nicht mehr konkurrenzfähig (KALTOFEN & SCHRADER 1991).

Arrhenatherum gilt als wichtigstes Mähgras gut gedüngter, zweischüriger Frischwiesen, das bei guter Nährstoffversorgung beachtliche Erträge zu erzielen vermag (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, OBERDORFER 2001, KALTOFEN & SCHRADER 1991, SCHMEIL 2000). Da es eine zu häufige Nutzung jedoch nicht verträgt, ist es für Vielschnitt nicht geeignet. Auch gegen Beweidung ist *Arrhenatherum* empfindlich, da (i) seine aufrechten Triebe zahlreiche Blätter tragen, (ii) nur eine geringe Zahl von basalen Seitenknospen für die Regeneration zur Verfügung stehen und (iii) die Regeneration aus Samen weitgehend auf den Sommer und Herbst beschränkt ist (PFITZENMEYER 1962, GRIME et al. 1988). Bodenverdichtung wirkt ebenso wie Nährstoffverarmung und Versauerung des

Bodens rasch verdrängend (KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990). Schon HEGI (1935) stellte fest, dass sich *Arrhenatherum* nur auf gedüngten Wiesen zu halten vermöge und auf ungedüngten Wiesen meistens durch *Bromus erectus* ersetzt würde. Durch Düngung könne aber leicht wieder eine Glatthaferwiese entstehen. *Arrhenatherum* wird aufgrund seines Blattrichtums, seines sehr schnellen Wuchses, der tiefen Durchwurzelung und seiner Trockenheitsresistenz in Saatmischungen für etwas trockenere bis frische Standort aufgenommen (HUBBARD 1985). Das Regenerationswachstum nach einem Schnitt ist in geeigneter Lage gut und durch ein schnelles Aufschließen geprägt, wobei neben Trieben mit Blütenrispen, die bis September nochmals blühen können, auch nichtblühende Langtriebe gebildet werden (HUBBARD 1985, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990). Nach HEGI (1935) können aufgrund ihres Verhaltens in Kultur und ihres Ertrages zwei botanisch jedoch nicht abzugrenzende Formen unterschieden werden, eine wildwachsende und eine kultivierte. Die wildwachsende Form ist früherblühend, schnellwüchsiger, ertragreicher und dauerhafter als die kultivierte.

Der Strategietyp von *Arrhenatherum* ist nach der C-S-R-Theorie von GRIME et al. (1988): C/CSR (www.uni-hohenheim.de/biostress/Expert-System/lookup_table.html).

Arrhenatherum wurde bereits in zahlreichen experimentellen Studien untersucht (z.B. MAHMOUD & GRIME 1976, KNAUER & RÜGER 1980, SHARIFI 1983 a & b, HUNT et al. 1995), so dass auch für diese Art eine gute Datengrundlage für Vergleiche zur Verfügung steht.

PFITZENMEYER (1962) legte im Rahmen der „Biologischen Flora der Britischen Inseln“ eine umfassende Sammlung von Informationen über *Arrhenatherum* vor.

Soweit nicht anders angegeben aus: HEGI 1935, HUBBARD 1985, GRIME et al. 1988, HÄUPLER & SCHÖNFELDER 1989, KLAPP & OPITZ VON BOBERFELD 1990, OBERDORFER 2001, KALTOFEN & SCHRADER 1991.

2.2 Design des Experiments

Die unabhängigen Variablen im Experiment waren:

- Stickstoff-Behandlungsvariante (neun Ausprägungen)
- Artengefüge der Modellpflanzengesellschaften (sieben Ausprägungen)

Die Pflanzengemeinschaften wurden jeweils drei verschiedenen Niveaus bezüglich NH_3 -Exposition und NH_4^+ -N-Versorgung in allen Kombinationen aus beiden Faktoren ausgesetzt:

NH ₃ -Exposition:	0 $\mu\text{g m}^{-3}$
	20 $\mu\text{g m}^{-3}$
	50 $\mu\text{g m}^{-3}$
NH ₄ ⁺ -Versorgung:	0 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹
	20 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹
	50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹

Die drei Grasarten wurden in Monokultur, in allen Kombinationen aus zwei Arten und alle drei gemeinsam exponiert, um das interspezifische Konkurrenzverhalten unter Eutrophierungseinfluss beurteilen zu können.

Die untersuchten Kulturen waren:

1. *Bromus erectus* – Reinkultur
2. *Brachypodium pinnatum* - Reinkultur
3. *Arrhenatherum elatius* - Reinkultur
4. *Bromus erectus* & *Brachypodium pinnatum* - Mischkultur
5. *Bromus erectus* & *Arrhenatherum elatius* - Mischkultur
6. *Brachypodium pinnatum* & *Arrhenatherum elatius* - Mischkultur
7. *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum* & *Arrhenatherum elatius* - Mischkultur

Die Gesamtpflanzendichte betrug in allen Kulturen 12 Pflanzen pro Topf, die Zusammensetzung der Mischkulturen wurde durch Ersetzen variiert (Versuchsanordnung nach DE WIT 1960).

Jede Modellpflanzengesellschaft wurde in vier Parallelen, d.h. in vier gleichbehandelten Pflanzgefäßen, gehalten. Als Gesamtzahl der Pflanzgefäße ergab sich hieraus:

9 Behandlungen x 7 Modell-Gesellschaften x 4 Parallelen = 252 Gefäße, verteilt auf sechs Open-Top-Kammern.

Zur Überprüfung möglicher Kammereffekte wurden zusätzlich 36 Gefäße mit Monokulturen (12 je Art) auf einer Beobachtungsfläche innerhalb der Open-top-Anlage des Instituts im Freiland gehalten (dort nur unterschiedliche NH_4^+ -Versorgung).

2.3 Anzucht und Behandlung der Modellpflanzengesellschaften

2.3.1 Saatgut und Kultivierung

Das verwendete Saatgut wurde im Herbst 1994 im Freiland gesammelt bzw. von einem Unternehmen für Wildpflanzensamen bezogen (s.Tab. 2).

Die Aussaat erfolgte auf Pikiererde (Fruhstorfer Erde, Typ P) der Fa. Industrie-Erdenwerk Archut GmbH in Lauterbach-Wallenrod im Gewächshaus. Die Samen von *Bromus erectus* wurden vor der Aussaat 24 Stunden in Leitungswasser gelegt, um den Keimerfolg zu verbessern.

Nach drei Wochen wurden den Anzuchtschalen etwa zehn cm große Pflanzen entnommen und je weils zwölf Exemplare in die substratgefüllten Container gepflanzt. Die Pikierung erfolgte nach den Schemata in Abb. 6 a-c.

Tab.2: Herkunft des verwendeten Saatgutes

Art	Herkunft
<i>Arrhenatherum elatius</i> (Glatthafer)	Conrad Appel GmbH, Darmstadt, Abteilung Wildpflanzensamen Anbaufläche in Nordrhein-Westfalen Sorte: Arel (relativ ertragsschwach)
<i>Bromus erectus</i> (Aufrechte Trespe)	Conrad Appel GmbH, Darmstadt, Abteilung Wildpflanzensamen Anbaufläche in Baden-Württemberg
<i>Brachypodium pinnatum</i> (Fieder-Zwenke)	versaufter Halbtrockenrasen auf Basalt bei Pohlheim- Garbenteich (Vorderer Vogelsberg)

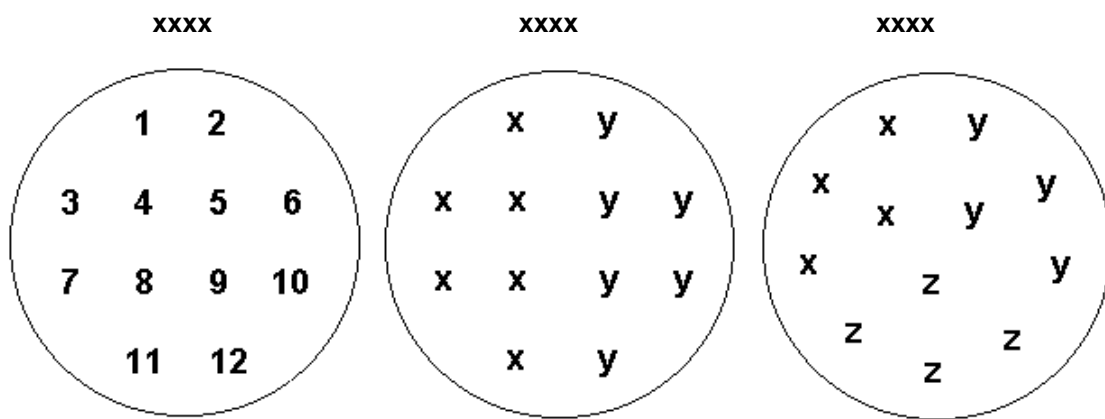


Abb. 6: Bei der Pikierung der Pflanzen verwendete Pflanzschemata (**xxxx**: Schild mit Topfnummer)
 a. Nummern der Einzelpflanzen in Monokultur
 b. Pflanzschema Mischkultur aus zwei Arten
 c. Pflanzschema Mischkultur aus drei Arten

Diese Form der Initialpflanzung in den Mischkulturen mit den sich „gegenüberstehenden“ Gruppen aus jeweils einer Art wurde gewählt, da dies eher der realen Konkurrenzsituation am natürlichen Standort entspricht als eine völlig homogene Misch-Pflanzung der verschiedenen Arten. Eine ähnliche Anordnung der Pflanzen in den Versuchsgefäßen findet sich auch schon bei einer Konkurrenzstudie von BORNKAMM et al. (1975) mit *Arrhenatherum elatius* und *Bromus erectus*.

Abbildung 7 zeigt einen Blick in eine der Expositions-kammern mit den bepflanztten Containern kurz nach dem Pikieren der Pflanzen.

2.3.2 Substrat

Als Substrat wurde ein Bodengemisch verwendet, das in Bezug auf Boden-pH, Nährstoffversorgung, und Wasserkapazität den Verhältnissen im Freiland nachempfunden war. Die Grundlage für das Substrat bildete ein kalkhaltiger Boden aus dem Kalksteinbruch der Fa. Buderus-Zement in Wetzlar-Hermannstein (oberdevonischer Massenkalk). Der abgeschobene Oberboden wurde gesiebt (Maschenweite 2,5 cm) und zu gleichen Volumenteilen mit Sand (gewaschener Mainsand 0/2) der Fa.

Lahn-Waschkies in Heuchelheim versetzt. Im fertigen Substrat wurde ein pH (a. dest.) von 8,2 gemessen.

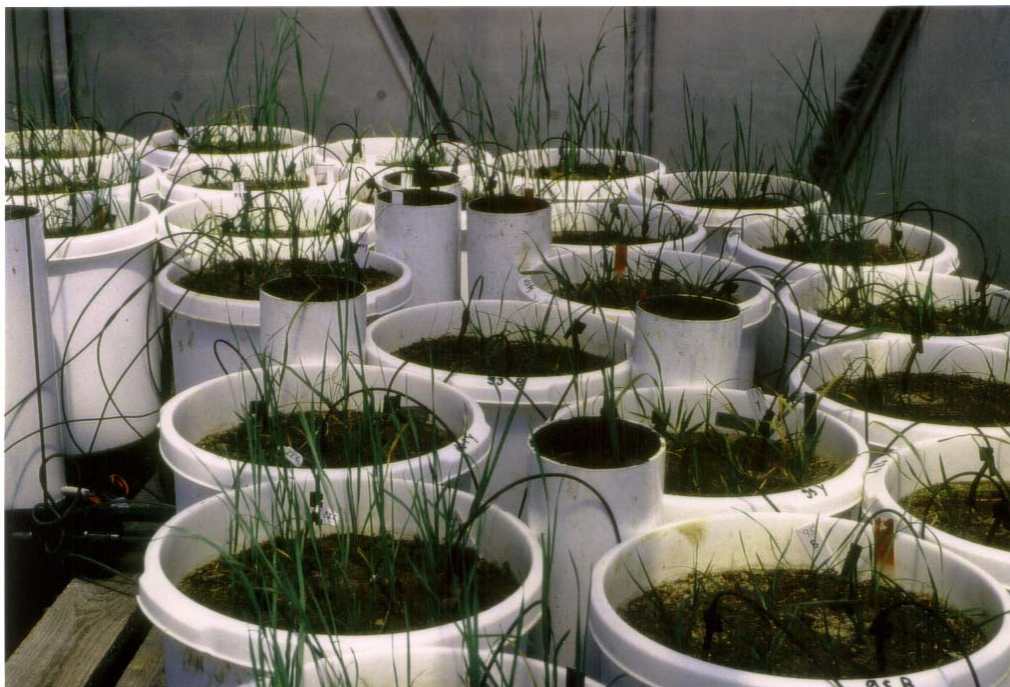


Abb. 7: Modellpflanzengemeinschaften in einer der Kammern kurz nach dem Pikieren der Pflanzen (12.6.1995)

2.3.2.1 Diasporenpotential im Substrat

Im dritten Versuchsjahr keimten in den Freilandkulturen zwei typische Pflanzenarten der Halbtrockenrasen: *Polygala comosa* (Abb. 8) und *Anthyllis vulneraria*. Da ein Eintrag aus der Umgebung des Expositionsgeländes ausgeschlossen werden kann, müssen diese Arten im Diasporenvorrat des Substrat vorhanden gewesen sein. Das Auftreten dieser Arten ist als Beleg dafür zu werten, dass für das Experiment ein Boden als Ausgangsmaterial verwendet wurde, auf dem früher einmal ein Halbtrockenrasen o.ä. gewachsen ist (am Entnahmeort war kurz zuvor Wald gefällt worden zur Erweiterung eines Kalksteinbruches).

2.3.3 Container und Bewässerung

Als Container kamen Papierkörbe (18 l) aus weißen Polyethylen (HAN 1818: 31cm hoch, 28 cm im Durchmesser) zum Einsatz, deren Böden mit fünf 0,8 cm großen Löchern versehen wurden. Die Container wurden auf Untertöpfen gleichen Durchmessers gestellt, in denen sich das überschüssige Wasser sammeln konnte. Um einen Eintrag von Stickstoff in Form von Nitrat aus dem Leitungswasser zu vermeiden, erfolgte die Bewässerung mit Hilfe einer Tröpfchenbewässerungsanlage, die mit Wasser aus einer Demineralisationsanlage (Umkehrosiose) gespeist wurde (Fa. Seral, Baumbach).

Die Bewässerung wurde nach Bedarf vorgenommen, i.d.R. wenn das Substrat an der Oberfläche abgetrocknet war. In der Vegetationsperiode war das etwa alle zwei bis drei Tage der Fall, während Witterungsabschnitten mit besonders hohen Temperaturen auch täglich. In den OTC-Kammern erhielten alle Behandlungsvarianten die gleiche Wassermenge. Je nach Höhe der Niederschläge wurden auch die Freilandkulturen bewässert. Längere Niederschlagsperioden führten zu einer zeitweilig besseren Wasserversorgung der Freilandkulturen. Die durch Bewässerung bzw. Niederschläge eingebrachten Wassermengen wurden gemessen und protokolliert.



Abb. 8: *Polygala comosa* SCHKUHR im Topf Nr. 284 zwischen Trieben von *Brachypodium pinnatum* (20.5.1997)

2.3.4 Überwinterung der Modellkulturen

Die Modellkulturen blieben auch den Winter über in den Kammern (s. Abb. 9). Außerhalb der Vegetationsperiode wurde die Begasung abgestellt und die Dächer sowie die obere Seitenfolien abgedeckt. Um die Gefahr von Frostschäden an den Modellkulturen zu minimieren, wurden die Pflanzcontainer für die Frostperiode in Rindenmulch eingelagert. Hierzu wurden die Töpfe zunächst aus den Kammern geräumt und anschließend ein Rondell aus feinem Maschendraht errichtet, dessen Boden und Seitenwände mit Kunststoffgewebe ausgelegt wurde. Nach Einbringen einer ca. 5 cm hohen Schicht von Rindenmulch wurden die Container wieder in die Kammern gestellt, wobei die Zwischenräume der Töpfe ebenfalls mit Rindenmulch verfüllt wurden. Auf diese Weise wurden die Modellkulturen optimal in Rindenmulch „eingepackt“. Auch die Freilandkulturen wurden zum Überwintern in eine auf die gleiche Weise vorbereitete leere Kammer gebracht. Frostschäden an den Versuchspflanzen konnten so während des gesamten Versuchszeitraumes vermieden werden.

2.4 Pflanzenexpositionsanlage

Zur experimentellen Veränderung der NH_3 -Exposition und der NH_4^+ -Versorgung diente die Pflanzenexpositionsanlage aus Open-top-Kammern des Instituts für Pflanzenökologie der Justus Liebig-Universität Gießen. Open-top-Kammern (OTC) werden seit 1973 weltweit als standardisierte Systeme bei immissionsökologischen Untersuchungen eingesetzt (HEAGLE et al. 1973). Sie erlauben eine weitgehende Kontrolle des Immissionsklimas (Einstellung reproduzierbarer NH_3 -Gehalte der Luft), während das Mikroklima jedoch weitgehend den Bedingungen im Freiland entspricht oder diesen zumindest ähnelt (FANGMEIER et al. 1992).



Abb. 9: Außerhalb der Vegetationsperiode wurde die Begasung abgestellt, die Kammerfolien wurden weitgehend abgenommen. Die Versuchspflanzen lagen wie am Freilandstandort zeitweise unter einer dichten Schneedecke, was zusätzlichen Schutz vor Frostschäden bot (7.1.1997).

Die Container mit den Modellgemeinschaften wurden in allen sechs OTCs in allen drei Vegetationsperioden nach demselben Schema aufgestellt (Abb. 10). Dabei wurden die Monokulturen in der Nähe der Tür positioniert, um diese für nicht-destruktive Erfassungen gut erreichen zu können, die Mischkulturen wurden in der türabgewandten Hälfte der Kammern konzentriert.

Alle Container waren für Untersuchungen oder die monatlichen Düngegaben zugänglich. Hierzu blieb zwischen den Monokulturen ein Mittelgang und rundherum zwischen den Containern und der Kammerfolie mit den Einströmöffnungen ebenfalls ein Gang frei. Letzterer sollte auch verhindern, dass die Container zu dicht an den Einströmöffnungen standen und so schneller austrocknen würden.

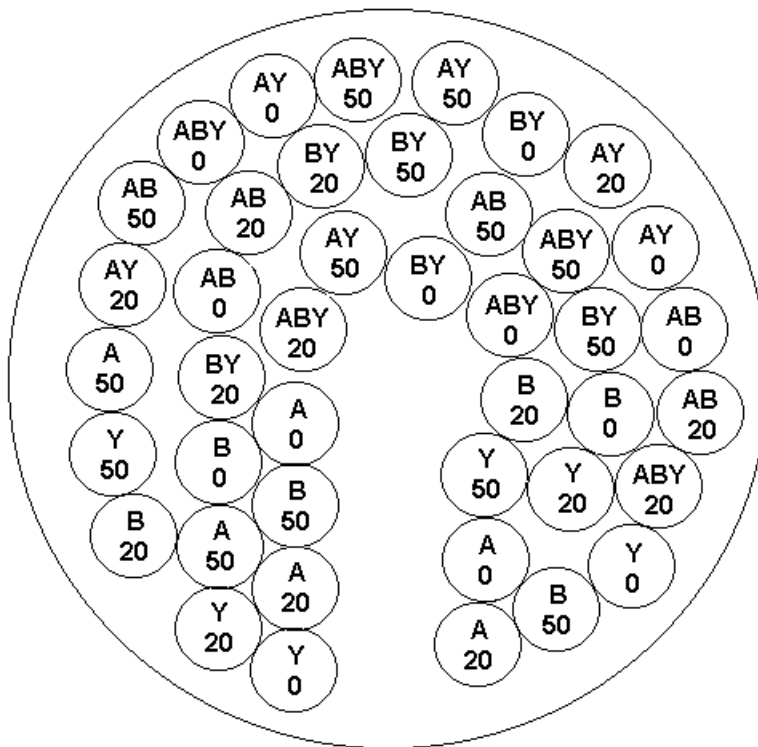


Abb. 10: Stellplan der Container in den OTC-Kammern,
 A: *Arrhenatherum elatius*
 B: *Bromus erectus*
 Y: *Brachypodium pinnatum*
 0, 20, 50:
 0, 20, 50 kg NH₄⁺-N ha⁻¹ a⁻¹

2.4.1 Erfassung der Klimadaten

Über die gesamte, insgesamt 826 Tage umfassende Zeitspanne der Studie (22.5.1995 [Beginn Begasung] bis 30.7.1997 [Ende Schlussernte]), wurden innerhalb und außerhalb einer Referenz-Kammer (OTC Nr. 1) eine Reihe von Klimaparametern erfasst. Die Lufttemperatur (T) und die Relative Luftfeuchtigkeit (RH) wurden zunächst mit Messfühlern der Fa. Reinhardt Messtechnik (Bodenfelde) gemessen, für die Globalstrahlung kam das Gerät CM 11 der Fa. Kipp & Zonen (Niederlande) zum Einsatz. Da sich im am Ende des ersten Versuchsjahres (1995) herausstellte, dass die Messfühler nicht richtig geeicht waren, wurden diese Ende April 1996 gegen Geräte der Fa. Thielß (Göttingen) ausgetauscht. Der Temperaturverlauf des ersten Versuchsjahres konnte mit Hilfe der Angaben des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES ergänzt werden, der ca. 2,5 km nordöstlich der OTC-Anlage in Gießen am Standort „Liebigshöhe“ eine Wetterstation betreibt (Monatlicher Witterungsbericht, 43. Jg. 1995 bis 45. Jg. 1997). Die Datenerfassung erfolgte wie von FANGMEIER et al. (1992) beschrieben. Die Messwerte wurden im Minutenabstand abgespeichert und nachfolgend zunächst zu Stunden- und Tagesmitteln verdichtet, aus welchen wiederum Monatsmittel berechnet wurden.

2.4.2 NH₄⁺-Düngung

Die Topfdüngung mit Ammonium erfolgte während der Vegetationsperiode in monatlichen Gaben von gelöstem Ammoniumsulfat (NH₄)₂SO₄. Die Jahresmenge von 20 bzw. 50 kg NH₄⁺-N ha⁻¹ wurde in zehn gleichgroße Düngeeinheiten unterteilt, von denen im Mai drei, im April und Juni zwei und von Juli bis September jeweils eine gegeben wurden. Die größere Zahl kleinerer Düngergaben ermöglichte eine bessere Ausnutzung durch die Versuchspflanzen (VOGEL 1978). Um eine möglichst gleich-

mäßige Verteilung der Ammoniumgaben in den Töpfen zu erreichen, wurde vor dem Ausbringen die pro Topf vorgesehene Lösungsmenge in einem Glasgefäß mit etwa ¼ l demineralisiertem Wasser verdünnt.

2.4.3 NH₃-Begasung

Während der Vegetationsperioden wurden die Modellkulturen mit NH₃ begast. Die Dosierung erfolgte mit Hilfe eines Massendurchflußreglers aus purem NH₃, das mit N₂ verdünnt wurde. Das solchermaßen verdünnte NH₃ wurde in den Luftstrom der jeweiligen Kammergebläse geleitet und durch diesen gleichmäßig und kontinuierlich in jeder der sechs genutzten OTCs verteilt. Die Überprüfung der angestrebten Konzentrationen in der Umgebungsluft von 0, 20 und 50 µg m⁻³ mittels eines Dasibi Modell 2108 W/NH₃ ergab eine gute Einhaltung der Sollwerte. Aufgrund der Trägheit der NH₃-Messung konnte kein Anschluss an die Taktfrequenz der Datenerfassung hergestellt werden, alternativ wurde ein entsprechender Schreiber verwendet.

An 483 von insgesamt 826 Tagen des Experimentes (entspricht 58 % der Gesamtzeit) war ein Teil der Modellkulturen erhöhten NH₃-Konzentrationen ausgesetzt.

Tab. 3: Begasungszeiträume

NH ₃ -Begasung	Beginn	Ende	Tage
1. Vegetationsperiode	22.5.1995	1.11.1995	163
2. Vegetationsperiode	10.4.1996	29.10.1996	202
3. Vegetationsperiode	3.4.1997	30.7.1997	118

2.5 Schädlingskontrolle

Im Dezember 1995 wurde die oberirdische Biomasse einiger *Bromus*-Pflanzen durch Mausfraß an den (winter-)grünen Blättern minimiert. In drei Töpfen kam es zu stärkeren Schäden, in vier weiteren Töpfen waren die Verluste geringer. Die Mäuse wurden mit Fallen bekämpft. Ein Vergleich der in diesen Töpfen gebildeten Biomasse mit den von Fraßschäden nicht betroffenen Töpfen derselben Behandlungsvariante zum Zeitpunkt der Ernte 1996 ergab jedoch keine deutlichen Abweichungen. Die betroffenen Töpfe wurden daher mitgewertet.

Dies galt ebenso für ebenfalls von Mäusen verursachte Fraßschäden an *Arrhenatherum* im Juni 1996. Hiervon waren ausschließlich Stängel betroffen, durch deren sukzessives Kappen die (Haus-) Mäuse versuchten, an die reifen Karyopsen zu gelangen. Auch in diesem Fall führte eine Bekämpfung mit Fallen zu einer Reduzierung der Schäden.

Im Winterhalbjahr 1996/97 kam es in einer Kammer durch Kaninchenfraß zu einer starken Schädigung der Pflanzen in zwei Töpfen. Betroffen war jeweils ein Monokultur -Topf von *Arrhenatherum* und

Bromus. Während der Vegetationsperiode 1997 bewirkten Engerlinge in zwei Töpfen mit *Arrhenatherum* schwere Fraßschäden. Diese Töpfe gingen weder bei der Sprosstrockenmasse noch bei der unterirdischen Biomasse in die Abschlusswertung ein.

Der in den Kammern auftretende Befall mit Spinnmilben, von dem aufgrund seiner dünneren Blätter (s. 3.2.1.9) v.a. *Arrhenatherum* betroffen war, konnte durch wiederholte Anwendung von *Neudosan* (Fa. Neudorff, Emmerthal) unter Kontrolle gehalten werden. Die Spritzungen erfolgten jeweils in der Dämmerung, um ein Eindringen in das Pflanzengewebe über die Stomata und dadurch Schädigungen der Pflanzen möglichst zu minimieren. Eine Ausbringung von Raubmilben (*Phytoseiulus persimilis* der Fa. Neudorff, Emmerthal) im Mai 1997 führte leider nicht zu dem erhofften Erfolg, vermutlich wegen zu geringer Luftfeuchtigkeit aufgrund des permanenten Luftstroms in den Kammern.

Tab. 4: Zeitübersicht des Experimentes

Datum	Vorgang
19.4.1995	Aussaat <i>Brachypodium pinnatum</i>
24.4. - 2.5.1995	Sieben des Erdbodens, Mischen mit Sand, Einfüllen des Substrates in die Pflanz - container
4.5.1995	Aussaat <i>Bromus erectus</i>
8.5.1995	Aussaat <i>Arrhenatherum elatius</i>
22. - 29.5.1995	Pikierung, bepflanzte Container blieben zum Anwachsen der Pflanzen und eventuellem Nachpikieren zunächst im Freien neben den Kammern stehen
6. - 7.6.1995	Container in die Kammern bzw. auf die Freilandfläche gestellt
22.5.1995	Beginn der NH ₃ -Begasung
7. - 9.6.1995	Installierung der Tröpfchenbewässerung
31.7. - 11.8.1995	1. Ernte der oberirdischen Biomasse der Modellkulturen
1.11.1995	Ende der NH ₃ -Begasung
1.-10.11.1995	Einwinterung der Modellkulturen
25. - 28.3.1996	Auswinterung der Modellkulturen
10.4.1996	Beginn der NH ₃ -Begasung
8.7. - 2.8.1996	2. Ernte der oberirdischen Biomasse der Modellkulturen
29.10.1996	Ende der NH ₃ -Begasung
31.10. - 14.11.96	Einwinterung der Modellkulturen
1. - 3.4.1997	Auswinterung der Modellkulturen
3.4.1997	Beginn der NH ₃ -Begasung
23.6. - 30.7.1997	3. Ernte der oberirdischen Biomasse der Modellkulturen (Schlussernte)
30.7.1997	Ende der NH ₃ -Begasung
31.7. - 8.8.1997	Bestimmung der Wurzelbiomasse

2.6 Wirkungsparameter

2.6.1 Erhebungen auf der Ebene Populationen und Pflanzengemeinschaften

2.6.1.1. Nicht-destruktive Erhebungen

2.6.1.1.1 Phänologie, Wuchshöhe, Anzahl der Triebe pro Pflanze

In allen drei Versuchsjahren wurde während der Vegetationsperiode das Wachstumsverhalten der untersuchten Arten erfasst. In regelmäßigen Abständen (s. Tab. 5) wurde in den Monokulturen an je vier Pflanzen pro Topf verschiedene Wachstumsparameter erfasst: phänologisches Stadium, Wuchshöhe, Anzahl der Triebe pro Pflanze. Hierzu wurden im ersten und zweiten Versuchsjahr immer dieselben Horste untersucht (s. Abb. 6 a: Pflanzen Nr. 1, 4, 8, 11), Phänologie und Höhenwachstum jeweils am weitest-entwickelten Trieb. In der dritten Vegetationsperiode konnten aufgrund der erreichten Dichte der Modellkulturen keine einzelnen Horste mehr unterschieden werden. Daher wurden das phänologische Stadium und die Höhe zufällig ausgewählter Triebe erfasst. Die Zahl der Seitensprosse pro Pflanze konnte nicht mehr erfasst werden.

Tab. 5: Boniturtermine und insgesamt in den verschiedenen Untersuchungsjahren erfasste Zeiträume

Versuchsjahr	1. Bonitur (Mittelwert/Tag des Jahres)	2. Bonitur (Mittelwert/Tag des Jahres)	3. Bonitur (Mittelwert/Tag des Jahres)	4. Bonitur (Mittelwert/Tag des Jahres)	Erfasster Zeit- raum
1995	20.-22.6. (21.6./172.)	6.-10.7. (8.7./189.)	31.7. - 4.8. (2.8./214.) Ernte		42 Tage
1996	15.-19.4. (18.4./109.)	22.-31.5. (27.5./148.)	8.-17.7. (12.7./194.) Ernte	27.8.-2.9. (29.8./242.)	133 Tage
1997	3.4. (3.4./93.)	21.-23.4. (22.4./112.)	1. - 4.6. (2.6./153.)	26.6.-16.7. (8.7./189.) Ernte	96 Tage

Im ersten und zweiten Versuchsjahr wurden an jedem Boniturtermin je vier Pflanzen pro Topf in den Monokulturen, also 16 Pflanzen pro Behandlung untersucht. Im dritten Versuchsjahr erfolgte die Bonitur in den Monokulturen mit je vier Pflanzen pro Topf in wechselnden Kammerparallelen, also acht Pflanzen pro Behandlung. Nur zur Ernte wurden 16 Pflanzen pro Behandlung in Töpfen aus beiden Kammerparallelen bonitiert.

Die phänotypische Entwicklung der Versuchspflanzen wurde mittels eines Schlüssels beurteilt (MOORE & al. 1991, s. Tab. 6). Dabei wurde zwischen drei Phasen unterschieden: 1. der vegetativen Phase, in der die Pflanzen nur Blätter bildeten - gezählt wurden hier nur die Anzahl lebender, voll entfalteter Blätter (d.h. mindestens 50 % grün und Ligula = Blatthäutchen sichtbar). 2. der Elongations -

phase, in der zusätzlich zur Bildung neuer Blätter die blättertragenden Stängel in die Höhe wuchsen. Als Maß diente hier die Anzahl ertastbarer bzw. sichtbarer Stängelknoten. 3. der reproduktiven Phase, die mit der Entwicklung von Rispen bei *Arrhenatherum* und *Bromus* bzw. Ähren bei *Brachypodium* begann und mit der Karyopsenreife endete. Die Anzahl grüner Blätter wurde auch in den Phasen 2 und 3 weiter erfasst.

Bedingt durch die Etablierung der Modellkulturen war der Boniturzeitraum im ersten Versuchsjahr nur relativ kurz. 1996 konnte bereits im Frühjahr begonnen werden, bei der letzten Bonitur Ende August wurde auch das Regenerationswachstum erfasst, insgesamt mit 133 Tagen der längste Zeitraum aller drei Jahre. Im letzten Jahr der Studie wurde die erste Bonitur unmittelbar nach der Auswinterung vorgenommen, die Schlussbonitur bei der abschließenden Ernte.

Tab. 6: Wachstumsphasen und ihre numerischen Indizes nach MOORE & al. 1991, **fett:** vergebene Einstufungen

Wachstumsphase	Index 1995	Index 1996 & 1997	Beschreibung
<u>Vegetativ - Blattentwicklung</u>			
V 0	1,0	1,0	Entwicklung des ersten Blattes
V 1	$(1/N) + 0,9^*$	$(1/N) + 1,0^*$	erstes Blatt voll entfaltet (Ligula sichtbar)
V 2	$(2/N) + 0,9$	$(2/N) + 1,0$	zweites Blatt voll entfaltet
V n	$(n/N) + 0,9$	$(n/N) + 1,0$	n-tes Blatt voll entfaltet
<u>Elongation - Stängелеlongation</u>			
E 0	2,0	2,0	Beginn der Stängелеlongation
E 1	$(1/N) + 1,9$	$(1/N) + 2,0$	erster Knoten ertastbar/sichtbar
E 2	$(2/N) + 1,9$	$(2/N) + 2,0$	zweiter Knoten ertastbar/sichtbar
E n	$(n/N) + 1,9$	$(n/N) + 2,0$	n-ter Knoten ertastbar/sichtbar
<u>Reproduktion Blütenentwicklung</u>			
R 0	3,0	3,0	(boot stage)
R 1	3,1	3,1	Beginn des Infloreszenz-Austritts/ 1. Ährchen sichtbar
R 2	3,3	3,3	Ährchen voll sichtbar/Blütenstandsstiel noch nicht entwickelt
R 3	3,5	3,5	Infloreszenz komplett entwickelt, ebenso Blütenstandsstiel
R 4	3,7	3,7	Austritt der Antheren/Anthese
R 5	3,9	3,9	Post- Anthese/Befruchtung

n: jeweils aktuell vorhandene Anzahl an Blättern bzw. Knoten, N: maximal bei der Art X in einer Vegetationsperiode erreichte Anzahl an Blättern bzw. Knoten. Die Formel wurde ab der zweiten Vegetationsperiode modifiziert, da *Arrhenatherum elatius* jeweils mehr als 10 Blätter bzw. Knoten erreichte, die phänologischen Stadien jedoch weiterhin deutlich abgrenzbar sein sollten.

2.6.1.1.2 Blattentfaltungintervall und Blattlebensdauer

Mögliche Behandlungseffekte auf die Blattentfaltungsrate (Tage/neues Blatt) und die Lebensdauer der Blätter wurden im Mai/Juni 1996 und im April 1997 an Blattpopulationen in den Monokulturen untersucht. Zu Beginn der Untersuchungsabschnitte wurde an einem Tag pro Topf an vier Trieben von verschiedenen Pflanzen zunächst das jeweils jüngste voll entfaltete Blatt gekennzeichnet (Ligula musste sichtbar sein). Als Markierung dienten schmale (37 x 5 mm) Vielzweck-Etiketten (No. 3322 der Fa. Zweckform) die mit einer weiten Schlaufe aus Baumwollgarn versehen und zusammengeklebt wurden (Abb. 11). Die solchermaßen vorbereiteten Anhänger konnten behutsam über die jeweils neu entfalteten Blattspreiten gezogen werden und an deren Basis durch vorsichtiges Zusammenziehen der Garnschlaufe - ohne das Blatt zu beschädigen oder einzuschnüren - relativ gut fixiert werden. Während einer Periode im Frühjahr der Jahre 1996 und 1997 wurden die ausgewählten Triebe täglich auf neu entfaltete Blätter kontrolliert und diese wie beschrieben markiert. Auf den Etiketten wurde mit einem wasserfesten Stift jeweils das Datum der Blattentfaltung vermerkt.



Abb. 11: Markierungsetiketten an der Basis der Blattspreiten bei *Arrhenatherum*

Der Erfassungszeitraum der Blattentfaltung betrug

1996: 18 Tage (135. - 152. Tag = 14. - 31. Mai) bei *Arrhenatherum elatius*

31 Tage (134. - 164. Tag = 13. Mai - 12. Juni) bei *Brachypodium pinnatum*.

Die Blattentfaltungsrates von *Bromus erectus* konnte 1996 nicht mehr erfasst werden, da sich diese Art im Mai bereits größtenteils im Stadium der Rispenbildung befand. Im letzten Versuchsjahr wurde die Wiederholung dieser Untersuchung daher zeitlich vorverlegt:

1997: 22 Tage (98. - 120. Tag = 8. - 30.4. April) bei allen drei Arten.

Blattentfaltungsrates und Blattalter wurden nur in den OTCs untersucht, da bei einem Vorversuch in der Freilandparzelle zu viele Markierungen verloren gingen (Wind).

Um die durchschnittliche Blattlebensdauer der untersuchten Arten und mögliche Einflüsse der Behandlungen zu erfassen, wurden die markierten Blätter etwa alle 10 Tage bonitiert. Bei der Abschätzung des Anteils der nicht-mehr-grünen Blattfläche wurde zwischen Nekrosen (senescente Teile des Blattes) und Chlorosen (gelbe Blattpartien) unterschieden. Nach DIEMER et al. (1992) ist das Ende der funktionalen Lebensdauer eines Blattes erreicht, wenn 10 % der Blattfläche nekrotisch oder 25 % chlorotisch sind (die Gesamtlebensdauer endet mit 100 % Blattseneszenz).

2.6.1.1.3 Fotografische Dokumentation der Bestandesstruktur

Zur ergänzenden Dokumentation der Behandlungseffekte wurden pro Art neun zufällig ausgewählte Monokultur-Bestände am 10.6.1997 fotografiert (Abb. 47 - 49). Die Töpfe wurden dazu vor schwarzen Fotokarton mit Höhenmarkierungen gestellt, die Pflanzen wurden für die bessere Vergleichbarkeit notwendig mit einem quergespannten Faden gestützt.

2.6.1.1.4 Vertikale Strahlungsverteilung in den Monokultur-Beständen (PAR-Profile)

Zur Erfassung der Behandlungseffekte auf die vertikale Verteilung der Photosynthetisch Aktiven Strahlung (PAR) in den Monokultur-Beständen wurden an zwei wolkenlosen Strahlungstagen im Juni 1997 (4.6. und 10.6.) an zufällig ausgewählten Töpfen PAR-Profile aufgenommen. Hierzu wurde ein Quantum-Sensor (Fa. Li-Cor, Lincoln, USA) genutzt, der an einem 30 cm langen und 0,3 cm dicken Holzstab befestigt wurde und mit einem Millivoltmeter verbunden war. Mit Hilfe des Sensors wurde die photosynthetische Photonenflussdichte entlang eines vertikalen, im Substrat befestigten Markierstabes zunächst über dem Bestand (100 %), dann in 10 cm-Schritten abwärts bis 7 cm (Schnitthöhe der Vorjahre) und 2 cm (Höhe der Messzelle) über dem Boden gemessen, pro Topf fünf Wiederholungen. Die im Bestand erfassten Werte wurden jeweils zur Strahlung über dem Bestand in Beziehung gesetzt. Für die Dauer der Messungen wurden die Töpfe vor die OTCs ins volle Sonnenlicht gestellt.

2.6.1.2 Destruktive Erhebungen

2.6.1.2.1 Sprosstrockengewicht, Bestandesstruktur

Um die Versuchsbedingungen denen eines einschürig genutzten Halbtrockenrasens anzunähern, wurden die Pflanzengemeinschaften einmal jährlich während der Vegetationsperiode sieben cm über dem Boden geschnitten.

Die Ernte der oberirdischen Biomasse erfolgte im ersten Versuchsjahr vom 31. Juli bis 11. August 1995, im zweiten Versuchsjahr vom 8. Juli bis 2. August 1996 und im dritten Versuchsjahr vom 26. Juni bis 30. Juli 1997 (Schlussernte). In allen Versuchsjahren wurden dabei zunächst die Monokulturen geschnitten, in der Reihenfolge *Arrhenatherum elatius*, *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, anschließend in zufälliger, über alle Kammern verteilter Auswahl die Mischkulturen. In den ersten beiden Versuchsjahren wurde bei den Monokulturen die Biomasse einer Topfhälfte (sechs Pflanzen) unmittelbar nach dem Schnitt für biochemische Analysen eingefroren. Die Erträge pro Pflanze bzw. pro Topf wurden in diesen Jahren entsprechend aus der ermittelten Biomasse der zweiten Topfhälfte berechnet. Die Biomasse aus den Mischkulturen konnte im vollen Umfang für die Ertragsermittlung genutzt werden. Bei den ersten beiden Ernten wurden die Pflanzenteile bis zu einer Stoppelhöhe von sieben cm über dem Boden stehengelassen. Diese Schnitttiefe gewährleistete insbesondere bei Horstpflanzen wie *Arrhenatherum elatius* und *Bromus erectus* eine gute Regeneration nach der Mahd (SCHIEFER 1993). Die Ernte erfolgte jeweils in Höhenstufen a 10 cm, die Biomasse unterhalb der Schnitttiefe 7 cm wurde bei der Schlussernte separat ermittelt. Bei allen drei Ernten wurden grüne und senescente Blätter sowie Stängel in den Höhenchargen getrennt, dies unterblieb lediglich bei der Schlussernte in den Mischkulturen. Um die Transpirationsverluste bis zur Ermittlung des Frischgewichtes bzw. der Blattfläche während der zeitaufwendigen Trennung möglichst klein zu halten, wurden die grünen Blätter in handelsüblichen Gefriertüten gesammelt.

Die in der dritten Vegetationsperiode stark zugenommene Verzahnung der Arten in den Mischkulturen machte es im Unterschied zu den Vorjahren zudem notwendig, bei der Schlussernte zunächst alle Sprosse eines Topfes direkt an der Bodenoberfläche abzuschneiden, um diese dann nach Arten getrennt mit Hilfe von auf den Labortischen aufgezeichneten Messskalen in die einzelnen Höhenchargen aufzutrennen. Die Fraktionen wurden in Papiertüten 48 Stunden bei 80 °C schonend getrocknet, unmittelbar vor dem Wiegen des Trockengewichtes wurden sie erneut mindestens 4 h getrocknet.

2.6.1.2.2 Blattflächenmessungen

Zur Bestimmung der Blattfläche der grünen Blätter wurde ein Blattflächenmessgerät eingesetzt (Fa. Li-Cor, Lincoln, USA, Model LI-3000 A). Die Blattflächenmessung erfolgte ebenfalls in Höhenstufen a 10 cm, die Blattfläche in der untersten Höhenstufe (bis 7 cm über dem Erdboden) konnte bei der Schlussernte ebenfalls erfasst werden.

Die Blattfläche der grünen Blätter wurde 1996 und 1997 nur in den Monokulturen ermittelt. In den

Fraktionen mit mehr als 2 g (FG) grüner Blätter erfolgte die Messung an etwa 1 g (FG) zufällig ausgewählter Blätter. Die Ergebnisse wurden anschließend auf die gesamte Blattmenge hochgerechnet.

2.6.1.2.3 Bestimmung der Wurzelbiomasse

Nach Ernte der gesamten oberirdischen Biomasse in der dritten Vegetationsperiode wurden die Monokultur-Töpfe zunächst bis zum Abschluss der Ernte bei 5 °C im Kühlraum gelagert. Von 2/3 der Monokultur-Töpfe wurde die unterirdische Biomasse ermittelt (NH_3 0 und $50 \mu\text{g m}^{-3}$ über alle NH_4^+ -Varianten). Dazu wurde zunächst jeweils der gesamte Topfinhalt in eine Haushaltsklappbox überführt, die mit einem handelsüblichen Fliegennetz (1 x 1,5 mm Maschenweite) ausgelegt war. Unter fließenden Wasser konnte dann der Großteil des Substrates von der Biomasse getrennt werden. Die so gewonnenen Proben wurden im Labor weiter über Sieben (0,4 mm) behutsam gereinigt, bis keine Steine u.ä. mehr vorhanden waren. Anschließend wurden die Proben 48 h bei 80 °C getrocknet und gewogen. In den Mischkulturen wurde keine unterirdische Biomasse ermittelt, da eine artspezifische Trennung der Wurzeln in einem überschaubaren Zeitrahmen nicht möglich war.

2.6.2 Ökophysiologische Erhebungen

2.6.2.1 Gaswechsellmessungen

In der zweiten und dritten Vegetationsperiode wurden jeweils zu einem Zeitpunkt vor der jährlichen Ernte der oberirdischen Biomasse stichprobenartige Messungen des Gaswechsels der Versuchspflanzen mit Hilfe eines tragbaren Porometers der Firma Li-Cor, Lincoln, USA (Modell LI-6200) durchgeführt.

Das Messprinzip des Porometers beruht auf der Erfassung der CO_2 -Konzentration in einem Infrarot-Gasanalysator (IRGA). Parallel dazu werden Luft- und Blatttemperatur, photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) und Gasflüsse gemessen. Schematisch könnte das Gerät als Kammer (Küvette) mit einem äußeren, geschlossenen Kreislauf beschrieben werden (LI-6200 Technical Reference [1990] Li-Cor), in dem ein Luftvolumen von 412 cm^3 zirkuliert einschließlich des Volumens der Küvette. Für die Dauer der Messungen wurden ein oder zwei Blattspreiten in die Küvette eingespannt (Abb. 12). Während dieser Zeit wurde der Luft in der Küvette durch die Photosynthese CO_2 entzogen und durch die Transpiration Wasserdampf freigesetzt. Aus der Geschwindigkeit der Abnahme der CO_2 -Konzentration errechnet das Gerät die Photosyntheserate A, wobei Korrekturen für Luftdruck, Temperatur, Wassergehalt und den Fluss durch die Trocknungseinheit berücksichtigt werden. Es wird davon ausgegangen, dass die Luft, die die Kammer verlässt, dieselben Eigenschaften hat wie die Luft in der Kammer, in der Luft- und Blatttemperatur sowie die relative Luftfeuchte ermittelt werden.

Die Luft innerhalb der Küvette wird mit einem kleinen Propeller stark verwirbelt, um den Grenzschichtwiderstand möglichst gering zu halten.

Ein Teil des Gasflusses durch den äußeren Kreislauf kann durch eine Trocknungseinheit mit Silikagel

geleitet werden. Auf diese Weise wird die der Luft durch die Transpiration der eingespannten Blätter zugeführte Menge an Wasserdampf wieder entzogen, wodurch die Messung bei annähernd konstanter Luftfeuchte erfolgen kann. Aus dem Fluss durch die Trocknungseinheit und der trotzdem auftretenden geringen Veränderung der Luftfeuchtigkeit im Porometer wird die Transpirationsrate E berechnet.

Das Gerät berücksichtigt bei seinen Berechnungen Korrekturen für den Gerätezustand (Qualität der Trocknungseinheit, Adsorption, Gasanalysator und Flussmesser) und die Systemvolumina (Gesamtvolumen, Volumen der Gasanalysatoren).

Die auf diese Weise ermittelten Photosynthese- und Transpirationsraten sind die Basis für die Berechnung der stomatären Leitfähigkeit und der interzellulären CO_2 -Konzentration nach VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981) und WELLES (1986).

Die Blattspreiten der drei untersuchten Blätter unterschieden sich bezüglich der Stomataverteilung. Nur die Blätter von *Arrhenatherum elatius* waren amphistomatisch, *Bromus erectus* hatte dagegen etwa 95 % seiner Stomata auf der Blattoberseite, *Brachypodium pinnatum* war sogar ausschließlich epistomatisch. Für die Korrektur der stomatären Leitfähigkeit nach WELLES (1986) wurde bei *Arrhenatherum* eine Stomataratio von 0,5 verwendet, für beide Halbtrockenrasenarten ein Wert von 1,0.

Eine ausführliche Beschreibung der Messprinzipien des Porometers findet sich bei FIELD, BALL & BERRY (1989) sowie in PEARCY, SCHULZE & ZIMMERMANN (1989).

Zu Beginn einer Messperiode wurde der CO_2 -Gasanalysator mit einem Eichgas bekannter CO_2 -Konzentration geeicht. Täglich wurde vor Beginn der Messungen der Inhalt der Trocknungseinheit gewechselt (Magnesiumperchlorat) sowie die Dichtigkeit des Gerätes, der Gasflussmesser und die Qualität des Trocknungsmittels überprüft.

Im zweiten Versuchsjahr (1996) erfolgten die Gaswechsellmessungen an sechs Tagen überwiegend in der ersten Junihälfte (159. bis 169. Tag des Jahres: 7., 10., 11., 13., 14. und 17.6.1996), etwa drei Wochen vor Beginn der Ernte am 8.7.96. Phänologisch befand sich *Bromus* zu dieser Zeit im Stadium der Reproduktion, *Brachypodium* in der Elongationsphase und *Arrhenatherum* im Übergang zwischen diesen Entwicklungsphasen (s. 3.2.1.1). Im dritten Versuchsjahr wurden die Messungen an zwei Tagen in der 2. Junihälfte (170 und 180 Tag des Jahres: 19. und 29.6.1997) unmittelbar vor bzw. nach Beginn der Schlussernte am 26.6.97 durchgeführt. Die phänologischen Entwicklungsstadien der Versuchspflanzen entsprachen bei *Bromus* und *Brachypodium* denen des Vorjahres, *Arrhenatherum* befand sich zum Zeitpunkt der Messungen im dritten Versuchsjahr in der Reproduktionsphase.

Die Pflanzen standen während der Messungen in den Open-Top-Kammern (Abb. 12). Für die Gaswechsellmessungen wurden vollausgewachsene (d.h. Ligula ausgebildet), nicht senescente Einzelblätter von Pflanzen aus den Monokulturen aller drei Arten verwendet. Es wurde versucht, an den jeweiligen Messtagen den Gaswechsel einer Reihe ausgewählter Blattspreiten zu unterschiedlichen Zeitpunkten wiederholt zu messen. Zu diesem Zweck wurden diese Blattspreiten mit farbigen Markierungen analog der beim Blattalter verwendeten Kennzeichnungen versehen. Die Pflanzen einer Art in

den Open-Top-Kammern unterschiedlicher NH_3 -Konzentrationen wurden nach Möglichkeit unmittelbar hintereinander gemessen. Es wurden solche Blätter ausgewählt, die ein gutes Angebot an photosynthetisch aktiver Strahlung nutzen konnten, d.h. nicht durch andere Pflanzenteile beschattet waren. Für die Dauer der Messungen wurden die Blätter der aktuellen Sonnenstrahlung voll ausgesetzt. Wo dies zum Zeitpunkt der Messungen am Standort der Pflanzcontainer nicht möglich war z.B. aufgrund zeitweiliger Beschattung durch Teile des Kammergestells, wurden die Container auf einen Hocker gestellt. Die Untersuchungen fanden bevorzugt an Strahlungstagen statt, an einigen der



Abb. 12: Gaswechselfmessung mit dem tragbaren Porometer LI-6200. Die Messküvette wurde mittels eines Laborstativs so fixiert, dass ein zu messendes Blatt gut eingespannt werden konnte. Während der eigentlichen Messung war die Open-Top-Kammer geschlossen (13.6.1996, Topf Nr. 176, Kammer 3, NH_3 -Konzentration $50 \mu\text{g m}^{-3}$).

Messtage herrschte aber auch zeitweise Bewölkung. Zu Beginn der Messungen um etwa 8.00 Uhr morgens war die PAR ebenfalls noch gering. Im Zuge der Datenauswertung (s. 2.6.2.2) wurden jedoch alle Datensätze mit einer $\text{PAR} < 800 [\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}]$ verworfen. Die Messungen wurden von ca. 8.00 Uhr bis ca. 13.00 Uhr durchgeführt.

Die Messküvette wurde vor Beginn der Messungen in der jeweiligen Open-Top-Kammer akklimatisiert (Temperatur, Luftfeuchte, CO_2 -Konzentration). Zeigte das Gerät eine stabile CO_2 -Konzentration an, wurden ein oder zwei Blätter eingespannt und durch Regulierung des Gasflusses durch die Trocknungseinheit eine konstante Luftfeuchte eingestellt. Nach Einspannen des Blattes bzw. der Blätter (Abb. 13) wurde erneut gewartet, bis die CO_2 -Konzentration im zu diesem Zeitpunkt wieder offenen System keine Schwankungen mehr aufwies. Dann wurde in rascher Folge zunächst die Zuleitung zur Trocknungseinheit geöffnet und das System geschlossen. Wenn das CO_2 -Signal langsam und kontinuierlich fiel, wurden vier Einzelmessungen durchgeführt. Zur Ermittlung der Assimilationsrate wurde

die Zeit gemessen, in der die CO_2 -Konzentration in der Küvette um $4 \mu\text{l/l}$ abfiel (bei bewölkten Wetter $2 \mu\text{l/l}$). Für die vier Einzelmessungen war das Blatt etwa fünf Minuten in der Küvette eingespannt.



Abb. 13: Gaswechselformung an einem in die Messkuvette des LI-6200 eingespannten Blatt von *Brachypodium pinnatum* (14.6.1996, Topf Nr. 181, Kammer 3, NH_3 -Konzentration $50 \mu\text{g m}^{-3}$).

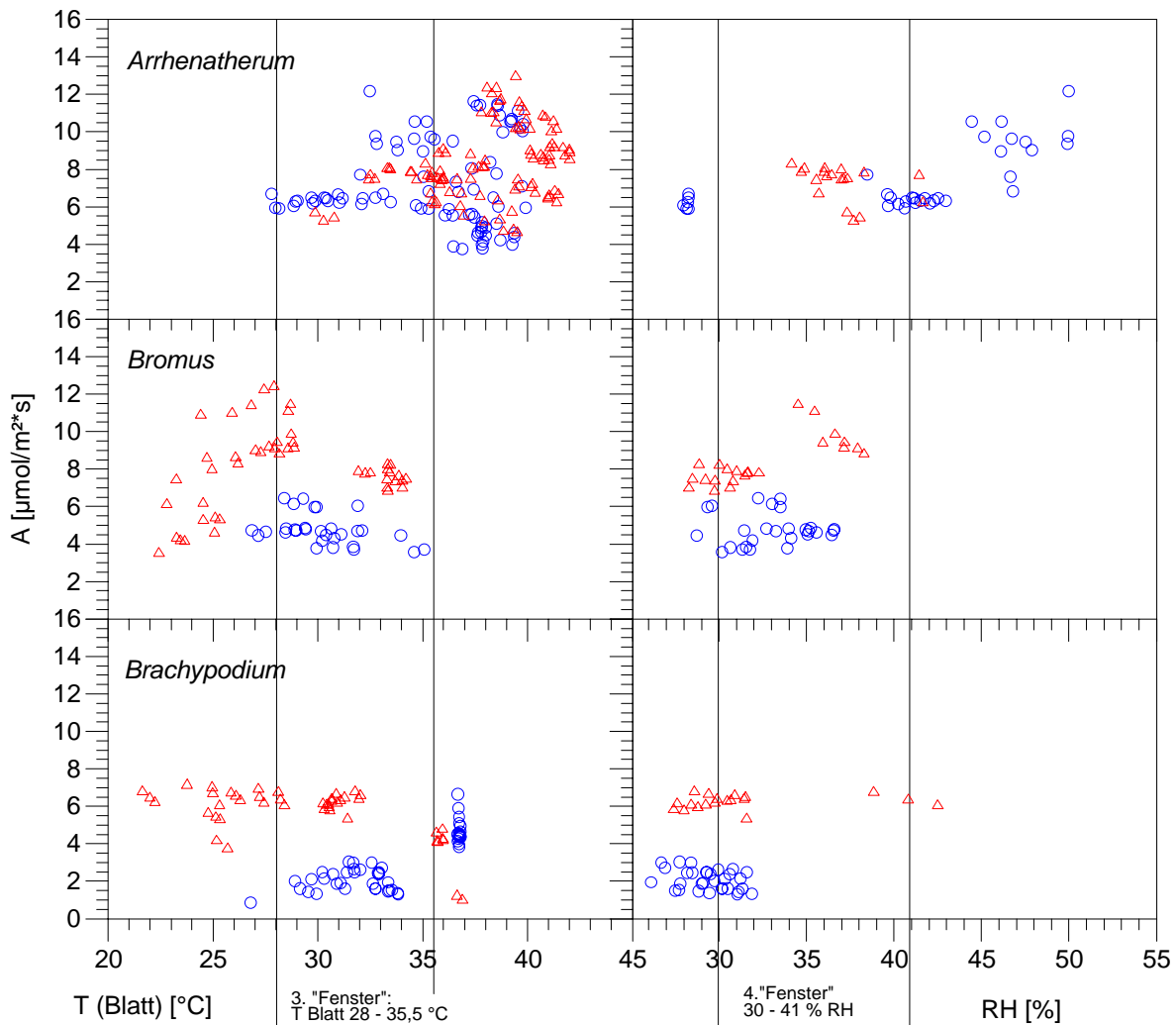
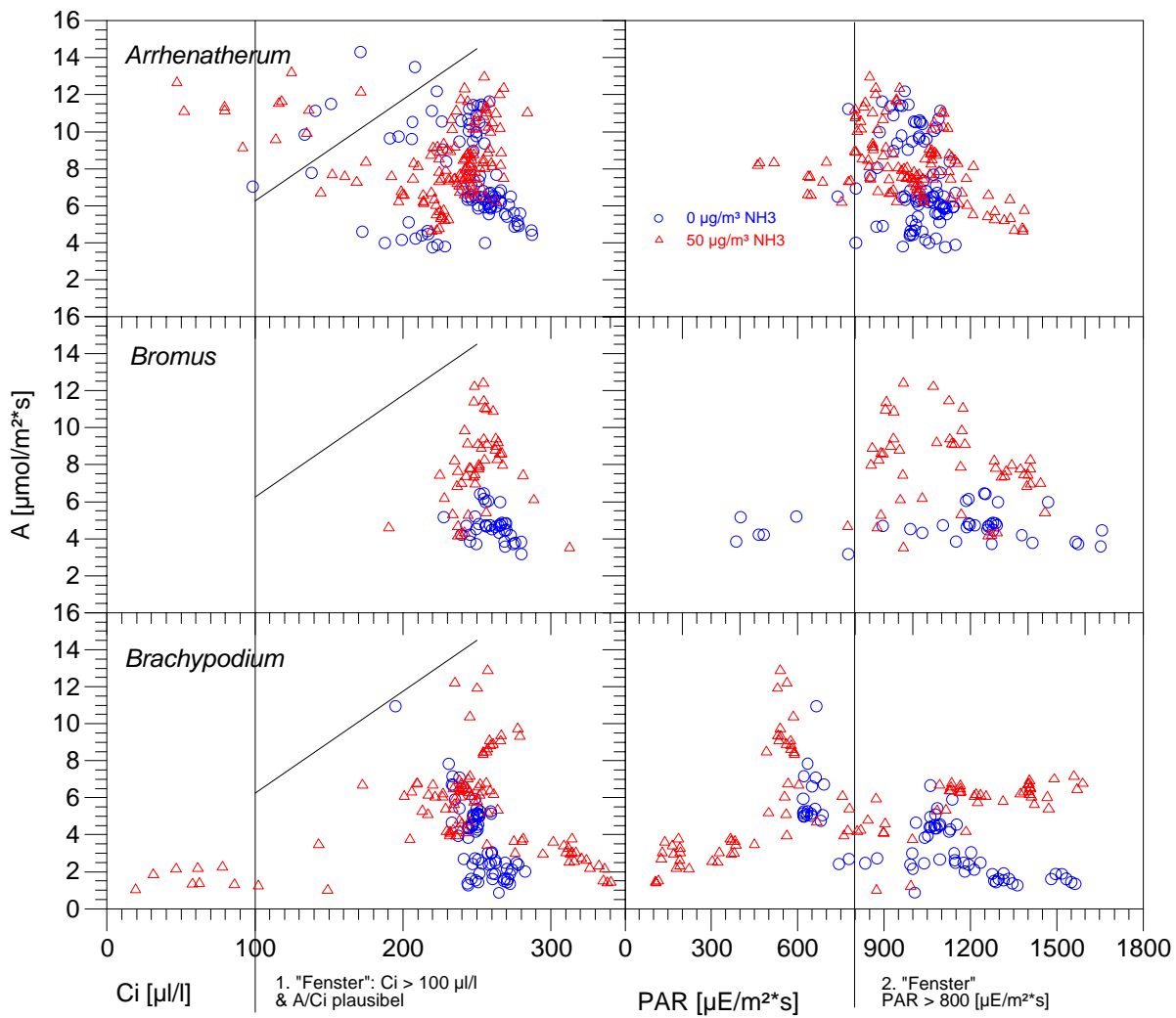
2.6.2.2 Auswertung der Gaswechselformungen

2.6.2.2.1 Datenauswertung zweites Versuchsjahr (1996)

Aus dem zweiten Versuchsjahr lagen für *Arrhenatherum* insgesamt 94 Datensätze von Pflanzen aus Kontrollkammer ohne NH_3 -Anreicherung und 129 Datensätze von Pflanzen aus Kammern mit einer NH_3 -Konzentration von $50 \mu\text{g m}^{-3}$ vor. Der Gaswechsel von *Bromus* wurde 36 bzw. 48 mal gemessen, bei *Brachypodium* waren es 70 bzw. 104 Datensätze (Tab. 7). Jede Einzelmessung lieferte Daten für die Gaswechselformparameter Nettoassimilation (A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]), Transpiration (E [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) und stomatäre Leitfähigkeit (g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]).

Die Gesamtzahl dieser Datensätze war jedoch bezüglich verschiedener Parameter relativ inhomogen. Um die tatsächlichen Behandlungseffekte auf den Gaswechsel möglichst von anderen Einflussgrößen zu trennen, musste daher eine Auswahl erfolgen.

Abb. 14 a – d (Seite 53): Datenauswertung zweites Versuchsjahr (1996). Auswahl von Gaswechselformungen in vier aufeinanderfolgenden Schritten: 1. $C_i > 100 \mu\text{l/l}$ & A/C_i -Verhältnisse plausibel, 2. $\text{PAR} > 800 [\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}]$, 3. T (Blatt) $28 - 35,5 \text{ }^\circ\text{C}$, 4. RH $30 - 41 \%$



Als erstes erfolgte für alle Einzelmessungen eine Plausibilitätsanalyse der Verhältnisse von Netto-photosyntheserate (A) zu CO₂-Konzentration im Blattinnern (C_i) (Abb. 14 a). Diejenigen Einzelmessungen, bei denen relativ niedrige C_i-Werte mit hohen Assimilationsraten verbunden waren bzw. die C_i-Konzentration unter 100 [µl/l] lag, wurden verworfen. Dies traf bei *Arrhenatherum* auf insgesamt 18 Datensätze zu, bei *Brachypodium* waren es acht (1. „Fenster“). Die verbleibenden Datensätze differierten bezüglich der jeweils herrschenden Umweltbedingungen, bei denen die Gaswechsellmessungen durchgeführt wurden z.T. sehr stark (Abb. 14 b). In mehreren aufeinanderfolgenden Schritten („Fenster“ 2 - 4) wurden diejenigen Gaswechsellmessungen ausgewählt, die unter relativ ähnlichen Umweltbedingungen entstanden.

Im zweiten Versuchsjahr schwankte die zum Zeitpunkt der Messungen jeweils registrierte photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) bei *Arrhenatherum* zwischen ca. 400 und 1400 [µE m⁻² s⁻¹], bei *Bromus* zwischen ca. 400 und 1700 und bei *Brachypodium* zwischen ca. 100 und 1600 (Abb. 15).

Tab. 7: Gaswechsellmessungen zweites Versuchsjahr (1996): Anzahl der insgesamt vorliegenden Datensätze (0. „Fenster“) und ihre Zahlen im Verlauf des mehrstufigen Auswahlverfahrens (1. bis 4. „Fenster“) anhand des A/C_i-Verhältnisses und verschiedener Umweltparameter

	<i>Arrhenatherum elatius</i>		<i>Bromus erectus</i>		<i>Brachypodium pinnatum</i>	
NH ₃ [µg m ⁻³]	0	50	0	50	0	50
0. „Fenster“ (alle Datensätze)	94	129	36	48	70	104
1. „Fenster“ (A/C _i plausibel)	88	117	36	48	70	96
2. „Fenster“ (PAR > 800 [µE m ⁻² s ⁻¹])	86	103	30	47	50	45
3. „Fenster“ (T Blatt 28 - 35,5 °C)	34	19	27	23	31	19
4. „Fenster“ (RH 30 - 41 %)	7	17	24	17	12	8
% der Ausgangsdaten	7,4	13,2	66,7	35,4	17,1	7,7

Um nur solche Messungen zu berücksichtigen, die bei einem guten Strahlungsangebot gemacht wurden, wurden alle Datensätze mit einem PAR < 800 [µE m⁻² s⁻¹] verworfen. Dies traf bei *Arrhenatherum* auf insgesamt 16 Datensätze zu, bei *Bromus* waren es sieben und bei *Brachypodium* 71 Datensätze (2. „Fenster“).

Im Falle der Blatttemperatur (T Blatt) zeigten sich bei der Datenauswertung Differenzen zwischen den Arten bezüglich der Temperaturbereiche aus denen Messungen vorlagen (Abb. 14 c). Um die Reaktionen der untersuchten Arten auf die NH₃-Exposition vergleichen zu können, musste daher auch hier eine Auswahl erfolgen. Es wurde ein mittlerer Temperaturbereich ausgewählt, in dem für alle drei Arten Messungen vorlagen. Alle Messungen mit einer Blatttemperatur unter 28 °C und über 35,5 °C

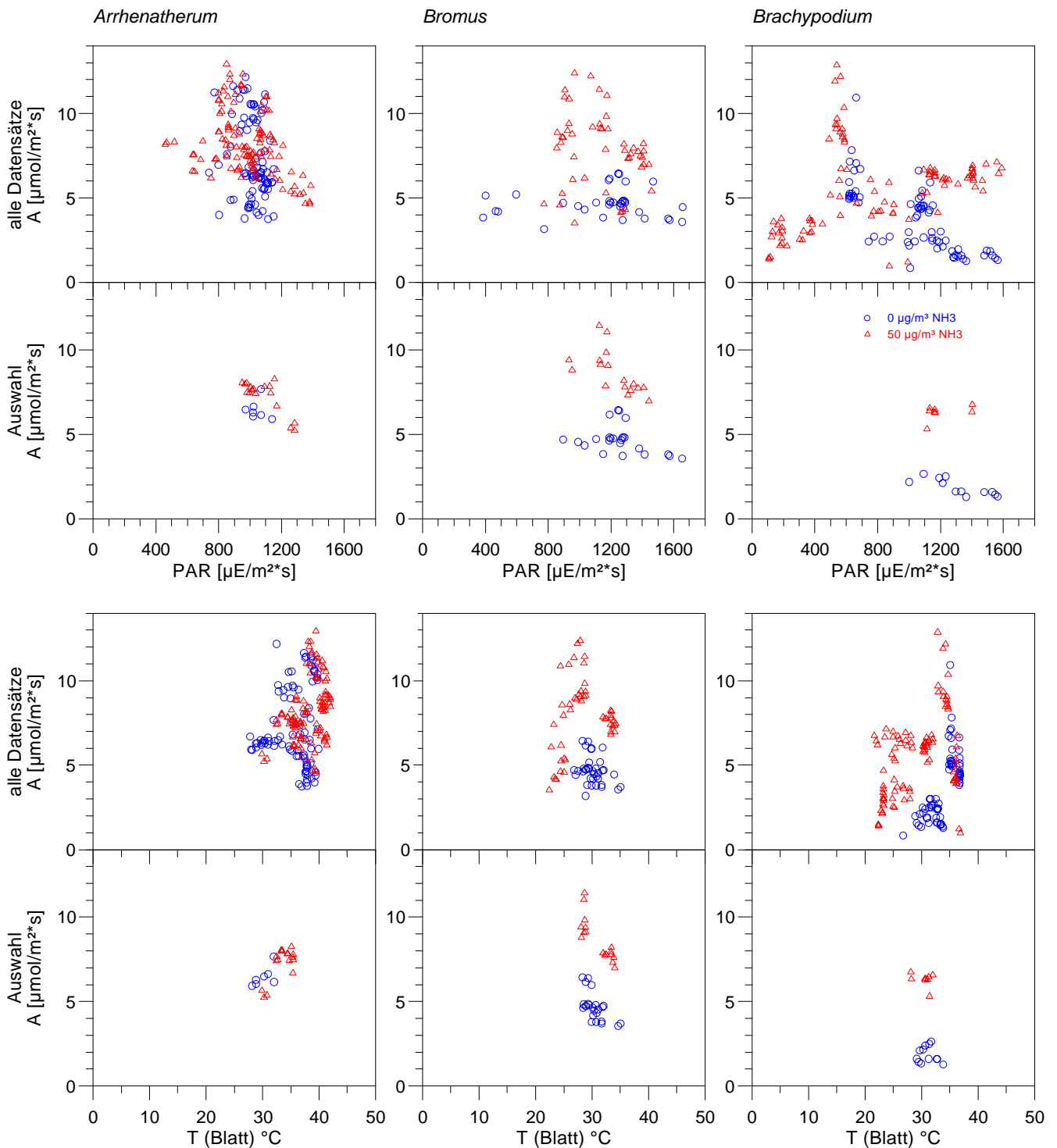


Abb. 15: Gaswechselformen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher Strahlung und Blatttemperatur. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung

wurden verworfen. Dies traf bei *Arrhenatherum* auf 136 Datensätze zu, bei *Bromus* waren es 24 und bei *Brachypodium* 45 Datensätze (3. „Fenster“).

Auch bei der relativen Luftfeuchtigkeit (RH), die bei *Bromus* am geringsten und bei *Brachypodium* am stärksten schwankte, wurde mit 30 - 41 % RH ein mittlerer Bereich ausgewählt (14 d). Alle Daten-

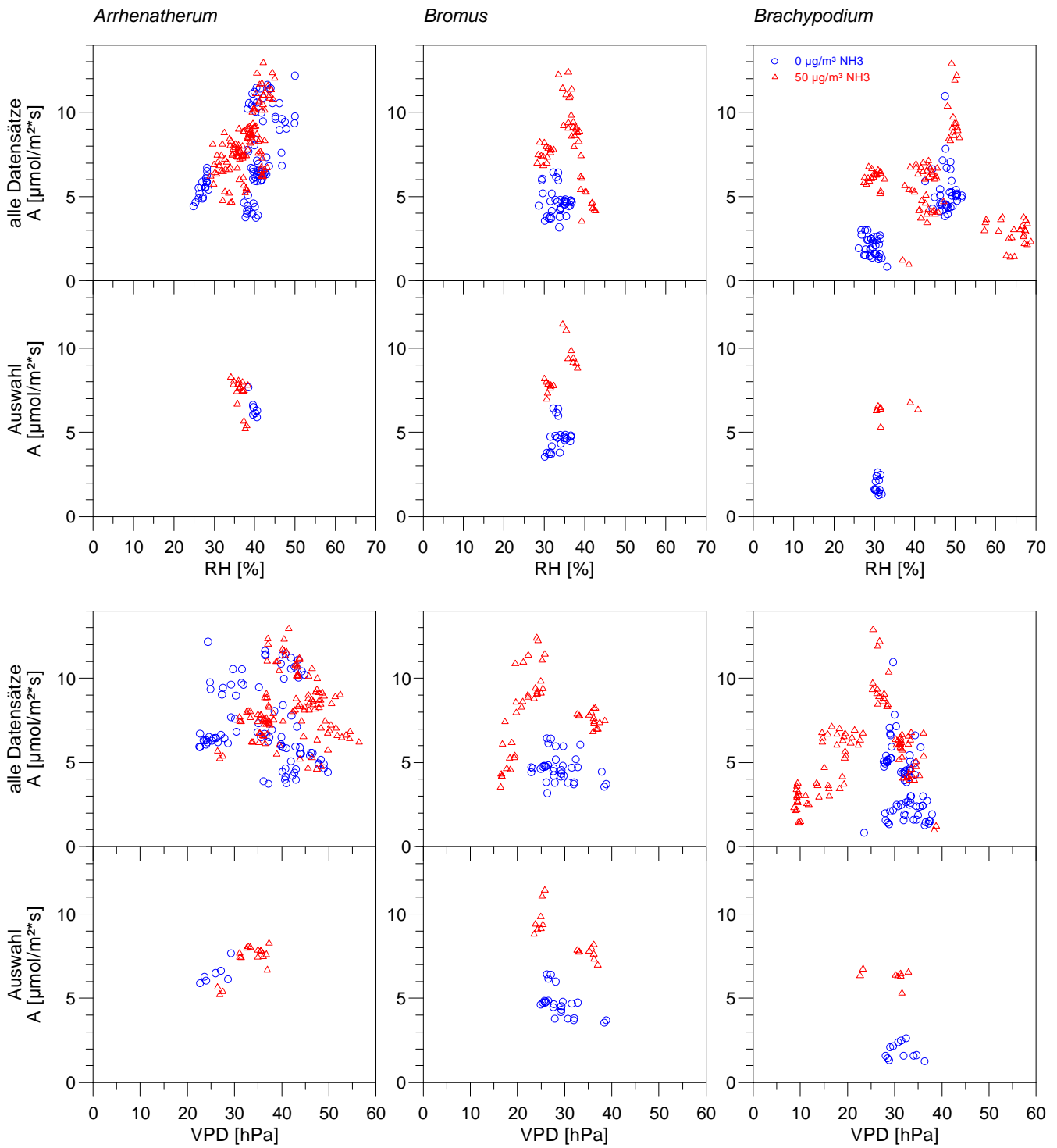


Abb. 16: Gaswechselformen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher relativer Luftfeuchtigkeit und differierendem Wassersättigungsdefizit. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung

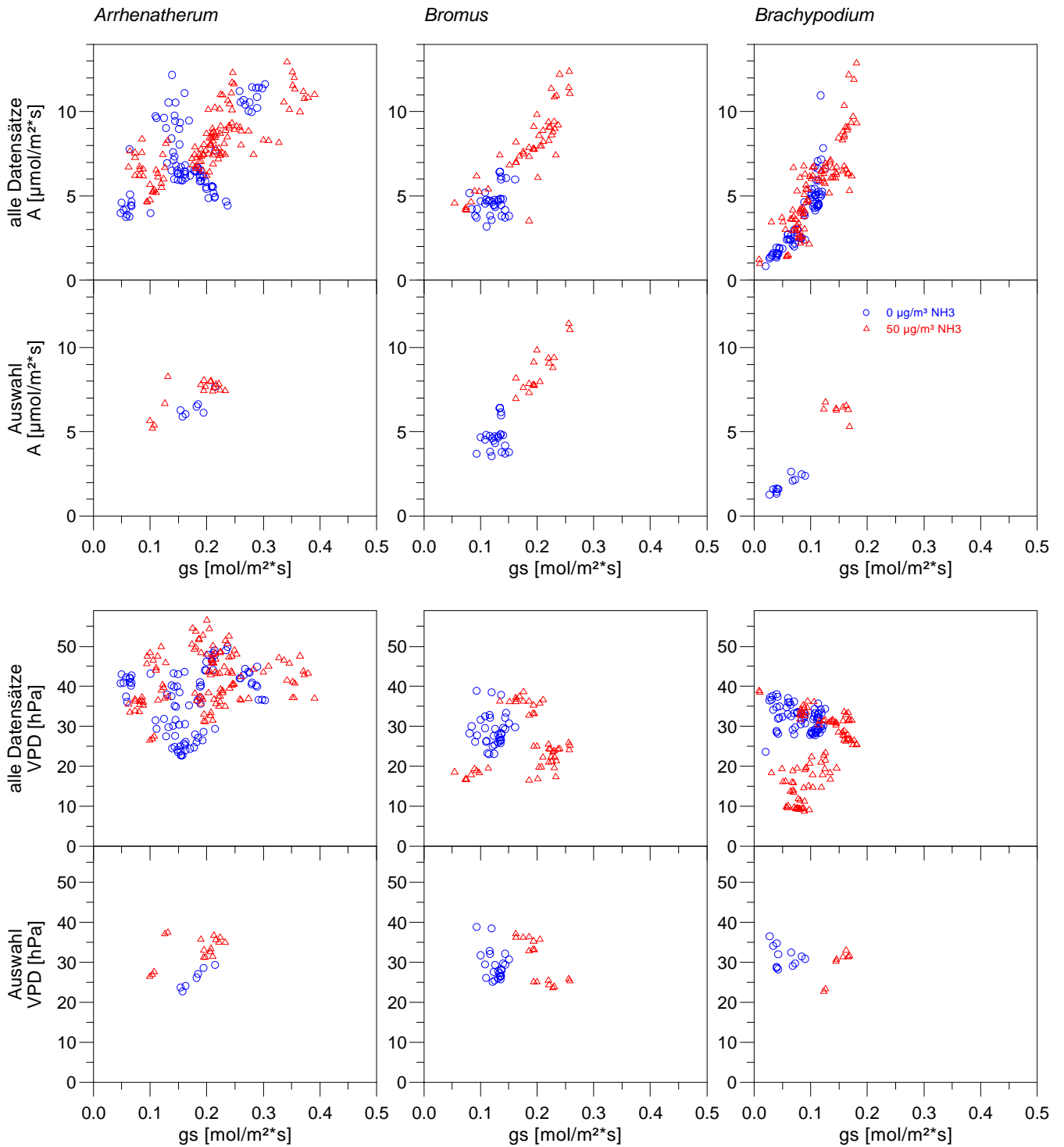


Abb. 17: Gaswechselformen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der stomatären Leitfähigkeit der drei Arten bei unterschiedlichen Nettoassimilationsraten und differierendem Wasserdampfdruckdefizit ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck). Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung

sätze, auf die dies nicht zutraf, wurden verworfen. Dies waren bei *Arrhenatherum* 29 Datensätze, bei *Bromus* neun und bei *Brachypodium* 30 Datensätze (4. „Fenster“).

Am Ende des vierstufigen Auswahlverfahrens verblieben somit bei *Arrhenatherum* 7 bzw. 17 Datensätze (ohne/mit NH₃-Exposition), bei *Bromus* 24 bzw. 17 und bei *Brachypodium* 12 bzw. 8 Datensätze, deren A/Ci-Verhältnisse als plausibel gelten konnten und die unter ähnlichen Umweltbedingungen gemessen wurden. Eine vollkommene Angleichung konnte jedoch nicht erreicht werden. So unterschied sich das während der Gaswechselfmessungen bei *Arrhenatherum* registrierte mittlere Wasserdampfdruckdefizit VPD ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck) auch nach der Datenauswahl noch von demjenigen bei *Bromus* und *Brachypodium* (Abb. 107) - in den Kontrollen war das VPD zwischen 10 und 20 % niedriger ($P < 0.01$, LSD-Test a b), unter NH₃-Exposition etwa 10 % höher (tendenziell).

In Abb. 15 - 17 wurden die gemessenen Nettophotosyntheseraten gegen die Umweltparameter Strahlung, Blatttemperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Wassersättigungsdefizit sowie gegen die stomatare Leitfähigkeit aufgetragen - zunächst unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter jeweils nach der erfolgten Filterung.

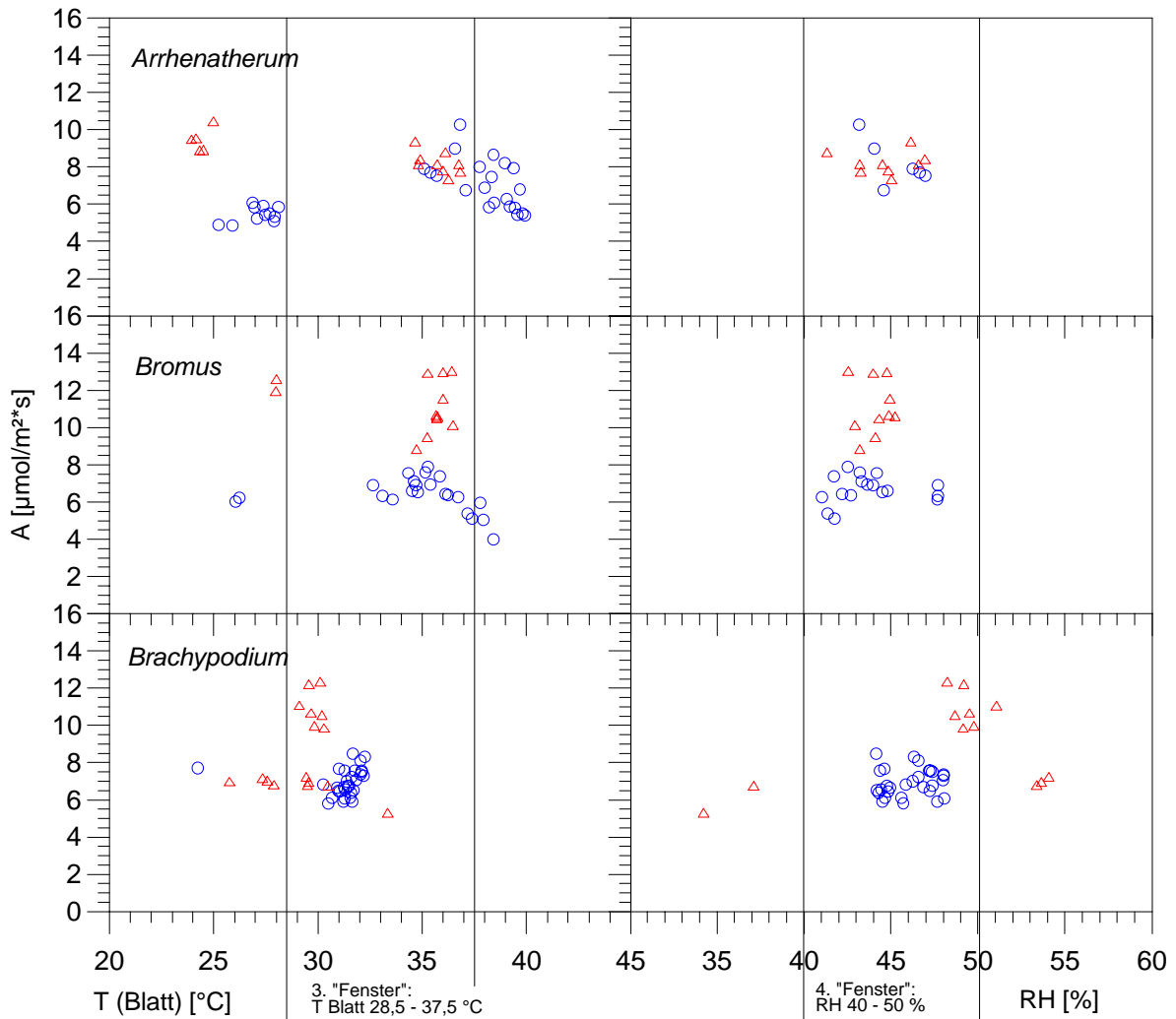
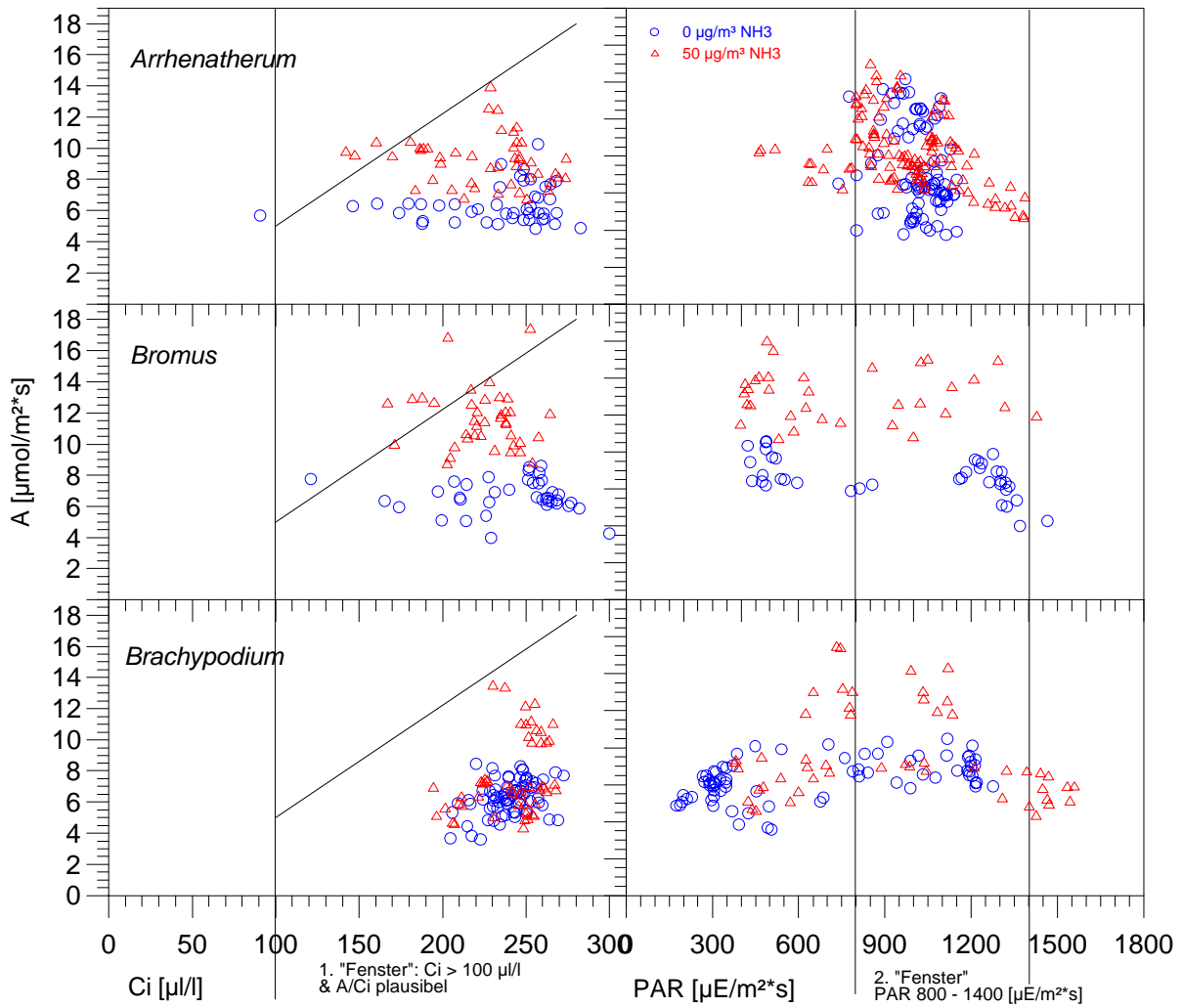
2.6.2.2.2 Datenauswertung drittes Versuchsjahr (1997)

Die Datensätze des dritten Versuchsjahres wurden analog zu denen des Vorjahres in mehreren aufeinanderfolgenden Schritten („Fenster“ 1 - 4) gefiltert. Da die Umweltbedingungen, unter denen die Messungen stattfanden, von denen des Vorjahres abwichen, wurden bei den Umweltfaktoren PAR, T (Blatt) und RH Modifikationen der Auswahlkriterien vorgenommen.

Zunächst wurden jedoch die A/Ci-Verhältnisse geprüft (Abb. 18 a). Bei *Arrhenatherum* mussten fünf Datensätze verworfen werden, bei *Bromus* waren es sieben (1. „Fenster“ - vgl. Tab. 8). Wie im Vorjahr differierte die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) der verbleibenden Datensätze z.T. sehr stark. Da nur von zwei Arten (*Arrhenatherum* und *Brachypodium*) und von diesen auch nur aus Kammern mit NH₃-Exposition Datensätze vorlagen, deren PAR über 1400 [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$] lag, musste bei der Datenauswahl im Gegensatz zum Vorjahr zusätzlich eine obere Begrenzung erfolgen (Abb. 18 b). Die PAR von 43 Datensätzen bei *Arrhenatherum*, 37 bei *Bromus* und 80 bei *Brachypodium* lag außerhalb des 2. „Fensters“ (PAR 800 - 1400 [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]).

Bei der Blatttemperatur (T Blatt) wurde der Bereich 28,5 - 37,5 °C ausgewählt, da in diesem „Fenster“ für alle Arten und Behandlungen Messwerte vorlagen (Abb. 18 c). Die Blatttemperatur der ausgewählten Einzelmessungen lag allerdings bei *Brachypodium* etwa 5 °C niedriger als bei den anderen Arten. 31 Datensätze bei *Arrhenatherum*, 7 bei *Bromus* und 5 bei *Brachypodium* lagen außerhalb der gewählten Temperaturspanne und wurden verworfen (3. „Fenster“).

Abb. 18 a – d (Seite 59): Datenauswertung drittes Versuchsjahr (1997). Auswahl von Gaswechselfmessungen in vier aufeinanderfolgenden Schritten: 1. Ci > 100 $\mu\text{l/l}$ & A/Ci-Verhältnisse plausibel, 2. PAR 800 - 1400 [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$], 3. T (Blatt) 28,5 - 37,5 °C, 4. RH 40 - 50 %



Tab. 8: Gaswechselfmessungen drittes Versuchsjahr (1997): Anzahl der insgesamt vorliegenden Datensätze (0. „Fenster“) und ihre Zahlen im Verlauf des mehrstufigen Auswahlverfahrens (1. bis 4. „Fenster“) anhand verschiedener Umweltparameter

	<i>Arrhenatherum elatius</i>		<i>Bromus erectus</i>		<i>Brachypodium pinnatum</i>	
NH ₃ [$\mu\text{g m}^{-3}$]	0	50	0	50	0	50
0. „Fenster“ (alle Datensätze)	45	48	39	39	75	51
1. „Fenster“ (A/Ci plausibel)	44	45	38	33	75	51
2. „Fenster“ (PAR 800 - 1400 [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$])	32	14	22	12	30	16
3. „Fenster“ (T Blatt 28,5 - 37,5 °C)	6	9	17	10	29	12
4. „Fenster“ (RH 40 - 50 %)	6	9	17	10	29	6
% der Ausgangsdaten	13,3	18,8	43,6	25,6	38,7	11,8

Da die relative Luftfeuchtigkeit (RH) bei der Mehrzahl der verbliebenen Datensätze deutlich höher lag als im Vorjahr, musste auch hier eine Modifikation der Auswahlkriterien erfolgen. Nur vergleichsweise wenige Datensätze lagen außerhalb des Bereiches 40 - 50 % RH. Lediglich auf sechs Messungen bei *Brachypodium* traf dies zu (4. „Fenster“, Abb. 18 d).

Am Ende des Auswahlverfahrens verblieben bei *Arrhenatherum* 6 bzw. 9 Datensätze (ohne/mit NH₃-Exposition), bei *Bromus* 17 bzw. 10 und bei *Brachypodium* 29 bzw. 6 Datensätze, deren A/Ci-Verhältnisse plausibel waren und die unter ähnlichen Umweltbedingungen gemessen wurden. Analog zur Situation im Vorjahr konnte jedoch auch im dritten Versuchsjahr eine vollkommene Angleichung nicht erreicht werden. Das während der Gaswechselfmessungen registrierte mittlere Wasserdampfdruckdefizit VPD lag bei *Bromus* nur etwa 10 % unter dem bei *Arrhenatherum*, das VPD bei *Brachypodium* lag jedoch 30 - 40 % niedriger (Abb. 108). In den Kontrollen waren diese Unterschiede hochsignifikant ($P < 0.001^V$, LSD-Test a b c). Dies schränkte leider die Vergleichbarkeit der Arten ein.

Analog zum Vorjahr wurden in Abb. 19 - 21 die Nettophotosyntheseraten gegen verschiedene Umweltparameter und gegen die stomatäre Leitfähigkeit aufgetragen - einmal unter Berücksichtigung aller Datensätze, zum anderen nach der erfolgten Auswahl.

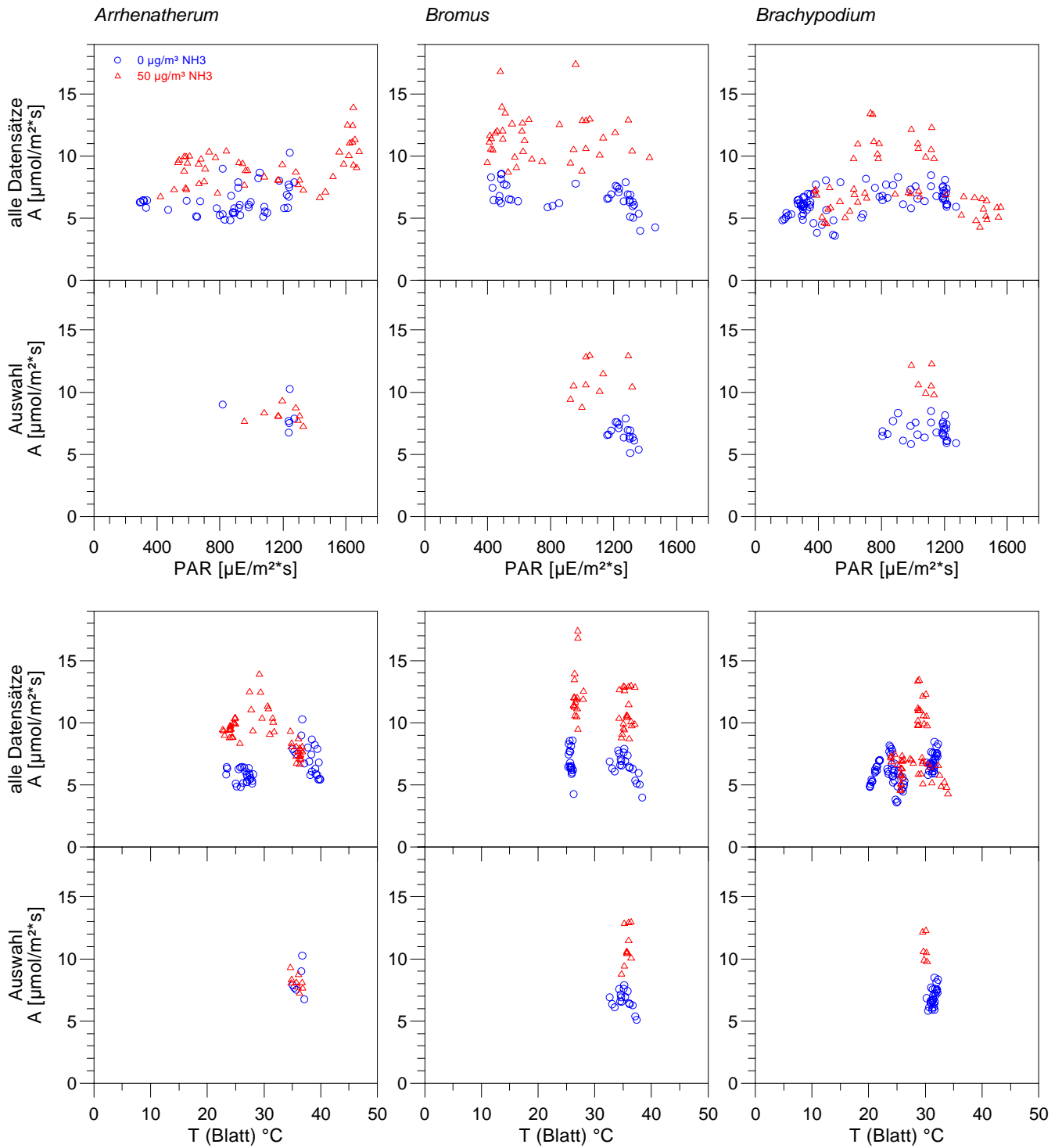


Abb. 19: Gaswechselformen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher Strahlung und Blatte­temperatur. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung.

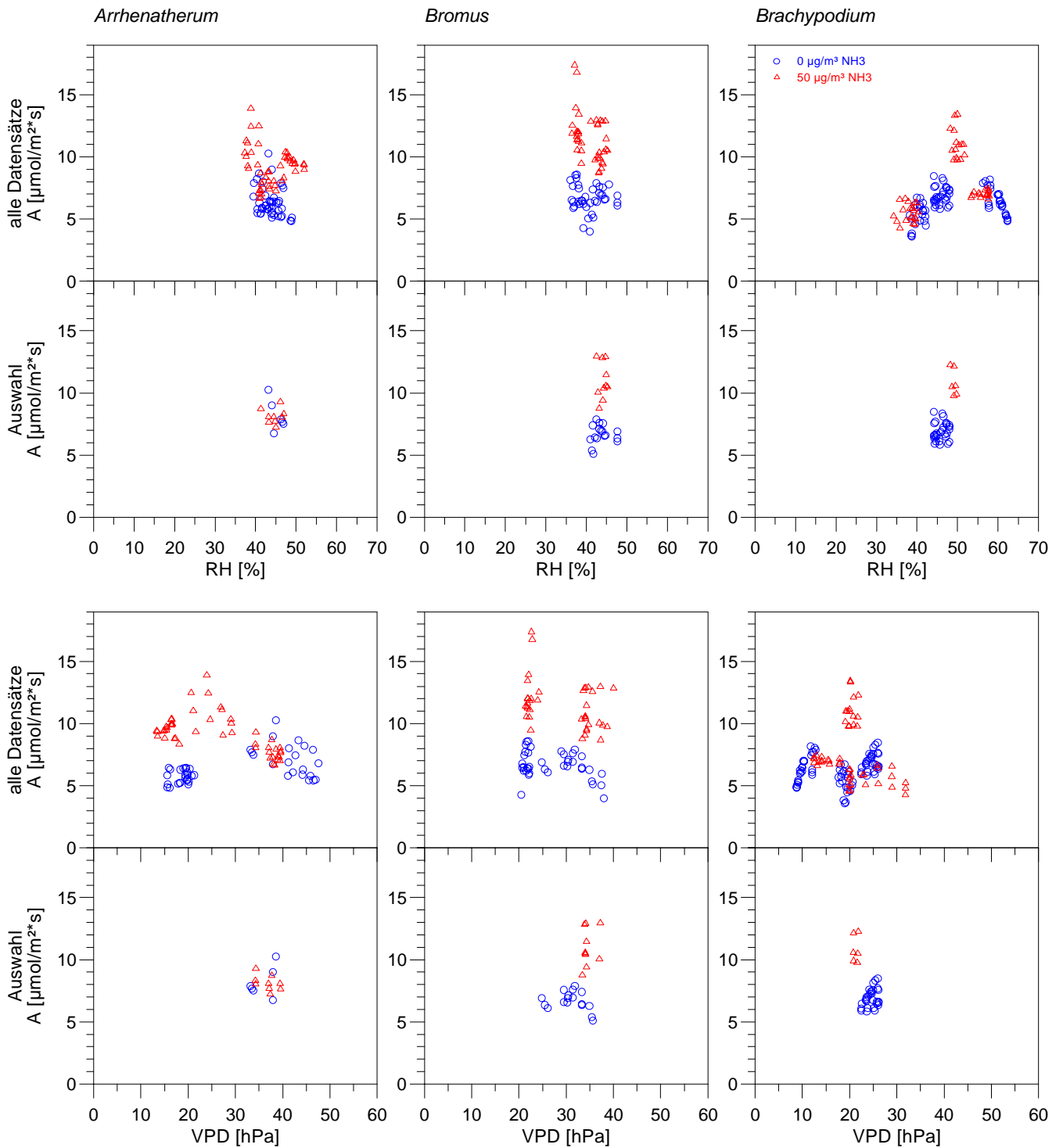


Abb. 20: Gaswechselformen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher relativer Luftfeuchtigkeit und differierendem Wassersättigungsdefizit. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung.

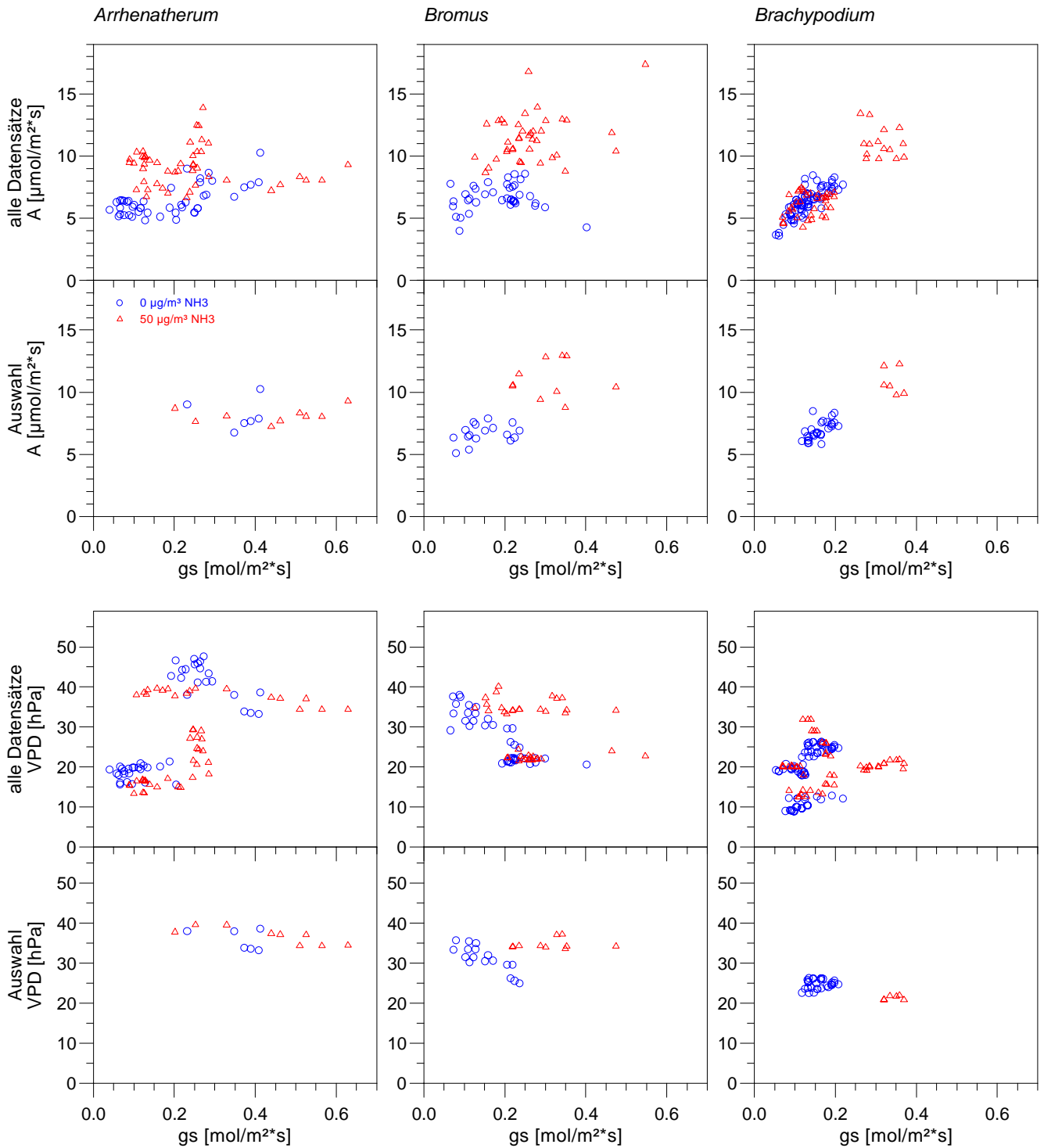


Abb. 21: Gaswechselformen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der stomatären Leitfähigkeit der drei Arten bei unterschiedlichen Nettphotosyntheseraten und differierendem Wasserdampfdruckdefizit VPD ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck). Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung.

2.6.2.3 Kohlenhydratanalysen

Die Kohlenhydratanalysen wurden mit Blattmaterial aus den Monokulturen des ersten Versuchsjahres durchgeführt. Die grünen, zum Zeitpunkt der Ernte als potentiell assimilierend eingestuft Blätter wurden 48 h bei 80 °C getrocknet und zuerst in einer Kaffeemühle, dann ein weiteres Mal in einer Kugelmühle fein gemahlen. Es wurden alle Dünge­stufen in jeweils vier Parallelen untersucht mit Ausnahme der höchsten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Stufe bei *Bromus erectus* (Material verbraucht für Stickstoff-Bestimmungen).

Die Analysemethoden orientierten sich an HÖGY (1994, 1996). Das zu analysierende Pflanzenmaterial wurde mit 70 %-igem Ethanol aufgearbeitet und abzentrifugiert. Aus dem mit Sepak-Säulen gefilterten Überstand erfolgte die Bestimmung von Saccharose, reduzierenden Zuckern, Fructanen und dem Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate. Der Stärkegehalt ließ sich aus dem ethanolunlöslichen Rückstand bestimmen.

Reaktionsprinzipien der verschiedenen Analysen:

Saccharose und reduzierende Zucker

Durch Inkubation mit Invertaselösung wird die in der Probelösung enthaltene Saccharose zu D-Glucose und Fructose hydrolysiert. Nach Zugabe von alkalischer Hydroxybenzoesäurehydrazidlösung und dem Kochen der Proben entsteht über eine Redoxreaktion mit D-Glucose ein gelbes Hydroxybenzoesäurehydrazon, dessen Absorption im Spektralphotometer gemessen werden kann. Die Konzentration der bereits vorhandenen reduzierenden Zucker wird über einen Parallelansatz ohne Invertase bestimmt, die Glucosekonzentrationen über eine Eichreihe mit D-Glucose ermittelt.

Fructane

Zur Bestimmung des Fructangehaltes der Proben werden diese zunächst mit Salzsäure gekocht. Dabei werden die in der Probe enthaltenen säurelabilen Fructane hydrolysiert. Das Hydrolisat wird wie bei der Saccharosebestimmung mit Hydroxybenzoesäurehydrazidlösung versetzt, die Absorption des dabei entstehenden gelben Farbstoffes wird im Spektralphotometer gemessen. Auch bei dieser Analyse wird eine Leerwertbestimmung, in diesem Fall ohne HCl, durchgeführt, um den Gehalt in der Probe bereits vorliegender reduzierender Zucker festzustellen. Dieser wird zur Berechnung der Fructankonzentration ebenso wie die Saccharosekonzentration von den über eine Eichreihe mit D-Fructose erhaltenen Werten abgezogen.

Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate

In konzentrierter Schwefelsäure gelöstes Antron reagiert mit Kohlenhydraten zu einem Farbkomplex, dessen Extinktion im Spektralphotometer bestimmt werden kann. Über eine Eichreihe mit D-Glucose wird der Gesamtgehalt der in der Probe enthaltenen Kohlenhydrate ermittelt.

Stärke

Die enzymatische Bestimmung des Stärkegehaltes basiert auf der Hydrolyse der Stärke zu D-Glucose durch Amyloglucosidase. Die entstandene D-Glucose reagiert über ein Glucoseoxidase/Glucoseperoxidasesystem zu einem roten Chinonfarbstoff, dessen Extinktion im Spektralphotometer gemessen wird. Über eine Eichreihe mit D-Glucose kann die Stärkekonzentration bestimmt werden.

2.7 Datenauswertung, Statistik

Zur Bearbeitung der gewonnenen Daten wurde das Tabellenkalkulationsprogramm Excel 4.0 (Microsoft Corporation) verwendet. Um den Einfluss der NH_3 - und NH_4^+ -Versorgung auf die untersuchten Parameter zu testen, wurden Varianzanalysen (ANOVA) durchgeführt, an die im Falle eines positiven Ergebnisses ein LSD (Least Significant Difference) - Test angeschlossen wurde (SPSS 6.0, SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA). Die Originaldaten wurden auf Normalverteilung (K-S [Lilliefors]-Test) und Varianzhomogenität (Cochrans-Test und Bartlett-Box) geprüft (Signifikanzniveau jeweils 0,05). In den Fällen, wo eines der beiden Kriterien nicht erfüllt war, ist dies gesondert vermerkt (n: keine Normalverteilung; v: keine Varianzhomogenität). Waren beide Kriterien nicht erfüllt, wurden die Reaktionen auch bei Vorliegen einer positiven Varianzanalyse als nicht signifikant gewertet.

3 Ergebnisse

3.1 Klimatische Bedingungen

Da die Messfühler zu Beginn der Expositionszeit nicht richtig geeicht waren, sind die Daten des ersten Versuchsjahres (1995) nur eingeschränkt nutzbar. Nach dem Austausch der Geräte Ende April 1996 zeigten die Monatsmittel, die aus den Messwerten des außerhalb der OTC angebrachten Temperaturfühlers errechnet wurden, eine gute Übereinstimmung mit den Angaben des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES (Gießen, Wetterstation „Liebigshöhe“) für den entsprechenden Zeitraum (Abb. 22). Daraus konnte geschlossen werden, dass die Angaben des Deutschen Wetterdienstes den Temperaturverlauf am Standort der OTC-Anlage auch für das erste Versuchsjahr gut wiedergeben. Im Fall der Relativen Luftfeuchtigkeit wechselten sich über den gesamten Versuchszeitraum Phasen der Übereinstimmung mit den Daten des DWD mit solchen eines abweichenden Verlaufs ab, sodass hier beide wiedergegeben werden (Abb. 24). Die Darstellung der Entwicklung der Täglichen Strahlungssumme sowie Vergleiche zwischen dem Klima außerhalb und innerhalb der OTC-Kammern beschränken sich auf das zweite und dritte Versuchsjahr.

3.1.1 Temperatur

Alle drei Vegetationsperioden unterschieden sich in ihrem Temperaturverlauf deutlich voneinander. Das erste Versuchsjahr war besonders geprägt durch überdurchschnittlich warme Sommermonate - mit 21,4 °C wurde im Juli 1995 das höchste monatliche Temperaturmittel des ersten Versuchsjahres wie zugleich der gesamten Expositionszeit gemessen (Abb. 22). Sowohl im Juli als auch im August lagen die Temperaturmittel mit Abweichungen von 3,3 bzw. 2,0 °C deutlich über den langjährigen Mitteln dieser Monate (Abb. 23). Ähnliches galt für den Oktober, während die Monatsmittel der anderen Herbstmonate etwas unter dem langjährigen Durchschnitt waren. Dies prägte auch den Übergang vom ersten zum zweiten Versuchsjahr. Bis zum März lagen die Temperaturen im Monatsmittel zwischen 1,7 und 2,5 °C unter den langjährigen Messwerten. Mit -2,2 °C war der Januar der kälteste Monat des zweiten Versuchsjahres. Für den weiteren Verlauf der zweiten Vegetationsperiode war ein „Oszillieren“ der Abweichungen im monatlichen Wechsel kennzeichnend. Die Unterschiede gegenüber den langjährigen Monatsmitteln waren zwar geringer als im ersten Versuchsjahr, die negativen Abweichungen in den Monaten Mai, Juli und September waren mit 1,1 bis 2,4 °C jedoch stärker als die positiven in den Monaten April, Juni, August und November. Das zweite Versuchsjahr war damit überwiegend kühler als der langjährige Durchschnitt. Mit einer mittleren Temperatur von 17,7 °C war der August der wärmste Monat.

Lagen die mittleren Monatstemperaturen bereits im ersten Winter der Expositionszeit unter dem langjährigen Durchschnitt, so galt dies umso deutlicher für die Wende vom zweiten zum dritten Versuchsjahr. Im Dezember und Januar lagen die Monatsmittel hier um 3,1 bzw. 3,4 °C niedriger. Der Januar 1997 war mit einer Durchschnittstemperatur von -3,1 °C zugleich der kälteste Monat der gesamten Expositionszeit. Die weitere Entwicklung zu Beginn des dritten Versuchsjahres war durch einen starken

Temperaturanstieg gekennzeichnet. Innerhalb nur eines Monats stieg das Temperaturmittel um 8,2 °C auf 5,1 °C im Februar an. Die negativen Abweichungen der vorangegangenen Monate im Vergleich zum langjährigen Mittel wandelten sich so in positive: sowohl im Februar als auch im März lagen die Temperaturmittel mit 3,8 bzw. 3,2 °C deutlich über den langjährigen Mitteln dieser Monate. Im weiteren Verlauf des dritten Versuchsjahres entsprachen die Messwerte jedoch weitgehend dem langjährigen Durchschnitt. Wie im ersten Versuchsjahr wurde im Juli das höchste Monatsmittel erreicht, mit 18 °C entsprach dies im letzten Monat der Expositionszeit fast exakt dem langjährigen Mittel dieses Monats.

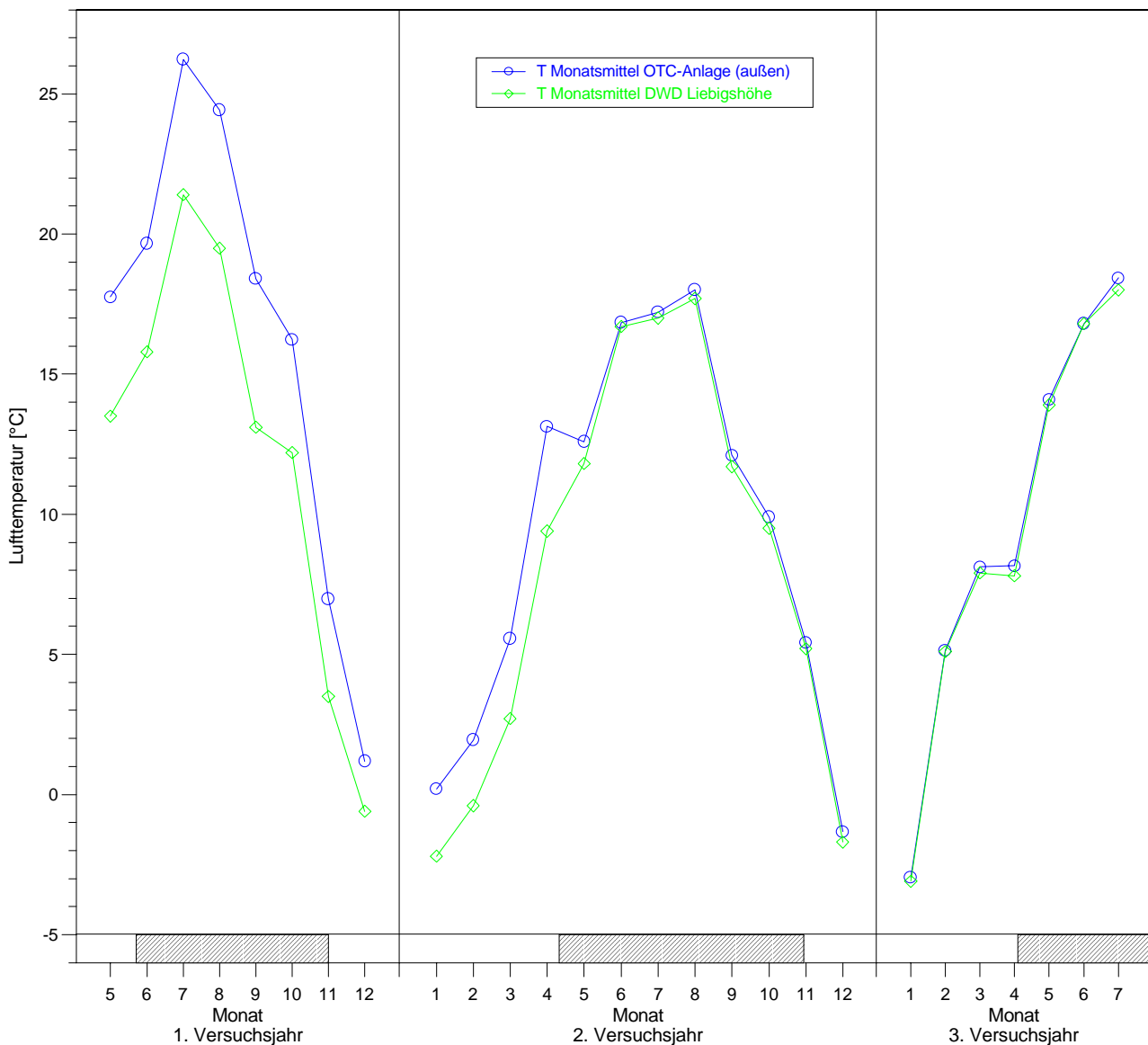


Abb. 22: Entwicklung der Lufttemperatur (Monatsmittel) im Versuchszeitraum (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte von OTC-Anlage und Deutschem Wetterdienst, Station „Liebigshöhe“, Gießen

3.1.2 Relative Luftfeuchtigkeit

Wie zu erwarten, lagen die Mittel der Relativen Luftfeuchte in den Wintermonaten deutlich über denen der Sommermonate. Die höchsten Werte wurden im Dezember des ersten Versuchsjahres mit 90,2 %, im zweiten und dritten Versuchsjahr mit 90,5 bzw. 87,4 % jeweils im Januar erreicht. Das niedrigste Monatsmittel lag im ersten Versuchsjahr bei 69 % im August, im zweiten Versuchsjahr wies der Juni mit 70,8 % das niedrigste Mittel auf und in der Expositionsperiode des dritten Versuchsjahres war der April mit 64,4 % der Monat mit der geringsten relativen Luftfeuchte (Abb. 24). Die Schwankungsbreite lag damit 1995 bei 21 , 1996 bei 19,7 und 1997 bei 23 Prozentpunkten. Bei einem Vergleich zwischen

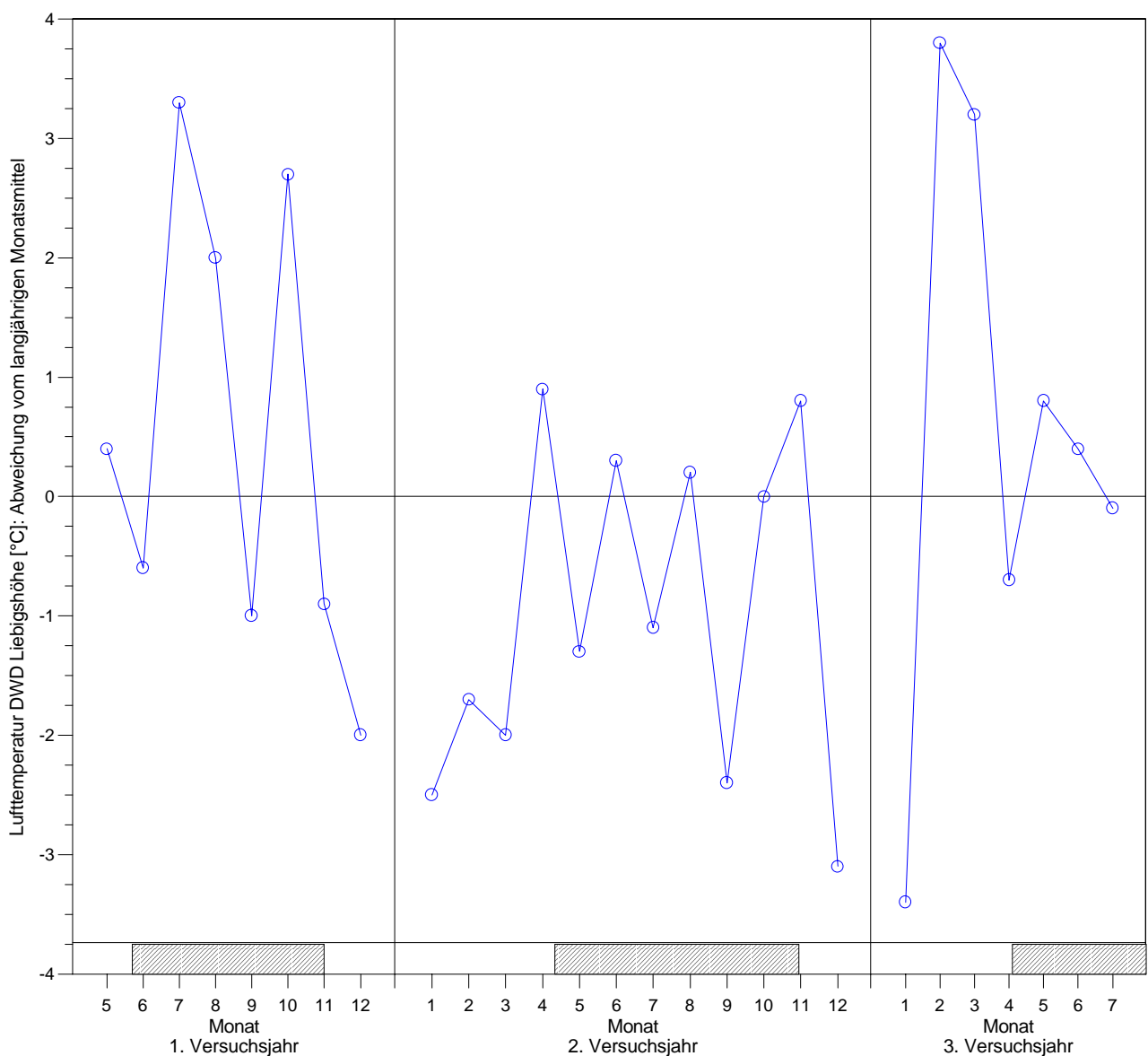


Abb. 23: Abweichungen der monatlichen Temperaturmittel im Versuchszeitraum am Standort „Liebigshöhe“, Gießen (Deutscher Wetterdienst) von den langjährigen Mitteln dieser Monate (schraffiert: Begasungszeiträume).

zweitem und dritten Versuchsjahr fiel auf, dass die relative Luftfeuchtigkeit in den ersten fünf Monaten des dritten Versuchsjahres unter den Werten der entsprechenden Monate des Vorjahres lag, am deutlichsten mit Differenzen von 7,8 , 6,8 bzw. 8,4 Prozentpunkten in den Monaten Februar, April und Mai.

3.1.3 Niederschläge

Das Jahr der Etablierung der Modellkulturen war das niederschlagsreichste der drei Versuchsjahre, mit insgesamt 713 mm lag es um 9 % über dem langjährigen Mittel für Gießen mit 655 mm a⁻¹, die zweite und besonders die dritte Vegetationsperiode war mit 580 mm (89 %) bzw. 491 mm (75 %) trockener.

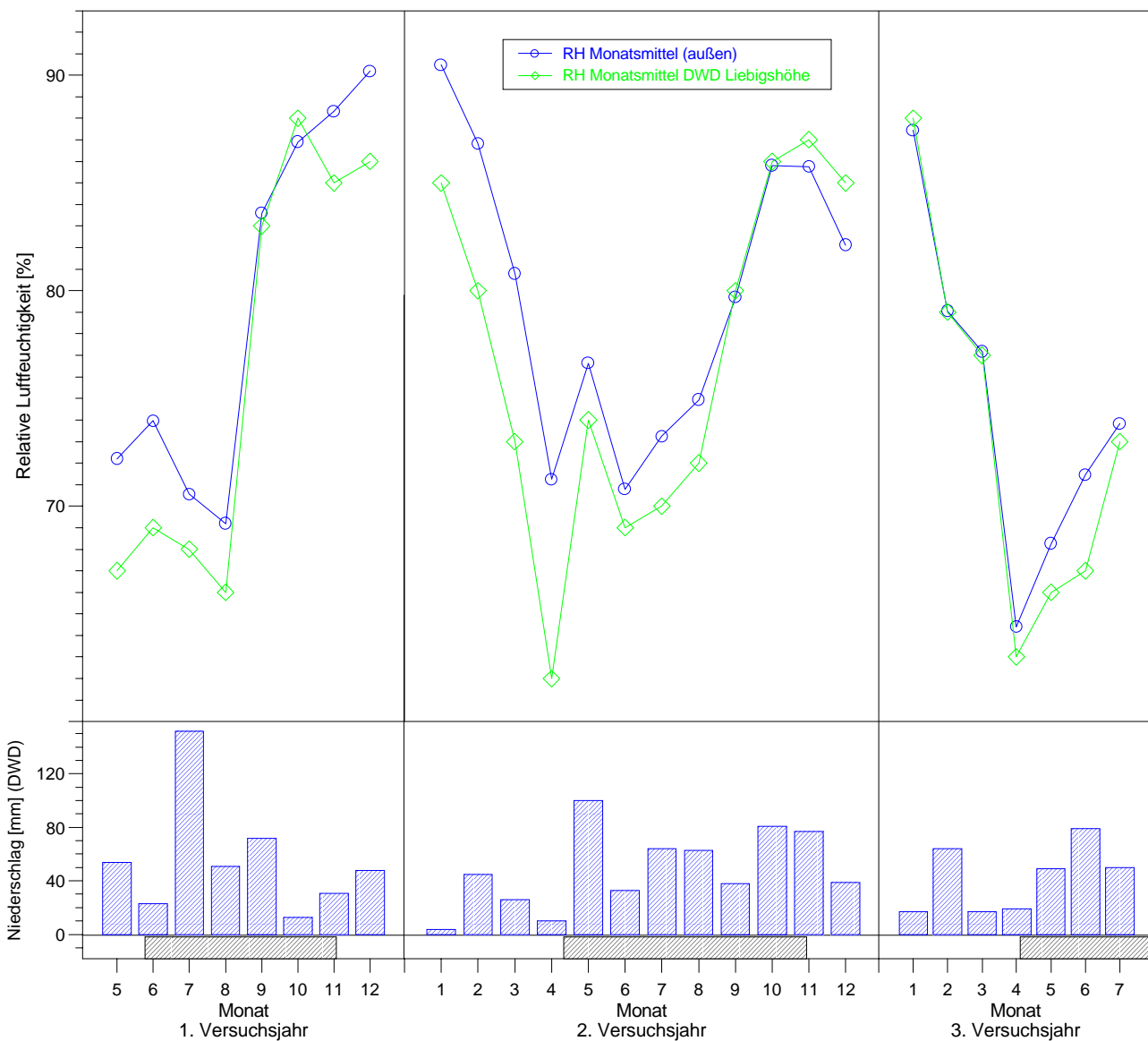


Abb. 24: Entwicklung der Relativen Luftfeuchtigkeit (Monatsmittel) im Versuchszeitraum (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte von OTC-Anlage und Deutschem Wetterdienst, Station „Liebigshöhe“, Gießen. Monatliche Niederschläge (DWD).

Die Verteilung der Niederschläge war jedoch im ersten Versuchsjahr sehr ungleichmäßig. Starke Niederschläge im Juli, die um etwa das 2,5-fache über dem langjährigen Durchschnitt lagen, standen mit Ausnahme des September unterdurchschnittliche Werte in den übrigen Monaten gegenüber (Abb. 24). Die Schwankungen in den beiden anderen Versuchsjahren waren im Vergleich dazu geringer.

3.1.4 Tägliche Strahlungssumme

Die monatlichen Mittel der Täglichen Strahlungssumme zeigten im zweiten und dritten Versuchsjahr einen ähnlichen Verlauf (Abb. 25). Dies galt insbesondere für die Monate Januar bis April, in denen das tägliche Strahlungsangebot von einem Minimum jeweils zu Beginn des Jahres (1,6 bzw. 2,6

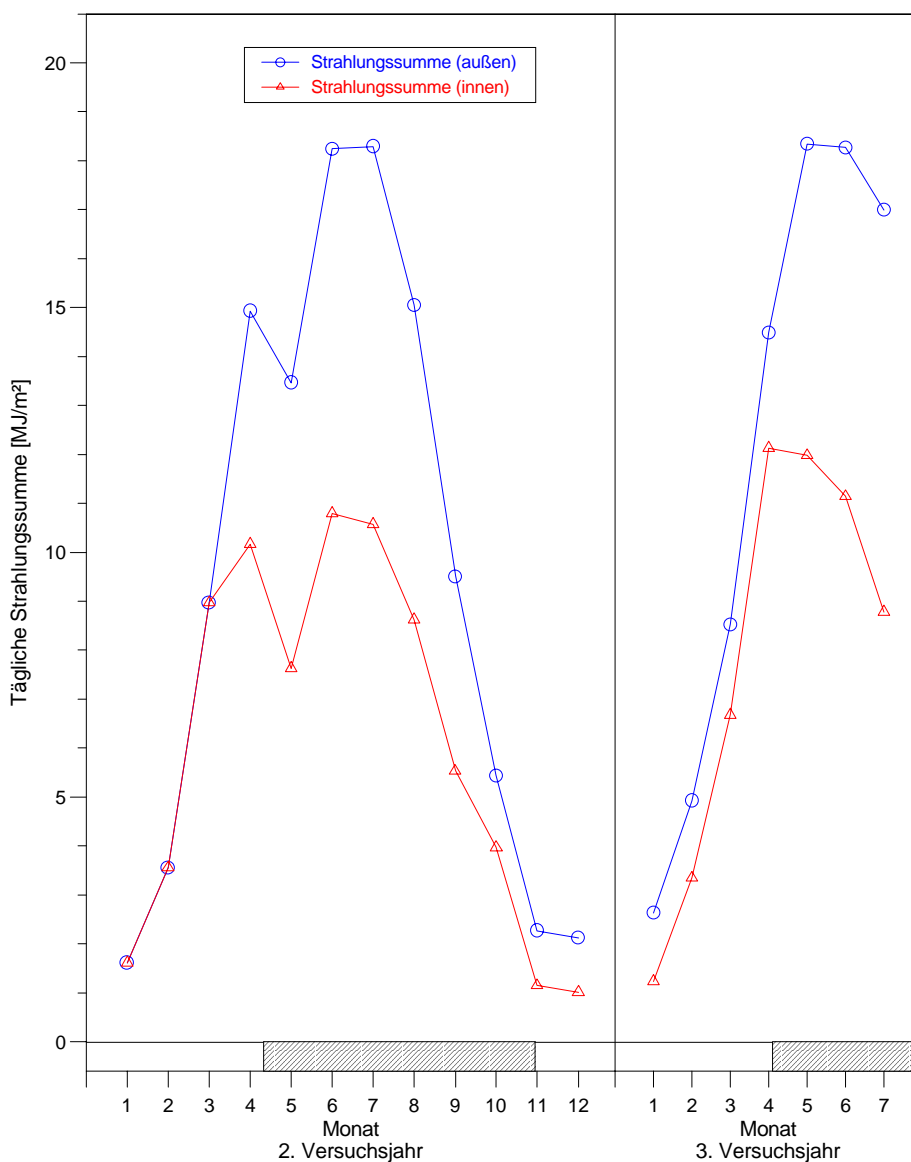


Abb. 25: Entwicklung der Täglichen Strahlungssumme (Monatsmittel) im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte außerhalb und innerhalb von OTC Nr. 1

MJ/m²) auf etwa 15 MJ/m² anstieg. Während im Mai des zweiten Versuchsjahres jedoch zunächst eine Stagnation eintrat und die mit einem Monatsmittel von 18,3 MJ/m² höchsten Strahlungssummen des Jahres erst im Juni erreicht wurden, verlief die Entwicklung im dritten Versuchsjahr ohne Unterbrechung. Hier war der letzte Frühlingsmonat bereits durch ein Strahlungsangebot gekennzeichnet, wie es im Vorjahr erst einen Monat später auftrat. Während die tägliche Strahlungssumme im zweiten Versuchsjahr in den Monaten Juni und Juli ihr Maximum erreichte, galt dies im letzten Versuchsjahr für die Monate Mai und Juni, hier trat bereits im Juli eine leichte Depression ein. Der weitere Verlauf in der zweiten Jahreshälfte wurde nur im zweiten Versuchsjahr dokumentiert, im dritten Versuchsjahr waren die Modellkulturen zu diesem Zeitpunkt bereits abgeerntet. Im zweiten Versuchsjahr nahm das Strahlungsangebot von August bis November nahezu spiegelbildlich zur Entwicklung im Frühjahr von Monat zu Monat stark ab. Das maximale Strahlungsangebot in den Sommermonaten lag in beiden dokumentierten Versuchsjahren im monatlichen Mittel um etwa dem neunfachen über den minimalen täglichen Strahlungssummen in den Wintermonaten.

3.1.5 Klimatische Bedingungen außerhalb und innerhalb der Referenz-Kammer 1

Während der Expositionszeiten unterschieden sich die klimatischen Bedingungen in den Kammern von denen im Freiland. Die prozentual stärksten Unterschiede traten bei der Täglichen Strahlungssumme auf, gefolgt von Lufttemperatur und Relativer Luftfeuchtigkeit.

Bedingt durch die Absorption der Kammerfolie war das Strahlungsangebot in den Kammern während der Phasen, in denen die Folien aufgezogen waren, im Vergleich zu den Außenbedingungen reduziert. Die absoluten Abweichungen nahmen dabei mit der Täglichen Strahlungssumme zu und erreichten sowohl im zweiten als auch im dritten Versuchsjahr jeweils im Juli mit einer Differenz von 7,7 bzw. 8,2 MJ/m² ihr Maximum, was einem durch die Kammerfolien um ca. 42 bzw. 48 % reduziertem Strahlungsangebot entsprach (Abb. 26). Aufgrund des niedrigen Strahlungsangebotes während der Wintermonate führten in dieser Zeit bereits geringe Abweichungen der absoluten Messwerte zwischen dem Kammerinneren und -äußeren zu starken prozentualen Abweichungen. Da die Kammerfolien jedoch außerhalb der Expositionsperioden bis auf den untersten Ring abgedeckt waren, hätten wie zu Beginn des zweiten Versuchsjahres eigentlich keine Abweichungen auftreten dürfen. Die ermittelten starken Schwankungen beruhen vermutlich auf Messungenauigkeiten. Mit Beginn der Expositionsphase im dritten Versuchsjahr zeigten die Abweichungen sowohl absolut als auch prozentual gesehen einen ähnlichen Verlauf wie im Vorjahr.

Analog zur Entwicklung des Strahlungsangebotes im Jahreslauf nahmen auch im Falle der Lufttemperatur die Differenzen zwischen Innen und Außen mit steigenden Temperaturen zu. Die stärksten absoluten Differenzen traten auch hier in beiden analysierten Versuchsjahren jeweils im Juli auf (Abb. 27). Das monatliche Temperaturmittel in der Referenzkammer lag dort ca. 2,9 bzw. 2,2 °C über dem außerhalb dieser Kammer.

Auch bezüglich der Relativen Luftfeuchtigkeit unterschied sich das Klima in den Kammern von dem außerhalb. Bedingt durch den kontinuierlichen Luftstrom während der Expositionsphasen war das Klima in den Kammern etwas trockener als im Freiland (Abb. 28). Im zweiten Versuchsjahr traten die

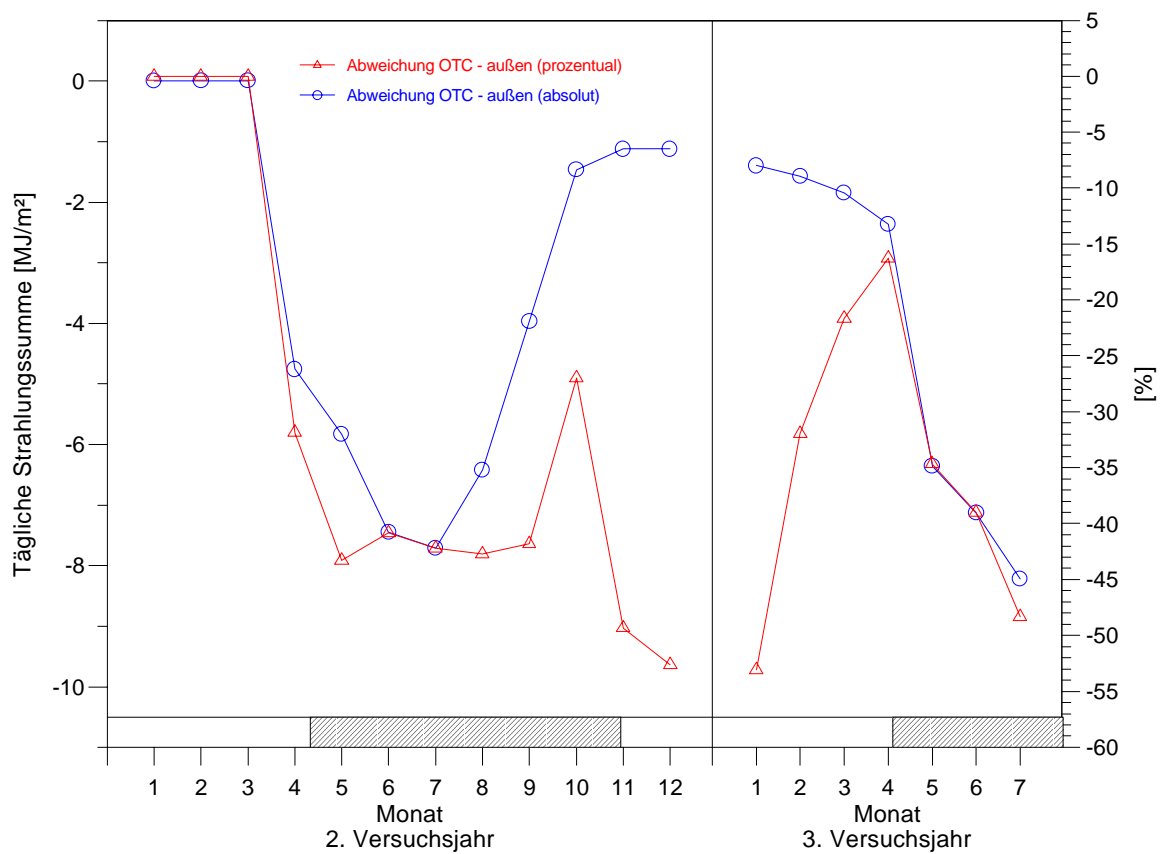


Abb. 26: Absolute und prozentuale Abweichungen der Täglichen Strahlungssumme (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume)

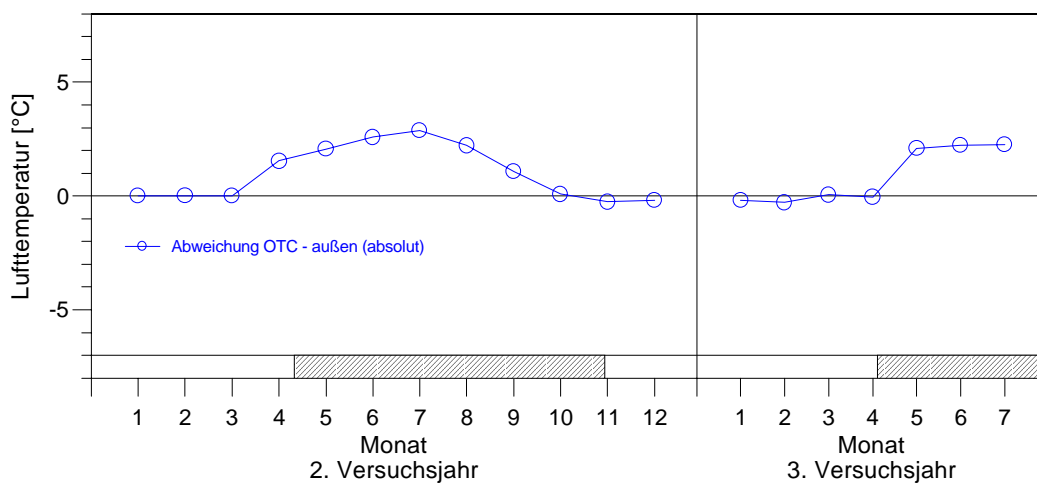


Abb. 27: Absolute Abweichungen der Lufttemperatur (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume)

stärksten Abweichungen im August auf, mit einer im Kammerinneren um 7,1 Prozentpunkte bzw. 9,5 % niedrigeren Relativen Luftfeuchtigkeit. Im dritten Versuchsjahr wurde die maximale Differenz im Mai mit einer um 5,4 Prozentpunkte bzw. 8 % reduzierten Luftfeuchtigkeit registriert.

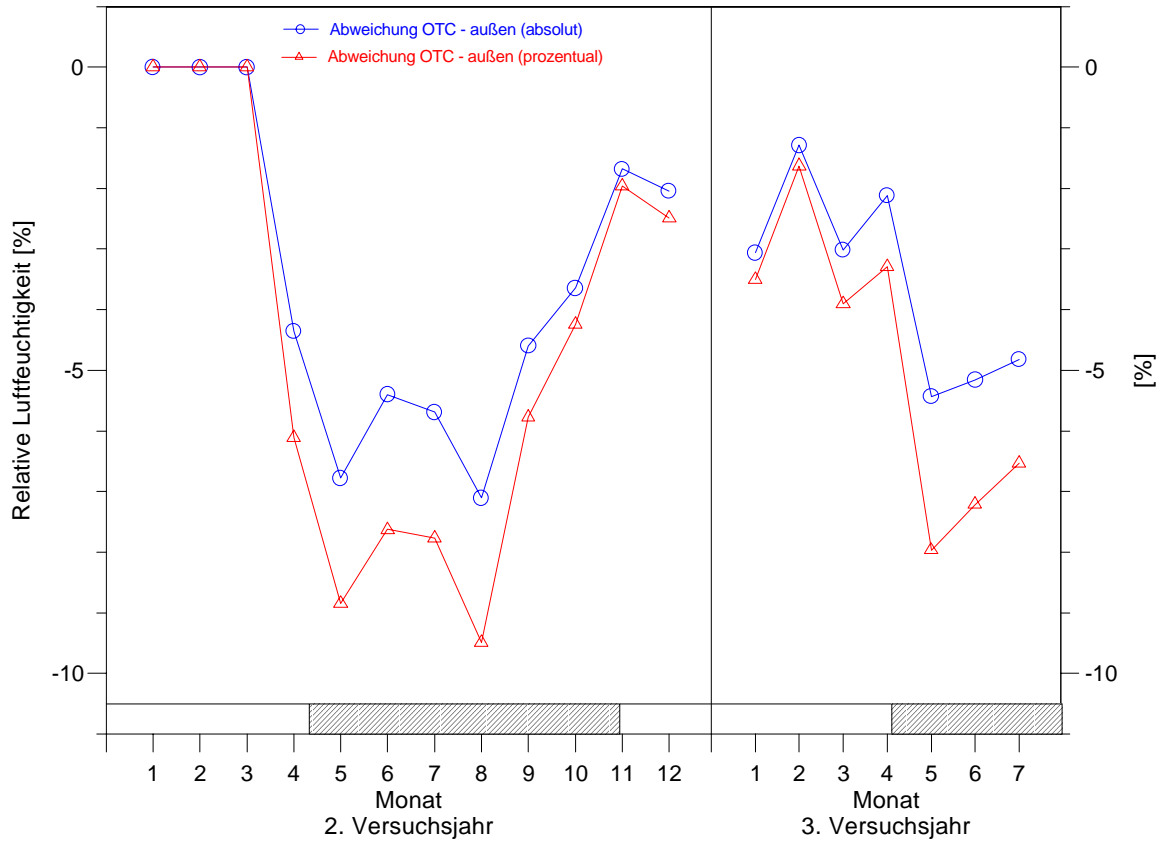


Abb. 28: Absolute und prozentuale Abweichungen der Relativen Luftfeuchtigkeit (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeit-räume)

3.2 NH₃/NH₄⁺-Wirkungen auf der Ebene Populationen und Pflanzengemeinschaften

3.2.1 NH₃/NH₄⁺-Effekte auf Monokulturen

3.2.1.1 Phänologie, Geschwindigkeit der Entwicklung

Erste Vegetationsperiode (1995)

Alle drei untersuchten Arten blieben im ersten Versuchsjahr rein vegetativ. *Arrhenatherum* begann jedoch schon bald mit der Elongationsphase. NH₄⁺-Gaben führten hierbei zu einer Entwicklungsbeschleunigung: 17 Tage nach der ersten Aufnahme waren die Pflanzen aus Kulturen mit erhöhter

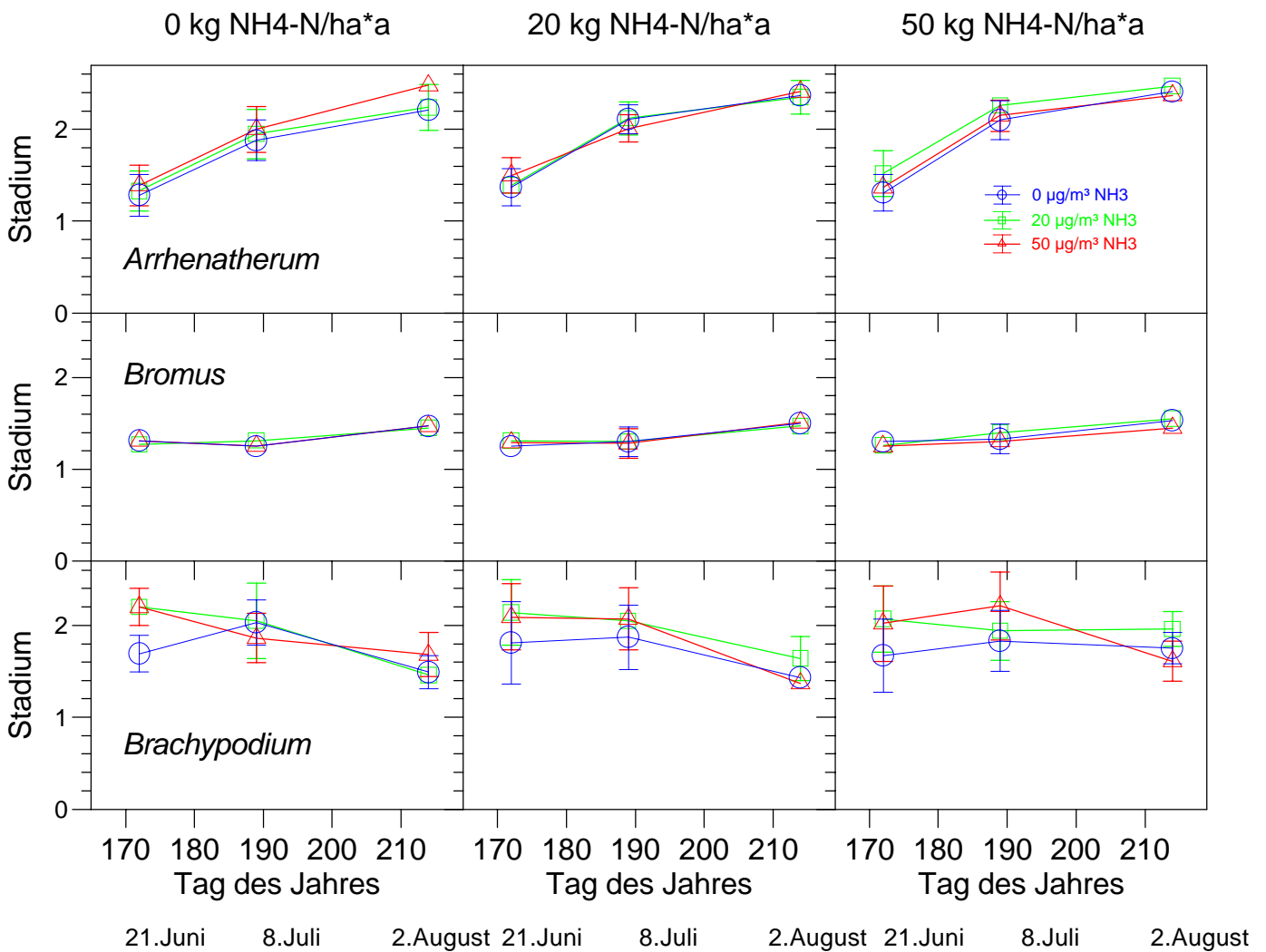


Abb. 29: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9: Elongation

NH₄⁺-Versorgung tendenziell weiter entwickelt (n und v nicht gegeben, P < 0,05) (Abb. 29). Im Gegensatz dazu bildete *Bromus* im ersten Versuchsjahr ausschließlich Blätter, bei ihr führten weder steigende NH₃-Konzentrationen noch höhere NH₄⁺-Gaben zu einer Entwicklungsbeschleunigung. Ein ganz anderes Bild zeigte sich bei *Brachypodium*: da diese Art schon bei der Anzucht die ersten Stängel gebildet hatte, lag die phänologische Entwicklung beim ersten Aufnahmetermine deutlich vor den beiden anderen Arten. Da diese Triebe jedoch vielfach nicht weiterwuchsen und durch andere, nur mit Blättern ausgestattete Triebe ersetzt wurden, ergab sich bei dieser Art der Eindruck einer „abwärtsgerichteten“ Entwicklung. Trotzdem ließen sich Einflüsse der Behandlungen nachweisen: beim ersten Aufnahmetermine waren die Pflanzen aus Kulturen mit höheren NH₃-Konzentrationen, beim dritten Aufnahmetermine nach 42 Tagen die Kulturen mit höheren NH₄⁺-Gaben weiter entwickelt - in beiden Fällen hochsignifikant (P < 0,001ⁿ).

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im zweiten Versuchsjahr erreichten *Arrhenatherum* und *Bromus* mit der Ausbildung von Rispen die generative Phase, während *Brachypodium* erneut weitgehend vegetativ blieb. *Arrhenatherum* profitierte bezüglich seiner Entwicklungsgeschwindigkeit (Abb. 30) während der Elongationsphase sowohl von erhöhten NH₃-Konzentrationen (signifikant: P < 0,05ⁿ) als auch von einer Verbesserung des NH₄⁺-Angebotes (hochsignifikant: P < 0,01ⁿ). NH₄⁺-Gaben führten bei dieser Art zu einer früheren Bildung von Rispen. Eine positive Wirkung war tendenziell auch noch zum Schnitzeitpunkt festzustellen. Das Regenerationswachstum nach der Ernte, bei dem viele Glatthaferpflanzen erneut mit der Bildung von Stängeln in die Elongationsphase eintraten, war tendenziell durch erhöhte NH₄⁺-Gaben beschleunigt (n und v nicht gegeben, P < 0,05).

Bei *Bromus* zeigten sich dagegen auch im zweiten Versuchsjahr zu keinem der vier über die Vegetationsperiode verteilten Boniturtermine deutliche Einflüsse der Behandlungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit. Die Mehrzahl der kontrollierten Pflanzen hatte bereits beim zweiten Boniturtermin im Mai - deutlich früher als bei *Arrhenatherum* - trotz geringer Höhe der Stängel Rispen ausgebildet. Diese entwickelten sich während der Elongation der Stängel weiter. *Bromus* hatte jedoch bei den ersten beiden Boniturterminen im Durchschnitt mehr Blattspreiten pro Trieb ausgebildet (2,0 ± 0,0 bzw. 4,1 ± 0,6) als *Brachypodium* (1,7 ± 0,5 bzw. 2,4 ± 0,5), während *Arrhenatherum* mit 1,9 ± 0,3 bzw. 3,9 ± 1,2 über eine ähnliche Zahl an Blattspreiten verfügte. Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode wies *Arrhenatherum* aber eine größere Zahl an Blattspreiten auf und auch gegenüber *Brachypodium* wurde der Vorsprung von *Bromus* geringer.

Brachypodium blieb auch im zweiten Versuchsjahr weitgehend vegetativ. Nichts desto trotz traten bei dieser Art wie schon im ersten Versuchsjahr deutlich positive Behandlungseffekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit auf, diese waren jedoch ausschließlich auf erhöhte NH₃-Konzentrationen zurückzuführen. So konnte *Brachypodium* als einzige der drei untersuchten Arten schon zu Beginn der Vegetationsperiode von einem verbesserten NH₃-Angebot profitieren, ebenso im Verlauf der Elongationsphase im Mai (jedoch n und v nicht gegeben). Während sich dieser Entwicklungsvorsprung zum

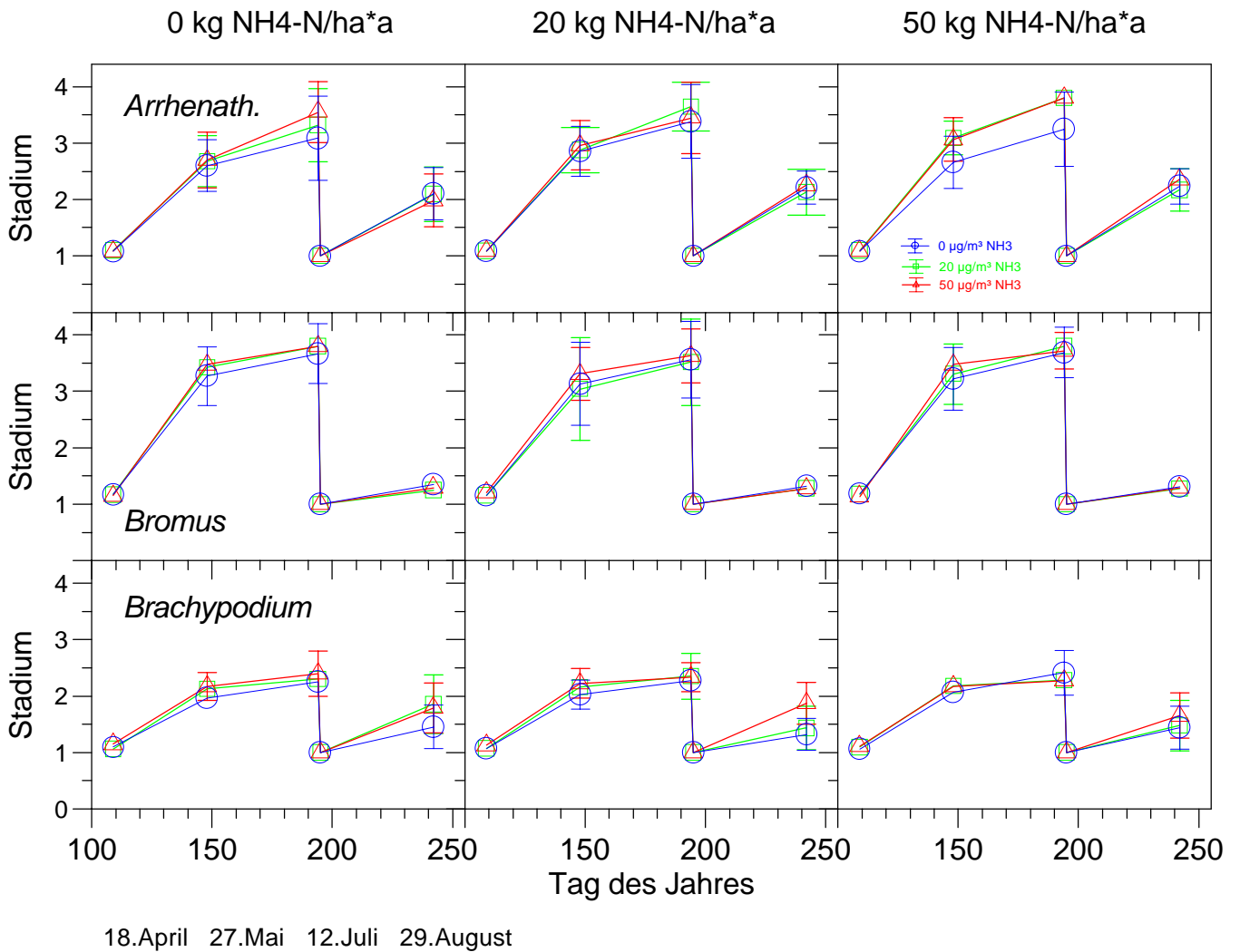


Abb. 30: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9 Elongation, 3-3,9: Rispenbildung, Blüte, Karyopsenreife

Zeitpunkt des Schnitts verloren hatte, trat in der Regenerationsphase erneut ein positiver Effekt erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf - auch hier auf *Brachypodium* beschränkt (alle hochsignifikant: $P < 0,001^n$).

Dritte Vegetationsperiode (1997)

In der dritten Vegetationsperiode bildete neben *Arrhenatherum* und *Bromus* auch *Brachypodium* verstärkt Blüten, insgesamt spielte jedoch bei dieser Art auch im letzten Versuchsjahr die generative Vermehrung eine vergleichsweise untergeordnete Rolle. Wie in der vorangegangenen Versuchsjahren hatten die Behandlungen unterschiedliche Effekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der untersuchten Arten, es zeigten sich aber auch deutliche Abweichungen zu den Beobachtungen der Vorjahre. Dabei war das letzte Versuchsjahr gekennzeichnet durch eine stärkere Dynamik der Behandlungseffekte. Bei allen drei Arten traten im Verlauf der Vegetationsperiode neben positiven erstmals auch

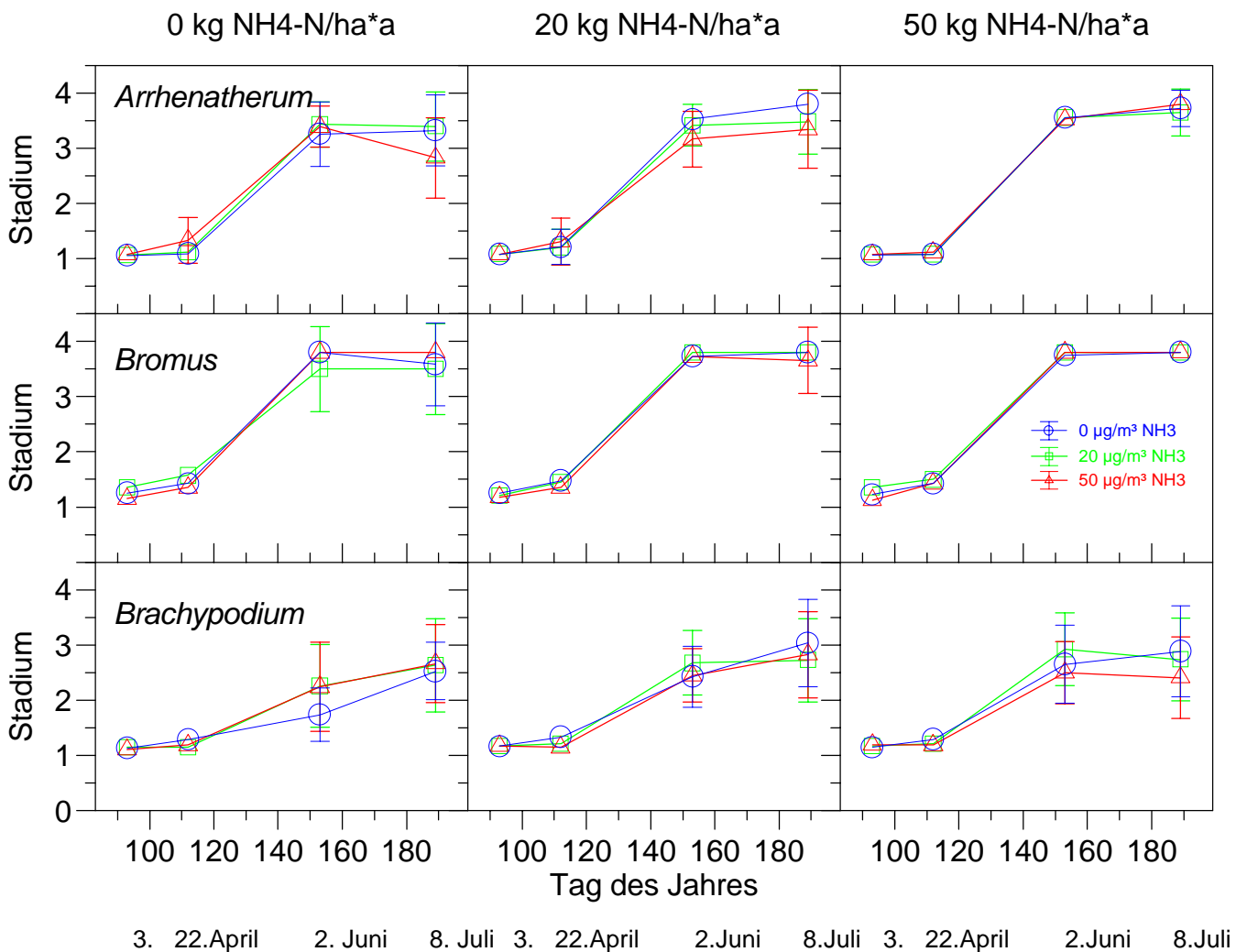


Abb. 31: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9 Elongation, 3-3,9: Rispenbildung, Blüte, Karyopsenreife

negative Effekte auf, signifikant bei *Bromus* und *Brachypodium*, tendenziell auch bei *Arrhenatherum*. So hatte *Arrhenatherum* am ersten Boniturtermin Anfang April 1997 (um den 93. Tag des Jahres) bei niedrigen NH₄⁺-Gaben zwar tendenziell mehr Blätter pro Trieb gebildet (im Mittel 2,13) als in den Kontrollen ohne NH₄⁺-Gaben (1,75 bis 2,0, s. Tab. 9) - bei maximaler NH₄⁺-Versorgung nahm die Zahl der Blätter aber wieder ab (1,88 bis 2,0). Ähnliche Behandlungseffekte traten auch beim folgenden Boniturtermin in der zweiten April-Hälfte (um den 112. Tag) auf, bei hohen NH₃-Konzentrationen verschoben sich die negativen Effekte aber zur NH₃-Exposition. Waren bei *Bromus* in den ersten zwei Versuchsjahren deutliche Einflüsse der Behandlungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit ausgeblieben, so traten im dritten Jahr nunmehr signifikant negative Effekte auf. Die durchschnittliche Anzahl Blätter pro bonitierter Pflanze nahm am ersten Aufnahmeterrin Anfang April bei mittleren NH₃-Konzentrationen zwar zunächst von im Mittel 2,25 auf 2,75 zu, fiel jedoch bei maximalen NH₃-Konzentrationen mit durchschnittlich 1,75 Blättern pro Pflanze hinter die Kontrollen zurück (hochsignifikant: P < 0,001ⁿ). Auch in der zweiten Aprilhälfte war dieser deutliche Rückstand noch nicht wieder ausgeglichen: während bei mittleren NH₃-Konzentrationen durchschnittlich 3,88 Blätter pro Pflanze voll ent-

wickelt waren, lagen die negativ beeinflussten Kulturen mit 2,75 Blättern weiter hinter den Kontrollen (3,13) zurück (signifikant: $P < 0,05^n$). Im Verlauf der Rispenbildung bzw. des Elongationswachstums glichen sich die Behandlungen aber einander wieder an.

Negative Effekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit traten auch bei *Brachypodium* auf. Die Kulturen ohne NH_3 -Exposition hatten beim zweiten Boniturtermin bereits im Mittel 2,75 Blätter pro Pflanze gebildet, während es unter beiden NH_3 -Konzentrationen nur 1,88 bzw. 2,13 Blätter waren (hochsignifikant: $P < 0,001^n$). Positive Einflüsse der Behandlungen zeigen sich erst zum dritten Boniturtermin im Juni. Hier führten erhöhte NH_4^+ -Gaben zu einer signifikanten Förderung des Elongationswachstums (Bildung von Knoten) (hochsignifikant: $P < 0,01^n$).

Tab. 9: Anzahl grüner Blätter pro Trieb im April des dritten Versuchsjahres (1997)

Art: 1: <i>Arrhenatherum</i> , 2: <i>Bromus</i> , 3: <i>Brachypodium</i> NH_3 : 1: $0 \mu\text{g m}^{-3}$, 2: $20 \mu\text{g m}^{-3}$, 3: $50 \mu\text{g m}^{-3}$ NH_4^+ : 1: $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, 2: $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, 3: $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$						
Boniturtermin (Tag des Jahres)			1. Boniturtermin 93. (Anfang April)		2. Boniturtermin 112. (2. Aprilhälfte)	
Art	NH_3	NH_4^+	Mittelwert	Standartabw.	Mittelwert	Standartabw.
1	1	1	1,75	0,46	2,25	0,71
	2		1,88	0,64	2,63	0,52
	3		2,00	0,00	2,38	0,52
	1	2	2,13	0,35	2,38	0,52
	2		2,13	0,35	2,38	0,52
	3		2,13	0,35	2,13	0,35
	1	3	1,88	0,35	2,13	0,64
	2		2,00	0,00	2,13	0,35
	3		2,00	0,53	2,63	0,52
2	1	1	2,25	0,89	3,13	0,64
	2		2,75	0,89	3,88	0,83
	3		1,75	0,46	2,75	1,04
	1	2	2,25	0,46	3,38	0,74
	2		2,00	0,00	3,25	0,46
	3		1,88	0,35	2,75	1,04
	1	3	2,13	0,64	3,13	1,13
	2		2,75	0,71	3,50	0,76
	3		1,63	0,52	3,13	0,35
3	1	1	1,75	0,46	2,75	0,71
	2		1,88	0,64	1,88	0,35
	3		1,63	0,52	2,13	0,64
	1	2	2,00	0,53	3,00	0,76
	2		2,00	0,53	2,25	0,71
	3		2,00	0,53	1,88	0,64
	1	3	1,88	0,83	2,75	0,46
	2		2,00	0,00	2,25	0,71
	3		2,13	0,35	2,13	0,64

Tab. 10: Übersicht Behandlungseffekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit in den drei Versuchsjahren (1995-1997), (+: Förderung; -: Hemmung; =: keine deutlichen Veränderungen; +/-: uneinheitliche Reaktionen; tendenzielle Reaktionen in Klammern)

1.Versuchsjahr 1995		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 42 Tage)			
			172. (Juni)	189. (Juli)	214. (August)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃		=	=	=
	NH ₄ ⁺		=	(+)	=
<i>Bromus</i>	NH ₃		=	=	=
	NH ₄ ⁺		=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH ₃		+	=	=
	NH ₄ ⁺		=	=	+

2.Versuchsjahr 1996		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 133 Tage)			
		109. (April)	148. (Mai)	194. (Juli)	242. (August)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃	=	+	(+)	=
	NH ₄ ⁺	=	+	(+)	(+)
<i>Bromus</i>	NH ₃	=	=	=	=
	NH ₄ ⁺	=	=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH ₃	(+)	(+)	=	+
	NH ₄ ⁺	=	=	=	=

3.Versuchsjahr 1997		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 96 Tage)			
		93. (April)	112. (April)	153. (Juni)	189. (Juli)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃	=	(+)	=	=
	NH ₄ ⁺	(+), max.: (-)	(-)	=	=
<i>Bromus</i>	NH ₃	-	-	=	=
	NH ₄ ⁺	=	=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH ₃	=	-	=	=
	NH ₄ ⁺	=	=	+	=

Zusammenfassung

Bei allen drei untersuchten Arten ließen sich deutliche Effekte der NH₃-/NH₄⁺-Versorgung auf die phänologische Entwicklung nachweisen. Dabei traten jedoch nicht nur artspezifische Unterschiede auf, bei allen Arten änderten sich die Reaktionen auch im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit. So führten die Behandlungen sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* in den ersten beiden Versuchsjahren v.a. in der Elongationsphase zu einer Entwicklungsbeschleunigung, während sich bei *Bromus* keine Effekte zeigten. Zu Beginn der dritten Vegetationsperiode traten bei allen drei Arten erstmals negative Behandlungseffekte auf: bei *Bromus* und *Brachypodium* war die Phase der Blattent-

wicklung unter NH_3 -Exposition gehemmt, bei *Arrhenatherum* führten NH_4^+ -Gaben zu ähnlichen Effekten. Keiner der beobachteten Effekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit, ob beschleunigend oder verlangsamernd, hielt jedoch über die gesamte Dauer einer Vegetationsperiode hinweg an.

3.2.1.2 Wuchshöhe

Erste Vegetationsperiode (1995)

Die Wuchshöhe von *Arrhenatherum* übertraf schon in den Kulturen ohne ein NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot die der beiden anderen Arten (Abb. 32). Bereits im ersten Versuchsjahr wurde dieser Vorteil durch eine erhöhte NH_3 -/ NH_4^+ -Versorgung noch verstärkt, signifikante Effekte traten aber nur bei höheren NH_4^+ -Gaben auf. Dies galt für alle drei Aufnahmetermine (172. Tag: $p < 0,01$; 189. Tag: $p < 0,001$; 214. Tag: $P < 0,05$). Die prozentualen Steigerungen bei maximaler NH_4^+ -Versorgung im Vergleich zu den Kontrollen ohne NH_4^+ -Gaben waren beim ersten Boniturtermin im Juni kurz nach Einrichtung der Modellkulturen mit ca. 40 % am größten (etwa 5 cm) und nahmen über ca. 30 % im folgenden Monat (etwa 8 cm) bis auf etwa 10 % im August ab (etwa 4 cm). In den Kulturen, die erhöhten NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft ausgesetzt wurden, traten die deutlichsten, wenn auch nur tendenziellen Effekte in den Kulturen ohne NH_4^+ -Gaben auf. Die Förderung des Höhenwachstums erreichten dabei ähnliche Größenordnungen wie bei der NH_4^+ -Versorgung. Auch unter NH_3 -Exposition verringerten sich die positive Effekte im Laufe des Beobachtungszeitraums, sie lagen jedoch zum Zeitpunkt der Ernte im August mit einer prozentualen Steigerungsrate von ca. 20 % über dem Vergleichswert bei erhöhter NH_4^+ -Versorgung.

Bei den beiden Halbtrockenrasenarten *Brachypodium* und *Bromus* zeigten sich in der ersten Vegetationsperiode dagegen nur geringe oder keine Einflüsse der Behandlungen auf die Wuchshöhe. So verschwand bei *Brachypodium* ein tendenziell positiver Effekt der NH_3 -Begasung beim ersten Boniturtermin im Laufe der Vegetationsperiode wieder.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Die Wuchshöhe wurde im zweiten Versuchsjahr deutlich stärker durch die unterschiedlichen Behandlungen beeinflusst als im ersten Jahr der Studie. Positive Effekte sowohl als Folge gesteigerter NH_3 -Konzentrationen als auch höherer NH_4^+ -Gaben traten bei allen drei Arten auf (Abb. 33). Am stärksten davon profitieren konnte jedoch erneut *Arrhenatherum*, dessen Triebe unter NH_3 -Exposition bei allen vier Boniturterminen hochsignifikant höher waren als die unbehandelten Kontrollen ($P < 0,001$, nur im April nicht gegeben). Wie im Vorjahr wurden die positive Effekte im Laufe der Vegetationsperiode schwächer, sowohl die prozentualen wie die absoluten Zuwächse lagen aber deutlich über den Vorjahreswerten: schon beim ersten Boniturtermin im April wurden *Arrhenatherum*-Triebe unter NH_3 -

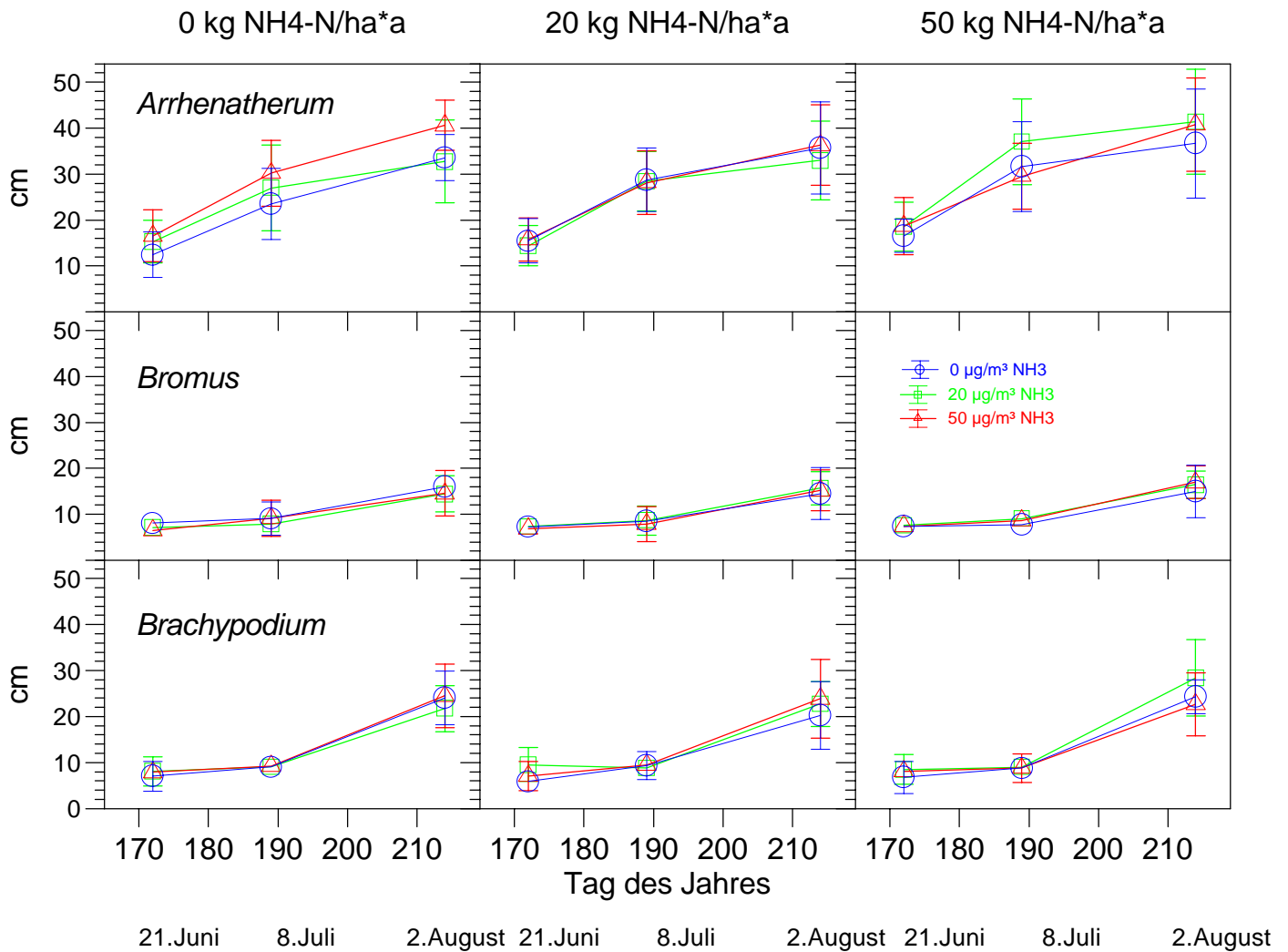


Abb. 32: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

Exposition bis ca. 70 % (etwa 10 cm) höher, in der Elongationsphase im Mai wurden Zuwächse von ca. 40 % (etwa 20 cm), zum Schnittzeitpunkt im Juli ca. 30 % (etwa 20 cm) registriert. Die stärksten NH_3 -Effekte traten mit bis zu 50% höheren Trieben bei den Pflanzen auf, die zugleich höchste NH_4^+ -Gaben erhielten.

Die Wirkung erhöhter NH_4^+ -Zufuhr bewegte sich mit ca. 40 % bzw. 20 % (jeweils etwa 20 cm) Längenzuwachs im Mai und Juli in ähnlichen Größenordnungen (hochsignifikant: $P < 0,001$). Deutlich schwächer war die Förderung dagegen zu Beginn der Vegetationsperiode mit ca. 20 % (etwa 5 cm, tendenziell). Auch das Regenerationswachstum von *Arrhenatherum* nach dem Schnitt war zum Zeitpunkt des letzten Boniturtermins Ende August mit Zuwächsen von ca. 30 % (etwa 10 cm) sowohl durch erhöhte NH_3 - als auch NH_4^+ -Zufuhr positiv beeinflusst (hochsignifikant: $P < 0,01$).

Erhöhte NH_3 -Konzentrationen führten auch bei *Bromus* zu einer Steigerung der Wuchshöhe. Dabei traten die einheitlichsten Reaktionen zu Beginn der Vegetationsperiode auf: unter NH_3 -Exposition nahm die durchschnittliche Wuchshöhe bei *Bromus* um ca. 50 % (etwa 5 cm) zu (hochsignifikant $P <$

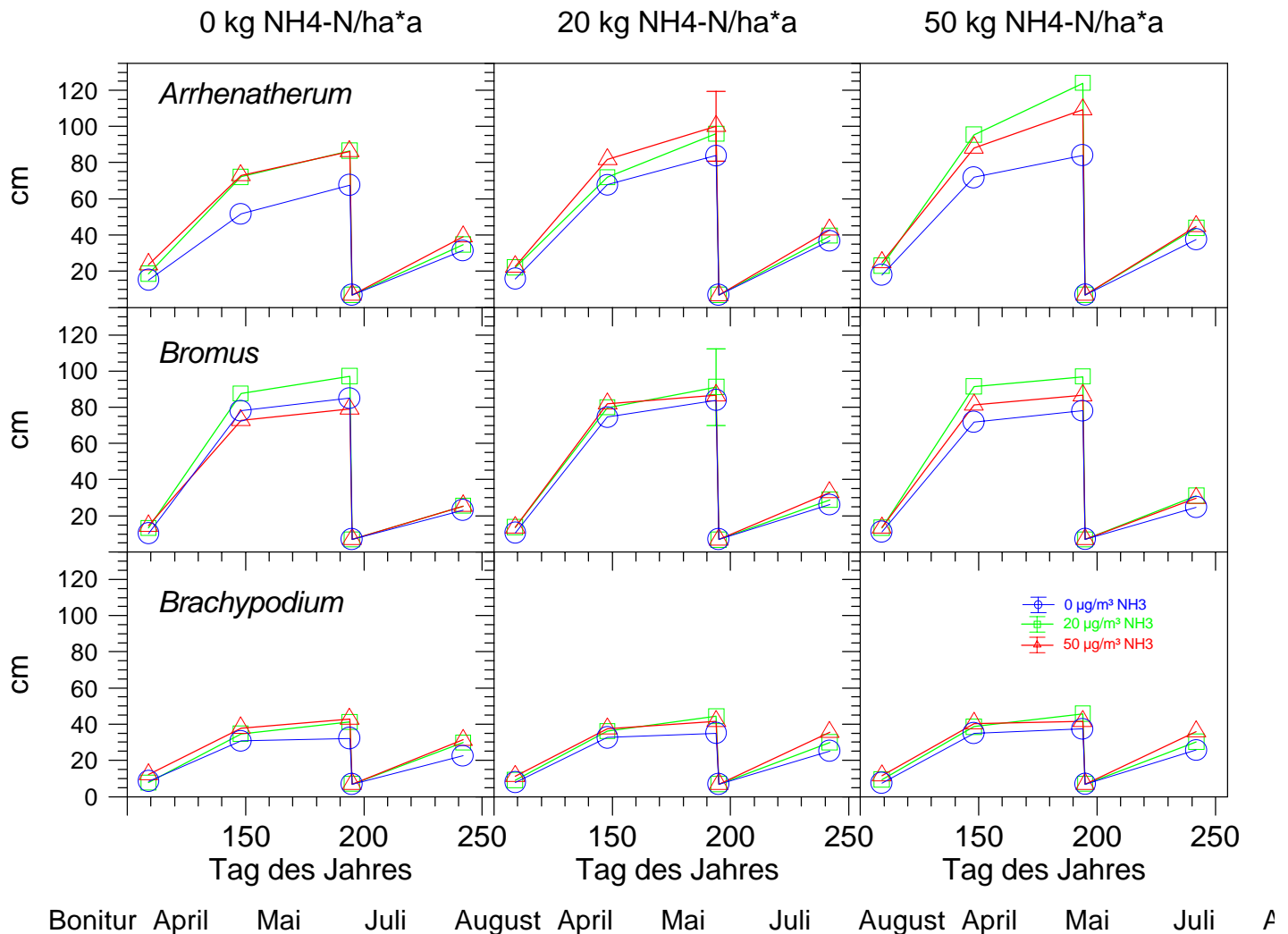


Abb. 33: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

0,001^v. Betrachtet man die absoluten Zuwächse, wurden die positiven Wirkungen auf das Höhenwachstum im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode zwar stärker, sie waren jedoch deutlich uneinheitlicher als bei *Arrhenatherum*. So traten die stärksten Steigerungen im Mai ($P < 0,01^{\text{n}}$) und Juli (n und v nicht gegeben) mit ca. 10-20 cm sowohl in den Kulturen ohne NH_4^+ -Gaben als auch bei maximaler NH_4^+ -Versorgung auf. Dabei fanden sich die maximalen Steigerungen bei mittleren NH_3 -Konzentrationen, in der höchsten NH_3 -Konzentration nahm die Höhe der Pflanzen wieder ab. Erhöhte NH_4^+ -Gaben führten nur beim Regenerationswachstum nach dem Schnitt ebenso wie die NH_3 -Exposition zu einem mit ca. 25 % (etwa 5 cm) wie zu Beginn der Vegetationsperiode vergleichsweise schwachen aber konstanteren Zuwachs (NH_3 : $p < 0,001$, NH_4^+ : $p < 0,001^{\text{n}}$).

Während sich die Effekte der NH_3 -Exposition auf die Wuchshöhe bei *Arrhenatherum* und *Bromus* im Verlauf der Vegetationsperiode deutlich veränderten, blieben die Reaktionen bei *Brachypodium* zwar schwächer, die prozentualen Steigerungsraten waren jedoch den gesamten Beobachtungszeitraum über auffällig konstant. Nach Zuwächsen von ca. 25 % im April (etwa 2 cm) und Mai (etwa 5 cm) wurde mit ca. 30 % zum Zeitpunkt des Schnitts im Juli (etwa 10 cm) das Maximum erreicht. Auch bei

dieser Art setzten sich die positiven Effekte nach dem Schnitt fort (ca. 30 % bzw. 10 cm) (alle NH_3 -Effekte hochsignifikant: $p < 0,001$, Juli: n, August: v). Dagegen zeigten sich kaum Effekte der NH_4^+ -Versorgung, nur im Mai führte dies zu relativ schwachen Zuwächsen von ca. 20 % (etwa 5 cm [$p < 0.01$]).

Dritte Vegetationsperiode (1996)

Im dritten Versuchsjahr waren die Reaktionen aller drei Arten im Vergleich zum Vorjahr schwächer, bei *Bromus* ließ sich zu Beginn der Vegetationsperiode sogar ein negativer Effekt der Behandlungen auf die Wuchshöhe belegen (Abb. 34).

Waren im zweiten Versuchsjahr bei *Arrhenatherum* die stärksten prozentualen Zuwächse beim ersten Boniturtermin Mitte April aufgetreten, blieben zu Beginn der dritten Vegetationsperiode die fördernden Effekte der Behandlungen auf das Höhenwachstum deutlich dahinter zurück. Zum Zeitpunkt des ers

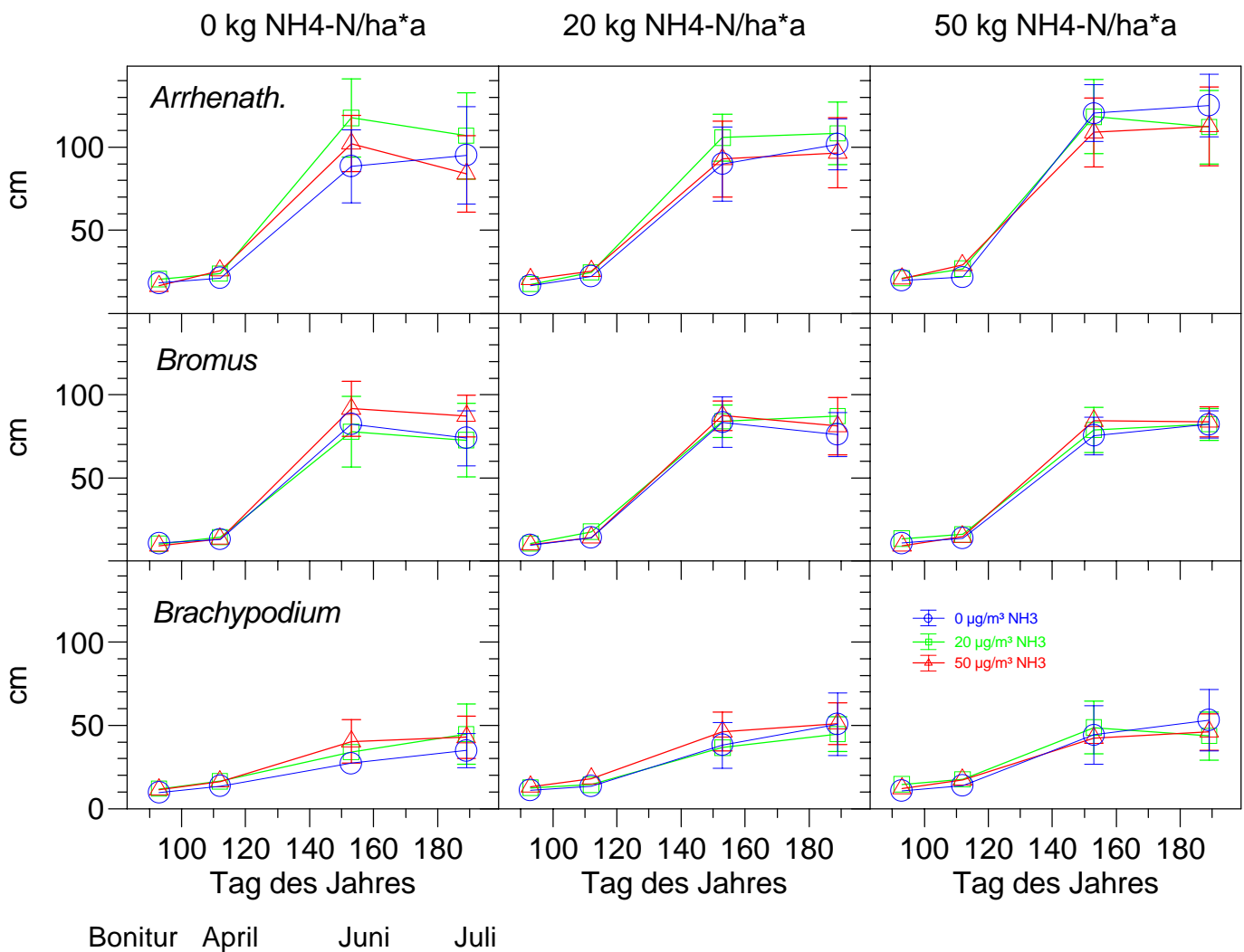


Abb. 34: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

Tab. 11: Übersicht Behandlungseffekte auf die Wuchshöhe in den drei Versuchsjahren (1995 -1997), (+: Förderung; -: Hemmung ; =: keine deutlichen Veränderungen; +/-: uneinheitliche Reaktionen; tendenzielle Reaktionen in Klammern)

1.Versuchsjahr 1995		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 42 Tage)			
			172. (Juni)	189. (Juli)	214. (August)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃		(+)	(+)	(+)
	NH ₄ ⁺		+	+	+
<i>Bromus</i>	NH ₃		=	=	=
	NH ₄ ⁺		=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH ₃		(+)	=	=
	NH ₄ ⁺		=	=	=

2.Versuchsjahr 1996		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 133 Tage)			
		109. (April)	148. (Mai)	194. (Juli)	242. (August)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃	+	+	+	+
	NH ₄ ⁺	(+)	+	+	+
<i>Bromus</i>	NH ₃	+	+/-	+/-	+
	NH ₄ ⁺	=	=	=	+
<i>Brachypodium</i>	NH ₃	+	+	+	+
	NH ₄ ⁺	=	+	=	=

3.Versuchsjahr 1997		Boniturtermin (Tag des Jahres) (erfasster Zeitraum: 96 Tage)			
		93. (April)	112. (April)	153. (Juni)	189. (Juli)
<i>Arrhenatherum</i>	NH ₃	=	+	+/-	+/-
	NH ₄ ⁺	+	=	+	=
<i>Bromus</i>	NH ₃	-	=	=	=
	NH ₄ ⁺	=	=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH ₃	+	+	=	=
	NH ₄ ⁺	=	=	+	=

ten Boniturtermins unmittelbar nach der Auswinterung der Modellkulturen Anfang April ließ sich nur eine mit ca. 10 % relativ geringe Zunahme bei einer verbesserten NH₄⁺-Versorgung nachweisen (etwa 2 cm, signifikant: P < 0,05ⁿ). Bei der zweiten Erfassung etwa 14 Tage später führte die NH₃-Exposition zu einer prozentualen Steigerung der Wuchshöhe um etwa 30 % (etwa 5 cm, hochsignifikant: P < 0,001). Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode entsprachen die Steigerungsraten zwar wieder

denen des Vorjahres, die Reaktionen waren aber deutlich uneinheitlicher. So deutete sich bei den Boniturterminen im Juni und Juli unter NH_3 -Exposition z.T. eine Optimumkurve an, wenn maximale Zuwächse bei mittleren NH_3 -Konzentrationen auftraten. Im Juni führten sowohl die NH_3 -Exposition als auch die NH_4^+ -Versorgung zu signifikanten Steigerungen der Wuchshöhe um bis zu 30 % (etwa 30 cm, $P < 0,05$ bzw. $P < 0,01$).

Im Gegensatz zum Vorjahr ließ sich bei *Bromus* in der letzten Vegetationsperiode keine fördernde Wirkung der Behandlungen auf das Höhenwachstum mehr nachweisen, zu Beginn des dritten Versuchsjahres waren die Kulturen, die maximalen NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft ausgesetzt waren, sogar ca. 10 % (etwa 1 cm) kleiner als die Kontrollen (Anfang April, NH_3 -Effekt signifikant: $P < 0,05$) oder hatten gerade deren Größe erreicht (Mitte April, NH_3 -Effekt signifikant: $P < 0,05$). Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode verloren sich diese negativen Effekte aber wieder.

Brachypodium konnte bezüglich der Wuchshöhe stärker von den Behandlungen profitieren als *Bromus*, eine über die gesamte Vegetationsperiode konstant positive Wirkung erhöhter NH_3 -Konzentrationen wie im Vorjahr wiederholte sich in der dritten Vegetationsperiode jedoch nicht, womit auch bei dieser Art die Reaktionen schwächer ausfielen. Signifikante Zuwächse von ca. 40 bzw. 30 % beschränkten sich auf die ersten beiden Boniturtermine im April (jeweils etwa 4 cm, $P < 0,01^{\vee}$ bzw. $P < 0,001^{\vee}$). Wie im Vorjahr blieb die NH_4^+ -Versorgung zu Beginn des dritten Versuchsjahres ohne nachweisbaren Effekt auf die Wuchshöhe, erst im Juni und Juli traten positive Effekte auf. Diese übertrafen mit Steigerungen von ca. 60 bzw. 50 % (jeweils etwa 17 cm) sogar die des Vorjahres (Juni: hochsignifikant: $P < 0,01^{\text{n}}$).

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten wurde die Wuchshöhe in mindestens einem der drei Versuchsjahre durch die NH_3 -/ NH_4^+ -Behandlungen positiv beeinflusst, nur bei *Bromus* trat zu Beginn der dritten Vegetationsperiode unter NH_3 -Exposition kurzzeitig ein negativer Effekt auf.

Allein *Arrhenatherum* konnte bereits im ersten Versuchsjahr von einem erhöhtem NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot profitieren, dies setzte sich auch in der zweiten Vegetationsperiode fort. Zwar hielten die bei *Arrhenatherum* beobachteten Effekte jeweils über die gesamte Dauer einer Vegetationsperiode hinweg an, die prozentualen Steigerungen waren jedoch zu Beginn des jeweils erfassten Zeitraums am größten und nahmen danach kontinuierlich ab. Im letzten Versuchsjahr war die Förderung deutlich schwächer, es zeigten sich nur mehr vereinzelt positive Effekte.

Dies galt auch für *Brachypodium*, der Art, bei der in der zweiten Vegetationsperiode die kontinuierlichsten Reaktionen aufgetreten waren, nachdem deren Wuchshöhe im ersten Jahr der Studie kaum von den Behandlungen gefördert wurde.

Von allen drei Arten konnte *Bromus* bezüglich seiner Wuchshöhe am geringsten von den Behandlungen profitieren, deutlich positive Effekte traten lediglich in der zweiten Vegetationsperiode auf (zu Beginn und beim Regenerationswachstum).

Während *Arrhenatherum* durch beide NH_y -Formen gefördert wurde, reagierten *Bromus* und *Brachypodium* v.a. auf die NH_3 -Exposition. Analog den Effekten auf die Geschwindigkeit der phänologischen Entwicklung traten auch bei der Wuchshöhe damit nicht nur artspezifische Unterschiede auf, alle drei Arten änderten ihre Reaktionen auch im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit.

3.2.1.3 Anzahl der Triebe pro Pflanze (Bestockung)

Erste Vegetationsperiode (1995)

Während alle drei Arten zu den beiden ersten Aufnahmetermen über eine ähnliche Zahl an Trieben verfügten, änderte sich dieses Bild kurz vor der Ernte (Abb. 35). Zwar nahm die Zahl der Triebe pro Pflanze im Verlauf der Vegetationsperiode bei allen Arten kontinuierlich zu, signifikante Einflüsse der Behandlungen zeigten sich jedoch nur bei *Brachypodium*. Höhere NH_4^+ -Gaben führten bei dieser Art zu deutlichen Steigerungen von bis zu 60 % auf durchschnittlich zehn Triebe pro Pflanze (signifikant im Juli und August, $P < 0,05$). *Brachypodium* erreichte damit bereits im ersten Versuchsjahr die höchste Anzahl unter allen drei Arten. Positive Effekte einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung traten auch bei *Arrhenatherum* auf, diese waren jedoch uneinheitlicher und blieben daher trotz Steigerungen von bis zu 60 % lediglich tendenziell. Keine deutlich positiven Reaktionen ließen sich bei *Bromus* erkennen, unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot trat jedoch mit einer Abnahme um etwa 40 % ein deutlich negativer Effekt auf. Die entsprechenden Versuchspflanzen hatten zum Zeitpunkt des Schnitts durchschnittlich nur vier Triebe ausgebildet und blieben damit sogar hinter den Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung mit sieben Trieben zurück.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Ein völlig anderes Bild als im ersten Versuchsjahr zeigte sich in der zweiten Vegetationsperiode (Abb. 36). Hatte die Zahl der Triebe pro Pflanze im ersten Jahr bei allen drei Arten bis zur Ernte kontinuierlich zugenommen, spiegelten sich in den artspezifisch unterschiedlichen Entwicklungen des zweiten Jahres die verschiedenen Wuchsstrategien der untersuchten Arten.

Die Entwicklung bei *Arrhenatherum* war von einer starken Dynamik geprägt. Die höchste Anzahl grüner Triebe pro Pflanze wurde beim ersten Boniturtermin Mitte April registriert, ausschließlich vegetative Triebe ohne Knoten (keine Elongation) mit meist nur zwei Blättern. Beim zweiten Boniturtermin Ende Mai, zur Zeit der Stängelelongation und beginnenden Rispenbildung, hatte sich die Zahl der Triebe bei *Arrhenatherum* um etwa 2/3 reduziert: die Pflanzen konzentrierten ihr Wachstum auf wenige Triebe. Der leichte Anstieg der Zahlen zum Schnitttermin im Juli deutet auf ein erneutes Einsetzen der Neubildung von Trieben nach der Karyopsenreife hin. Bemerkenswert ist, dass diese Schwankungen unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot etwas abgeschwächt waren - die Zahl der

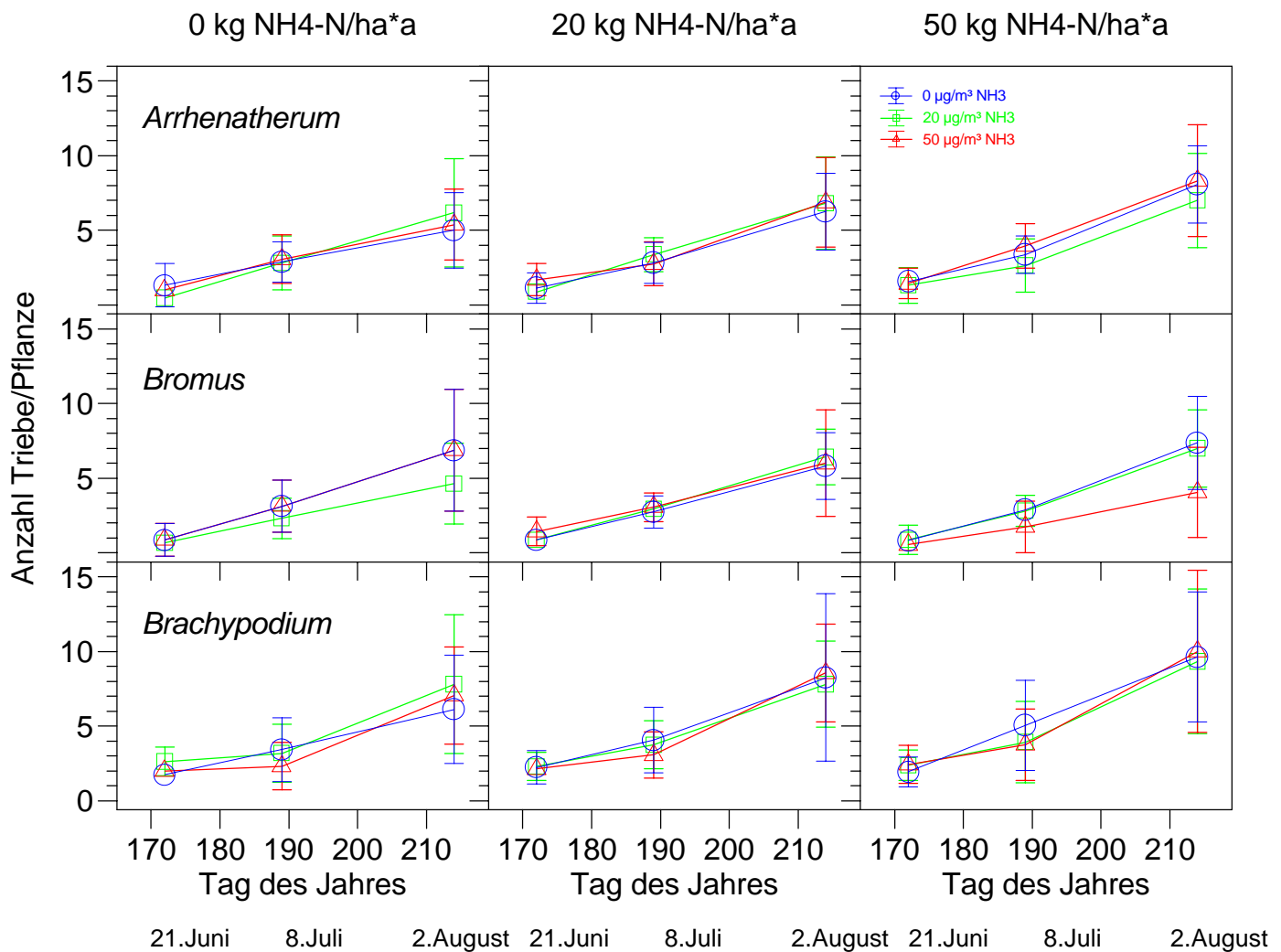


Abb. 35: Anzahl der Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

Triebe nahm hier mit Beginn der Elongationsphase nur um etwa 50 % ab und blieb anschließend bis zur Ernte auf hohem Niveau konstant.

Die stärksten Behandlungseffekte traten bei *Arrhenatherum* zu Beginn der Vegetationsperiode auf. Höhere NH_3 -Konzentrationen führten zu einem tendenziellen Anstieg der Zahl der Triebe pro Pflanze von etwa 15 auf bis zu 25 (ca. 70 %, n und v nicht gegeben, $p < 0.001$), unter höchsten NH_4^+ -Gaben sogar auf nahezu 30. Dieser positive NH_4^+ -Effekt beschränkte sich aber auf Kulturen mit NH_3 -Begasung. Mit der Reduzierung der Triebzahl im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode verkleinerten sich auch die tendenziellen Unterschiede (jeweils n und v nicht gegeben: Mai: $p < 0.001$, Juli: $p < 0.01$) zwischen den NH_3 -Behandlungen, am deutlichsten blieben diese wie schon beim ersten Boniturtermin unter maximaler NH_4^+ -Versorgung erhalten (NH_4^+ -Effekt auch im Mai nur tendenziell: $p < 0.05^{\text{nv}}$).

Anders als bei *Arrhenatherum* verlief die zeitliche Entwicklung der Triebanzahl bei den beiden Halbtrockenrasenarten. Von einer großen Kontinuität geprägt war die Entwicklung bei *Brachypodium*, verbunden mit deutlichen Behandlungseffekten. Im fast dreimonatigen Erfassungszeitraum traten nur

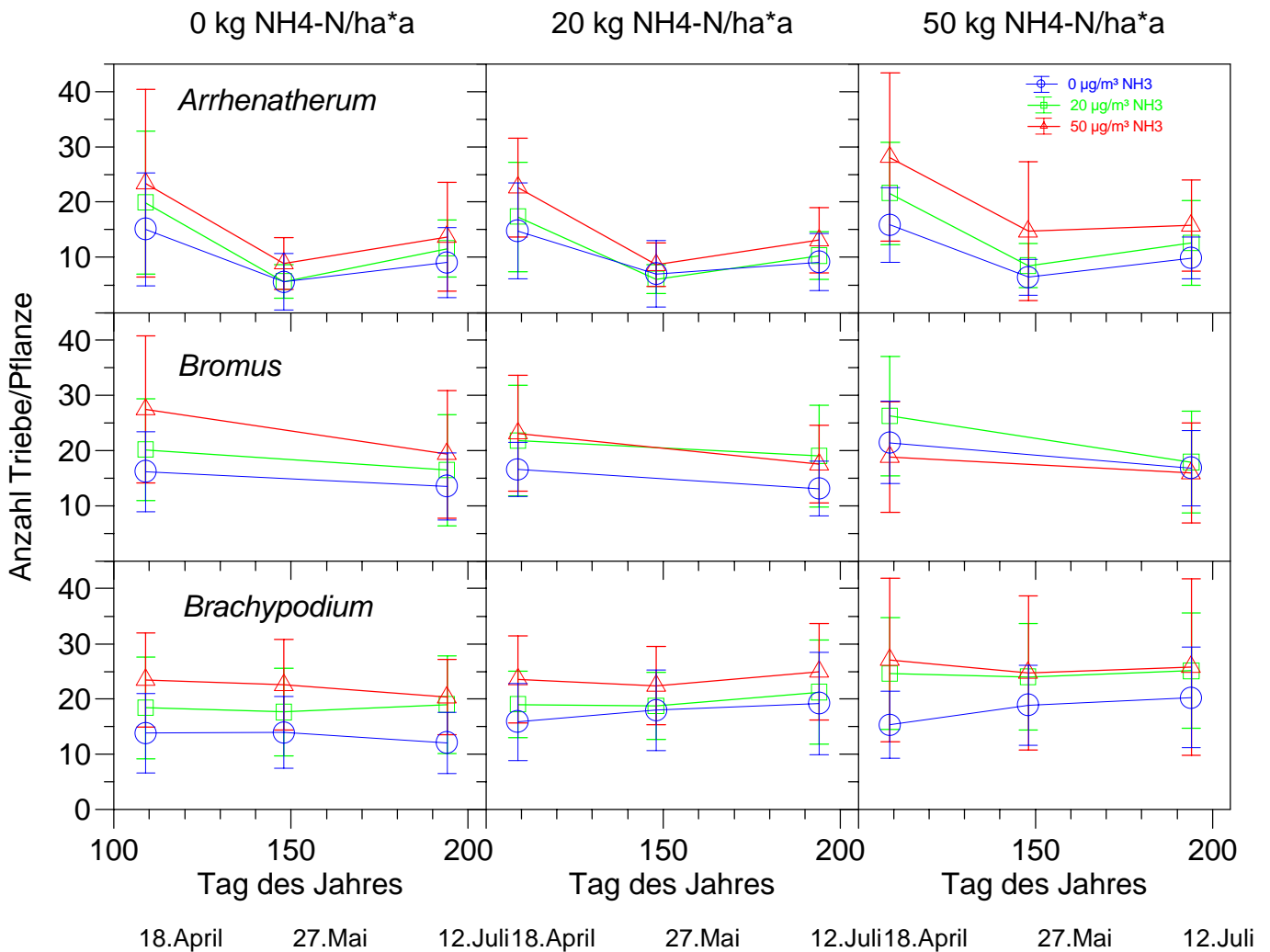


Abb. 36: Anzahl der Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

relativ geringe Veränderungen der Triebanzahl auf, auch unter einer erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung blieb diese Kontinuität erhalten. Bei allen drei Boniturterminen traten deutliche Effekte erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf, tendenziell im April ($p < 0.001^{\text{NV}}$), hochsignifikant im Mai und Juli ($p < 0.01^{\text{N}}$). Die Zahl der Seitentriebe nahm um fast 70 % von ca. 15 auf ca. 25 zu. Mit zunehmenden NH_4^+ -Gaben verkleinerte sich die Differenz zwischen mittlerer und höchster NH_3 -Versorgung. Im Vergleich zu den NH_3 -Effekten blieben die Wirkungen einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung schwach und uneinheitlich. Lediglich in Kombination mit mittleren NH_3 -Konzentrationen trat eine nennenswerte Steigerung auf (NH_4^+ -Effekte tendenziell: Mai: $p < 0.05^{\text{NV}}$, Juli: $p < 0.01^{\text{NV}}$).

Bei *Bromus* nahm die Zahl der Triebe zwischen April und Juli mit 10 bis 30 % nur relativ leicht ab. Beim Boniturtermin im Mai wurden nur die rispenträgenden Stängel gezählt, die vegetativen Triebe blieben anders als im April und zum Zeitpunkt des Schnitts unberücksichtigt (nicht dargestellt). Deutliche Effekte erhöhter NH_3 -Konzentrationen erreichten mit Steigerungen von ca. 70 % eine ähnliche Größenordnung wie bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*, waren jedoch nur tendenziell und blieben auf den Beginn der Vegetationsperiode beschränkt. Zudem deuten schwächere NH_3 -Effekte bei gleichzeitigem NH_4^+ -Angebot auf negative $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Interaktionen hin. Ein maximales $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -

Angebot wirkte sich erneut negativ auf die Zahl der Triebe aus, die Reduktion war jedoch schwächer als in der ersten Vegetationsperiode.

Vergleicht man die Zahl der Triebe zum Zeitpunkt der Ernte bei den drei untersuchten Arten, fällt auf, dass in den Kontrollen ähnlich dem Vorjahr mit durchschnittlich ca. 9 Trieben pro Pflanze bei *Arrhenatherum*, 12 bei *Brachypodium* und 14 bei *Bromus* nur relativ geringe Unterschiede auftraten. Ebenfalls analog zur ersten Vegetationsperiode übertraf *Brachypodium* bei maximaler $\text{NH}_3\text{-}/\text{NH}_4^+$ -Versorgung mit ca. 26 Trieben pro Pflanze sowohl *Arrhenatherum* als auch *Bromus* mit jeweils ca. 16 Trieben deutlich. Aus den Steigerungsfaktoren ergibt sich folgende Rangfolge: *Brachypodium* (x 2,2), *Arrhenatherum* (x 1,8), *Bromus* (x 1,1).

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten ließen sich Wirkungen des $\text{NH}_3\text{-}/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Zahl der Triebe pro Pflanze erkennen. Die Stärke und Dauer dieser Effekte war jedoch artspezifisch sehr unterschiedlich. Es traten sowohl positive als auch negative Reaktionen auf. Als einzige der untersuchten Arten konnte *Brachypodium* schon in der ersten Vegetationsperiode von den Behandlungen profitieren, NH_4^+ -Gaben führten zu einer signifikanten Zunahme der Zahl der Triebe um bis zu 60 %. Im zweiten Versuchsjahr bewirkten besonders erhöhte NH_3 -Konzentrationen bei allen drei Arten Steigerungen von bis zu 70 % (aus dem dritten Versuchsjahr liegen keine Daten vor). Während diese Effekte bei *Brachypodium* signifikant waren und im Erfassungszeitraum von Mitte April bis Mitte Juli anhielten, blieben die Reaktionen von *Arrhenatherum* und *Bromus* tendenziell und schwächten sich bis zur Ernte deutlich ab. Damit konnte auch im zweiten Jahr besonders *Brachypodium* von den Behandlungen profitieren.

Bei *Bromus* führte ein maximales $\text{NH}_3\text{-}/\text{NH}_4^+$ -Angebot in beiden Versuchsjahren tendenziell zu einer Reduktion der Triebanzahl - in der ersten Vegetationsperiode fielen die entsprechenden Kulturen sogar hinter die Kontrollen ohne $\text{NH}_3\text{-}/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung zurück.

Während in den Kontrollen *Bromus* im zweiten Versuchsjahr mit durchschnittlich 14 Trieben pro Pflanze den höchsten Wert erreichte, gefolgt von *Brachypodium* mit 12 und *Arrhenatherum* mit 9, übertraf bei maximaler $\text{NH}_3\text{-}/\text{NH}_4^+$ -Versorgung *Brachypodium* mit ca. 26 Trieben die beiden anderen Arten deutlich (jeweils ca. 16 Triebe). Daraus lässt sich folgende Rangfolge ableiten: *Brachypodium* (Steigerungsfaktor 2,2), *Arrhenatherum* (1,8), *Bromus* (1,1).

Unabhängig von den Behandlungseffekten deutet die Entwicklung der Triebanzahl im Erfassungszeitraum auf unterschiedliche Wuchsstrategien. Während bei *Arrhenatherum* starke Schwankungen auftraten mit einer Reduktion der Triebanzahl um bis zu 2/3, nahm diese bei *Bromus* mit 10 bis 30 % nur leicht ab. Von einer großen Kontinuität geprägt war die Entwicklung bei *Brachypodium*.

3.2.1.4 Anzahl und prozentualer Anteil reproduktiver Triebe

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Nachdem im Jahr der Etablierung der Modellkulturen alle drei Arten rein vegetativ geblieben waren, bildeten im zweiten Versuchsjahr besonders *Arrhenatherum* und *Bromus* reproduktive Triebe, *Brachypodium* war dagegen erneut weitgehend vegetativ (s. 3.2.1.1).

Von den drei untersuchten Arten investierte *Bromus* am stärksten in die Reproduktion - in den Kontrollen wurden durchschnittlich etwa fünf Rispen pro Pflanze gebildet (Abb. 37). In den Kontrollkulturen von *Arrhenatherum* fand sich im Mittel nur eine einzige Rispe pro Pflanze. Die Differenzen zwischen den drei Arten waren sowohl beim Boniturtermin im Mai als auch zum Zeitpunkt des Schnitts im Juli

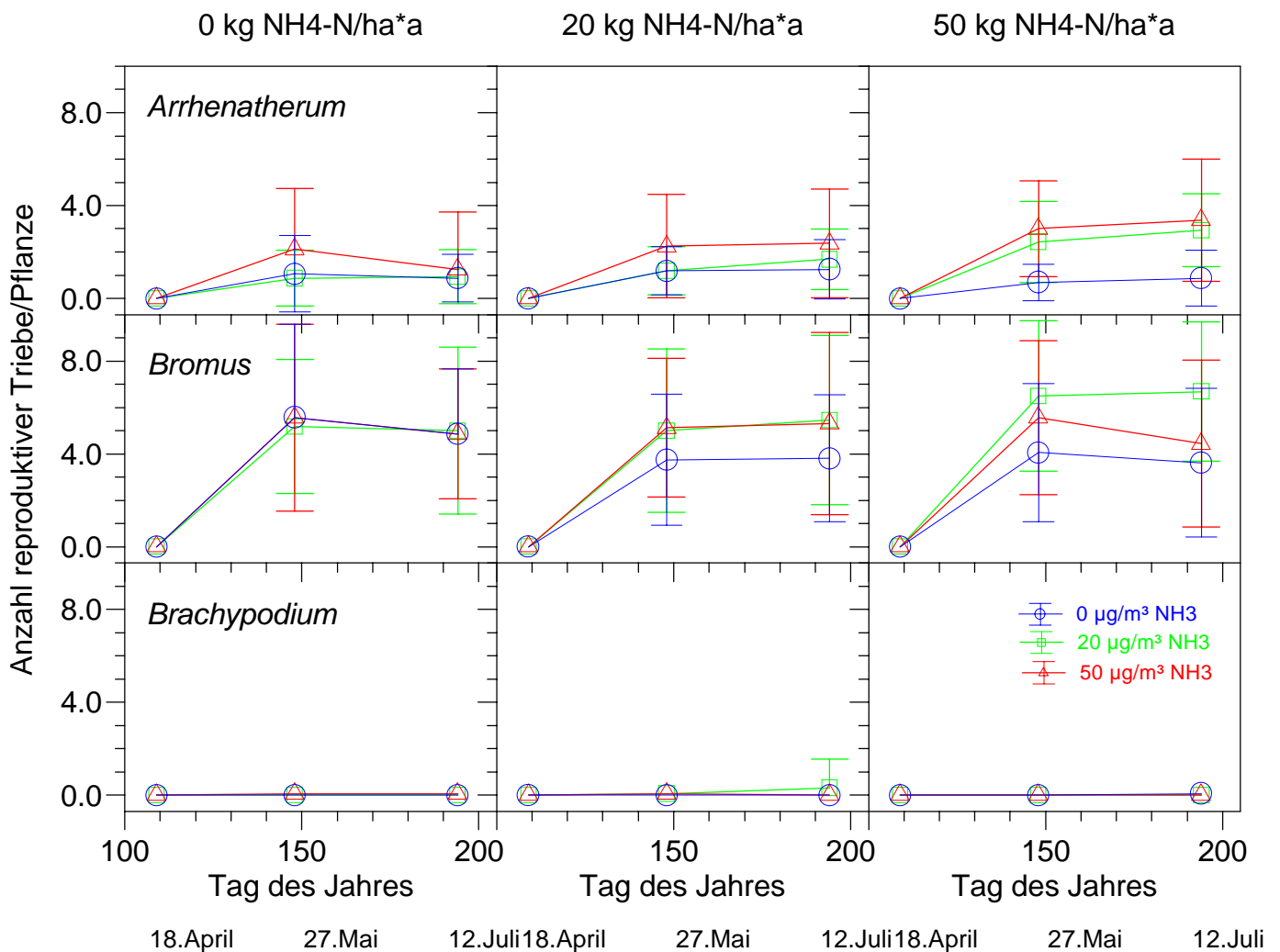


Abb. 37: Anzahl reproduktiver Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

hochsignifikant ($P < 0,001^n$, LSD-Test: a b c).

Von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot konnte in erster Linie *Arrhenatherum* profitieren. Deutliche Zunahmen traten bei einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung auf, jedoch nur in den Varianten, die zugleich erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren. Unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bildete *Arrhenatherum* durchschnittlich etwa drei Rispen pro Pflanze aus. Die NH_4^+ -Effekte waren zum Schnittzeitpunkt signifikant ($P < 0,01^n$, LSD-Test: a ab b). Die NH_3 -Exposition allein führte nur zu tendenziellen Zuwächsen auf bis zu zwei Rispen pro Pflanze.

Die Reaktionen von *Bromus* lieferten dagegen ein uneinheitliches Bild: unter erhöhten NH_4^+ -Gaben fiel die Zahl der Rispen in den Varianten ohne zusätzliche NH_3 -Exposition mit durchschnittlich drei bis vier pro Pflanze noch hinter die Kontrollen zurück (NH_3 -Effekt im Mai hochsignifikant: $P < 0,01^n$, LSD-Test: a b b, im Juli signifikant: $P < 0,05^n$, LSD-Test: a b ab). Wurden beide NH_y -Formen in hohen Konzentrationen angeboten, deutete sich eine Optimumkurve an: mit durchschnittlich etwa 6,5 Rispen pro Pflanze bildete *Bromus* bei einer submaximalen Versorgungsstufe ($20 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$ und $50 \text{ kg NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) die meisten Rispen, unter dem maximal möglichen Angebot nahm dieser Wert dagegen wieder auf etwa fünf Rispen ab.

Ohne Wirkung auf die Zahl der Rispen pro Pflanze blieben die Behandlungen in der zweiten Vegetationsperiode bei *Brachypodium*.

Auch bezüglich des prozentualen Anteils der reproduktiven Triebe an der durchschnittlichen Gesamtzahl aller Triebe pro Pflanze unterschieden sich die drei Arten deutlich, die Differenzen blieben jedoch tendenziell (n und v nicht gegeben). *Bromus* erreichte erneut den höchsten Anteil, zum Zeitpunkt der Ernte betrug er in den Kontrollen etwa 35 %, damit war jeder dritte Trieb von *Bromus* in die Reproduktionsphase übergegangen (Abb. 38). Deutlich weniger waren es dagegen in den entsprechenden Kulturen von *Arrhenatherum*, dort lag der Anteil bei nur etwa 8 %. Da *Arrhenatherum* jedoch zum Zeitpunkt der Bonitur im Juli im Anschluss an die starke Abnahme der Triebanzahl während der Elongationsphase bereits wieder mit der Neubildung von (vegetativen) Trieben begonnen hatte (s. 3.2.1.3) führt dieser niedrige Wert zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Höhe von Investitionen in die Reproduktion. Beim zweiten Boniturtermin im Mai hatte der Anteil reproduktiver Triebe in den Kontrollen bei *Arrhenatherum* noch etwa 17 % betragen, da zu diesem Zeitpunkt jedoch von *Bromus* keine Daten erhoben wurden, muss sich der Vergleich auf den Juli beschränken.

Wie schon bei der absoluten Zahl der Rispen konnte *Arrhenatherum* auch bezüglich ihres prozentualen Anteils signifikant von erhöhten NH_4^+ -Gaben profitieren ($P < 0,01^n$, LSD-Test: a b b), die deutlichsten Effekte mit Steigerungen zwischen 10 und 20 Prozentpunkten traten jedoch erneut nur im Zusammenspiel mit erhöhten NH_3 -Konzentrationen auf. Ebenfalls analog zur absoluten Zahl der Rispen wurde der höchste prozentuale Anteil mit etwa 27 % bei einer Versorgungsstufe erreicht, die unter dem Maximum lag ($20 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$ und $50 \text{ kg NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$). Der Anteil nahm unter höchster $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung wieder auf ca. 23 % ab. Bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bildete *Arrhenatherum* damit in etwa dem gleichen Ausmaß reproduktive Triebe wie *Bromus* dies bereits in den Kontrollen tat. Bei *Bromus* blieb der prozentuale Anteil von den Behandlungen nahezu unbeein-

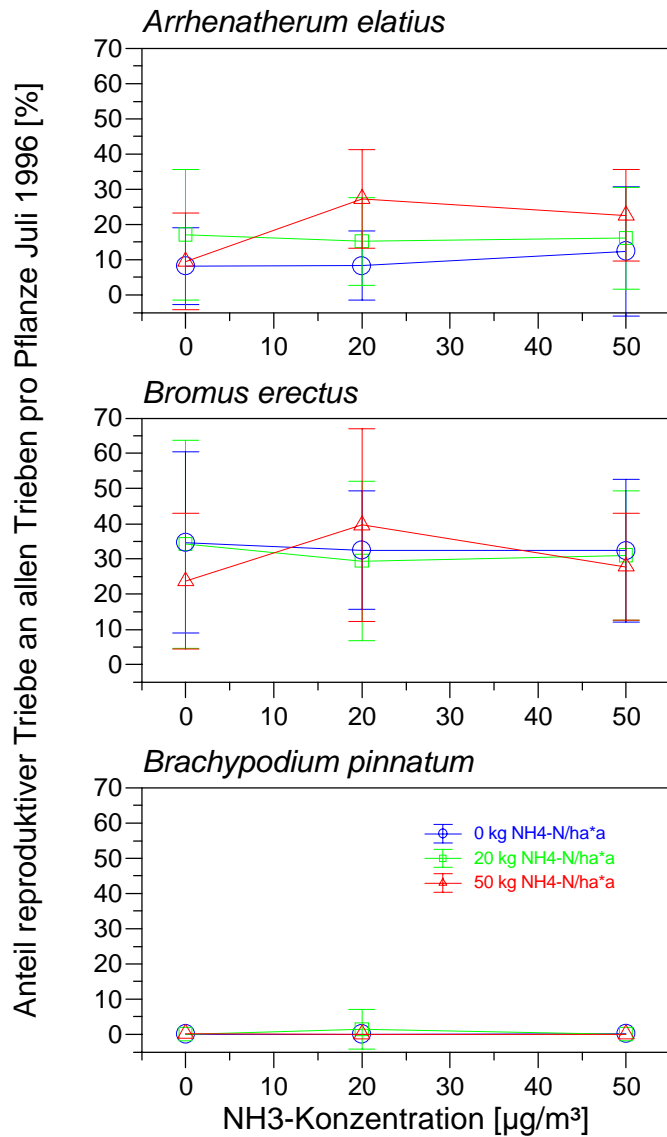


Abb. 38: Prozentualer Anteil der reproduktiven Triebe an der Gesamtzahl aller Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)

flusst, lediglich unter hohen NH₄⁺-Gaben traten mit zunehmender NH₃-Konzentration Veränderungen auf, die jedoch uneinheitlich waren.

In den Kulturen von *Brachypodium* blieb der Anteil ährentragender Triebe in fast allen Behandlungsvarianten unter 1 %, Effekte eines erhöhten NH₃-/NH₄⁺-Angebotes ließen sich nicht erkennen.

Zusammenfassung

In der zweiten Vegetationsperiode bildeten besonders *Bromus* und *Arrhenatherum* reproduktive Triebe, *Brachypodium* blieb dagegen weitgehend vegetativ. *Bromus* investierte von allen drei Arten am stärksten in die Reproduktion – in den Kontrollen fanden sich durchschnittlich etwa fünf Rispen pro Pflanze, was einem Anteil von etwa 35 % entsprach. Bei *Arrhenatherum* war dies mit nur einem reproduktiven Trieb pro Pflanze und einem Anteil von etwa 10 % deutlich weniger. *Arrhenatherum* konnte jedoch stärker als *Bromus* von einem erhöhten NH₃-/NH₄⁺-Angebot profitieren. Unter NH₄⁺-Gaben nahm sowohl die Zahl reproduktiver Triebe (auf ca. 3) als auch deren prozentualer Anteil (auf ca. 30

%) signifikant zu. Bei *Bromus* blieb der prozentuale Anteil der Rispen ohne deutliche Veränderungen durch eine verbesserte NH_3 -/ NH_4^+ -Versorgung, die absolute Zahl reproduktiver Triebe fiel bei alleinigen NH_4^+ -Gaben ohne NH_3 -Exposition hinter die Kontrollen zurück. Ohne Wirkung blieben die Behandlungen bei *Brachypodium*.

3.2.1.5 Blattentfaltungsintervall (Phyllochron)

Aufgrund der unterschiedlichen Phänologie der beiden untersuchten Halbtrockenrasenarten - *Bromus* treibt bereits im zeitigen Frühjahr aus, *Brachypodium* deutlich später - lagen für diese Arten jeweils nur Daten aus einem der Untersuchungsjahre vor. Während der Erfassung der Blattentfaltung im Mai des zweiten Versuchsjahres (1996) war diese Phase bei *Bromus* bereits weitgehend abgeschlossen, bei *Brachypodium* dagegen im vollem Gange. Im April des dritten Versuchsjahres (1997) konnte die entsprechende Wachstumsphase bei *Bromus* untersucht werden, bei *Brachypodium* waren dagegen in diesem Zeitraum erst sehr wenige Blätter sichtbar.

Tab. 12 a: Anzahl (n) registrierter Blattentfaltungen bei *Arrhenatherum elatius* im April 1997

NH_3	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	$20 \mu\text{g m}^{-3}$	$50 \mu\text{g m}^{-3}$
NH_4^+ : $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	3	2	3
NH_4^+ : $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	4	3	4
NH_4^+ : $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	2	1	3

Tab. 12 b: Anzahl (n) registrierter Blattentfaltungen bei *Bromus erectus* im April 1997

NH_3	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	$20 \mu\text{g m}^{-3}$	$50 \mu\text{g m}^{-3}$
NH_4^+ : $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	10	9	12
NH_4^+ : $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	18	18	8
NH_4^+ : $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	14	12	7

Tab. 12 c: Anzahl (n) registrierter Blattentfaltungen bei *Arrhenatherum elatius* im Mai 1996

NH_3	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	$20 \mu\text{g m}^{-3}$	$50 \mu\text{g m}^{-3}$
NH_4^+ : $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	17	19	17
NH_4^+ : $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	15	14	14
NH_4^+ : $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	16	15	18

Tab. 12 c: Anzahl (n) registrierter Blattentfaltungen bei *Brachypodium pinnatum* im Mai 1996

NH_3	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	$20 \mu\text{g m}^{-3}$	$50 \mu\text{g m}^{-3}$
NH_4^+ : $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	8	9	12
NH_4^+ : $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	8	11	6
NH_4^+ : $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	8	11	8

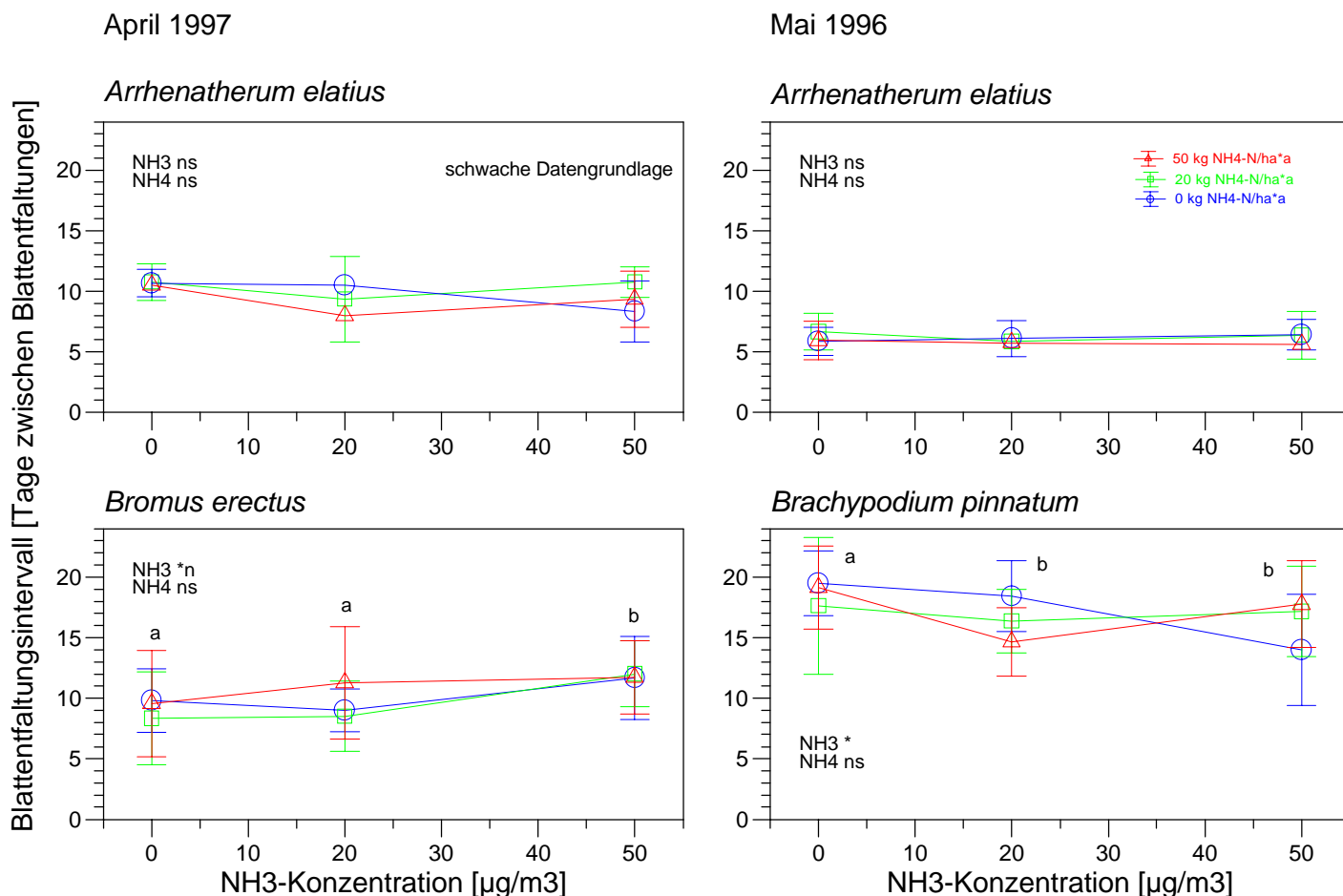


Abb. 39: Blattentfaltungsintervall (Phyllochron) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im April des dritten (1997) und im Mai des zweiten Versuchsjahres (1996)

Als einzige der drei untersuchten Arten wurden für *Arrhenatherum* aus beiden Untersuchungsperioden und damit verbunden aus unterschiedlichen phänologischen Entwicklungsphasen Daten erfasst. Im April (1997) befand sich *Arrhenatherum* zwar in seiner vegetativen Phase (s. 3.2.1.1), entfaltete jedoch nur relativ wenige Blätter (schwache Datengrundlage). Deutlich mehr waren es dagegen im Mai (1996) während der Elongationsphase dieser Art. Die beiden Halbtrockenrasenarten befanden sich im jeweiligen Untersuchungszeitraum in der vegetativen Phase - erst gegen Ende begann der Übergang in die Elongationsphase.

Ein Vergleich der Blattentfaltungsintervalle der drei untersuchten Arten war aufgrund der teilweise unterschiedlichen Erfassungszeiträume - bedingt durch das differierende Wuchsverhalten - nur eingeschränkt möglich. Im April (1997), dessen monatliches Temperaturmittel mit $7,8\text{ }^\circ\text{C}$ etwa $0,8\text{ }^\circ\text{C}$ unter dem langjährigen Durchschnitt lag (s. 3.1), verlief die Blattentfaltung in den Kontrollkulturen von *Bromus* etwas schneller als bei *Arrhenatherum*, die durchschnittliche Länge des Intervalls betrug bei *Bromus* etwa 9,5 Tage, bei *Arrhenatherum* (schwache Datengrundlage) etwa 10,5 Tage (Abb. 39). Die relativ geringen Unterschiede zwischen *Bromus* und *Arrhenatherum* waren hochsignifikant ($P < 0,001^v$).

Im Mai (1996), der mit einem monatlichen Temperaturmittel von 11,8 °C deutlich wärmer war, jedoch auch ca. 1,3 °C unter dem langjährigen Durchschnitt blieb, war der Abstand zwischen den beiden Vergleichsarten ausgeprägter. Während *Arrhenatherum* in diesem Erfassungszeitraum im Mittel in den Kontrollkulturen alle sechs Tage ein neues Blatt entfaltete, wurde bei *Brachypodium* durchschnittlich nur alle 20 Tage ein neues Blatt sichtbar – damit erschienen an einem Trieb von *Arrhenatherum* im selben Zeitraum durchschnittlich mehr als dreimal so viele neue Blätter wie bei *Brachypodium*. Die Unterschiede zwischen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* waren auch hier hochsignifikant ($P < 0,001^n$).

Die deutlichsten Behandlungseffekte traten bei *Brachypodium* auf (s. Abb. 39). Erhöhte NH_3 -Konzentrationen bewirkten bei dieser Art mit dem langsamsten Wachstum unter den drei untersuchten Süßgräsern die stärksten positiven Effekte: der Abstand zwischen den Blattentfaltungen verkürzte sich signifikant von durchschnittlich 19,5 Tagen um 28 % auf 14 Tage ($P < 0,05$), war damit aber immer noch deutlich länger als bei den beiden anderen Arten. Signifikante Effekte der NH_3 -Exposition traten bereits bei niedrigen Konzentrationen auf (a b b [LSD-Test]). Die Wirkung der NH_4^+ -Gaben blieb dagegen uneinheitlich. So trat unter geringen NH_4^+ -Gaben mit einem um 10 % auf 17,6 Tage Blatt^{-1} verkürzten Blattentfaltungsintervall ein beschleunigender Effekt auf, unter maximalem NH_4^+ -Angebot wurde dieser positive Effekt jedoch wieder weitgehend aufgehoben.

Dagegen führte bei *Bromus* die NH_3 -Exposition zu einer signifikanten Verlangsamung der Blattentfaltung von im Durchschnitt 9,8 Tagen Blatt^{-1} in den Kontrollen um etwa 19 % auf 11,7 Tage Blatt^{-1} ($P < 0,05^n$). Dieser deutliche Effekt trat jedoch erst bei maximalen NH_3 -Konzentrationen auf (a a b [LSD-Test]). Auch bei dieser Art waren die Reaktionen auf eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung uneinheitlich. Bei leicht erhöhten NH_4^+ -Gaben zeigte sich zunächst ein gegenläufiger Effekt: mit 8,3 Tagen Blatt^{-1} beschleunigte sich die Blattentfaltung tendenziell um ca. 15 % gegenüber den Kontrollen. Ähnlich wie bei *Brachypodium* wurde dieser positive Effekt unter höchsten NH_4^+ -Gaben jedoch wieder aufgehoben. Bei maximaler NH_3 -Exposition verschwanden die Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten.

Bei *Arrhenatherum* deutete sich eine Abhängigkeit der Reaktionen vom phänologischen Stadium an (nur für diese Art lagen Daten aus zwei Entwicklungsphasen vor). Während im April (1997) in der vegetativen Phase höchste NH_3 -Konzentrationen zu einer tendenziellen Beschleunigung der Blattentfaltung um 22 % führten (von 10,7 auf 8,3 Tage Blatt^{-1} , schmale Datengrundlage), überwogen im Mai (1996) in der Elongationsphase die - wenn auch schwächeren - negativen Effekte. Unter NH_3 -Exposition erhöhte sich der Abstand zwischen den Blattentfaltungen tendenziell von durchschnittlich 5,9 auf 6,4 Tage (+ 9 %). Geringe NH_4^+ -Gaben zeigten zunächst einen ähnlichen Effekt, dieser wurde unter maximaler Versorgung jedoch wieder weitestgehend konterkariert, sodass auch hier die NH_4^+ -Effekte vergleichsweise schwach und uneinheitlich blieben.

Zusammenfassung

Während der erfassten Wachstumsphase im Frühjahr entfaltete *Arrhenatherum* im Mittel alle sechs bzw. zehn Tage ein neues Blatt (Mai bzw. April), *Bromus* benötigte hierfür etwa 10 Tage (April) und *Brachypodium* etwa 20 Tage (Mai).

Von erhöhten NH_3 -Konzentrationen am deutlichsten profitieren konnte *Brachypodium*, dessen durchschnittliches Blattentfaltungsintervall signifikant um etwa 30 % abnahm.

Dagegen führte bei *Bromus* die NH_3 -Exposition zu einer Verlangsamung der Blattentfaltung – das Intervall verlängerte sich bei dieser Art signifikant um etwa 20 %.

Bei *Arrhenatherum* deutete sich eine Abhängigkeit der Reaktionen vom phänologischen Stadium an (nur für diese Art lagen Daten aus zwei Entwicklungsphasen vor). Während in der vegetativen Phase höchste NH_3 -Konzentrationen eine tendenzielle Beschleunigung der Blattentfaltung um etwa 20 % bewirkten (schwache Datengrundlage), überwogen in der Elongationsphase negative Effekte, dort nahm der Abstand zwischen den Blattentfaltungen unter NH_3 -Exposition tendenziell um etwa 10 % zu.

Die Effekte einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung bleiben bei allen drei untersuchten Arten im Vergleich zur NH_3 -Exposition schwach und uneinheitlich.

3.2.1.6 Blattlebensdauer

Nach DIEMER et al. (1992) ist das Ende der funktionalen Lebensdauer eines Blattes erreicht, wenn 10 % der Blattfläche nekrotisch oder 25 % chlorotisch sind (die Gesamtlebensdauer endet mit 100 % Blattseneszenz). Bei der Datenauswertung wurden Datenpools von jenen Blättern gebildet, die in Töpfen gleicher Behandlung wuchsen. Anschließend wurde für jeden Datenpool der prozentuale Anteil lebender Blätter an der Gesamtzahl der Blätter des Pools in Abhängigkeit von der Zeit (Tage) seit der Blattentfaltung berechnet.

Die Größe dieser Datenpools variierte stark zwischen den untersuchten Arten (s. Tab. 13 a-c). Durch Spinnmilbenbefall (s. 2.5) wurde bei *Arrhenatherum* die Zahl der für eine Auswertung nutzbaren Blätter reduziert. Die umfangreichste Datengrundlage lag für *Bromus* vor. Weitere Unsicherheiten bei der Datenauswertung erwuchsen aus dem methodischen Problem, dass bei der Bonitierung der Blattseneszenz nicht immer genau der Tag erfasst werden konnte, an dem das begutachtete Blatt das Ende seiner funktionalen Lebensdauer erreicht hatte. Da dies jedoch alle Arten und Behandlungsvarianten gleichermaßen betraf, konnte davon ausgegangen werden, dass mögliche Behandlungseffekte dadurch nicht verdeckt wurden.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung ließen sowohl artspezifische Unterschiede in der Blattlebensdauer als auch Einflüsse der Behandlungen erkennen (s. Abb. 40).

Die markierten Blätter von *Arrhenatherum* erreichten dabei in der mit nur sechs Blättern leider sehr

Tab. 13 a: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei *Arrhenatherum elatius* im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen), Gesamtzahl: 65 (59)

NH ₃	0 µg m ⁻³	20 µg m ⁻³	50 µg m ⁻³
NH ₄ ⁺ : 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	6 (5)	8 (8)	6 (5)
NH ₄ ⁺ : 20 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	9 (7)	3 (2)	8 (8)
NH ₄ ⁺ : 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	10 (9)	6 (6)	9 (9)

Tab. 13 b: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei *Bromus erectus* im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen), Gesamtzahl: 220 (112)

NH ₃	0 µg m ⁻³	20 µg m ⁻³	50 µg m ⁻³
NH ₄ ⁺ : 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	21 (11)	24 (12)	23 (11)
NH ₄ ⁺ : 20 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	32 (15)	28 (14)	20 (12)
NH ₄ ⁺ : 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	26 (12)	28 (13)	18 (12)

Tab. 13 c: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei *Brachypodium pinnatum* im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen), Gesamtzahl: 127 (103)

NH ₃	0 µg m ⁻³	20 µg m ⁻³	50 µg m ⁻³
NH ₄ ⁺ : 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	15 (12)	14 (12)	12 (11)
NH ₄ ⁺ : 20 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	14 (12)	14 (10)	14 (12)
NH ₄ ⁺ : 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	15 (11)	16 (10)	13 (13)

kleinen Kontrollgruppe ohne erhöhtes NH₃-/NH₄⁺-Angebot die kürzeste Lebensdauer der drei untersuchten Arten - bereits 30 Tage nach der vollständigen Blattentfaltung waren 50 % der markierten Blätter über den Grenzwerten, die nach DIEMER et al. (1992) das Ende der funktionalen Lebensdauer definieren (t₅₀-Wert). Auch die maximale Schwankungsbreite war mit 30 bis 38 Tagen nicht sehr viel größer.

Die Blätter der beiden Halbtrockenrasenarten wurden dagegen deutlich älter. In den Kontrollgruppen von *Bromus* lag die durchschnittliche funktionale Lebensdauer bei 45 Tagen und damit um 50 % über der von *Arrhenatherum*. Dies war bei *Bromus* jedoch mit einer großen Schwankungsbreite verbunden: das erste von insgesamt 21 Blättern des Blattpools erreichte nur eine Lebensdauer von 23 Tagen, das Ende der funktionalen Lebensdauer des ältesten wurde nach 66 Tagen registriert. Die durchschnittliche Lebensdauer bei *Brachypodium* entsprach mit 42 Tagen (40 % über *Arrhenatherum*) etwa der von *Bromus*, die maximale Schwankungsbreite innerhalb des aus 15 Blättern bestehenden Pools war hier mit 25 bis 82 Tagen sogar noch größer.

Betrachtet man die Effekte der Behandlungen auf die Blattlebensdauer, so fällt auf, dass alle drei

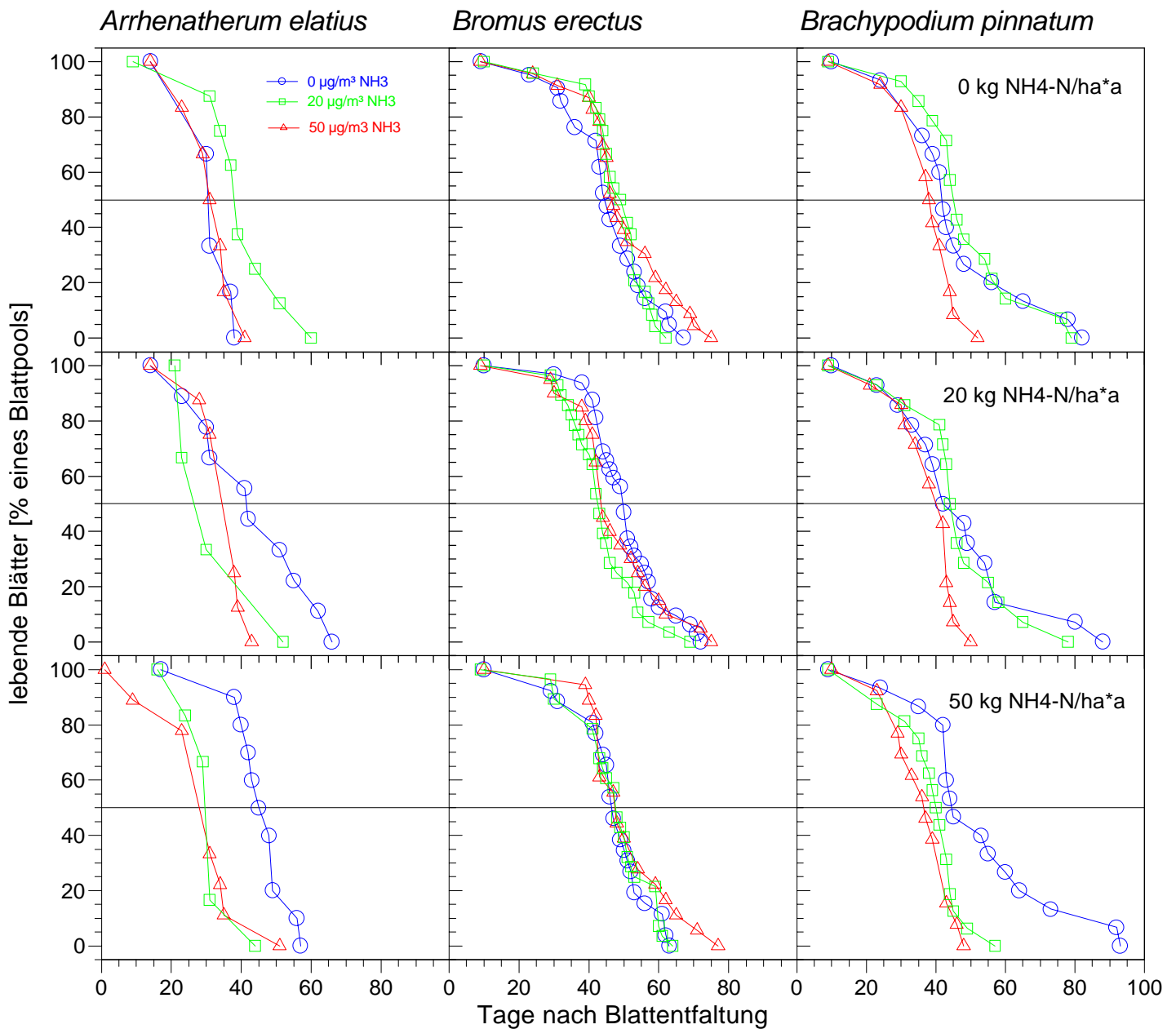


Abb. 40: Prozentualer Anteil lebender Blätter an der Gesamtzahl der Blätter eines Pools (von gleichbehandelten Pflanzen gebildet) in Abhängigkeit von der Zeit (Tage nach Blattentfaltung) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

Arten sich unterschiedlich verhielten. Deutliche Veränderungen traten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* auf. Bei *Bromus* zeigte sich dagegen eine starke Kontinuität der Alterungsprozesse in den Blatt-pools unabhängig von der jeweiligen Behandlung der Pflanzen, an denen die markierten Blätter wuchsen.

Die Behandlungseffekte bei *Arrhenatherum* betrafen ganze Blatt-pools, sodass sich das jeweilige Durchschnittsalter deutlich veränderte. In den Varianten ohne NH₄⁺-Gaben blieben die NH₃-Effekte uneinheitlich: die Blätter unter mittlerem NH₃-Angebot (t₅₀: 38 Tage) erreichten das Ende ihrer funktionalen Lebensdauer im Durchschnitt etwa 7 Tage später als die Blätter aus den Kontrollen und die unter Maximalangebot gewachsenen. Mit zunehmender NH₄⁺-Versorgung wurden die Effekte der NH₃-Behandlungen einheitlicher, die Varianten setzten sich stärker voneinander ab. So nahm das durch-

schnittliche Alter der Varianten, die nur NH_4^+ -Gaben erhielten, von 30 Tagen in den Kontrollen auf 41 bzw. 45 Tage zu ($20 / 50 \text{ kg NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$), während die Effekte auf die Varianten unter zusätzlicher NH_3 -Exposition uneinheitlich und schwach blieben. Bei maximaler NH_4^+ -Versorgung wurden damit die Blätter ohne NH_3 -Exposition im Durchschnitt etwa 15 Tage oder 50 % älter als die zusätzlich mit NH_3 begasten.

Zwar ließen sich auch bei *Brachypodium* deutliche Behandlungseffekte erkennen, diese betrafen aber anders als bei *Arrhenatherum* nicht ganze Blattpools, sondern nur die langlebigeren Blätter, deren funktionale Lebensdauer über dem Durchschnittsalter lag. Damit blieb das durchschnittliche Alter der Behandlungsvarianten nahezu unbeeinflusst vom NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot bei etwa 40 Tagen, während sich die Blätter, die ein höheres Alter erreichten, in den verschiedenen Behandlungsvarianten deutlich unterschiedlich entwickelten. Die Blätter mit einer besonders langen Lebensdauer (bis über 80, z.T. 90 Tage) stammten überwiegend aus den Kontrollen ohne NH_3 -Exposition, unter maximalen NH_4^+ -Gaben galt dies sogar ausschließlich. Die größte Differenz zwischen den Varianten mit maximaler und ohne NH_3 -Exposition betrug in den Kontrollen ohne NH_4^+ -Angebot 31 Tage und wuchs mit zunehmender Versorgung bis auf 37 bzw. 43 Tage (20 bzw. $50 \text{ kg NH}_4 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$). Die anfänglich starke Differenz zwischen den langlebigeren Blättern unter niedrigen und hohen NH_3 -Konzentrationen verschwand mit zunehmenden NH_4^+ -Gaben fast völlig. Damit deutete sich auch bei *Brachypodium* ein negativer Effekt einer erhöhten NH_3 -/ NH_4^+ -Versorgung auf die Lebensdauer der Blattspreiten an.

3.2.1.6.1 Höhe der Ansatzstellen der Blattspreiten

Um zu überprüfen, ob die Höhe der Ansatzstelle am Stängel und damit verbunden mögliche Differenzen im Strahlungsangebot bei den untersuchten Blattspreiten deren Lebensdauer beeinflusste, wurden zunächst die mittleren Ansatzhöhen der verschiedenen Blattpools (alle Blätter einer Behandlungsvariante) miteinander verglichen (Abb. 41).

Dabei zeigte sich bei allen drei Arten, dass die zufällig ausgewählten Blattspreiten mit verbessertem NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot i.d.R. höher am Stängel inserierten als die Blätter in den Kontrollen ohne oder mit einem geringeren Angebot. Die Effekte der NH_3 -Exposition waren bei allen drei Arten hochsignifikant ($P < 0.001^V$ bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*, $P < 0.01^V$ bei *Bromus*). Die Förderung des Höhenwachstums durch die Behandlungen (s. 3.2.1.2) besonders bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* spiegelte sich somit auch in der Ansatzhöhe zufällig ausgewählter Blattspreiten. Auch der negative Effekt maximaler NH_3 -Konzentrationen auf die mittlere Ansatzhöhe bei *Bromus* deckte sich mit entsprechenden Messungen der Wuchshöhe zu Beginn der Vegetationsperiode (LSD-Test der NH_3 -Behandlungsvarianten: a b a). Die starken Schwankungen bei *Arrhenatherum* müssen aufgrund der schmalen Datengrundlage jedoch mit Vorsicht betrachtet werden (Tab. 13 a).

Um zu klären, ob die Höhe der Ansatzstelle am Stängel und damit mögliche Differenzen im Strahlungsangebot für die teilweise starken Schwankungsbreiten der funktionalen Lebensdauer innerhalb der Blattpools verantwortlich sein könnten, wurde die mittlere Ansatzhöhe der gesamten Blattpools mit

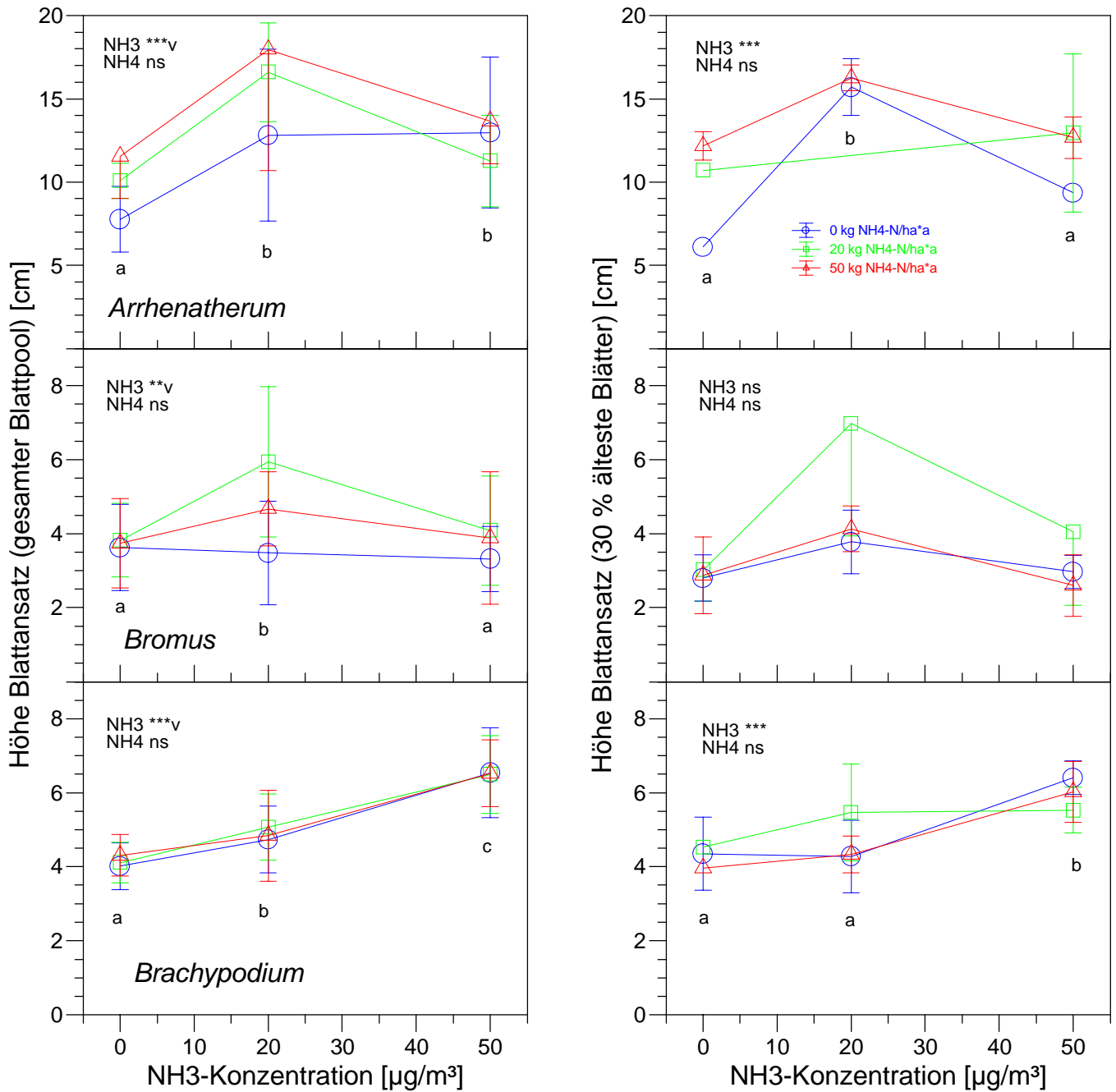


Abb. 41: Ansatzhöhe am Stängel von zufällig ausgewählten Blättern zum Zeitpunkt der Markierung (98.- 120. Tag) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) (***: $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, ns: nicht signifikant, ^v: keine Varianzhomogenität)

a: Mittelwerte jeweils eines gesamten Blattpools b: Mittelwerte der 30 % ältesten Blätter eines Blattpools

der Ansatzhöhe von 30 % der ältesten Blattspreiten verglichen (Abb. 41 a & b). Dabei zeigte sich je - doch sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* kein einheitlicher Trend. Die Ansatzhöhe der ältesten Blätter lag in den verschiedenen Behandlungsvarianten z.T. unter der des Gesamtpools, z.T. darüber. Die Annahme, dass die Blätter mit der längeren Lebensdauer höher inserieren als der Durchschnitt aller Blätter lies sich somit nicht bestätigen. Bei *Bromus* trat dagegen der umgekehrte

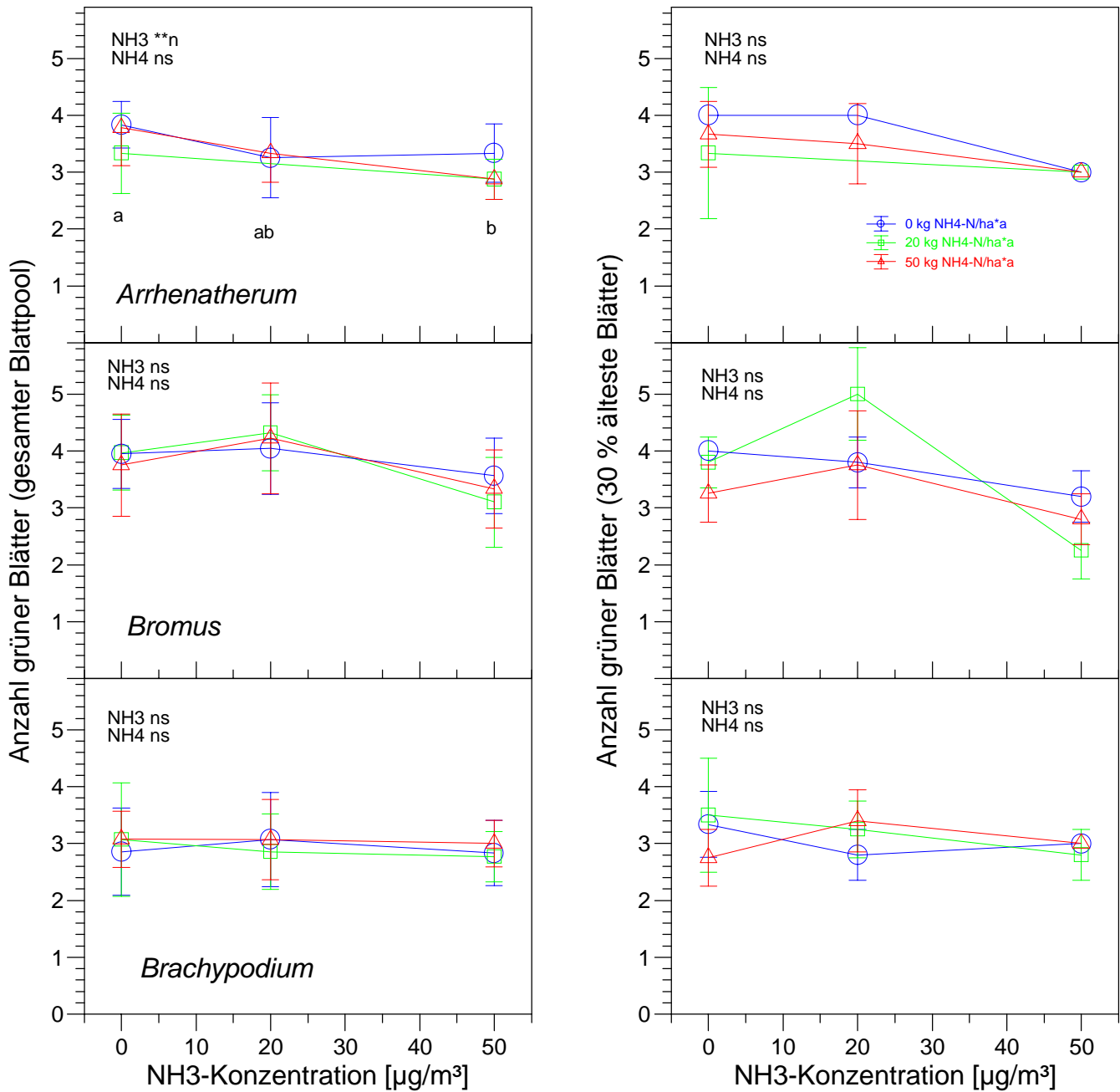


Abb. 42: Anzahl grüner Blätter an den zur Blattmarkierung zufällig ausgewählten Trieben zum Zeitpunkt der Markierung (98.- 120. Tag) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) (**: P < 0.01, ns: nicht signifikant, ⁿ: keine Normalverteilung) a: Mittelwerte jeweils eines gesamten Blattpools b: Mittelwerte der 30 % ältesten Blätter eines Blattpools

Fall auf: in sechs der neun Behandlungsvarianten lag die durchschnittliche Ansatzhöhe der ältesten Blätter zwischen 0,4 und 1,3 cm (entspricht 12 bis 49 %) unter den Mittelwerten der jeweiligen Gesamtpools (Effekt in allen Behandlungsvarianten nur tendenziell).

Ein Vergleich des von *Bromus* zum Zeitpunkt der Markierung der Blattspreiten im Mittel erreichten phänologischen Stadiums (Abb. 42) machte deutlich, dass in sieben von neun Behandlungsvarianten

auch die mittlere Blattzahl pro Trieb bei den Trieben mit den ältesten Blättern zwischen 5 und 26 % unter den entsprechenden Werten der Gesamtpools lag (in allen Varianten nur tendenziell). Dies deutet darauf hin, dass bei *Bromus* die früher entfalteten Blattspreiten ein höheres Alter erreichten als später gebildete Blätter. Bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* überwogen dagegen die Behandlungsvarianten, in denen die langlebigeren Blätter von solchen Pflanzen gebildet wurden, deren phänologische Entwicklung zum Markierungszeitpunkt über dem Durchschnitt der jeweiligen gesamten Blattpools lag.

Zusammenfassung

Die durchschnittliche Lebensdauer der Blattspreiten betrug in den Kontrollen bei *Arrhenatherum* 30, bei *Brachypodium* 42 und bei *Bromus* 45 Tage. Ein erhöhtes NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot führte bei *Bromus* zu keinen deutlichen Veränderungen der Blattlebensdauer, bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* ließen sich jedoch Behandlungseffekte erkennen. *Arrhenatherum* reagierte auf alleinige NH_3 -Exposition uneinheitlich, erhöhte NH_4^+ -Gaben führten aber zu einem Anstieg des Durchschnittsalters bis auf 45 Tage. Wurde zusätzlich die NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft erhöht, traten negative NH_3 -/ NH_4^+ -Interaktionen auf, die den positiven Effekt wieder aufhoben. Die Reaktionen von *Arrhenatherum* müssen aufgrund der schwachen Datengrundlage jedoch als unsicher eingestuft werden. Bei *Brachypodium* blieb zwar das Durchschnittsalter unverändert bei etwa 40 Tagen, mit zunehmenden NH_3 -/ NH_4^+ -Angebot verringerte sich jedoch die Zahl der Blätter, die eine überdurchschnittliche Lebensdauer erreichten. Bei allen drei Arten inserierten die markierten Blattspreiten unter verbesserter NH_3 -/ NH_4^+ -Versorgung höher am Stängel als in den Kontrollen, bei *Bromus* zeigten sich jedoch bei maximalen NH_3 -Konzentrationen negative Effekte. Ein Zusammenhang zwischen der Ansatzhöhe und der Lebensdauer der Blattspreiten konnte nicht festgestellt werden. Bei *Bromus* erreichten in einem frühen phänologischen Stadium entfaltete Blätter eine längere Lebensdauer als später gebildete. Die langlebigeren Blattspreiten von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* fanden sich dagegen an Trieben, die zum Zeitpunkt der Markierung bereits mehr Blätter gebildet hatten als der Durchschnitt eines Blattpools.

3.2.1.7 Sprosstrockengewicht

Erste Vegetationsperiode (1995)

Bereits in der ersten Vegetationsperiode zeigten sich auch beim Sprosstrockengewicht deutliche Unterschiede in den Reaktionen der drei untersuchten Arten auf die Behandlungen (Abb. 43). *Arrhenatherum* profitierte in Monokultur deutlich von einer verbesserten Stickstoffversorgung: höhere NH_4^+ -Gaben ergaben bei dieser Art hochsignifikante ($p < 0,01$) Zuwächse des Sprosstrockengewichts zwischen 20 und 30 % bei $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bzw. zwischen 60 und 80 % bei $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Deutlich

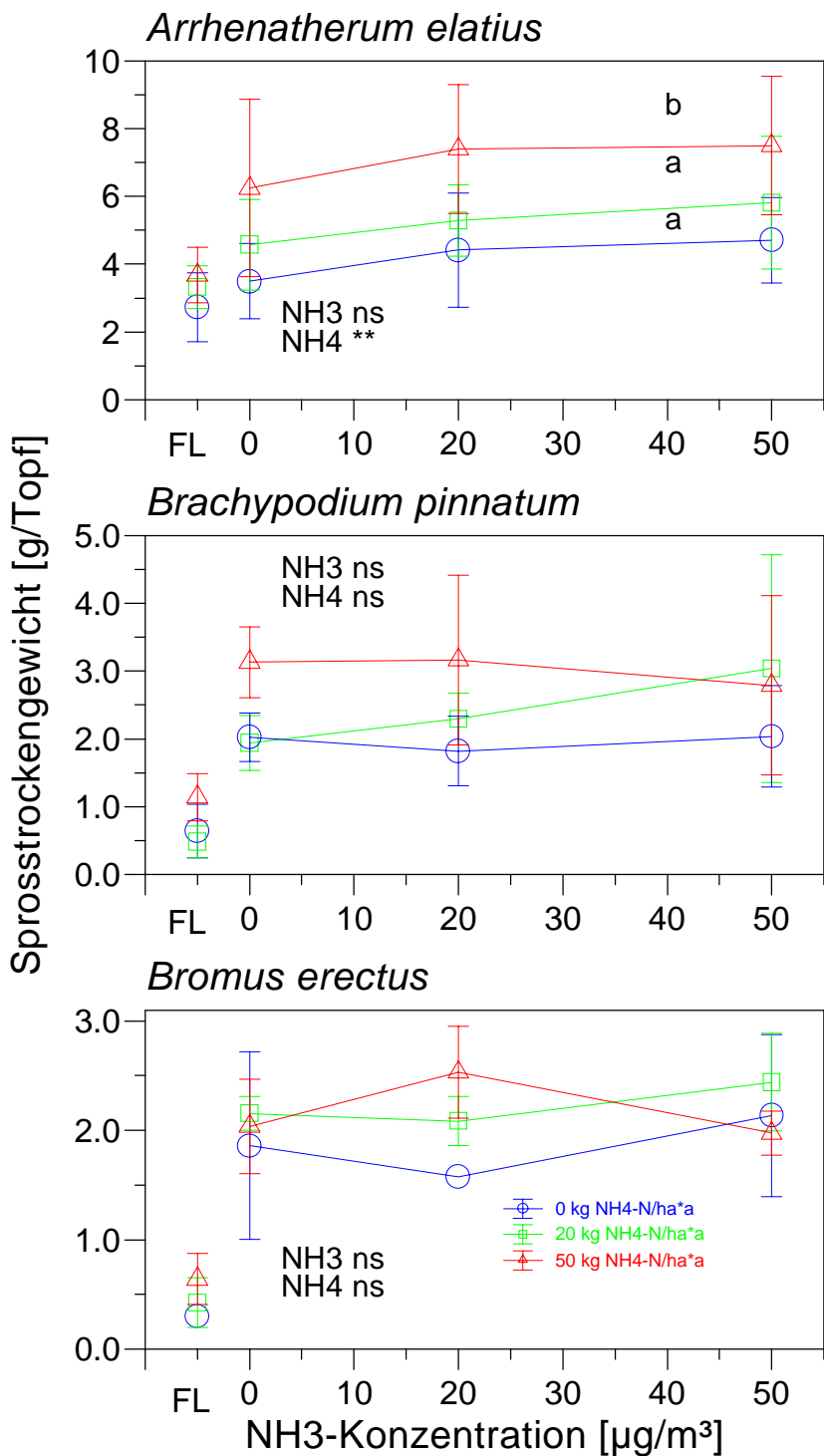


Abb. 43:
Sprosstrockenmasse unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)
FL: Freilandkulturen

schwächer - und bei *Arrhenatherum* wie bei den anderen Arten nur tendenziell - waren in der ersten Vegetationsperiode dagegen die Effekte der NH₃-Exposition. Zwar zeigten sich auch hier bei einer verbesserten Versorgung zunächst Zuwächse der Sprosstrockenmasse zwischen ca. 30 % ohne NH₄⁺-Gaben und ca. 20 % bei erhöhter NH₄⁺-Versorgung, eine weitere Erhöhung der NH₃-Konzentration in der Umgebungsluft hatte jedoch nur noch eine geringe bis keine Steigerung zur Folge.

Die Ertragsdaten aus den Freilandkulturen von *Arrhenatherum* lagen zwischen ca. 30 und 40 % unter denen der Kammerkulturen.

Die Reaktionen von *Brachypodium* und *Bromus* waren von einer stärkeren Dynamik geprägt. Die Sprosstrockenmasse von *Brachypodium* nahm zwar durch NH_4^+ -Gaben ebenfalls signifikant ($p < 0,05$) zu, deutliche Zuwächse zwischen etwa 50 und 80 % traten jedoch bei niedrigen NH_3 -Konzentrationen nur in Verbindung mit der höchsten NH_4^+ -Düngestufe ($50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) auf. Bei der niedrigen NH_4^+ -Düngestufe ($20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) fand dagegen mit ca. 20 bzw. 50 % eine allmähliche Steigerung der Biomasse mit steigender NH_3 -Konzentration statt. Auffällig ist, dass eine ausschließliche Stickstoffversorgung durch NH_3 ohne NH_4^+ -Gaben zu keiner Wachstumsförderung führte.

Die Biomasse der Freilandpflanzen von *Brachypodium* lag zwischen ca. 60 und 80 % unter der in den Kammern.

Im Gegensatz zu den beiden vorgenannten Arten zeigten sich in den Monokulturen von *Bromus* keine signifikanten Auswirkungen der unterschiedlichen Behandlungen. Die Ergebnisse wiesen starke Schwankungen ohne einheitliche Tendenz auf. So nahm bei fehlenden und niedrigen NH_4^+ -Gaben ($20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) mit steigender NH_3 -Konzentration die Sprosstrockenmasse zunächst geringfügig ab, um dann wieder die Werte der Kontrolle zu erreichen. Nur bei höchsten NH_4^+ -Gaben ($50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) wuchs das Sprosstrockengewicht um etwa 20 % an, fiel mit maximaler NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft ($50 \mu\text{g m}^{-3}$) aber wieder stark ab.

Bei den Freilandkulturen zeigte sich ein ähnliches Bild wie bei *Brachypodium*, die Erträge lagen zwischen ca. 70 und 90 % unter der in den Kammern. Dieser im Vergleich zu *Arrhenatherum* deutlichere Abstand ist aber z.T. auf die niedriger bleibende Wuchsform von *Brachypodium* und *Bromus* zurückzuführen, sodass ein größerer Anteil der gebildeten Sprossbiomasse bei einer Schnitthöhe von 7 cm nicht erfasst wurde.

Insgesamt reagierten *Arrhenatherum* und *Brachypodium* in Monokultur bereits in der ersten Vegetationsperiode auf eine verbesserte Stickstoffversorgung mit deutlichen und signifikanten Steigerungen der Sprosstrockenmasse, *Bromus* zeigte dagegen ein sehr uneinheitliches Reaktionsmuster.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Stärker als im ersten Versuchsjahr reagierten die untersuchten Arten mit ihrem Sprosstrockengewicht auf die NH_3 -Exposition - alle drei Gräser zeigten zum Zeitpunkt des Schnitts hochsignifikante ($p < 0,001$) Steigerungen. Trotzdem blieben auch im zweiten Jahr deutliche Unterschiede zwischen den Reaktionen der untersuchten Arten bestehen (Abb. 44).

Die einheitlichsten Reaktionen traten wie in der ersten Vegetationsperiode bei *Arrhenatherum* auf. Dessen Sprosstrockengewicht nahm bei NH_3 -Konzentrationen von $20 \mu\text{g m}^{-3}$ in der Umgebungsluft zwischen 70 und 90 % zu, eine weitere Erhöhung auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 führte jedoch nur noch zu einem Anstieg zwischen 10 und 40 %. Der Reaktionsverlauf näherte sich damit ähnlich wie im ersten Jahr einer Sättigungskurve an. Auch die Effekte einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung waren bei *Arrhenatherum* hochsignifikant ($p < 0,001$), die Zuwächse des Sprosstrockengewichts waren jedoch schwächer als im Vorjahr: Steigerungen von 10 bis 20 % bei 20 bzw. 40 bis 60 % bei $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ im zweiten Jahr standen 20 bis 30 % bzw. 60 bis 80 % im ersten Jahr gegenüber (jeweils im Vergleich zu

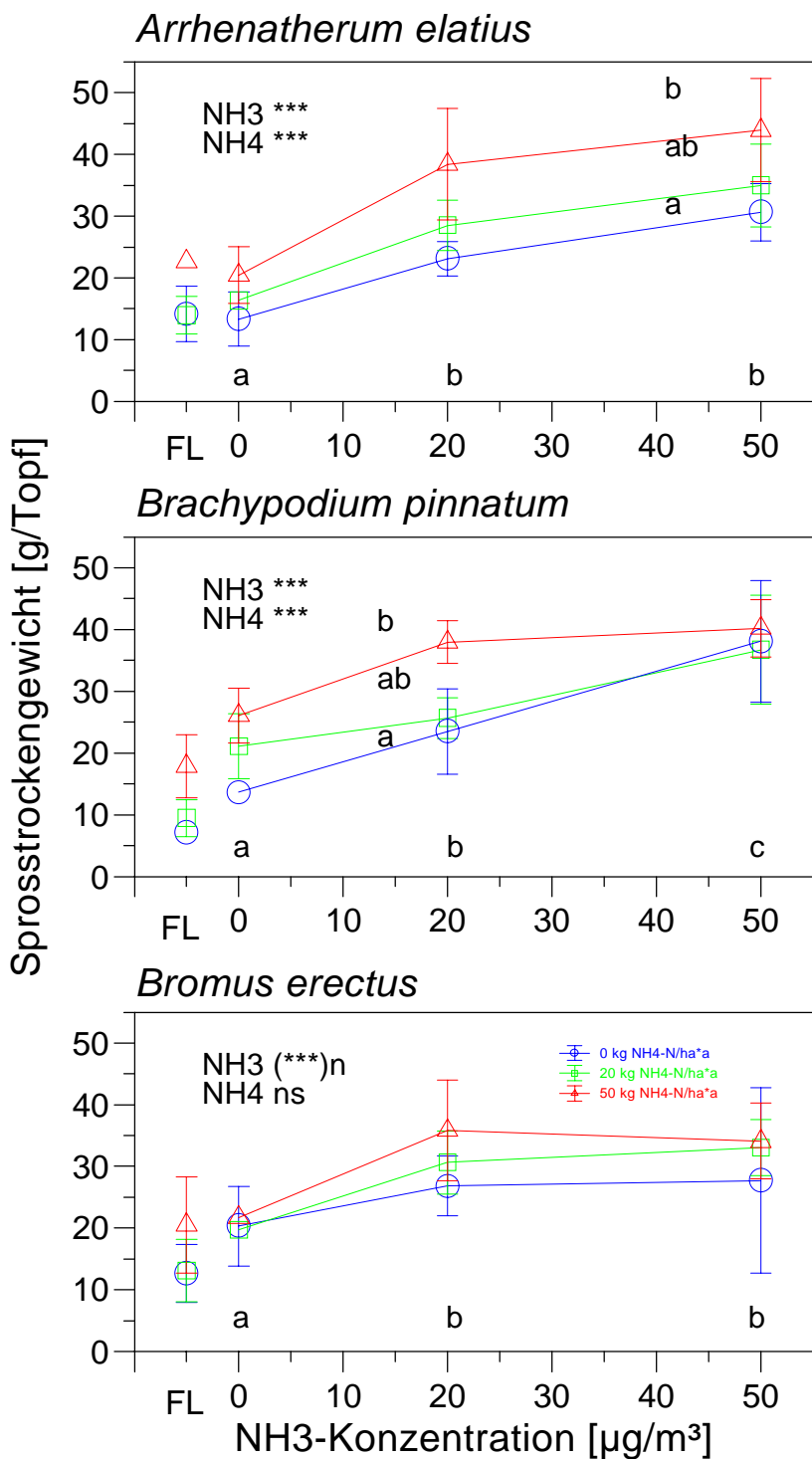


Abb. 44: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996). FL: Freilandkulturen

den Kontrollen). Das Sprosstrockengewicht von *Arrhenatherum* bei der höchsten NH₃-Konzentration lag zwischen dem 2,1- bis 2,3-fachen über den Kulturen ohne NH₃-Begasung.

Im deutlichen Kontrast zum ersten Versuchsjahr stand die Entwicklung in den Freilandbeständen. Die erfasste Sprosstrockenmasse von *Arrhenatherum* entsprach nunmehr mit Abweichungen von ± 10 % etwa der in den Kammern ohne NH₃-Exposition.

Die stärksten Unterschiede zwischen den Reaktionen der verschiedenen NH₄⁺-Behandlungen auf erhöhte NH₃-Konzentrationen in der Umgebungsluft traten bei *Brachypodium* auf. Ohne NH₄⁺-Gaben

nahm das Sprosstrockengewicht unter NH_3 -Exposition zunächst um 80 % ($20 \mu\text{g m}^{-3}$), dann erneut um 60 % ($50 \mu\text{g m}^{-3}$) zu. Im ersten Versuchsjahr hatte eine ausschließliche Stickstoffversorgung durch NH_3 ohne NH_4^+ -Gaben dagegen zu keiner Wachstumsförderung geführt. Die durchgehend starken Steigerungsraten führten im zweiten Jahr dazu, dass das durchschnittliche Sprosstrockengewicht unter maximalem NH_3 -Angebot 2,8 mal größer war als in der Kontrolle. Unter maximaler NH_4^+ -Versorgung trat nach einer anfänglichen Steigerung um 50 % eine deutliche Abschwächung des NH_3 -Effektes ein. Dazwischen lag die niedrige NH_4^+ -Düngestufe mit schwächeren Zuwachs zu Beginn und stärkeren Steigerungen im Folgenden, eine ähnliche Reaktion wie im Vorjahr. Dieser Kurvenverlauf führte dazu, dass bei höchsten NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft die Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten marginal wurden. Das Sprosstrockengewicht von *Brachypodium* lag bei maximaler NH_3 -Exposition zwischen dem 1,5- bis 2,8-fachen über den Kontrollen ohne NH_3 -Zugabe (NH_3 - und NH_4^+ -Effekte hochsignifikant: $p < 0.001$).

Der deutliche Abstand der erfassten Sprosstrockenmasse zwischen Freiland- und Kammerkulturen wurde im Vergleich zum Vorjahr kleiner, in den Freilandcontainern lag die Sprossbiomasse zwischen 40 und 60 % unter der in den Kammern.

Bromus hatte im ersten Jahr in Monokultur als einzige der untersuchten Arten ohne einheitliche Tendenz auf die Behandlungen reagiert. In der zweiten Vegetationsperiode zeigten sich auch bei dieser Art hochsignifikante ($p < 0.001$) Effekte der NH_3 -Exposition, die NH_4^+ -Versorgung führte hingegen nur zu relativ schwachen tendenziellen Steigerungen. Anders als bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* traten, ähnlich der Situation im ersten Versuchsjahr bei fehlender NH_3 -Anreicherung keine Zuwächse durch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung auf. Nach anfänglichen Steigerungen zwischen ca. 30 % ohne NH_4^+ - und ca. 70 % bei höchsten NH_4^+ -Gaben führte eine weitere Erhöhung der NH_3 -Konzentration zu keinen deutlichen Zuwächsen mehr. Das Sprosstrockengewichts von *Bromus* bei maximalem NH_3 -Angebot lag zwischen dem 1,4- bis 1,7-fachen über den Kontrollen ohne NH_3 -Zugabe. *Bromus* zeigte damit trotz der insgesamt positiven Reaktionen die schwächsten Reaktionen aller drei Arten.

Die starke Diskrepanz zwischen Freiland- und Kammerkulturen von *Bromus* in der ersten Vegetationsperiode nahm deutlich ab, bei höchsten NH_4^+ -Gaben (ohne NH_3 -Exposition) erfolgte sogar eine Angleichung, in den anderen Fällen wurden in den Freilandcontainern etwa 40 % weniger als in den Kammern geerntet.

Bemerkenswert ist, dass *Bromus* in den Kontrollen ohne jede NH_3 -/ NH_4^+ -Düngung mit $20,34 (\pm 6,44) \text{ g Topf}^{-1}$ [$1,69 (\pm 0,54) \text{ g Pflanze}^{-1}$] das höchste durchschnittliche Sprosstrockengewicht aller drei Arten erreichte (*Brachypodium* $13,67 \pm 1,98$ bzw. $1,14 \pm 0,16$, *Arrhenatherum* $13,31 \pm 4,36$ bzw. $1,11 \pm 0,36$). Dies illustriert, dass *Bromus* mit Stickstoffmangel erfolgreicher umgehen konnte als die beiden anderen Arten. Von den höchsten NH_3 -/ NH_4^+ -Gaben konnte dagegen wie zu erwarten *Arrhenatherum* als nährstoffbedürftigste der untersuchten Arten am stärksten profitieren, das durchschnittliche Sprosstrockengewicht betrug hier bei *Arrhenatherum* $43,91 \pm 8,35$ ($3,66 \pm 0,70$), bei *Brachypodium* $40,24 \pm 4,64$ ($3,35 \pm 0,39$) und bei *Bromus* $34,11 \pm 6,12$ ($2,84 \pm 0,51$).

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Auch im dritten und letzten Versuchsjahr blieben die art spezifischen Unterschiede in den Reaktionen auf die Behandlungen erhalten, jede der untersuchten Arten reagierte dabei erneut etwas anders als in den vorangegangenen Jahren.

Sprosstrockengewicht ab 7 cm über dem Boden

Arrhenatherum

Bei *Arrhenatherum* traten die stärksten NH_4^+ -Effekte in den Kulturen auf, die keine NH_3 -Anreicherung in der Umgebungsluft erhielten (Abb. 45 b). Maximale NH_4^+ -Gaben bewirkten bei dieser Behandlungsvariante eine Verdoppelung der durchschnittlichen Sprosstrockenmasse pro Topf, eine deutlich stärkere Reaktion als im Jahr zuvor (Tab. 15). Die Zuwächse unter NH_3 -Exposition lagen dagegen unter denen des Vorjahres (Tab. 14): das Sprosstrockengewicht von *Arrhenatherum* bei maximalem NH_3 -Angebot lag zwischen dem 1,3- bis 1,9-fachen über den Kontrollen ohne NH_3 -Begasung. Ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot führte zu einer deutlichen Abschwächung der NH_3 -Effekte, so dass sich insgesamt ausgeprägtere NH_3 -Sättigungseffekte als im Vorjahr zeigten. Ein ähnlicher Effekt trat auch bei der NH_4^+ -Versorgung auf – mit zunehmendem NH_3 -Konzentrationen wurden die NH_4^+ -Steigerungsraten kleiner. Die Abschwächung der Wachstumsförderung einer NH_y -Form durch die erhöhte Versorgung mit der anderen war im dritten Versuchsjahr bei allen drei Arten auszumachen.

NH_3 - wie NH_4^+ -Effekte waren wie im Vorjahr hochsignifikant ($p < 0.001$), die stärkeren NH_4^+ -Effekte führten dazu, dass sich nunmehr alle drei NH_4^+ -Stufen signifikant unterschieden, während dies bei der NH_3 -Exposition wie im Vorjahr nicht der Fall war (LSD-Test).

Anders als im zweiten Versuchsjahr lag die Sprosstrockenmasse in den Freilandkulturen bei der Schlussernte wieder etwas unter den Vergleichskulturen in den Kammern (- 30 – 50 %).

Brachypodium

Waren in den ersten beiden Versuchsjahren die einheitlichsten Reaktionen auf die Behandlungen bei *Arrhenatherum* aufgetreten, so galt dies in der dritten Vegetationsperiode auch für *Brachypodium*. Zwar trat auch bei *Brachypodium* erneut eine Abschwächung der Steigerungsraten durch $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Interaktionen auf, im Vergleich zum zweiten Versuchsjahr waren diese Effekte aber weniger ausgeprägt, sodass sich die Reaktionen auf die NH_3 -Exposition einer fast linearen Dosis-Wirkungsbeziehung näherten. Damit reagierte *Brachypodium* erneut deutlich anders als in der vorangegangenen Vegetationsperiode. Die Steigerungsraten der NH_3 -Exposition lagen in den Kulturen ohne NH_4^+ -Gaben etwas unter denen des Vorjahres, in den anderen Fällen dagegen meist deutlich darüber. Im Gegensatz zu *Arrhenatherum* konnte *Brachypodium* seine NH_3 -Steigerungsraten gegenüber dem Vorjahr noch erhöhen (Tab. 14), der Abstand zwischen den NH_4^+ -Varianten verkleinerte sich jedoch etwas: das Sprosstrockengewicht bei der höchsten NH_3 -Konzentration lag zwischen dem 1,7- bis 2,4-fachen über den Kontrollen ohne NH_3 -Begasung. Wie bei *Arrhenatherum* waren NH_3 - wie NH_4^+ -Effekte erneut hoch

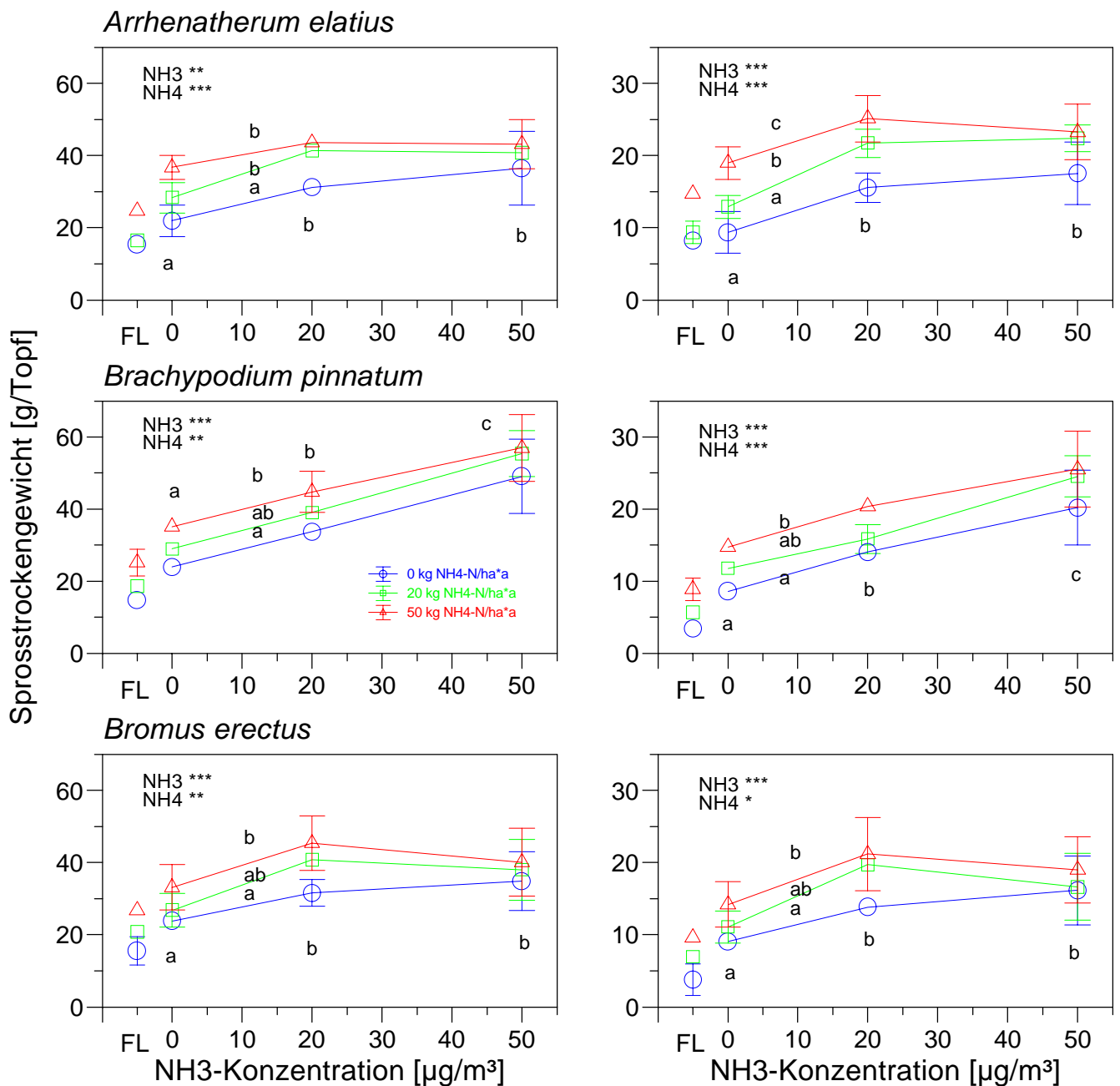


Abb. 45: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

a: ab Bodenoberfläche

b: oberhalb 7 cm über dem Boden

signifikant ($p < 0.001$), analog zum zweiten Versuchsjahr unterschieden sich alle drei NH₃-Stufen signifikant, während bei den NH₄⁺-Varianten nur Kontrolle und Maximalvariante differierten (LSD-Test). Mit einer Trockenmasse von ca. 25 g Topf⁻¹ hatte *Brachypodium* unter maximaler NH₃-/NH₄⁺-Exposition *Arrhenatherum* eingeholt, das dies Gewicht schon bei mittleren NH₃-Konzentrationen erreichte, unter maximalen NH₃-Angebot aber wieder etwas abfiel.

Der Abstand zwischen Freiland- und Kammerkulturen von *Brachypodium* nahm in der dritten Vegeta

tionsperiode etwas ab - die Sprosstrockenmasse lag im Freiland zwischen 30 und 40 % unter den vergleichbaren Kammerkulturen.

Bromus

Stärker als bei den anderen Arten differierten die Reaktionen von *Bromus* von Jahr zu Jahr - die Art steigerte ihre Reaktionen auf die Behandlungen im Verlauf des Experimentes langsam aber deutlich. Hatte *Bromus* im ersten Jahr in Monokultur als einzige der untersuchten Arten ohne einheitliche Tendenz auf die Behandlungen reagiert, zeigten sich in der zweiten Vegetationsperiode auch bei dieser Art hochsignifikante ($p < 0.001$) Effekte der NH_3 -Exposition (jedoch fehlende Varianzhomogenität) während die NH_4^+ -Versorgung nur zu schwachen tendenziellen Steigerungen führte. Im letzten Versuchsjahr nahmen die Reaktionen an Stärke weiter zu. Eine Erhöhung der NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft auf $20 \mu\text{g m}^{-3}$ hatte Zunahmen zwischen 50 und 80 % zur Folge, meist stärker als bei den beiden anderen Arten (2. Versuchsjahr zwischen 30 und 70 %). Eine Erhöhung der NH_3 -Konzentration auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ bewirkte jedoch nur in den Kontrollen ohne NH_4^+ -Gaben einen weiteren Zuwachs

Tab. 14: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter NH_3 -Exposition (Vergleich Mittelwert Kontrollen: $0 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$ gegenüber $50 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$) bei verschiedenen NH_4^+ -Depositionsraten in den Monokulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997) (**fett**: deutliche Abnahme der Steigerungsraten => Interaktionen zwischen NH_3 und NH_4^+)

Versuchsjahr	1995			1996			1997		
NH_4^+ -Deposition ($\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$)	0	20	50	0	20	50	0	20	50
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,4	1,3	1,2	2,3	2,1	2,2	1,9	1,7	1,3
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	1,0	1,6	0,9	2,8	1,7	1,5	2,4	2,1	1,7
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,2	1,1	1,0	1,4	1,7	1,6	1,8	1,5	1,3

Tab. 15: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter NH_4^+ -Deposition (Vergleich Mittelwert Kontrollen: $0 \text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1} \text{NH}_4^+$ gegenüber $50 \text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$) bei verschiedenen NH_3 -Konzentrationen der Umgebungsluft in den Monokulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997) (**fett**: deutliche Abnahme der Steigerungsraten => Interaktionen zwischen NH_3 und NH_4^+)

Versuchsjahr	1995			1996			1997		
NH_3 ($\mu\text{g m}^{-3}$)	0	20	50	0	20	50	0	20	50
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,8	1,7	1,6	1,5	1,6	1,4	2,0	1,6	1,3
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	1,6	1,7	1,4	1,9	1,6	1,1	1,7	1,5	1,3
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,1	1,6	1,0	1,1	1,3	1,2	1,6	1,5	1,2

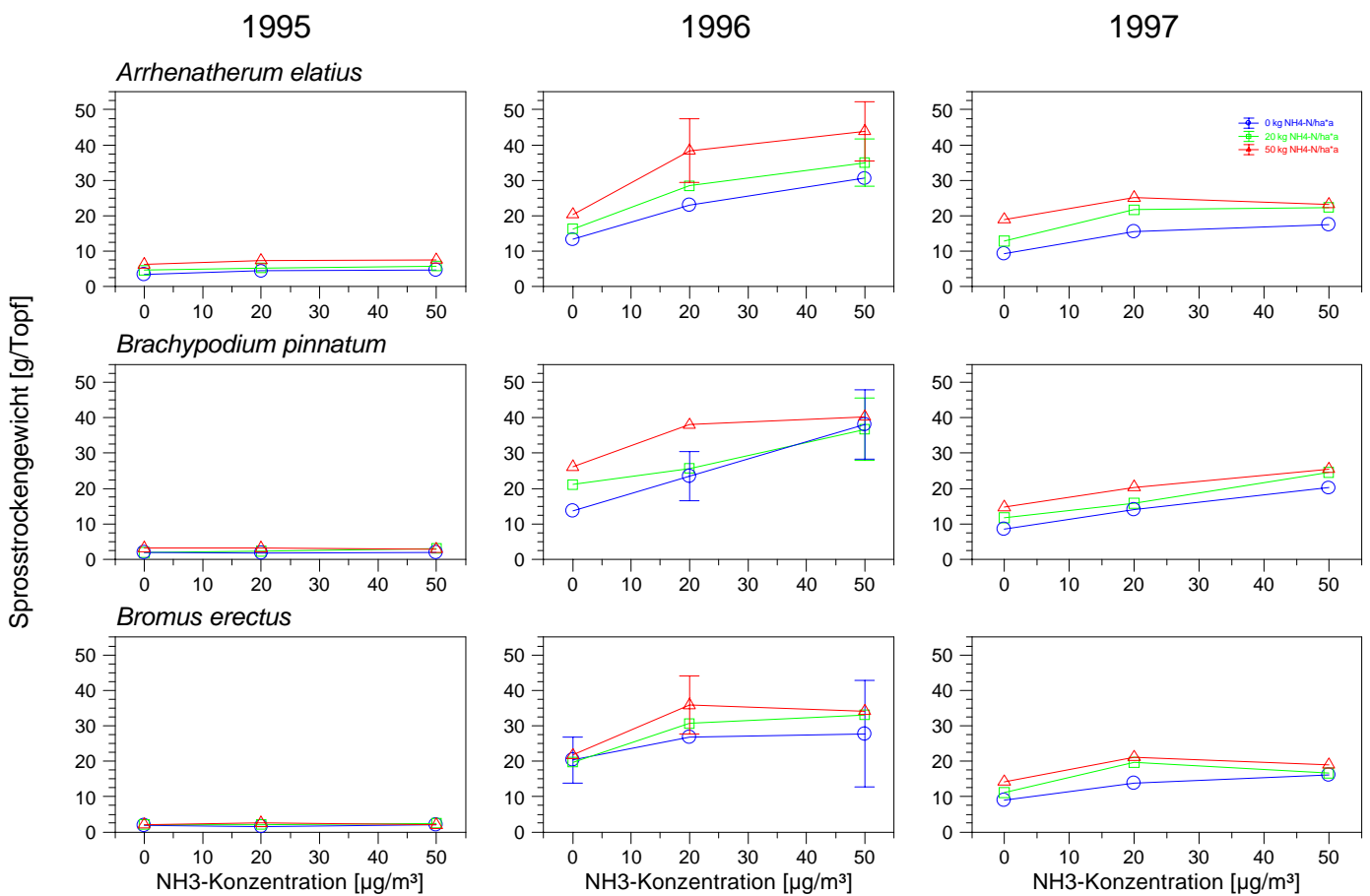


Abb. 46: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen (oberhalb 7 cm über dem Boden), erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997)

von ca. 20 %, bei NH_4^+ -Gaben kam es hingegen zu einer deutlichen Abnahme der Sprosstrockenmasse zwischen 10 und 15 %. Damit ging die Sättigungskurve der zweiten Vegetationsperiode im letzten Versuchsjahr in eine Optimumkurve über.

Wie bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* so galt im dritten Versuchsjahr auch bei *Bromus*, dass das erhöhte Angebot einer NH_y -Form zu abgeschwächten Reaktionen auf die jeweils andere NH_y -Form führte (s. Tab. 14 & 15).

Das Sprosstrockengewicht bei der höchsten NH_3 -Konzentration lag ähnlich wie bei *Arrhenatherum* zwischen dem 1,3-bis 1,8-fachen über den Kontrollen ohne NH_3 -Begasung. Die Trockenmasse von *Bromus* blieb unter maximaler NH_3 -/ NH_4^+ -Exposition mit durchschnittlich $19 (\pm 4,59)$ g Topf⁻¹ hinter *Brachypodium* ($25,51 \pm 5,25$) und *Arrhenatherum* ($23,25 \pm 3,85$) zurück. Die NH_3 - Effekte waren wie im Vorjahr hochsignifikant ($p < 0.001$), die NH_4^+ -Effekte signifikant ($p < 0.05$).

Bei *Bromus* wurde in den Freilandcontainern bei der Schlussernte zwischen ca. 20 und 40 % weniger als in den Kammern geerntet.

Sprosstrockengewicht ab Bodenoberfläche

Da bei der Schlussernte die gesamte oberirdische Biomasse geerntet wurde, waren nun auch Aussagen zum Bereich unter der bisherigen Schnitthöhe von 7 cm möglich. Addierte man diesen Bereich zur

Sprosstrockenmasse hinzu, zeigten sich keine grundsätzlich anderen Reaktionen als die bereits beschriebenen (Abb. 45 a, Tab. 16). Allerdings fielen die Steigerungsraten unter NH₃-Exposition bei allen drei Arten meist schwächer aus, was dafür spricht, dass im Bereich bis 7 cm geringere Behandlungseffekte auftraten als darüber. Unter maximaler NH₃-/NH₄⁺-Exposition bildete wie unter Ausschluss der untersten Höhenstufe *Brachypodium* mit durchschnittlich 56,95 (± 9,26) g TG Topf⁻¹ die größte oberirdische Biomasse, gefolgt von *Arrhenatherum* (43,15 ± 6,88) und *Bromus* (40,12 ± 9,42).

Tab. 16: Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) unter NH₃-Exposition im Vergleich Kontrolle (NH₃: 0 µg m⁻³) zu maximaler Konzentration (NH₃: 50 µg m⁻³) 1997 (**fett**: deutliche Abnahme der Steigerungsraten => Interaktionen zwischen NH₃ und NH₄⁺)

	NH ₄ ⁺ : 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₄ ⁺ : 20 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₄ ⁺ : 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹
<i>Arrhenatherum</i>	1,7	1,4	1,2
<i>Brachypodium</i>	2,1	1,9	1,6
<i>Bromus</i>	1,5	1,4	1,2

Zusammenfassung

Die Reaktionen auf ein verändertes NH₃-/NH₄⁺-Angebot waren in der aktuellen Studie zum einen durch deutliche artspezifische Unterschiede geprägt, zum anderen wandelte sich aber auch das Verhalten der Arten im Laufe der dreijährigen Entwicklungszeit.

Im ersten Versuchsjahr (1995) war die Mehrzahl der Reaktionen auf eine veränderte NH₄⁺-Versorgung zurückzuführen, während erhöhte NH₃-Konzentrationen meist nur eine tendenzielle Wirkung hatten. In Monokultur reagierten *Arrhenatherum* und *Brachypodium* mit deutlichen und signifikanten Steigerungen der Sprosstrockenmasse, *Bromus* zeigte dagegen ein sehr uneinheitliches Reaktionsmuster.

In der zweiten Vegetationsperiode Jahr (1996) traten erstmals auch deutliche Einflüsse der NH₃-Begasung auf. *Arrhenatherum* und *Brachypodium* konnten sowohl von der NH₃-Exposition als auch von NH₄⁺-Gaben erneut stärker profitieren als *Bromus*.

Im dritten Jahr der Studie zeigten sich erstmals bei allen drei Arten positive Einflüsse beider NH_y-Formen auf die Sprosstrockenmasse, jedoch verschoben sich z.T. die Gewichte etwas. So schwächten sich bei *Arrhenatherum* die Effekte der NH₃-Exposition auf die Sprosstrockenmasse gegenüber dem Vorjahr ab, die NH₄-Versorgung spielte dagegen wieder eine stärkere Rolle. *Bromus* reagierte im dritten Versuchsjahr positiver als in den Vorjahren, erstmals führten in den Monokulturen sowohl die NH₃-Exposition als auch die NH₄-Versorgung zu signifikanten, insgesamt einheitlicheren Reaktionen. *Brachypodium* konnte die positiven Reaktionen aus den vorangegangenen Vegetationsperioden noch steigern, erhöhte NH₃-Konzentrationen führten unabhängig von der NH₄-Versorgung zu nahezu linearen Steigerungen der Sprosstrockenmasse.

Unter einem hohen NH_3 und NH_4^+ -Angebot traten bei *Arrhenatherum* bereits ab dem ersten, bei *Brachypodium* und *Bromus* ab dem zweiten Versuchsjahr Sättigungseffekte auf: das erhöhte Angebot einer NH_y -Form führte zu abgeschwächten Reaktionen auf die jeweils andere NH_y -Form.

Die Abbildungen 47 – 49 zeigen Monokultur-Bestände der drei untersuchten Arten aus allen neun Behandlungen. Die Aufnahmen wurden in der dritten Vegetationsperiode am 10.6.1997 mit zufällig aus den Kammern ausgewählten Containern gemacht.

Abb. 47 - 49: neun zufällig ausgewählte Monokultur-Bestände je Art in der dritten Vegetationsperiode der Studie (10.6.1997), NH_4^+ -Varianten einer Kammer jeweils nebeneinander, von a nach c zunehmende NH_3 -Konzentrationen



Abb. 47 a



Abb. 47 b



Abb. 47 c

Abb. 47 a - c: Habitus der *Arrhenatherum elatius*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 , NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$



Abb. 48 a



Abb. 48 b



Abb. 48 c

Abb. 48 a - c: Habitus der *Brachypodium pinnatum*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 , NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$



Abb. 49 a



Abb. 49 b



Abb. 49 c

Abb. 49 a - c: Habitus der *Bromus erectus*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 , NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$

3.2.1.8 Entwicklung der Sprosstrockenmasse von 1995 bis 1997

Vergleicht man die Entwicklung der jährlich neu gebildeten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Höhe) über den gesamten Zeitraum des Experimentes (Abb. 50), fällt zunächst auf, dass alle drei Arten in der zweiten Vegetationsperiode die größte Sprosstrockenmasse gebildet hatten. Nach starken Steigerungen zwischen dem ersten und dem zweiten Schnitt nahm die oberirdische Biomasse im dritten Versuchsjahr jedoch wieder deutlich ab, *Bromus* und *Brachypodium* bildeten durchschnittlich etwa 60 % der Sprossbiomasse des Vorjahres, bei *Arrhenatherum* waren es im Mittel ca. 70 %.

Nur bei *Arrhenatherum* ließ sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Behandlung und der Stärke des Biomasserückganges im dritten Versuchsjahr erkennen: je höher die angebotene NH_3 -Konzentration, desto ausgeprägter war der Rückgang im Vergleich zum Vorjahr (Tab. 17). Bemerkenswert ist, dass die geringste Reduktion mit etwa - 10 % in der Behandlungsvariante auftrat, in der keine NH_3 -Exposition erfolgte, die jedoch maximale NH_4^+ -Gaben erhielt. Der stärkste Rückgang (ca. - 50 %) betraf die Variante mit maximalem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot. Bei *Bromus* und *Brachypodium* waren die Reduktionen dagegen uneinheitlich, deutliche Zusammenhänge mit der Behandlung wie bei *Arrhenatherum* ließen sich nicht erkennen.

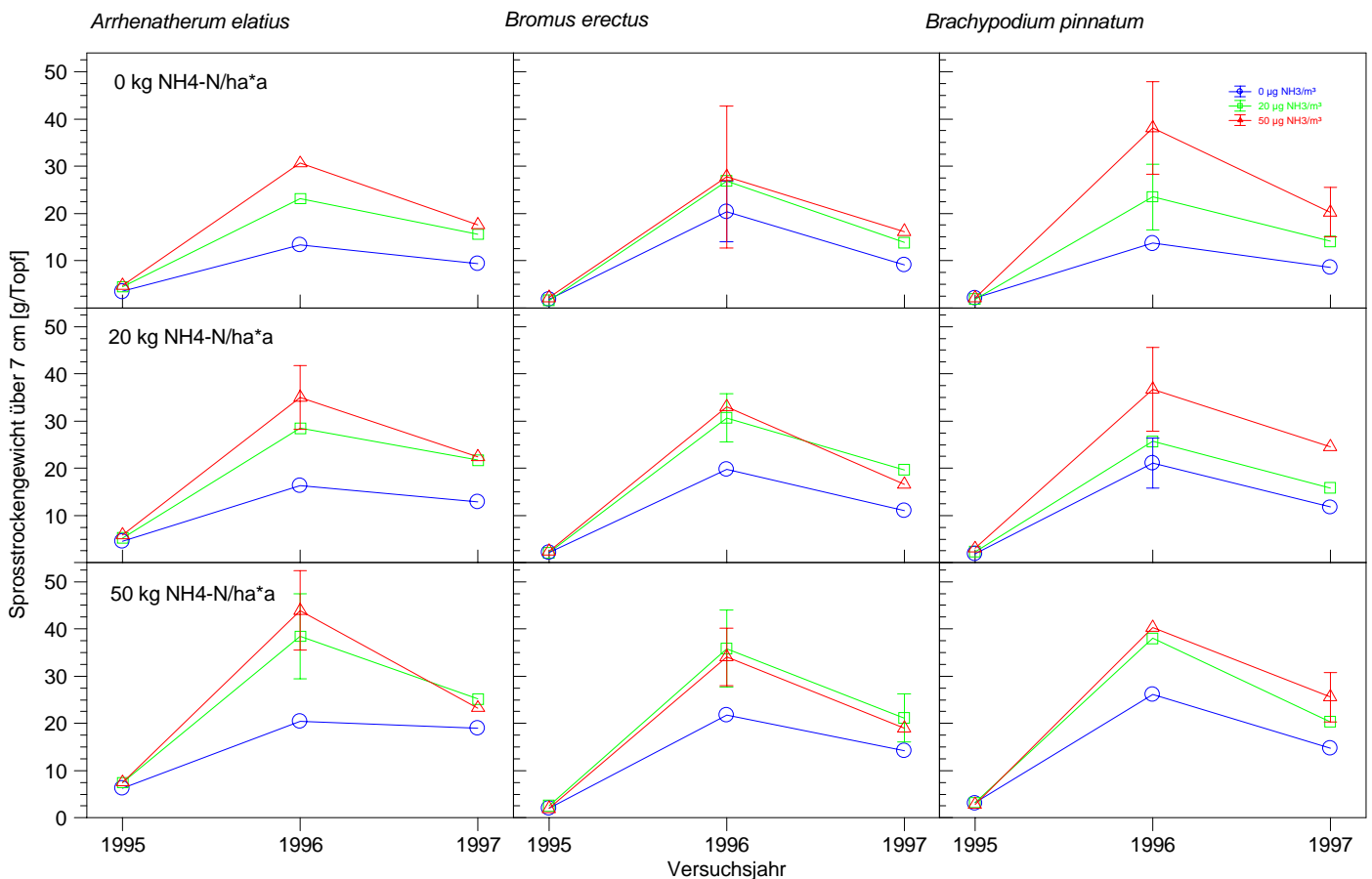


Abb. 50: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen (oberhalb 7 cm über dem Boden), erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997)

Tab. 17: Vergleich der Sprosstrockenmasse pro Topf (> 7 cm) in den Monokulturen im zweiten und dritten Versuchsjahr

			Ernte 1996	Ernte 1997	
Art	NH ₃ (µg m ⁻³)	NH ₄ ⁺ (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	GTG Topf ⁻¹	GTG Topf ⁻¹	% im Vergleich zu 1996
<i>Arrhenatherum</i>	0	0	13,31	9,35	70,30
	20		23,09	15,56	67,39
	50		30,61	17,54	57,31
	0	20	16,34	12,88	78,87
	20		28,48	21,71	76,22
	50		35,01	22,38	63,93
	0	50	20,42	18,97	92,89
	20		38,39	25,13	65,45
	50		43,91	23,25	52,96
<i>Bromus</i>	0	0	20,34	9,05	44,53
	20		26,86	13,81	51,42
	50		27,73	16,15	58,24
	0	20	19,72	11,08	56,20
	20		30,65	19,70	64,27
	50		33,05	16,64	50,34
	0	50	21,72	14,19	65,35
	20		35,82	21,17	59,09
	50		34,11	19,00	55,70
<i>Brachypodium</i>	0	0	13,67	8,58	62,78
	20		23,49	14,04	59,79
	50		38,09	20,21	53,05
	0	20	21,10	11,77	55,79
	20		25,66	15,85	61,77
	50		36,74	24,52	66,75
	0	50	26,09	14,74	56,52
	20		37,97	20,36	53,63
	50		40,24	25,51	63,40

Während *Arrhenatherum* als schnellstwüchsige der untersuchten Arten im ersten Versuchsjahr in allen Behandlungsvarianten die größte Sprosstrockenmasse (> 7 cm) aufwies, traten im zweiten Versuchsjahr bei *Brachypodium* stärkere Steigerungsraten auf, sodass diese Art in vielen Behandlungsvarianten bezüglich der gebildeten Biomasse mit *Arrhenatherum* gleichziehen oder diesen übertreffen konnte. Im letzten Versuchsjahr lag das Trockengewicht der von *Brachypodium* bei hohen NH₃-Konzentrationen (50 µg m⁻³) gebildeten Biomasse unabhängig vom NH₄⁺-Angebot immer über den von den beiden anderen Arten gebildeten Mengen. Bei niedrigen NH₃-Konzentrationen (20 µg m⁻³) wuchsen je-

doch *Arrhenatherum* und z.T. auch *Bromus* besser. Im 2. und 3. Versuchsjahr setzten sich bei *Brachypodium* die NH_3 -Varianten unter allen drei Arten am stärksten voneinander ab. Ganz anders reagierte diesbezüglich *Bromus*, bei dieser Art unterschieden sich die NH_3 -Varianten am wenigsten.

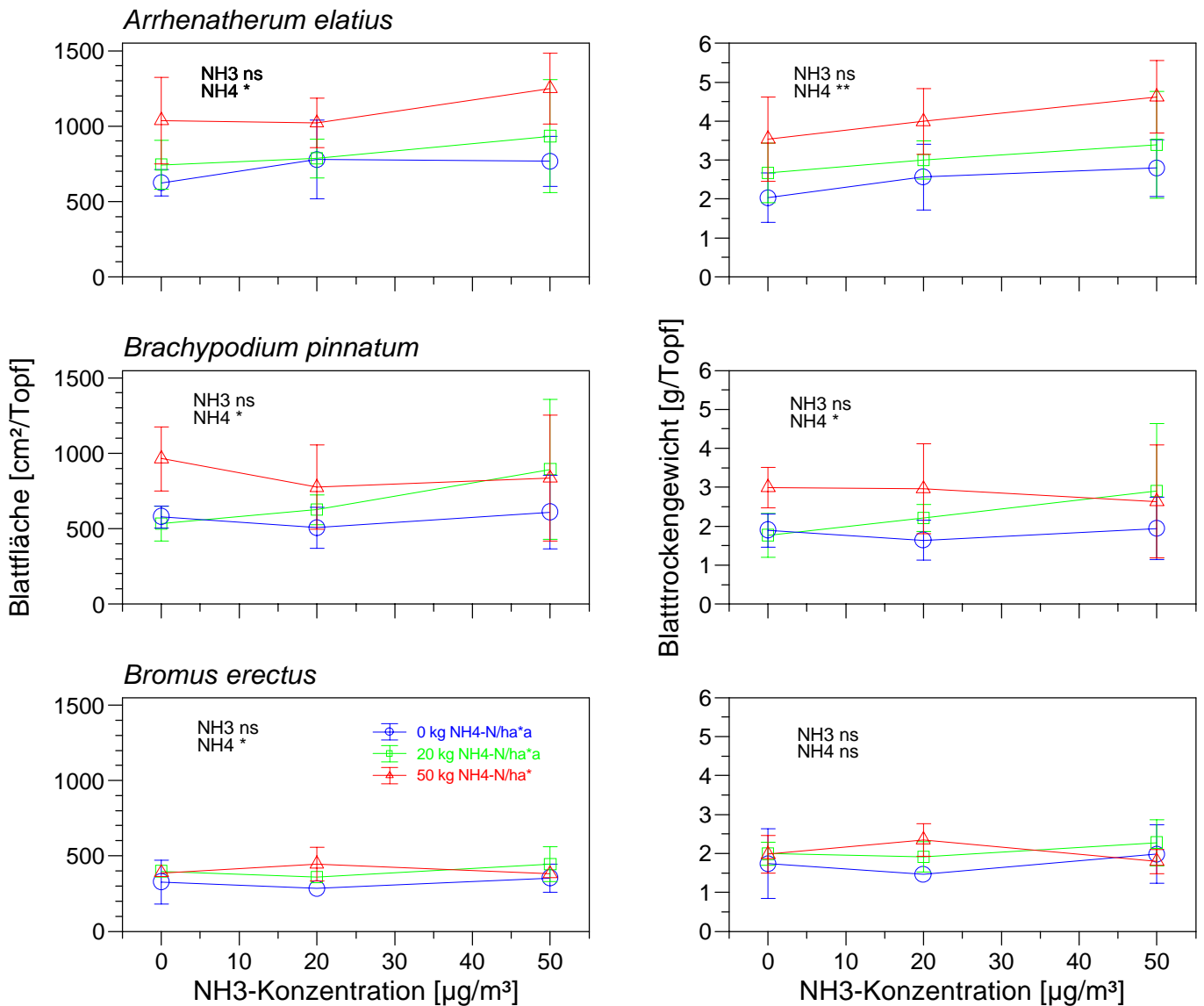


Abb. 51: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)
 3.2.1.9 Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten, Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtverhältnis (LWR), spezifische Blattfläche (SLA)

3.2.1.9 Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten, Blattflächenverhältnis (LAR), Blattgewichtsverhältnis (LWR), spezifische Blattfläche (SLA)

Erste Vegetationsperiode (1995)

Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten

Bei der potentiell assimilierenden Blattfläche und dem Trockengewicht der grünen Blätter zeigten sich ähnliche Reaktionsmuster auf eine verbesserte Stickstoffversorgung wie bei der Sprossbiomasse (s. 3.2.1.7). Während sich beim Blatttrockengewicht signifikante Reaktionen auf erhöhte NH_4^+ -Gaben im ersten Versuchsjahr auf *Arrhenatherum* ($p < 0,01$) und *Brachypodium* ($p < 0,05$) beschränkten, führte eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung bei allen drei Arten einschließlich *Bromus* zu einer signifikanten Vergrößerung der Blattfläche ($p < 0,05$, Abb. 51). Allerdings schwankte die Stärke dieser Förderung bei *Bromus* auch hier sehr stark (zwischen ca. 10 und 60 % im Vergleich zur NH_4^+ -Nullvariante je

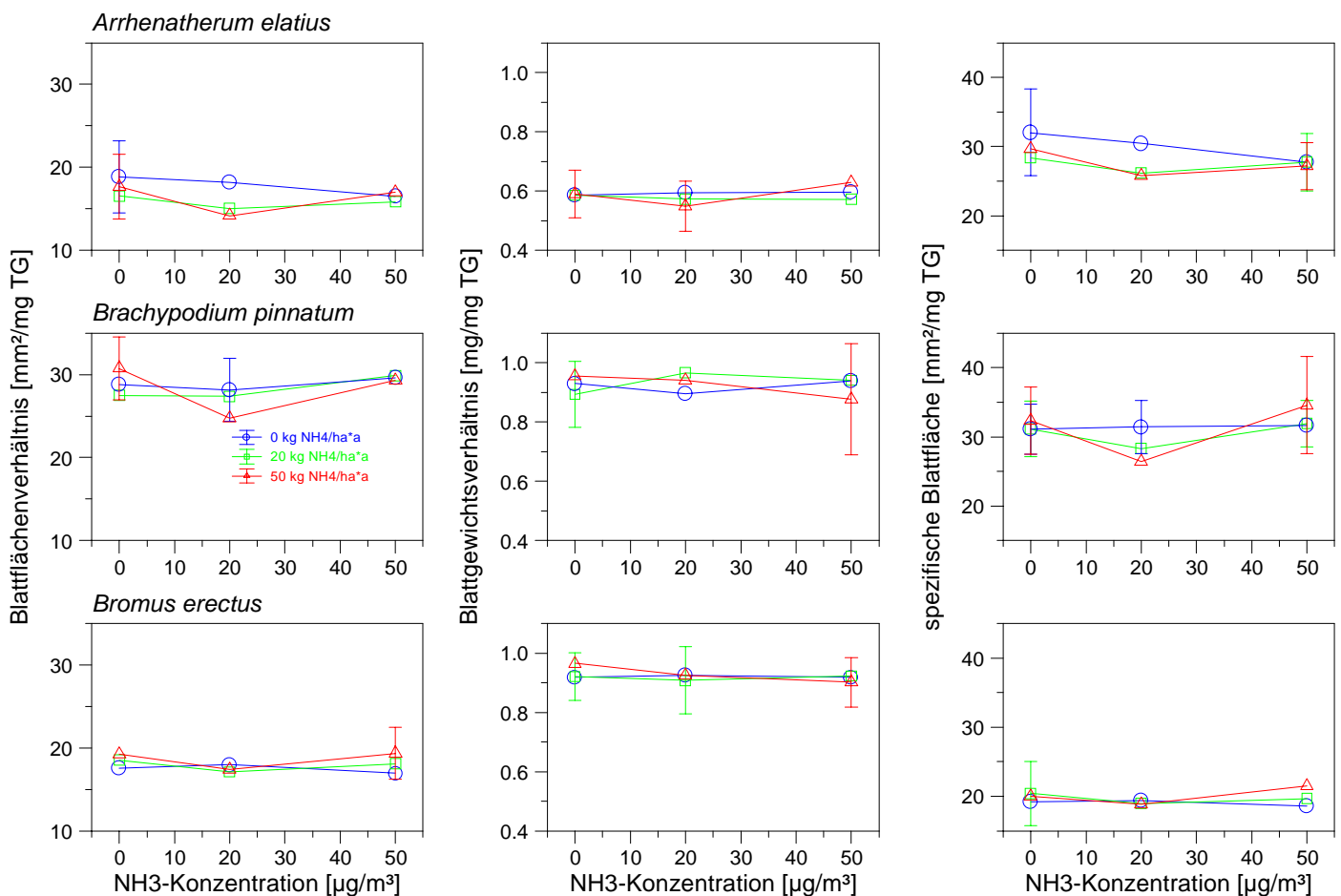


Abb. 52: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprossrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blattrockenmasse /Sprossrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blattrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

nach NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft). Deutlicher fiel die Förderung bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* aus. Bei *Arrhenatherum* nahm die Blattfläche besonders bei höchsten NH_4^+ -Gaben deutlich zu (zwischen ca. 30 und 70 %), bei mittleren NH_4^+ -Gaben war dies schwächer (zwischen 0 und ca. 20 %). Erhöhte NH_3 -Konzentrationen führten nur vereinzelt zu deutlichen Steigerungen. Dies galt auch für *Brachypodium*, wo sich in der mittleren NH_4^+ -Variante wie schon beim Sprosstrockengewicht erst mit zunehmenden NH_3 -Konzentrationen ein Anwachsen der Blattfläche zeigte. Höchste NH_4^+ -Gaben führten unabhängig von der NH_3 -Exposition zu einem relativ konstanten Anwachsen (zwischen ca. 40 und 70 %).

Zusammengesetzte Blattparameter

Ein Einfluss der Behandlungen auf die Relationen Blattflächenverhältnis (LAR: Leaf Area Ratio), Blattgewichtsverhältnis (LWR: Leaf Weight Ratio) und spezifische Blattfläche (SLA: Specific Leaf Area) konnte im ersten Versuchsjahr nur vereinzelt und lediglich tendenziell festgestellt werden. So deutete eine Abnahme des Blattflächenverhältnisses bei *Arrhenatherum* unter NH_4^+ -Gaben (Abb. 52) darauf hin, dass bei dieser Behandlung die Zunahme der Sprosstrockenmasse häufig die Wachstumsraten der Blattfläche übertraf. Unter maximalen NH_3 -Konzentrationen verschwanden diese Differenzen jedoch wieder. Ein ähnliches Reaktionsmuster trat auch bei der spezifischen Blattfläche von *Arrhenatherum* auf, wo eine leichte Abnahme um ca. 10 % unter verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung auf etwas dickere oder dichtere Blattspreiten hinwies. Bei *Brachypodium* und *Bromus* zeigten sich für alle zusammengesetzten Blattparameter keine einheitlichen Reaktionen.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten

Anders als im Vorjahr traten in der zweiten Vegetationsperiode bei allen Arten signifikante Effekte der NH_3 -Exposition auf die Blattfläche und das Trockengewicht der grünen Blätter auf, eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung hatte hingegen - überwiegend tendenziell - nur bei *Bromus* und *Brachypodium* eine Wirkung auf diese Parameter. Die Reaktionsmuster bei Blattfläche und -trockengewicht waren damit deutlich von denen beim Trockengewicht des Gesamtprozesses abgesetzt (s. 3.2.1.7).

Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* führten erhöhte NH_3 -Konzentrationen zu einer hochsignifikanten ($p < 0.001$) Vergrößerung der Blattfläche (Abb. 53), bei beiden Arten verdoppelte sich diese unter maximalen NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft im Vergleich zu den Kontrollen ohne NH_3 -Begasung - unabhängig von der NH_4^+ -Versorgung. Unterschiede zeigten sich jedoch im Kurvenverlauf: während *Arrhenatherum* einen gleichmäßigen Anstieg aufwies, trat bei *Bromus* unter maximaler NH_3 -Konzentration ein Sättigungseffekt ein. Eine tendenzielle Wirkung der NH_4^+ -Behandlung ließ sich lediglich bei *Bromus* erkennen, allerdings auch hier verbunden mit einem Sättigungseffekt. *Arrhenatherum* reagierte hier ohne einheitliche Tendenz mit einem Minimum bei mittlerer NH_4^+ -Versorgung. Bei *Brachypodium* gab es die stärksten Behandlungseffekte auf die NH_3 -Exposition (sig

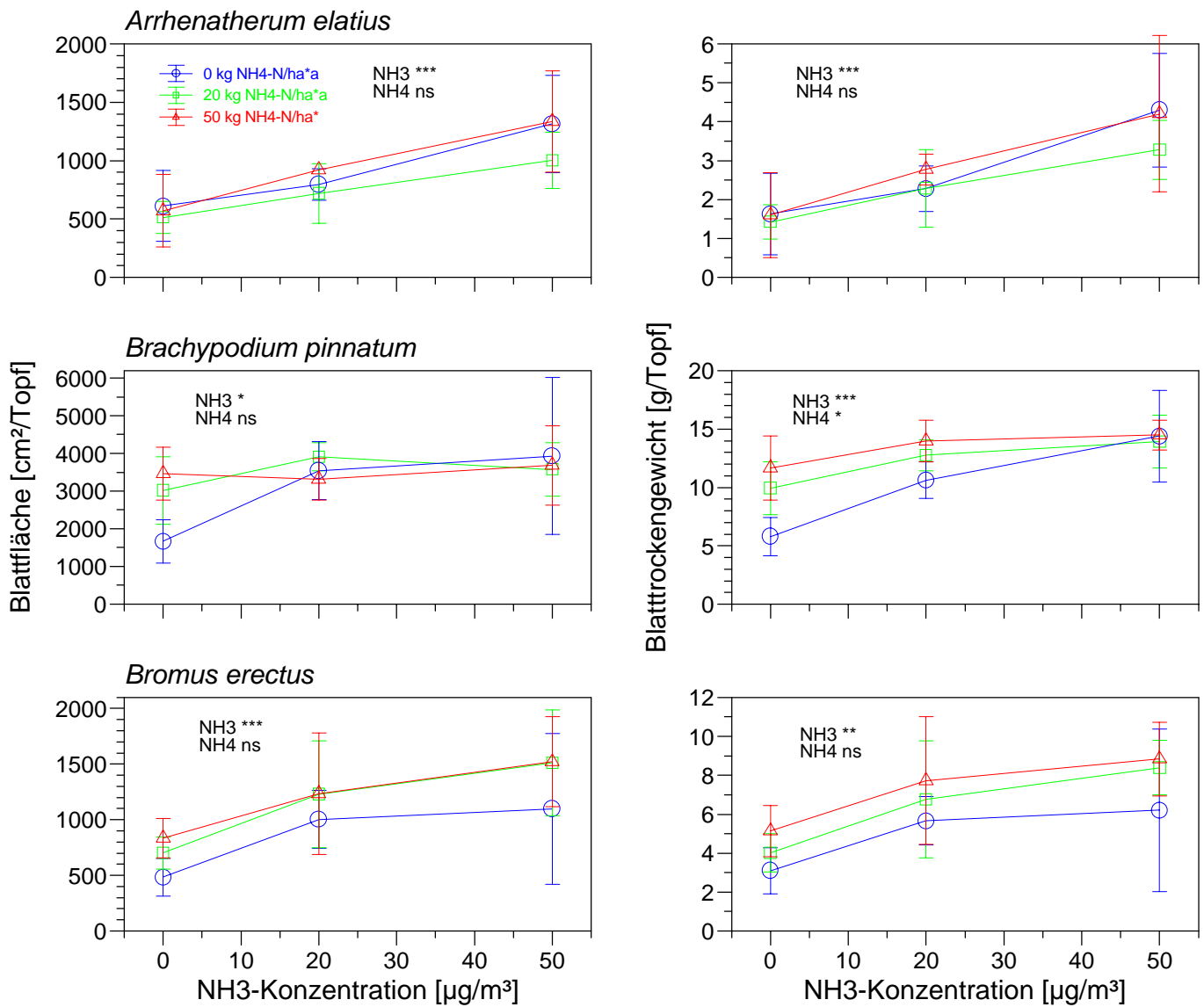


Abb. 53: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

nifikant: $p < 0.05$) in den Kulturen ohne NH₄⁺-Gaben mit einem Anwachsen der Blattfläche bis zum 2,4-fachen der Kontrollwerte. Die NH₄⁺-Versorgung wirkte sich nur tendenziell bei fehlender NH₃-Exposition aus. Da die Blattfläche von *Brachypodium* jedoch in allen Behandlungen 2 bis 3 mal größer war als die der beiden anderen Arten, wuchsen damit auch die methodischen Schwierigkeiten bei der Erfassung und damit die Fehlermöglichkeiten. Das Trockengewicht der grünen Blätter gibt daher die tatsächliche Reaktion dieser Art möglicherweise besser wieder, auch wenn sich wegen möglicher Veränderungen der Blattmorphologie daraus auch nicht unmittelbar auf die Blattfläche schließen lässt.

Vergleicht man die Behandlungseffekte auf die Blattfläche mit denen auf das Blattrockengewicht, so fällt auf, dass sich bei *Arrhenatherum* ein nahezu identisches Bild zeigte (NH₃ $p < 0.001$). Ähnliches galt auch für *Bromus*, bei dem sich aber die NH₄⁺-Versorgungsstufen beim Blattrockengewicht stärker voneinander absetzten und damit zu deutlicheren (tendenziellen) Behandlungseffekten als im Falle des Sprosstrockengewichtes führten (NH₃ $p < 0.01$). Einzig bei *Brachypodium* hatten sowohl die NH₃-

Exposition ($p < 0.001$) als auch NH_4^+ -Gaben ($p < 0.05$) signifikante Effekte auf das Blatttrockengewicht. Dabei traten die stärksten Reaktionen auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen in den Varianten ohne NH_4^+ -Gaben auf. Unter maximalen NH_3 -Konzentrationen verschwanden die vormals deutlichen Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten.

Zusammengesetzte Blattparameter

Bei den Blattparametern aller drei Arten traten im zweiten Versuchsjahr Effekte eines veränderten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf. Während bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* sowohl das Blattflächenverhältnis als auch das Blattgewichtsverhältnis meist abnahmen, trat bei *Bromus* die umgekehrte Reaktion auf (Abb. 54). Dies deutet - wie im Vorjahr bei *Arrhenatherum* - auf Veränderungen des Sprossaufbaus dieser Arten unter erhöhter NH_3 -Versorgung: die gesamte Sprosstrockenmasse wurde proportional stärker (bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*) oder schwächer gefördert (bei *Bromus*) als die Trockenmasse der grünen Blätter.

Bei *Brachypodium* nahmen LAR und LWR unter einem geringen NH_3 - oder NH_4^+ -Angebot zunächst

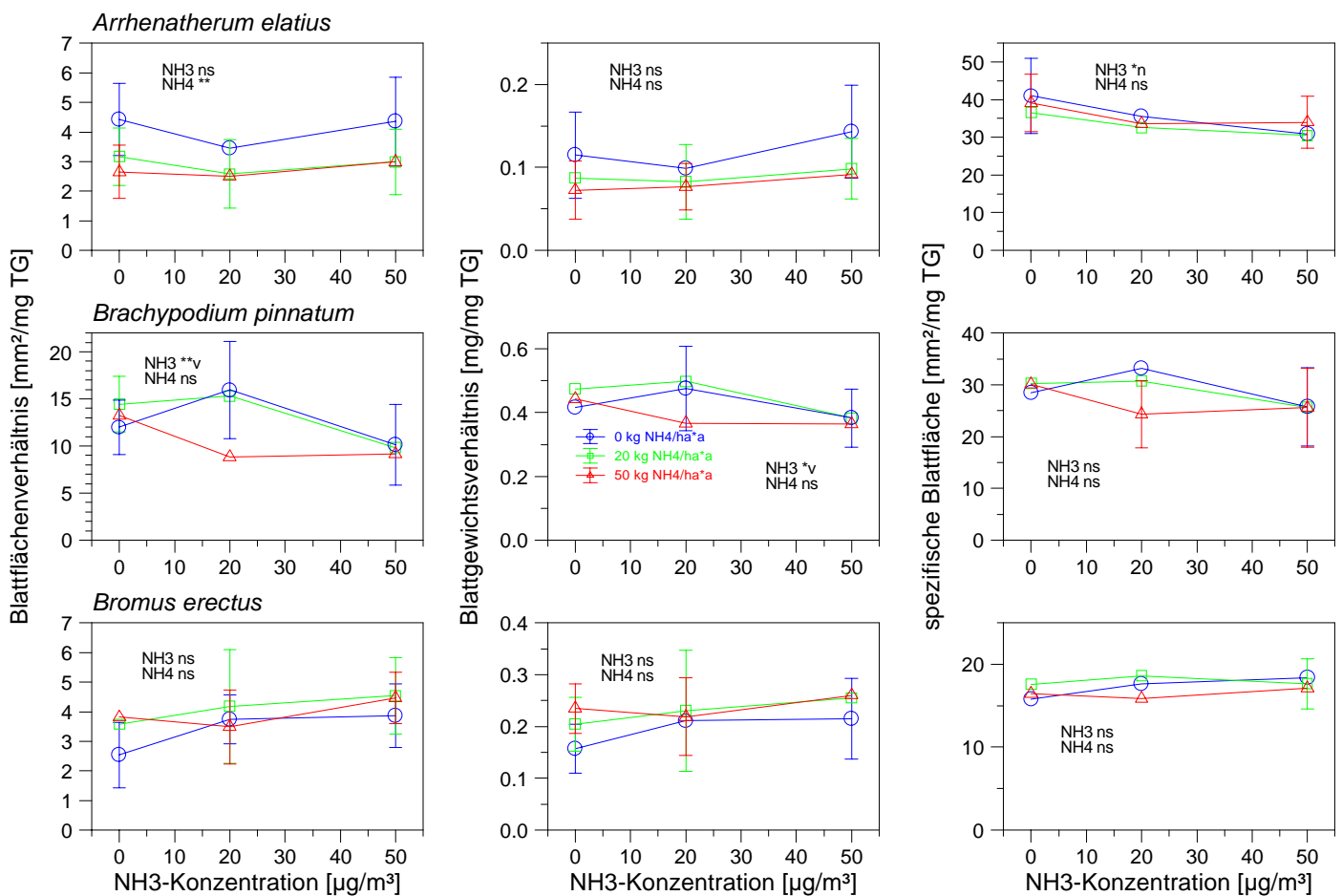


Abb. 54: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprosstrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blatttrockenmasse /Sprosstrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blatttrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

um etwa 10 % zu. Höhere NH_3 -Konzentrationen und NH_4^+ -Gaben führten aber, besonders in der Kombination $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$, zu einer Abnahme um etwa 40 % bei LAR und 30 % bei LWR gegenüber den Kontrollkulturen. Weitgehend deckungsgleich, wenn auch mit geringeren Schwankungen, verliefen die Reaktionen beim dritten Blattparameter, der spezifischen Blattfläche, die bei *Brachypodium* um etwa 20 % abnahm.

Auch bei *Arrhenatherum* führte ein erhöhtes NH_y -Angebot bei allen zusammengesetzten Blattparametern zu Abnahmen in ähnlichen Größenordnungen wie bei *Brachypodium*.

Im Kontrast zu den beiden anderen Arten führte ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei *Bromus* zu deutlichen Steigerungen der zusammengesetzten Blattparameter. So nahm das Blattflächenverhältnis sowohl unter NH_3 -Exposition als auch durch NH_4^+ -Gaben um etwa 50 % zu. Ähnliches galt auch für das Blattgewichtsverhältnis. Dass die Effekte hier mit ca. 30 bzw. 40 % etwas schwächer ausfielen, könnte eine Folge der unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen mit etwa 15 % leicht erhöhten spezifischen Blattfläche sein. *Bromus* bildete mit etwa $20 \text{ mm}^2 \text{ mg TG}^{-1}$ bereits in den Kontrollen die dicksten Blätter aller drei in dieser Studie verwendeten Arten. Im Gegensatz zu den Reaktionen bei *Brachypodium* mit ca. $30 \text{ mm}^2 \text{ mg TG}^{-1}$ und *Arrhenatherum* mit einer spezifischen Blattfläche von ca. $40 \text{ mm}^2 \text{ mg TG}^{-1}$ in den Kontrollen schienen die Blätter von *Bromus* demnach unter NH_3 -Exposition etwas dünner bzw. weniger dicht zu werden.

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Fläche und Trockengewicht der grünen Blattspreiten

Wie in den Vorjahren zeigten sich bei den Parametern Fläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter positive Effekte der Behandlungen (Abb. 55). Im Gegensatz zum zweiten Versuchsjahr, in dem bei *Arrhenatherum* die Reaktionen von Blättern und gesamten Spross voneinander abgekoppelt waren, glichen sich in der dritten Vegetationsperiode bei allen drei Arten die Reaktionen von Blattfläche bzw. Blatttrockengewicht und Sprossbiomasse analog dem ersten Versuchsjahr wieder weitgehend. Dies, obwohl der Anteil der potentiell assimilierenden Blätter an der gesamten Sprosstrockenmasse zwischen den untersuchten Arten sehr differierte (s. Blattgewichtsverhältnis (LWR), Abb. 56).

Analog zur Reaktion der gesamten oberirdischen Biomasse (s. 3.2.1.7) verschob sich der Schwerpunkt der Förderung bei *Arrhenatherum* im Vergleich zum zweiten Versuchsjahr sowohl bei der Blattfläche als auch beim Blatttrockengewicht wieder von der NH_3 -Exposition zur NH_4^+ -Versorgung. Die NH_3 -Exposition führte nur zu tendenziellen Zuwächsen, während die NH_4^+ -Versorgung signifikante Vergrößerungen von Blattfläche ($p < 0.01$) und Blatttrockengewicht ($p < 0.05$) bewirkte.

Arrhenatherum wies bei beiden Parametern die größten NH_4^+ -Steigerungsraten unter den drei Arten auf. Unabhängig von der NH_y -Form zeigten sich deutlichere Sättigungseffekte als im zweiten Versuchsjahr (für NH_4^+ signifikant: LSD-Test).

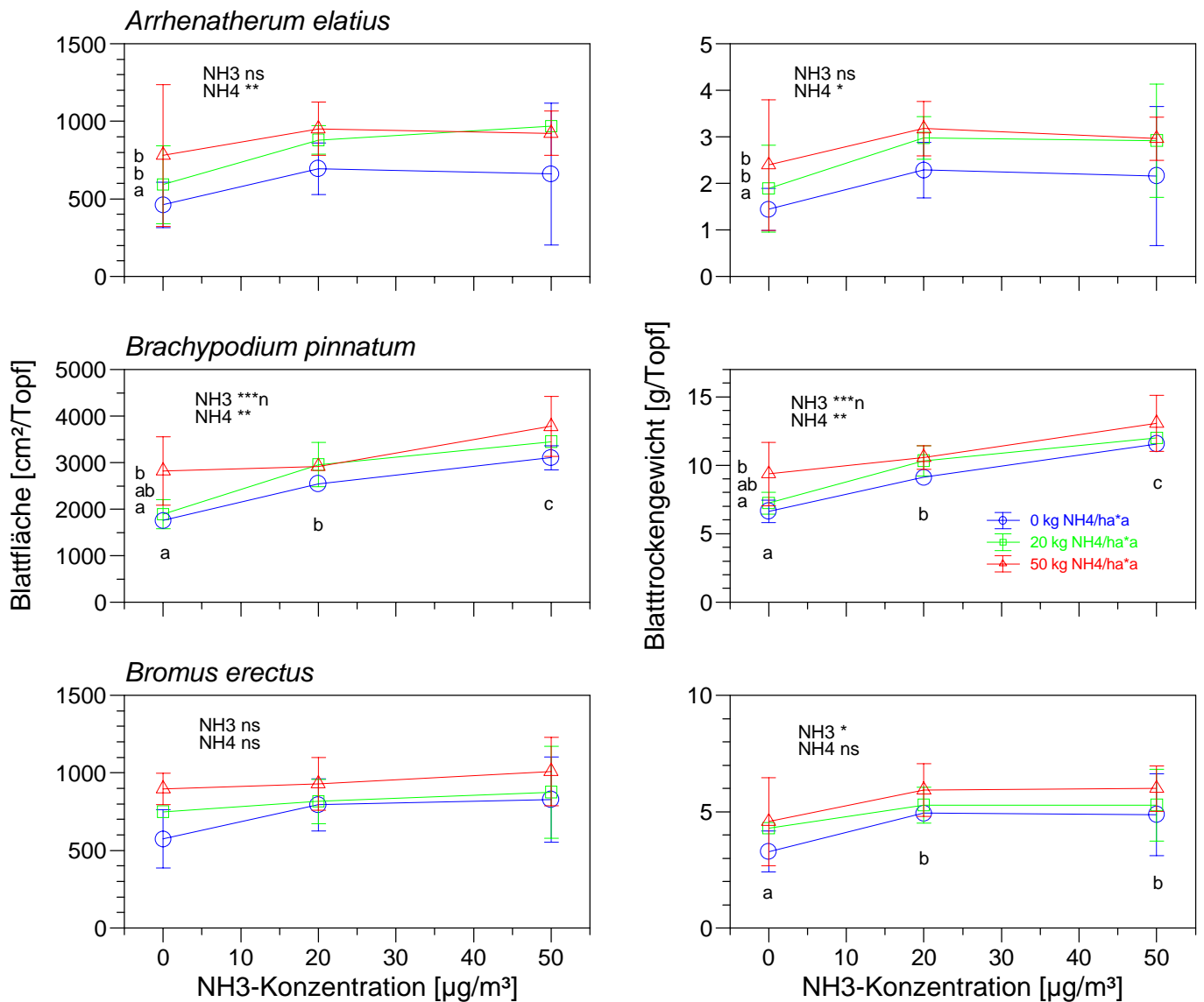


Abb. 55: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter (oberhalb 7 cm über dem Boden) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

Brachypodium reagierte in der dritten Vegetationsperiode sowohl unter NH₃-Exposition als auch bei NH₄⁺-Gaben mit hochsignifikanten Steigerungen bei Blattfläche und Blatttrockengewicht (NH₃ p < 0.001, NH₄⁺ p < 0.01). Im Vergleich zum Vorjahr wurden Blattfläche und Blatttrockengewicht von *Brachypodium* jedoch durch niedrige NH₃-Konzentrationen schwächer gefördert, entsprechend traten nur noch schwache Sättigungseffekte auf. Im 3. Versuchsjahr führte die NH₃-Exposition bei Blattfläche und -trockengewicht dieser Art zu linearen Steigerungen (signifikant: LSD-Test). *Brachypodium* wies bei beiden Parametern die größten NH₃-Steigerungsraten aller drei Arten auf.

Bromus reagierte schwächer als im Vorjahr auf die Behandlungen, die Steigerungsraten fielen deutlich niedriger aus, Sättigungseffekte waren ausgeprägter. Signifikant nahm nur das Blatttrockengewicht unter NH₃-Exposition zu (p < 0.05), die Intensität dieser Förderung schwächte sich jedoch ab. So lag die Blattbiomasse bei maximalen NH₃-Konzentrationen je nach NH₄⁺-Versorgung im zweiten Versuchsjahr zwischen dem 2,1- und dem 1,7-fachen über den Kontrollen, im dritten Jahr des Experimenten

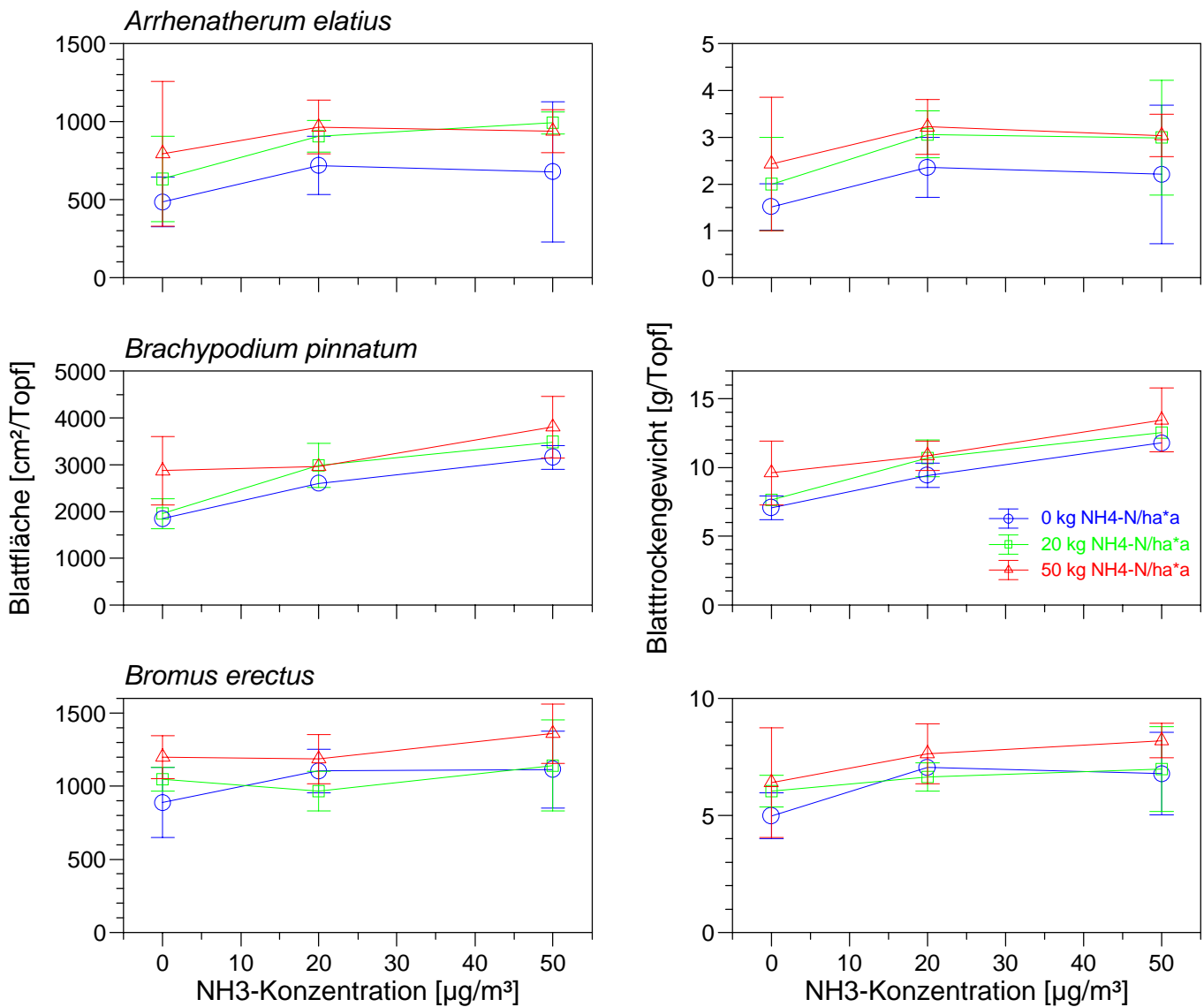


Abb. 56: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter (ab Bodenoberfläche) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

tes waren es nur noch 1,5- bis 1,2-mal so viel. NH₄⁺-Gaben führten nur zu tendenziellen Steigerungen. Anders als in der zweiten Vegetationsperiode waren auch die fördernden Effekte erhöhter NH₃-Konzentrationen auf die Blattfläche von *Bromus* im letzten Versuchsjahr nur mehr tendenziell. Auffällig waren auch hier wie beim Sprosstrockengewicht Interaktionen zwischen NH₃ und NH₄⁺. Die NH₃-Exposition hatte bei einer erhöhten NH₄⁺-Versorgung nur noch sehr schwache Wirkung.

Auch bei Berücksichtigung der bei der Schlussernte miterfassten Blattfläche unter 7 cm – etwa 35 % der Gesamtblattfläche von *Bromus* (s. 3.2.1.10.4) - änderte sich an diesem Bild kaum etwas. Die Steigerungsraten wurden noch schwächer, die Reaktionen insgesamt uneinheitlicher. Nur geringe Veränderungen zeigten sich auch bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* – bei beiden Arten befanden sich nur etwa 5 % der Blattfläche in der untersten Höhenstufe (Abb. 56).

Bei allen drei Arten waren die positiven Effekte sowohl von erhöhten NH₃-Konzentrationen als auch einer verbesserten NH₄⁺-Versorgung auf die Blatttrockenmasse meist geringer als auf die gesamte

Sprosstrockenmasse - hier profitierten demnach die Stängel stärker als die Blätter. Das Blatttrockengewicht von *Bromus* war im dritten Versuchsjahr unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot etwa dreimal größer als bei *Arrhenatherum*, *Brachypodium* bildete sogar eine ca. 4 mal größere Blatttrockenmasse.

Analog zur Entwicklung bei der Sprosstrockenmasse bildeten alle drei Arten im dritten Versuchsjahr i.d.R. eine kleinere Blattfläche als im Vorjahr (s. Tab. 18). Die Rückgänge waren aber meist geringer

Tab. 18: Vergleich der Blattfläche pro Topf (> 7 cm) in den Monokulturen im zweiten und dritten Versuchsjahr

			Ernte 1996	Ernte 1997	
Art	NH_3 ($\mu\text{g m}^{-3}$)	NH_4^+ ($\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$)	BA Topf ⁻¹	BA Topf ⁻¹	% im Vergleich zu 1996
<i>Arrhenatherum</i>	0	0	609,65	461,08	75,63
	20		794,69	692,85	87,18
	50		1313,30	659,50	50,22
	0	20	512,30	590,65	115,29
	20		717,40	878,38	122,44
	50		1000,60	967,27	96,67
	0	50	569,70	779,65	136,85
	20		919,03	951,03	103,48
	50		1335,89	923,10	69,10
<i>Bromus</i>	0	0	483,10	574,07	118,83
	20		1003,75	794,02	79,11
	50		1098,40	827,54	75,34
	0	20	701,60	749,61	106,84
	20		1230,65	814,67	66,20
	50		1511,20	874,69	57,88
	0	50	834,50	895,66	107,33
	20		1234,25	929,35	75,30
	50		1521,00	1009,01	66,34
<i>Brachypodium</i>	0	0	1664,49	1754,95	105,44
	20		3542,75	2540,85	71,72
	50		3931,73	3101,79	78,89
	0	20	3019,90	1889,47	62,57
	20		3912,08	2954,41	75,52
	50		3573,80	3445,25	96,40
	0	50	3466,52	2817,87	81,29
	20		3314,42	2915,74	87,97
	50		3686,58	3774,77	102,39

als beim Sprosstrockengewicht (s. 3.2.1.8, Tab. 17). Während dort nur bei *Arrhenatherum* ein deutlicher Zusammenhang zwischen dem NH_3 -Angebot und der Stärke der Reduktionen zu erkennen war, galt dies bei der Blattfläche für alle drei Arten. Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* waren die Rückgänge umso ausgeprägter, je höher die angebotene NH_3 -Konzentration war. Bei *Brachypodium* trat – allerdings nur in Kombination mit NH_4^+ -Gaben – der umgekehrte Fall auf: hier wurden die Reduktionen mit steigendem NH_3 -Angebot schwächer. Fördernde Effekte der NH_4^+ -Versorgung auf die relative Größe der Blattfläche ließen sich auch bei *Arrhenatherum* ausmachen, während dies bei *Bromus* nicht der Fall war.

Zusammengesetzte Blattparameter

Am deutlichsten von dem Verhalten im Vorjahr unterschieden sich die Reaktionen von *Bromus*, bei dem LAR und LWR unter NH_3 -Exposition um etwa 15 % abnahmen, bei ersterem signifikant ($p < 0.05$) (Abb. 57). Bei der zweiten Halbtrockenrasenart, *Brachypodium*, verkleinerten sich diese Verhältnisse

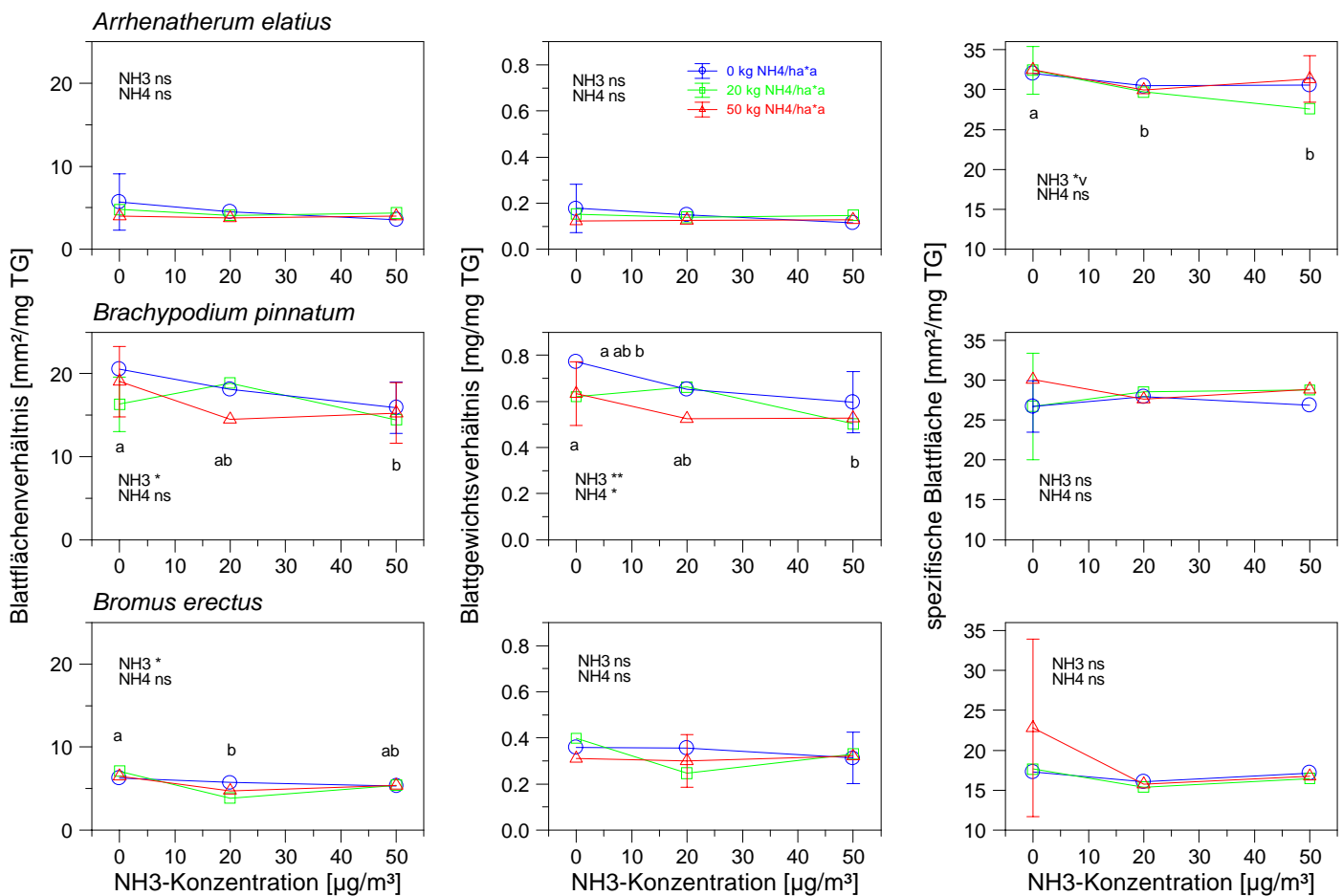


Abb. 57: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprosstrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blatttrockenmasse /Sprosstrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blatttrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

mit erhöhten NH_3 -Konzentrationen signifikant um etwa 20 % ($p < 0.05$ bzw. $p < 0.01$). Die Reaktionen auf eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung blieben dagegen uneinheitlicher, die deutlichsten Veränderungen traten beim Blattgewichtsverhältnis mit signifikanten Abnahmen von ebenfalls etwa 20 % auf ($p < 0.05$). Die Behandlungseffekte bei *Arrhenatherum* waren zwar nur tendenziell, prozentual zeigten sich bei dieser Art jedoch die stärksten Veränderungen unter den drei untersuchten Arten.

LAR und LWR verkleinerten sich sowohl unter NH_3 -Exposition als auch durch NH_4^+ -Gaben in den meisten Fällen um etwa 30 %, das Blattflächenverhältnis durch die NH_3 -Begasung sogar um etwa 40 %. Bei der spezifischen Blattfläche zeigten sich zum Zeitpunkt der Schlussernte bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition nur leichte (- 5 %), allerdings signifikante Veränderungen (signifikant $p < 0.05$). Fast unverändert blieb die SLA bei *Bromus* und *Brachypodium*.

Bei der Berechnung der hier wiedergegebenen Blattparameter blieb der Bereich unter 7 cm auch im dritten Versuchsjahr unberücksichtigt, da sich hier sehr viel tote Biomasse auch der Vorjahre angesammelt hatte.

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten führte ein erhöhtes NH_y -Angebot zu einer Vergrößerung der Blattfläche und meist damit gekoppelt auch des Blatttrockengewichtes. Die jeweils wirksame NH_y -Form wechselte jedoch häufig von Jahr zu Jahr.

In der ersten Vegetationsperiode bewirkten NH_4^+ -Gaben Steigerungen von Blattfläche und -trockengewicht bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* zwischen 30 und 70 %, bei *Bromus* nahm nur die Blattfläche zu, maximal um 60 %.

Im zweiten Versuchsjahr nahm bei allen drei Arten unter NH_3 -Exposition sowohl die Fläche als auch das Trockengewicht der assimilierenden Blätter zu, fördernde Effekte der NH_4^+ -Versorgung zeigten sich nur bei *Bromus* und *Brachypodium*. Bei *Brachypodium* wuchs die Blattfläche unter NH_3 -Exposition bis zum 2,4-fachen der Kontrollen an, bei *Arrhenatherum* und *Bromus* verdoppelte sich die Fläche. Unter hohen NH_3 -Konzentrationen traten bei *Bromus* und *Brachypodium* Sättigungseffekte auf.

Im dritten Versuchsjahr verschob sich das Schwergewicht der Förderung bei *Arrhenatherum* analog der Entwicklung bei der Sprosstrockenmasse wieder zur NH_4^+ -Versorgung, während die Blattfläche von *Brachypodium* durch beide NH_y -Formen zunahm. Ein Auseinanderlaufen der Reaktionen bei Sprosstrockengewicht und Blattfläche/-trockengewicht zeigte sich dagegen bei *Bromus*. Die im Vergleich zu den Vorjahren stärkeren Behandlungseffekte auf die Sprosstrockenmasse setzten sich bei Blattfläche und -trockengewicht nicht fort, hier reagierte die Art sogar schwächer als im Vorjahr. Alle drei Arten bildeten im dritten Versuchsjahr eine kleinere Blattfläche als im Vorjahr. Die Rückgänge waren aber geringer als bei der Sprosstrockenmasse.

Blattflächenverhältnis (LAR, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$) und Blattgewichtsverhältnis (LWR, mg mg^{-1})

Blattflächenverhältnis und Blattgewichtsverhältnis waren bei *Brachypodium* am größten (ca. $20,6 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ bzw. $0,8 \text{ mg mg}^{-1}$) und bei *Arrhenatherum* am kleinsten (ca. $5,7 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ bzw. $0,2 \text{ mg mg}^{-1}$). Mit einem durchschnittlichen LAR von ca. $6,3 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ und einem LWR von $0,36 \text{ mg mg}^{-1}$ nahm *Bromus* eine Mittelstellung ein. Da hierbei jedoch die unter der Schnitthöhe von 7 cm gelegenen etwa 35 % der Blattfläche nicht berücksichtigt wurden, dürfte die tatsächlichen Werte etwas höher liegen (Daten für die Kontrollkulturen zum Zeitpunkt des Schnitts im dritten Versuchsjahr).

Bei *Arrhenatherum* nahm bereits im 1. Versuchsjahr die LAR unter NH_4^+ -Gaben leicht ab, im zweiten und dritten Versuchsjahr wurden sowohl die LAR als auch die LWR um etwa 1/3 reduziert, signifikant im zweiten Versuchsjahr. Damit förderte bei *Arrhenatherum* ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot das Wachstum des gesamten Sprosses proportional stärker als das der Blätter. Im dritten Versuchsjahr nahmen auch unter NH_3 -Exposition sowohl die LAR als auch die LWR um etwa 1/3 ab.

Bei *Brachypodium* führten geringe Angebote einer NH_3 -Form im 2. Versuchsjahr zu einem Anstieg von LAR und LWR um etwa 10 %, höhere Angebote, besonders in der Kombination $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ jedoch zu einer Abnahme um etwa 40 % bei der LAR und 30 % bei der LWR (NH_3 jeweils signifikant). Im dritten Versuchsjahr traten ausschließlich negative Effekte der NH_3 -Exposition auf, LAR und LWR nahmen signifikant um 20 % ab.

Bei *Bromus* bewirkten im 2. Versuchsjahr sowohl die NH_3 -Exposition als auch das NH_4^+ -Angebot ein tendenzielles Anwachsen der LAR um etwa 50 %, während die LWR nur um etwa 1/3 zunahm. Ursache für diese Differenz könnte die unter NH_3 -Exposition um etwa 15 % erhöhte spezifische Blattfläche sein. Im 3. Versuchsjahr verringerten sich unter NH_3 -Exposition die LAR signifikant und die LWR tendenziell um ca. 15 %.

Spezifische Blattfläche (SLA)

Von den untersuchten Arten bildete *Bromus* die dicksten bzw. dichtesten Blattspreiten mit einer spezifischen Blattfläche (SLA) zwischen 15 und $20 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ TG, gefolgt von *Brachypodium* mit 25 bis $30 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ TG. Die dünnsten Blattspreiten bzw. die mit der geringsten Dichte, fanden sich bei *Arrhenatherum* mit 30 bis $40 \text{ mm}^2 \text{mg}^{-1}$ TG. Unter NH_3 -Exposition nahm die spezifische Blattfläche von *Arrhenatherum* in allen drei Versuchsjahren zwischen 5 und 20 % ab, signifikant in der zweiten und dritten Vegetationsperiode. Ebenfalls negative Effekte durch eine erhöhte NH_4^+ -Versorgung blieben tendenziell und auf das erste Versuchsjahr beschränkt. Bei den beiden Halbtrockenrasenarten zeigten sich nur in der zweiten Vegetationsperiode Veränderungen der spezifischen Blattfläche, die tendenziell blieben. Bei *Brachypodium* nahm diese unter einem verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot um etwa 20 % ab. Eine Erhöhung der spezifischen Blattfläche wurde nur bei *Bromus* beobachtet. Bei dieser Art führten erhöhte NH_3 -Konzentrationen zu einem Anstieg um etwa 15 %.

3.2.1.10 Höhenverteilung von Sprosstrockenmasse und Blattfläche

3.2.1.10.1 Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse

Erste Vegetationsperiode (1995)

Auch bei der Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse traten deutliche artspezifische Unterschiede in den Reaktionen auf die Behandlungen auf. So konnte *Arrhenatherum* im ersten Versuchsjahr durch

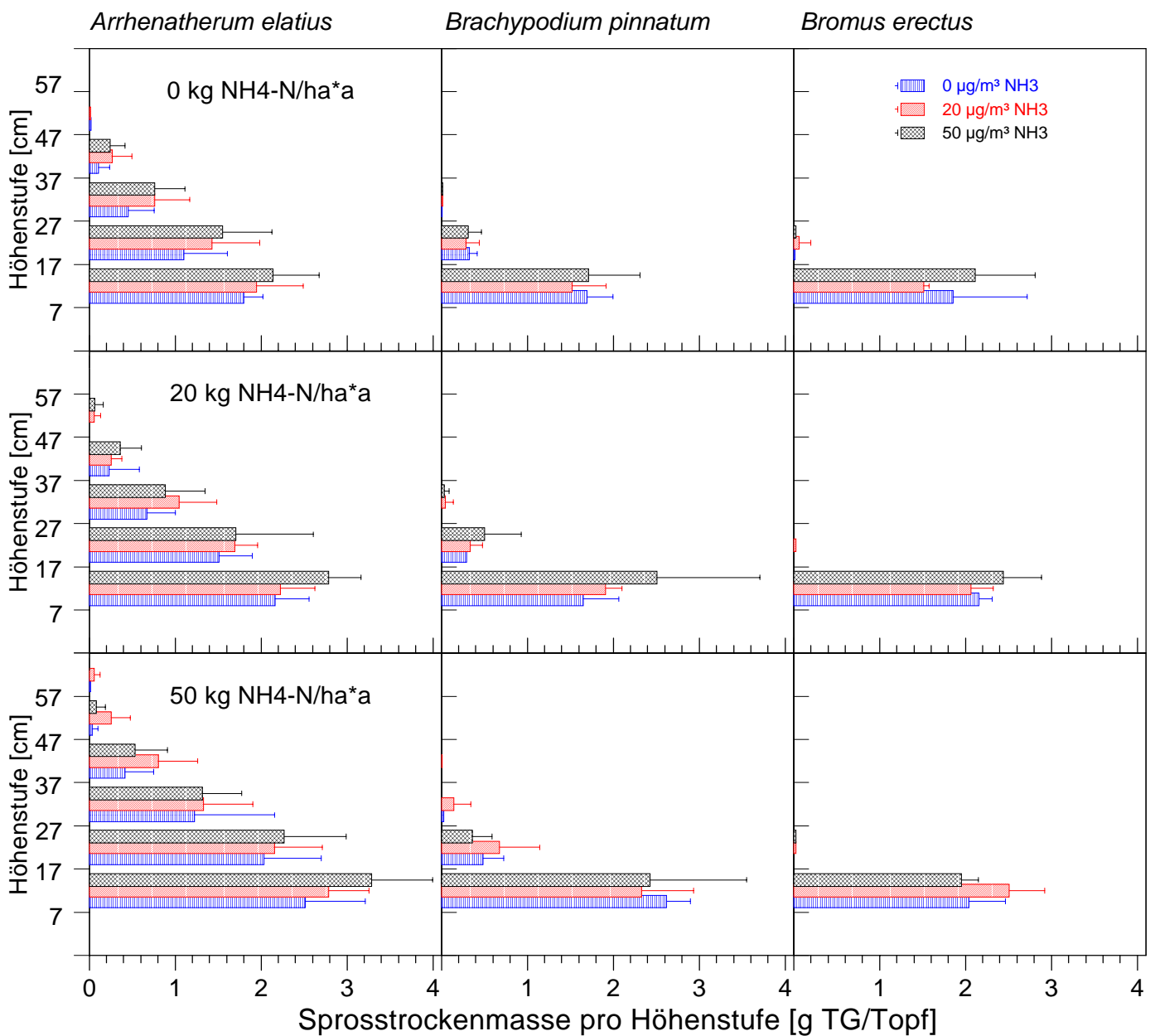


Abb. 58: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

eine erhöhte NH_4^+ -Versorgung seine Biomasse in allen Höhenstufen steigern (Abb. 58, hochsignifikant in den Höhenstufen 7 - 17: $P < 0,001$, 17 - 27: $P < 0,01$ und 37 - 47: $P < 0,01$; signifikant in den Höhenstufen: 27 - 37: $P < 0,05$, 47 - 57: $P < 0,05$ und 57 - 67: $P < 0,05$). Bei *Arrhenatherum* führte in der untersten Höhenstufe auch die NH_3 -Begasung zu einer signifikanten ($P < 0,05$) Zunahme der Biomasse, tendenziell galt dies auch für die drei darüber gelegenen Höhenfraktionen. Auch bei *Brachypodium* war in der untersten Höhenstufe eine signifikante Zunahme der Biomasse durch NH_4^+ -Gaben zu beobachten ($P < 0,05$), während die NH_3 -Begasung lediglich bei mittleren NH_4^+ -Gaben einen tendenziell positiven Einfluss hatte, in den wenigen darüber gelegenen Höhenfraktionen waren die Reaktionen auf beide Stickstoffquellen aber uneinheitlich. Tendenzuell nahm die Biomasse aber auch hier bei verbesserter Versorgung zu. *Bromus* konnte in der ersten Vegetationsperiode auch bezüglich der Höhenverteilung der Sprossbiomasse in sehr viel geringerem Maße als die beiden anderen Arten von einer verbesserten Stickstoffversorgung profitieren. In den Monokulturen ergaben sich, analog den Ergebnissen beim Sprosstrockengewicht (s. 3.2.1.7), weder auf die NH_4^+ -Gaben noch auf die NH_3 -Begasung einheitliche Tendenzen.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im zweiten Versuchsjahr steigerten alle drei Arten ihre Sprosstrockenmasse bei verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung in fast allen Höhenstufen (Abb. 59). *Arrhenatherum* und *Brachypodium* konnten jedoch die vertikale Verteilung ihrer Sprosstrockenmasse erneut stärker optimieren als *Bromus*.

Wie schon in der ersten Vegetationsperiode profitierte auch im zweiten Jahr besonders *Arrhenatherum* von den Behandlungen. Eine Erhöhung der NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft führte von der untersten geernteten Höhenfraktion bis einschließlich 87- 97 cm zu positiven Effekten auf das Sprosstrockengewicht (hochsignifikant: $p < 0,001$ von der Höhenstufe 7-17 cm bis zur Stufe 67 - 77 cm, $p < 0,01$ in der Höhenstufe 87 - 97 cm). Eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung bewirkte in der untersten geernteten Höhenstufe eine tendenzielle Zunahme der Trockenmasse, in fast allen Höhenstufen darüber signifikante Zunahmen (hochsignifikant: $p < 0,001$ von der Höhenstufe 37 - 47 cm bis zur Stufe 77 - 87 cm, $p < 0,01$ in den Stufen 17 - 27, 87 - 97 und 97 - 107 cm, signifikant: $p < 0,05$: 107 - 117 cm). Die obersten Höhenstufen profitierten somit häufiger signifikant von NH_4^+ -Gaben als von erhöhten NH_3 -Konzentrationen. Auch die stärksten Zuwächse erreichte *Arrhenatherum* im zweiten Versuchsjahr in den oberen Höhenstufen. Unter NH_3 -Exposition lagen die Steigerungsraten dort etwa 10 mal über denen der untersten geernteten Stufen, bei verbesserter NH_4^+ -Versorgung waren die Raten sogar um das 20-fache höher. In Verbindung mit der Förderung des Höhenwachstums konnte dieses hochwüchsige Gras damit die gleichmäßige vertikale Verteilung seiner Biomasse als Reaktion auf die Behandlungen weiter optimieren. In den oberen Höhenstufen traten im zweiten Versuchsjahr jedoch vermehrt Sättigungseffekte auf, eine Zunahme der NH_3 -Konzentration der Umgebungsluft von $20 \mu\text{g m}^{-3}$ auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ bewirkte dort keine weitere Steigerung der Sprosstrockenmasse.

Auch bei *Bromus* führten höhere NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft in der zweiten Vegetationsperiode zu signifikanten Steigerungen der Sprosstrockenmasse bis in die obersten Höhenfraktionen (hochsignifikant $p < 0,001$: 67 - 77 und 77 - 87 cm, $p < 0,01$: von 17 - 27 bis 47 - 57 cm,

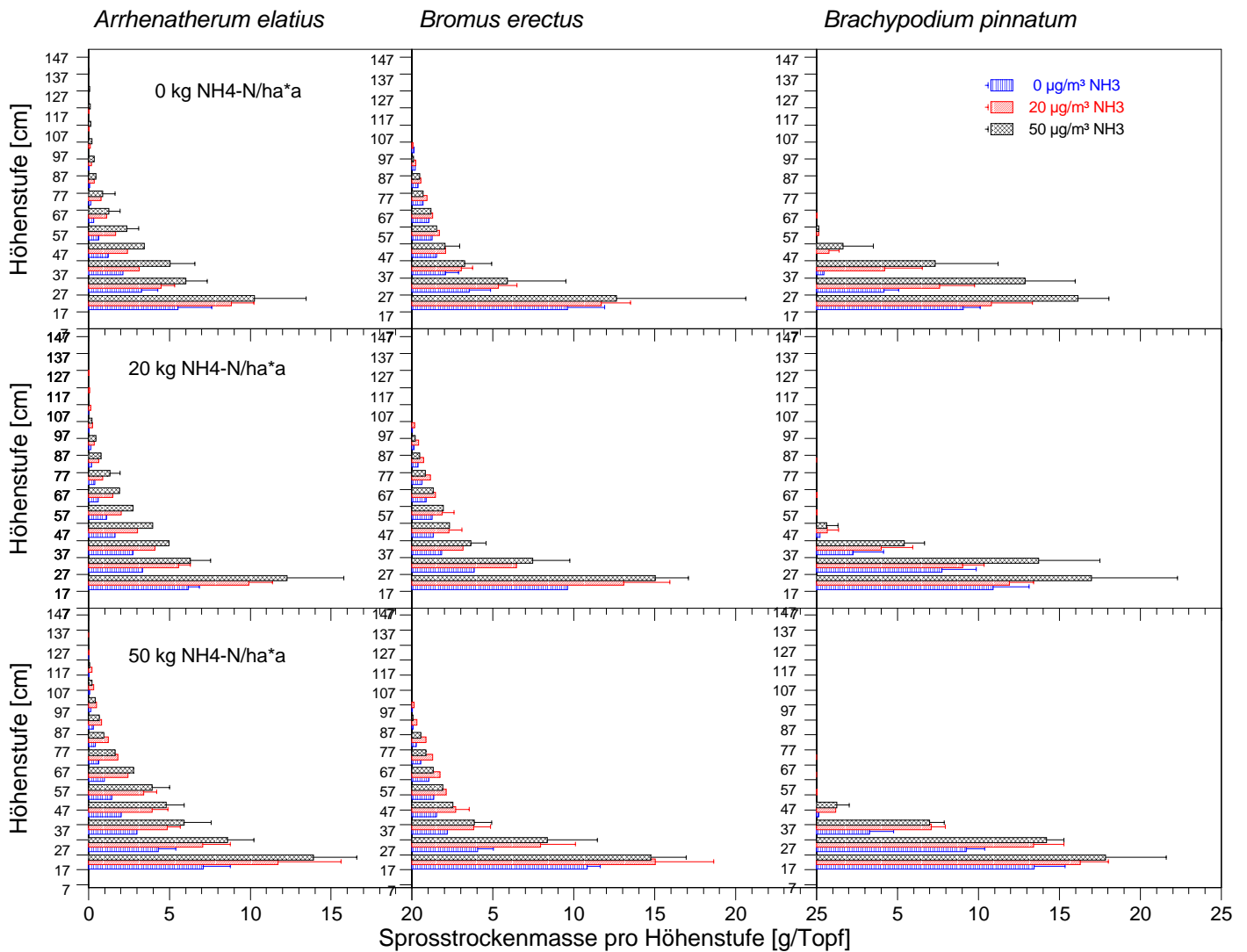


Abb. 59: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

signifikant $p < 0.05$: 7 - 17 und 57 - 67 cm). Dabei zeigten sich besonders in den unteren Höhenstufen jedoch deutliche Sättigungseffekte (signifikant für 7 - 17 bis 47 - 57 cm, LSD-Test). Etwa ab der Stufe 37 - 47 cm lag das Maximum in den Reaktionen auf erhöhte NH₃-Konzentrationen zudem häufig bei 20 µg m⁻³, eine weitere Erhöhung auf 50 µg m⁻³ führte wieder zu einer Abnahme der Sprosstrockenmasse (signifikant in den Höhenfraktionen 67 - 77 und 77 - 87 cm, LSD-Test). Eine verbesserte NH₄⁺-Versorgung bewirkte nur tendenzielle Zuwächse der Sprosstrockenmasse, die auf die untersten drei Höhenchargen beschränkt waren. Unter erhöhten NH₃-Konzentrationen lagen die Steigerungsraten in den oberen Höhenstufen meist unter dem 7-fachen der Raten in den untersten geernteten Stufen. Raten von 15 oder 17 blieben Einzelfälle. Trotz der positiven Behandlungseffekte blieb damit der überwiegende Teil der Sprossbiomasse von *Bromus* auf den Bereich unter 30 cm konzentriert, die Behandlungen führten hier im Vergleich mit *Arrhenatherum* nur zu schwachen Veränderungen.

Brachypodium blieb zwar aufgrund genetischer Fixierung die niedrigwüchsigste der untersuchten Arten, konnte aber innerhalb des von ihm erreichbaren Höhenbereiches die vertikale Verteilung seiner Sprosstrockenmasse noch stärker als *Arrhenatherum* für eine möglichst große Strahlungsausnutzung

optimieren. *Brachypodium* profitierte im zweiten Versuchsjahr dabei signifikant sowohl von erhöhten NH_3 -Konzentrationen ($p < 0.001$: Höhenstufen 7 - 17 cm bis 27 - 37 cm) als auch von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung ($p < 0.001$: 17 - 27 cm, $p < 0.01$: 7 - 17 cm). Dabei vergrößerten sich auch bei dieser Art die Steigerungsraten mit zunehmender Höhe - bis zum 30-fachen der Vergleichswerte in der untersten geernteten Höhenstufe. Unter maximalen NH_4^+ -Gaben traten in allen Höhenstufen bei maximaler NH_3 -Exposition Sättigungseffekte auf: eine Erhöhung der NH_3 -Konzentrationen von 20 auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ führte zu keiner weiteren Steigerung des Sprosstrockengewichtes. Signifikant war dies für die Höhenfraktion 27-37 cm (LSD-Test). In der Höhenstufe 17-27 cm bewirkte die NH_3 -Exposition eine lineare Zunahme der Biomasse (LSD-Test).

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Auch im dritten und letzten Versuchsjahr steigerten alle drei Arten ihre Sprosstrockenmasse bei verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung in fast allen Höhenstufen (Abb. 60), hierin spiegelten sich erneut die positiven Behandlungseffekte auf die gesamte Sprosstrockenmasse wider. Von einer Optimierung der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse konnte jedoch nur gesprochen werden, wenn die Steigerungsraten in den oberen Höhenstufen deutlich über denen in den unteren Fraktionen lagen.

Arrhenatherum

Auch in der dritten Vegetationsperiode konnte *Arrhenatherum* bis in die obersten Höhenstufen von den Behandlungen profitieren, bei genauerer Betrachtung zeigten sich jedoch auch bei diesem Parameter deutliche Unterschiede zu den Ergebnissen des Vorjahres. So verschob sich der Schwerpunkt der positiven Behandlungseffekte weiter zugunsten von NH_4^+ , die Effekte der NH_3 -Exposition wurden schwächer. Während die Signifikanzen bei den NH_3 -Effekten abnahmen, blieben sie bei NH_4^+ weitgehend unverändert (NH_3 : hochsignifikant: $p < 0,001$ nur noch in den Höhenstufen 7 - 17 und 37 - 47 cm, $p < 0,01$ in den Stufen 17 - 27, 27 - 37 und 47 - 57 cm, signifikant: $p < 0,05$: 0 - 7, 57 - 67, 67 - 77 und 87 - 97 cm; NH_4^+ : hochsignifikant: $p < 0,001$ von der Höhenstufe 17 - 27 bis 87 - 97 cm, $p < 0,01$ in der Stufe 97 - 107 cm).

Im dritten Versuchsjahr schwächte sich das Gefälle der Steigerungsraten zwischen den oberen und den unteren Höhenstufen im Vergleich zum Vorjahr deutlich ab - die unteren Stufen legten im Vergleich zu den Kontrollen stärker zu, die oberen schwächer. Unter NH_3 -Exposition lagen die Steigerungsraten in den oberen Fraktionen maximal drei mal über denen der untersten Stufen, bei NH_4^+ -Gaben maximal acht mal. Bezüglich einer Optimierung der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse konnte *Arrhenatherum* damit in der dritten Vegetationsperiode weniger von den Behandlungen profitieren als im Vorjahr.

Zunahme der Sättigungseffekte bei *Arrhenatherum*

Bei *Arrhenatherum* waren schon im zweiten Versuchsjahr in den oberen Höhenstufen vermehrt Sättigungseffekte aufgetreten, eine Zunahme der NH_3 -Konzentration der Umgebungsluft von $20 \mu\text{g m}^{-3}$ auf

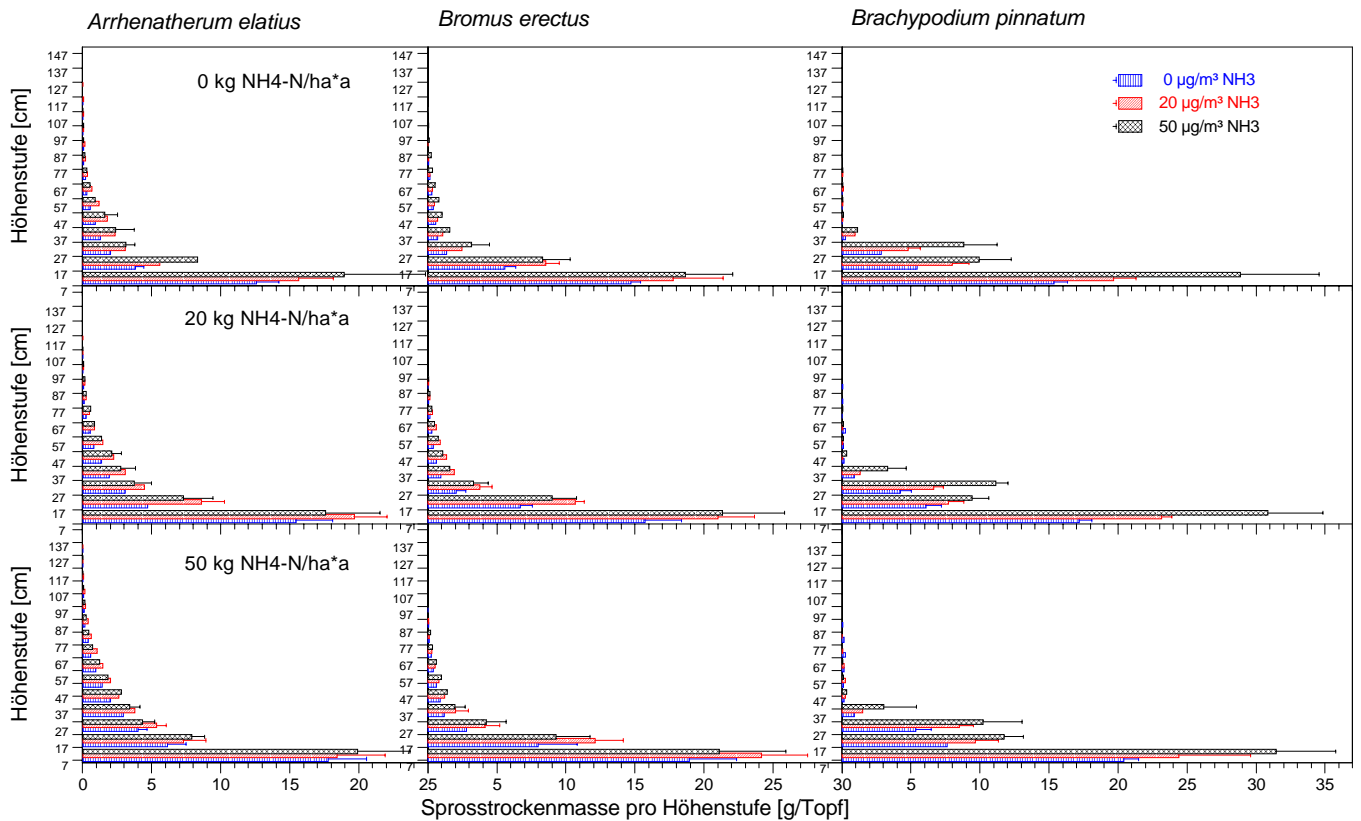


Abb. 60: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

$50 \mu\text{g m}^{-3}$ bewirkte dort keine weitere Steigerung der Sprosstrockenmasse. Dieser Trend verstärkte sich im letzten Versuchsjahr noch und betraf nun mit Ausnahme der untersten, in den Vorjahren nicht geernteten Höhenstufe unter 7 cm die signifikanten Reaktionen auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen in der Mehrzahl der Höhenstufen unter 57 cm: 7 - 17, 27 - 37, 37 - 47, 47 - 57 cm (Sättigungseffekte signifikant: LSD-Test). In den Stufen 27 - 37 und 37 - 47 cm hatte im zweiten Versuchsjahr die NH_3 -Exposition noch zu einer linearen Steigerung der Biomasse geführt. Parallel dazu wurden 1996 bei *Arrhenatherum* erst vereinzelt zu beobachtende Optimumeffekte im letzten Versuchsjahr deutlich häufiger: in den Höhenstufen 17 - 27, 57 - 67, 67 - 77 und 87 - 97 cm lag das Maximum der Reaktionen auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen bei $20 \mu\text{g m}^{-3}$, eine weitere Erhöhung auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ führte wieder zu einer Abnahme der Sprosstrockenmasse. In auffälligen Kontrast dazu standen die entsprechenden Reaktionen auf ein verbessertes NH_4^+ -Angebot. Zwar waren die Zunahmen in den untersten beiden Höhenstufen 0 - 7 und 7 - 17 cm nur tendenziell, in den drei darüber gelegenen 17 - 27, 27 - 37 und 37 - 47 cm führte eine stärker lineare Reaktion auf erhöhte NH_4^+ -Gaben jedoch zu signifikanten Unterschieden zwischen allen NH_4^+ -Behandlungsvarianten (LSD-Test). In den Erntestufen 47 - 57 bis 97 - 107 cm nahm wie im Vorjahr die Biomasse erst unter maximalen NH_4^+ -Gaben deutlich zu, sodass sich diese von den beiden anderen Varianten signifikant unterschied (LSD-Test).

Bromus

Nahm die Intensität der Behandlungseffekte auf die einzelnen Biomassefraktionen im letzten Versuchsjahr bei *Arrhenatherum* ab, so war bei *Bromus* der umgekehrte Trend zu beobachten. So zeigten sich in der dritten Vegetationsperiode neben signifikanten Effekten der NH_3 -Exposition (hochsignifikant $p < 0.001$: 7 - 17 cm, $p < 0.01$: 0 - 7 und von 17 - 27 bis 57 - 67 cm, signifikant $p < 0.05$: 77 - 87 cm) auch solche erhöhter NH_4^+ -Gaben, diese waren aber auf die unteren Höhenfraktionen beschränkt (hochsignifikant $p < 0.01$: 17 - 27 cm, signifikant $p < 0.05$: 0 - 7, 7 - 17, 27 - 37 und 37 - 47 cm). Wie im Vorjahr überwogen bei der NH_3 -Exposition die Sättigungseffekte (signifikant für die Fraktionen von 0 - 7 bis 57 - 67 cm, LSD-Test), Maxima bei $20 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$ in der Umgebungsluft traten anders als 1996 seltener auf. Analog zum *Arrhenatherum* nahmen dagegen die bei *Bromus* schon im zweiten Versuchsjahr geringeren Gradienten zwischen den Steigerungsraten in den oberen und den unteren Höhenstufen (weiter) ab. Unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen erreichten die Steigerungsraten in den oberen Höhenstufen höchstens das vierfache der Raten in den untersten Stufen. Bei verbesserter NH_4^+ -Versorgung lagen die Steigerungsraten maximal beim fünffachen der untersten Stufen. Wie in den vorangegangenen Versuchsjahren blieb damit auch bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot der Großteil der Sprosstrockenmasse von *Bromus* im Bereich bis 37 cm über der Bodenoberfläche.

Brachypodium

Auch im dritten Versuchsjahr spiegelten sich die positiven Effekte eines verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes in deutlichen Steigerungen der Biomasse in den einzelnen Höhenstufen. Wie im Vorjahr profitierte *Brachypodium* dabei signifikant sowohl von erhöhten NH_3 -Konzentrationen ($p < 0.001$: von der Höhenstufe 0 - 7 bis 27 - 37 cm) als auch von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung ($p < 0.01$: 7 - 17 und 17 - 27 cm). Das häufigere Auftreten linearer Zunahmen der Biomasse unter NH_3 -Exposition (signifikant für die Höhenfraktion 0 - 7, 7 - 17 und 17 - 27 cm, LSD-Test) deutet darauf hin, dass bei dieser Art die fördernde Wirkung erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf die Biomasse einzelner Fraktionen im Vergleich zum Vorjahr noch anwuchs. Im dritten Versuchsjahr wurde jedoch auch bei *Brachypodium* - wie schon bei den beiden anderen untersuchten Arten - der Gradient zwischen den NH_3 -Steigerungsraten in den oberen und den unteren Höhenstufen kleiner. Die Raten erreichten nur mehr das 5-fache, bei verbesserter NH_4^+ -Versorgung dagegen wie 1996 etwa das 10-fache der Raten in den untersten Fraktionen.

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten nahm ab dem zweiten Versuchsjahr die Biomasse der meisten Höhenfraktionen unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu. Da bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* die Zuwächse in den oberen Höhenstufen deutlich über denen der unteren Fraktionen lagen, konnten diese Arten zusätzlich zu den Biomassezuwächsen die vertikale Verteilung ihrer Biomasse für die Strahlungsausnutzung optimieren. Bei *Bromus* waren diese Unterschiede geringer.

3.2.1.10.2 Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf im dritten Versuchsjahr (1997)

Bei allen drei Arten hatte die unterste Höhenfraktion (0 - 7 cm) bei der Schlussernte mit 50-60 % den mit Abstand größten Anteil an der gesamten Sprosstrockenmasse (Abb. 61). Trotz z.T. massiver Biomassezunahmen in der untersten Höhencharge bei verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung konnten alle Arten aber einen Teil ihrer Biomasse nach oben verlagern - dies jedoch unterschiedlich stark: bei *Arrhenatherum* um etwa 10 Prozentpunkte von fast 60 % auf unter 50 % (NH_3 & NH_4^+ signifikant: $P < 0.05$), bei *Bromus* und *Brachypodium* tendenziell um etwa 5 Prozentpunkte von über auf unter 60 %. Eine Abnahme trat sowohl als Reaktion auf NH_3 -Exposition als auch nach NH_4^+ -Gaben auf.

Bei *Arrhenatherum* nahm im Gegenzug der prozentuale Anteil fast aller anderen Höhenfraktionen zu: unter maximaler NH_3 -Exposition mit Zunahmen bis zu sechs Prozentpunkten besonders die Fraktion 7- 17 cm. Während in den beiden Fraktionen darüber (17 - 27 und 27 - 37 cm) die Reaktionen auf

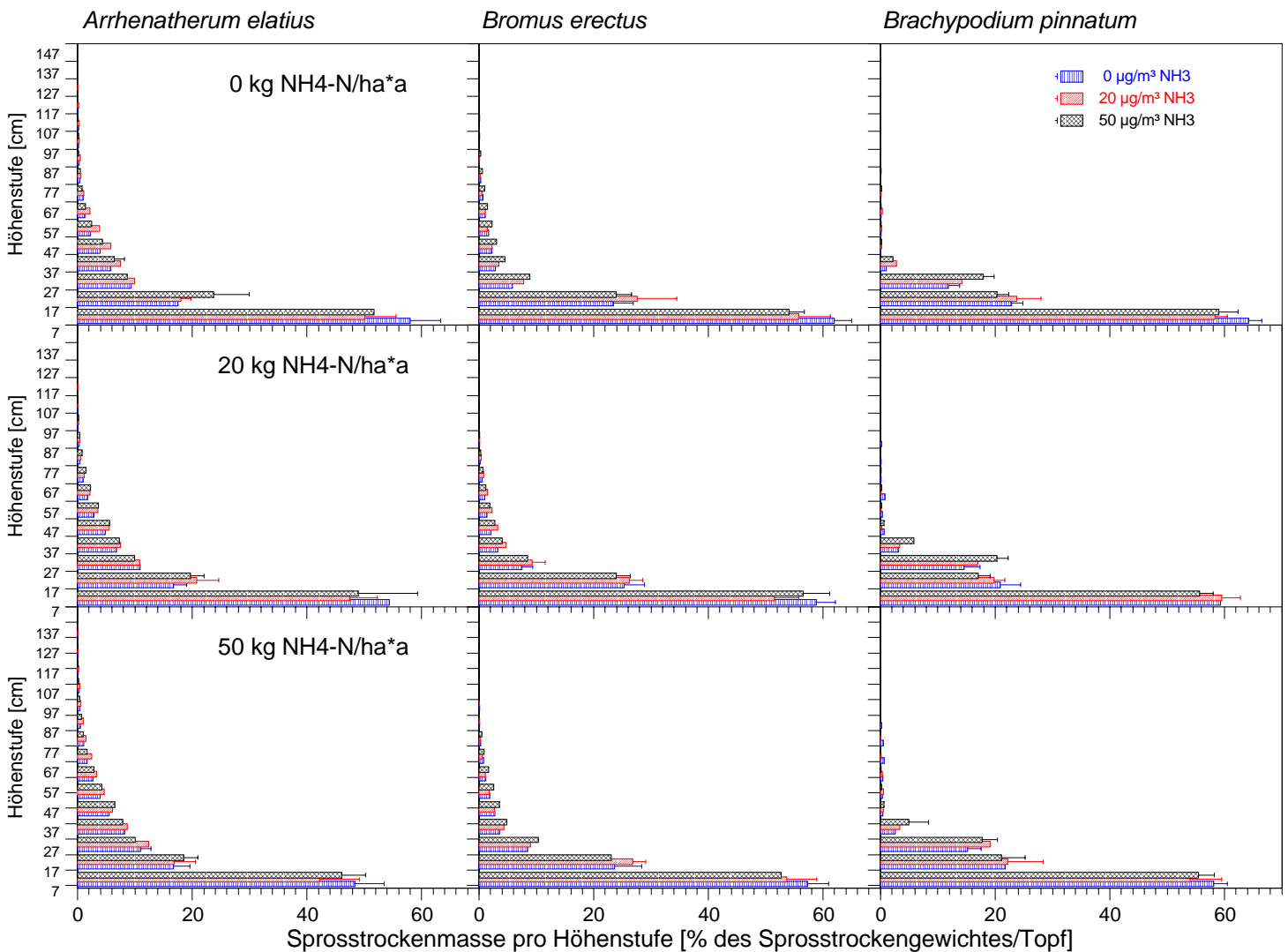


Abb. 61: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

erhöhte NH_3 -Konzentrationen uneinheitlich blieben, vergrößerten sich die Anteile der nächsthöheren Fraktionen (37 - 47 bis 67 - 77 cm) - zwar nahm ihr Anteil in absoluten Prozentpunkten nur zwischen maximal 1,8 und 0,8 zu (mit zunehmender Höhe abnehmend), da die Größe dieser Fraktionen in den Kontrollen jedoch nur zwischen etwa 4 und 1 % lag, bedeutete dies relativ gesehen eine deutliche Zunahme ($P < 0.05$ in den Fraktionen 0 - 7, 7 - 17, 37 - 47 und 47 - 57 cm). Analoges galt auch für die positiven Effekte erhöhter NH_4^+ -Gaben zwischen 17 und 87 cm Höhe sowie in der Fraktion 127-137 cm, die maximalen Zuwächse betragen hier zwischen 2,4 und 0,05 Prozentpunkten (NH_4^+ signifikant: $P < 0.05$ in den Fraktionen 0 - 7, 17 - 27 cm, hochsignifikant: $P < 0.01$ von den Fraktionen 27 - 37 bis 77 - 87 cm).

Bromus wies im Vergleich zu *Arrhenatherum* eine etwas ungünstigere prozentuale Verteilung der Sprosstrockenmasse auf, mit höheren Anteilen in den zwei untersten Fraktionen und geringeren in den darüber gelegenen. Zwar legte diese Art unter alleiniger NH_3 -Exposition neue Höhenfraktionen an (s. 3.2.1.2), die Zahl der Fraktionen blieb jedoch auch in diesen Behandlungsvarianten weit hinter *Arrhenatherum* zurück. Nichts desto trotz zeigten sich auch bei dieser Art positive Effekte der Behandlungen auf die prozentuale Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse. Erhöhte NH_3 -Konzentrationen führten zwischen 17 und 57 cm Höhe sowie in der Fraktion 77-87 cm zu Steigerungen zwischen maximal 3,1 und 0,3 Prozentpunkten, auch hier mit zunehmender Höhe abnehmend. Positive Effekte zeigten sich auch in der Höhenstufe 7 - 17 cm, das Maximum wurde dort jedoch bei niedrigen NH_3 -Konzentrationen erreicht (signifikant: $P < 0.05$ in den Fraktionen 27 - 37 bis 47 - 57 sowie 77 - 87 cm, hochsignifikant: $P < 0.01$ in den Fraktionen 7 - 17 und 17 - 27 cm). Erhöhte NH_4^+ -Gaben führten allein in der Fraktion 17 - 27 cm zu signifikanten ($P < 0.05$) Zuwächsen von maximal 2,7 Prozentpunkten, in den zwei Fraktionen darüber waren sie tendenziell. *Bromus* konnte somit im Vergleich zu *Arrhenatherum* etwas besser von der NH_3 -Exposition profitieren, während im Falle der NH_4^+ -Versorgung das Umgekehrte galt. Die Stärke der Veränderungen blieb insgesamt hinter *Arrhenatherum* zurück. Auch hier bestätigte sich wie in den Vorjahren, dass *Bromus* bezüglich der Höhenverteilung seiner Sprosstrockenmasse weniger von den Behandlungen profitieren konnte als *Arrhenatherum*.

Noch ausgeprägter als bei *Bromus* war die vertikale Höhenverteilung der oberirdischen Biomasse bei *Brachypodium* durch eine starke Konzentration in Bodennähe gekennzeichnet, womit diese Art unter den drei untersuchten Arten für die Strahlungsausnutzung die ungünstigste Verteilung der Sprosstrockenmasse aufwies. In den Kontrollen lagen etwa 99 % der Sprosstrockenmasse im Bereich bis 27 cm über der Bodenoberfläche (bei *Arrhenatherum* waren dies ca. 85 %, bei *Bromus* ca. 91 %). Trotz der verstärkten Bildung von ährentragenden Stängeln im dritten Versuchsjahr und der Anlage neuer Höhenstufen bis in 97 cm über dem Boden unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot blieben einheitliche Veränderungen der prozentualen Anteile auf den Bereich zwischen 0 und 57 cm beschränkt. Deutliche Zuwächse traten vor allem in den Fraktionen 17 - 27 und 27 - 37 auf. Deren Anteil nahm unter NH_3 -Exposition hochsignifikant um maximal 6,0 bzw. 2,7 Prozentpunkte zu ($P < 0.001$ bzw. $P < 0.01^v$), erhöhte NH_4^+ -Gaben bewirkten Zuwächse um bis zu 4,8 bzw. 3,6 Prozentpunkte ($P < 0.01$ bzw. tendenziell). Bemerkenswert ist, dass bei *Brachypodium* zusätzlich zu der bei einer verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung auch bei *Arrhenatherum* und *Bromus* beobachteten Verkleinerung der untersten Höhenstufe, unter NH_4^+ -Gaben auch der Anteil der Fraktion darüber (7 - 17 cm) hochsignifikant um bis

zu 4 Prozentpunkte abnahm ($P < 0.01$), das Minimum lag allerdings bei mittlerer NH_4^+ -Versorgung. *Brachypodium* verlagerte damit ausgeprägter als die beiden anderen Arten einen Teil seiner Sprossbiomasse nach oben und konnte damit die Höhenverteilung seiner Sprosstrockenmasse verändern.

Zusammenfassung

Zum Zeitpunkt der Schlussernte fanden sich bei allen drei Arten etwa 60 % der Sprosstrockenmasse in der untersten Höhenfraktion. Trotz deutlicher Biomassezunahmen unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot konnten alle drei Arten jedoch einen Teil dieser Biomasse in höhere Fraktionen verlagern. Bei *Arrhenatherum* verkleinerte sich die bodennahe Höhenstufe um etwa 10 Prozentpunkte, während der prozentuale Anteil der anderen Fraktionen zunahm. Geringere Verlagerungen zeigten sich bei *Bromus*. Während die unterste Fraktion um etwa fünf Prozentpunkte abnahm, legten darüber gelegene Fraktionen zu, die Stärke dieser Effekte blieb jedoch schwächer als bei *Arrhenatherum*.

Obwohl bei *Brachypodium* die Konzentration der Biomasse in Bodennähe noch ausgeprägter war als bei *Bromus*, nahm nur bei dieser Art zusätzlich zur untersten Fraktion auch die darüber gelegene Stufe unter NH_4^+ -Gaben um etwa 5 % ab.

3.2.1.10.3 Höhenverteilung der Blattfläche

Erste Vegetationsperiode (1995)

Zusätzlich zur Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse wurden mögliche Behandlungseffekte auf die Höhenverteilung der Blattfläche analysiert (Abb. 62).

Dabei zeigte sich im ersten Versuchsjahr eine weitgehende Übereinstimmung mit den Reaktionen bei der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse. Die Sprosstrockenmasse aller drei Arten wurde im Jahr der Etablierung der Modellkulturen zu einem großen Teil von den Blättern gebildet (s. 3.2.1.9).

Analog der Biomasse vergrößerte *Arrhenatherum* so im ersten Versuchsjahr unter erhöhten NH_4^+ -Gaben seine Blattfläche in allen Höhenstufen signifikant (hochsignifikant in der Höhenstufe 27 - 37: $P < 0,01$, signifikant in den Höhenstufen: 7 - 17, 17 - 27, 37 - 47, 47 - 57 und 57 - 67: $P < 0,05$). Nur bei *Arrhenatherum* führte in der untersten Höhenstufe die NH_3 -Begasung auch zu einer signifikanten ($P < 0,05$) Zunahme der Blattfläche, für die drei darüber gelegenen Höhenfraktionen galt dies tendenziell.

Im Gegensatz zu *Arrhenatherum* war bei beiden Halbtrockenrasenarten die vertikale Verteilung sowohl der Biomasse als auch der Blattfläche durch eine starke Konzentration in Bodennähe geprägt. Bei *Brachypodium* trat in der untersten geernteten Höhenstufe (7-17 cm) wie bei der Sprosstrocken

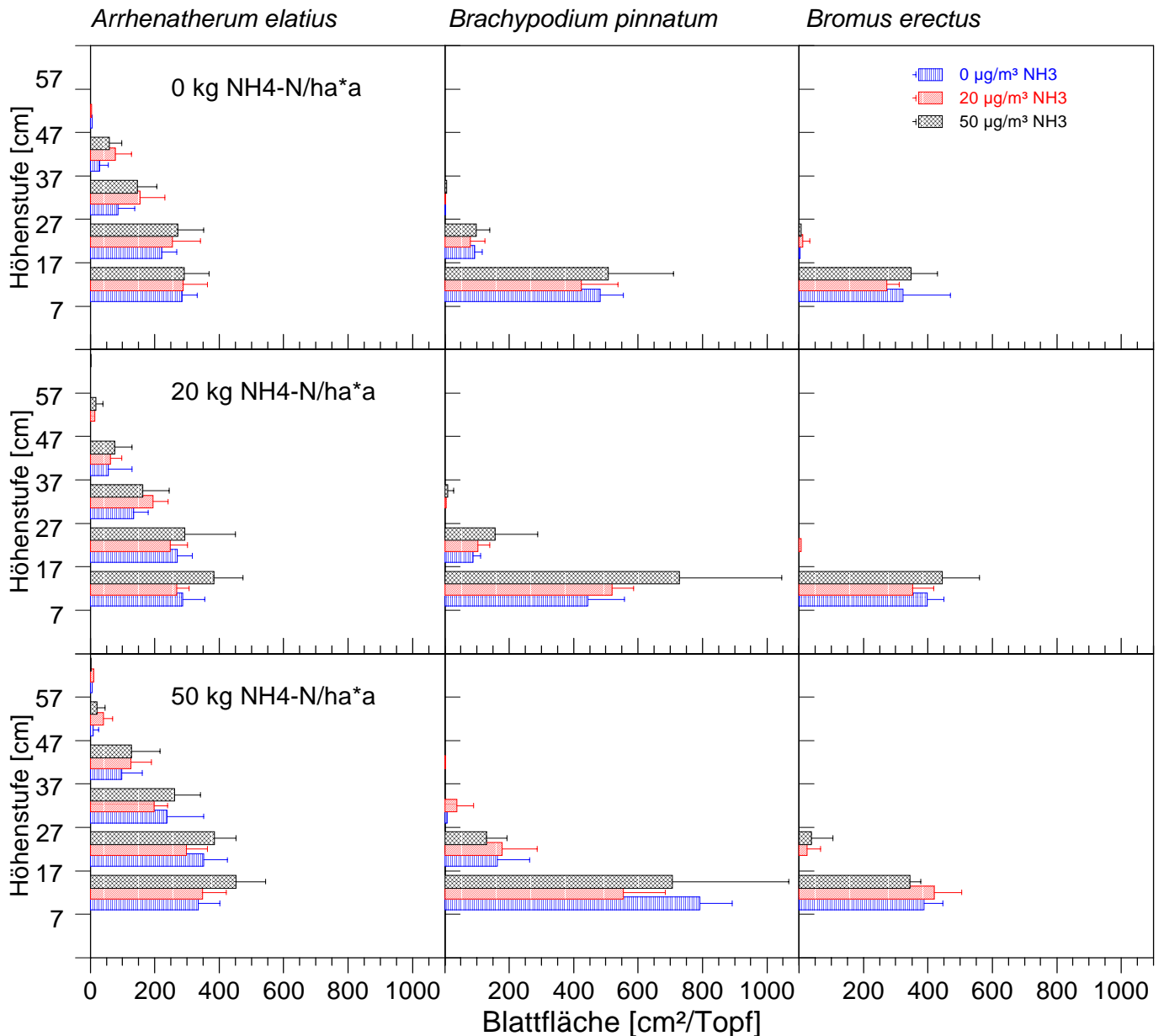


Abb. 62: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

masse eine signifikante Zunahme der Blattfläche durch NH_4^+ -Gaben auf ($P < 0,05$), insgesamt waren die Reaktionen auf beide Stickstoffquellen aber uneinheitlich. Dies galt auch für *Bromus*, der jedoch im Gegensatz zur Reaktion beim Sprosstrockengewicht ebenfalls in der untersten Fraktion signifikant von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung profitieren konnte.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im zweiten Versuchsjahr ließen sich in der Höhenverteilung der Blattfläche die artspezifisch unterschiedlichen Behandlungseffekte noch deutlicher erkennen als bei der Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse.

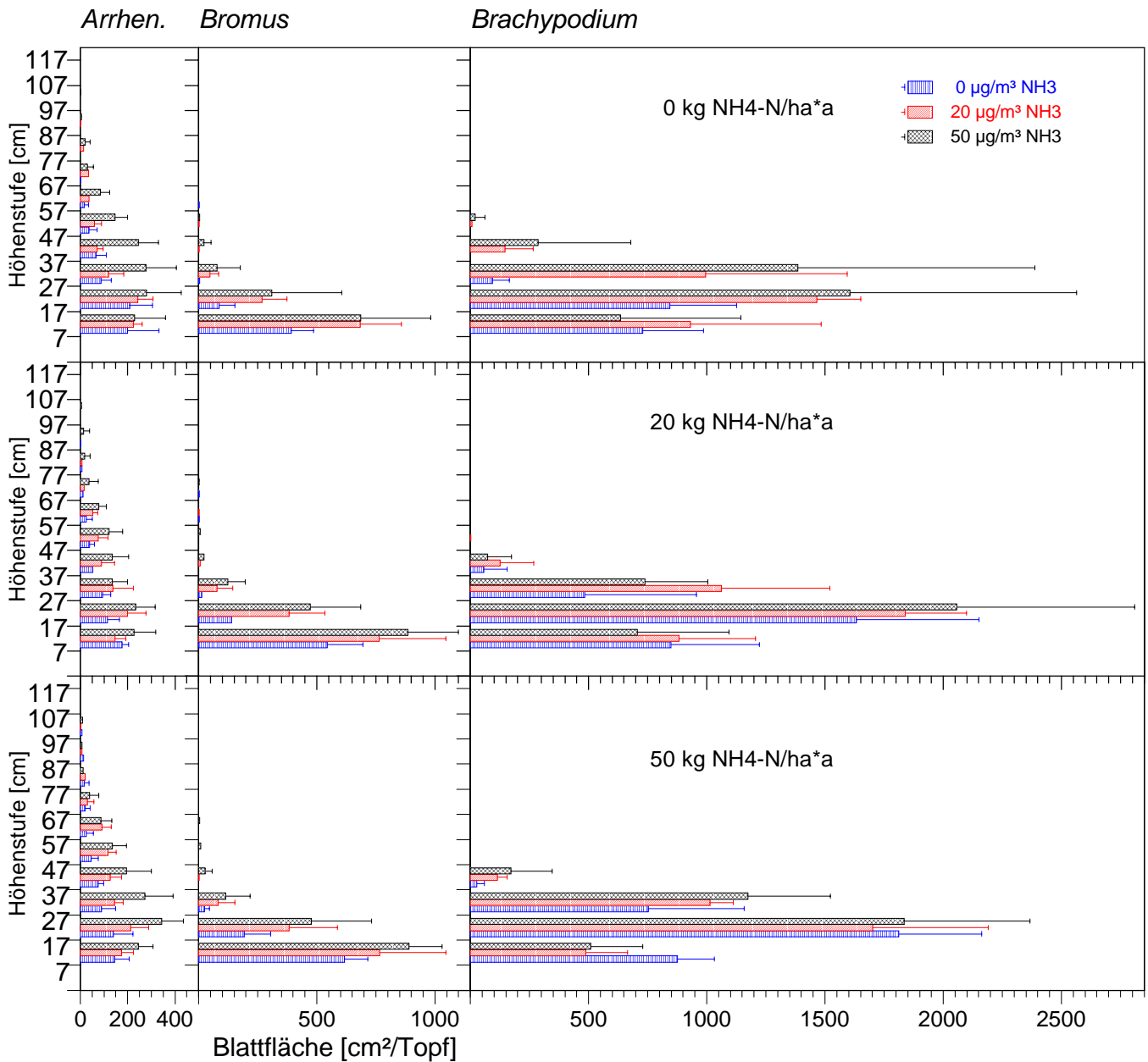


Abb. 63: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

Alle drei Arten konnten ihre Blattfläche bei verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung in fast allen Höhenstufen vergrößern (Abb. 63). *Arrhenatherum* und *Brachypodium* gelang es jedoch, auch die vertikale Verteilung der Blattfläche stärker zu optimieren als *Bromus*.

Bei *Arrhenatherum* bewirkte die NH_3 -Exposition eine Zunahme der Blattfläche in allen Höhenstufen, hochsignifikant in den Stufen 17 - 27 cm ($p < 0.01$) sowie 27 - 37 cm bis 57 - 67 cm ($p < 0.001$). Als tendenzielle Reaktion auf die Behandlungen wurden bei *Arrhenatherum* in den Höhenstufen 77 - 87 cm bis 97 - 107 cm neue, wenn auch relativ kleinflächige Blattebenen angelegt. Wie schon bei der Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse erreichte *Arrhenatherum* auch bei der Blattfläche die stärksten Zuwächse in den oberen Höhenstufen. Das Blattflächenmaximum verlagerte sich von der untersten Höhenstufe in die darüber gelegene.

Obwohl auch bei *Brachypodium* die Konzentration der Blattfläche in vergleichsweise niedriger Höhe erhalten blieb, konnte diese Art die vertikale Verteilung der Blattfläche als Reaktion auf die Behandlungen optimieren. Nur bei *Brachypodium* trat eine Höhenverlagerung der Blattfläche auf: eine Verkleinerung der Blattfläche in der untersten Höhenstufe war häufig verbunden mit deutlichen Zuwächsen in den darüber gelegenen Stufen (NH_3 : 27 - 37 cm: $p < 0.01$, NH_4^+ : 17 - 27 cm: $p < 0.05$).

Bromus legte unter NH_3 -Begasung ab 37 cm über dem Boden neue, wenn auch kleinflächige Blattebenen an. Da die stärksten Steigerungen jedoch in den Höhenfraktionen darunter auftraten, blieb die Konzentration der Blattfläche in diesem Bereich erhalten ($p < 0.01$: 7 - 17 cm bis 47 - 57 cm). Die Behandlungen führten hier nur zu geringen Veränderungen. Die Stängel wurden bei dieser Art nur marginal als Träger von Blattspreiten genutzt, sie dienten v.a. der Reproduktion.

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Auch in der dritten Vegetationsperiode reagierten die Arten unterschiedlich auf die Behandlungen, es zeigten sich jedoch auch bei diesem Parameter deutliche Abweichungen zum zweiten Versuchsjahr (Abb. 64). So waren 1997 bei *Arrhenatherum* positive Wirkungen der NH_3 -Exposition im Gegensatz zum Vorjahr auf die Fraktionen 37 - 47 cm bis 57 - 67 cm beschränkt (signifikant bis hochsignifikant: $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.01$), die fördernde Wirkung auf die unteren Höhenstufen (1996 Fraktion 17 - 27 cm hochsignifikant $p < 0.01$) war verschwunden, tendenziell nahm die Blattfläche hier sogar ab. Zwar traten auch im dritten Versuchsjahr die prozentual stärksten Zuwächse in den oberen Höhenstufen auf, die Differenzen zu den unteren Fraktionen mit positiven Effekten waren aber meist kleiner als im Vorjahr. Dafür, dass sich 1997 das Schwergewicht der Effekte etwas von der NH_3 -Begasung zur NH_4^+ -Versorgung verschoben hatte sprach auch, dass NH_4^+ -Gaben nunmehr zu positiven Effekten auf die höheren Fraktionen 47 - 57 und 57 - 67 cm führten (signifikant $p < 0.05$). Die prozentual größten Zuwächse lagen ebenfalls in den oberen Höhenstufen, die Differenzen zu den unteren Fraktionen mit positiven Effekten waren meist größer als im Vorjahr. Insgesamt konnte *Arrhenatherum* auch im dritten Versuchsjahr durch die Behandlungen die vertikale Verteilung der Blattfläche optimieren.

Bei *Bromus* unterschieden sich die zweite und dritte Vegetationsperiode stärker als bei *Arrhenatherum*. Zwar blieb auch 1997 die Konzentration der Blattfläche im Bereich unter 37 cm erhalten, innerhalb dieser Höhe kam es jedoch zu einer Verlagerung der fördernden Behandlungseffekte nach oben. Die NH_3 -Exposition bewirkte signifikante Zuwächse in den Fraktionen 17 - 27 und 27 - 37 cm ($p < 0.05$, $p < 0.01$), NH_4^+ -Gaben führten zu Steigerungen in der Höhenstufe 17 - 27 cm ($p < 0.05$). Verbunden mit nur geringen Veränderungen in den Fraktionen darunter und der Anlage neuer, wenn auch im Vergleich zu *Arrhenatherum* erneut nur kleinflächiger neuer Blattebenen, konnte *Bromus* somit im dritten Versuchsjahr die vertikale Verteilung seiner Blattfläche durch die Behandlungen nunmehr ebenfalls leicht verändern.

Auch *Brachypodium* reagierte etwas anders als im Vorjahr. Auffällig war besonders, dass sich die NH_3 -Varianten stärker voneinander absetzten als 1996. Dies drückte sich in linearen Steigerungen der Fraktion 17 - 27 cm aus (LSD-Test) sowie der Häufung signifikanter Zunahmen (17 - 27 und 37 -

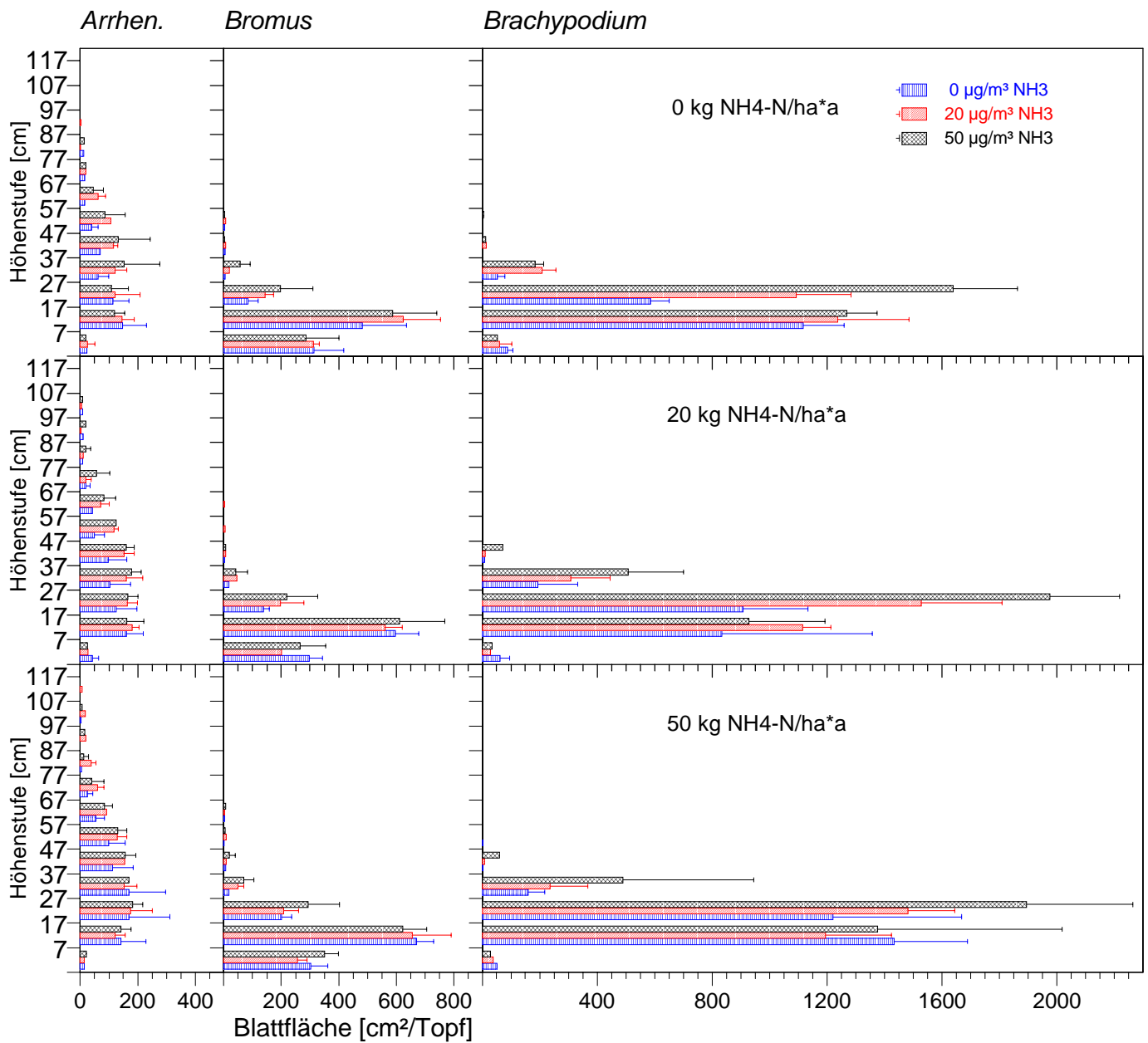


Abb. 64: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

47 cm hochsignifikant $p < 0.001$, 27 - 37 cm signifikant $p < 0.05$). Eine deutliche Höhenverlagerung wie 1996 durch Abnahme der Fraktion 7 - 17 cm trat dagegen im dritten Versuchsjahr nicht mehr auf. Eine signifikante Abnahme der Blattfläche unter NH₃-Exposition ließ sich nur in der untersten Fraktion beobachten, hier war die Blattfläche aufgrund der starken (Selbst-)Beschattung aber schon in den Kontrollen nur klein. Auch traten signifikante Effekte erhöhter NH₄⁺-Gaben häufiger auf, diese waren aber häufig uneinheitlich (bei niedrigen Gaben maximale oder minimale Blattfläche, 7 - 17 und 27 - 37 cm signifikant $p < 0.05$, 17 - 27 cm hochsignifikant $p < 0.01$). Aufgrund der starken Zuwächse in den oberen Höhenstufen dieser Art trat damit auch in der dritten Vegetationsperiode eine Optimierung der vertikalen Verteilung der Blattfläche als Reaktion auf die Behandlungen auf.

Zusammenfassung

Ab dem zweiten Versuchsjahr nahm bei allen drei Arten die Blattfläche in fast allen Höhenfraktionen unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu. *Arrhenatherum* zeigte auch bei der Blattfläche die stärksten Zuwächse in den oberen Höhenstufen, wodurch auch deren vertikale Verteilung durch die Behandlungen optimiert wurde.

Auch *Bromus* konnte besonders im dritten Versuchsjahr die Höhenverteilung seiner Blattfläche verbessern, jedoch im geringeren Maße als *Arrhenatherum*.

Nur bei *Brachypodium* trat in der zweiten Vegetationsperiode eine Verlagerung eines Teils der Blattfläche aus der untersten Höhenstufe in darüber gelegene Fraktionen auf. In Verbindung mit den deutlichen Zuwächsen der Blattfläche in den oberen Höhenfraktionen bewirkte dies eine Optimierung der vertikalen Verteilung der Blattfläche.

3.2.1.10.4 Höhenverteilung der Blattfläche in Prozent der Blattfläche pro Topf im dritten Versuchsjahr (1997)

Artspezifische Unterschiede in der vertikalen Verteilung der Blattfläche ließen sich besonders bei einem Vergleich der prozentualen Anteile der Höhenstufen an der Gesamtblattfläche ausmachen (Abb. 65). So fand sich bei den Kontrollkulturen von *Bromus* im Mittel 35 % der Blattfläche in der erst mit der Schlussernte erfassten untersten Fraktion, während es bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* jeweils unter 5 % waren. Im Bereich bis 17 cm über dem Boden befand sich bei *Bromus* sogar annähernd 90 % der Blattfläche, während 65 % der Blattfläche von *Brachypodium* und nur 33 % von *Arrhenatherum* hier lagen. Die 90 %-Grenze überschritt *Brachypodium* im Bereich bis 27 cm, *Arrhenatherum* erst im Bereich bis 57 cm über dem Boden.

Bei allen drei Arten spiegelte sich die Höhenverlagerung der Blattfläche bzw. im geringeren Maße auch die Anlage neuer Blattebenen als Reaktion auf die Behandlungen in einer Abnahme der prozentualen Anteile der unteren Höhenstufen, wodurch sich bei Aufsummation das Maximum nach oben verschob.

Bei *Arrhenatherum* nahmen v.a. die prozentualen Anteile der untersten drei Höhenstufen ab - um bis zu 15 Prozentpunkte (0 - 7 cm: NH_4^+ hochsignifikant $p < 0.01$, 7 - 17 cm: NH_3 und NH_4^+ hochsignifikant $p < 0.01$, 17 - 27 cm tendenziell). Zunahmen verteilten sich über die Fraktionen 27 - 37 bis 107 - 117 cm (signifikant nur in der Fraktion 77 - 87 cm für NH_4^+ $p < 0.05$). Damit zeigten sich auch in Veränderungen der prozentualen Anteile der Höhenfraktionen an der Blattfläche deutliche Höhenverlagerungen als Reaktion auf die Behandlungen. Die Blattfläche im Bereich bis 17 cm über dem Boden wurde unter maximaler $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung fast halbiert (von 33 auf 18 %).

Auch bei *Bromus* fanden sich in der prozentualen Höhenverteilung Anzeichen einer Höhenverlagerung als Reaktion auf die Behandlungen. So nahm tendenziell die unterste Fraktion bis zu 10 Prozent

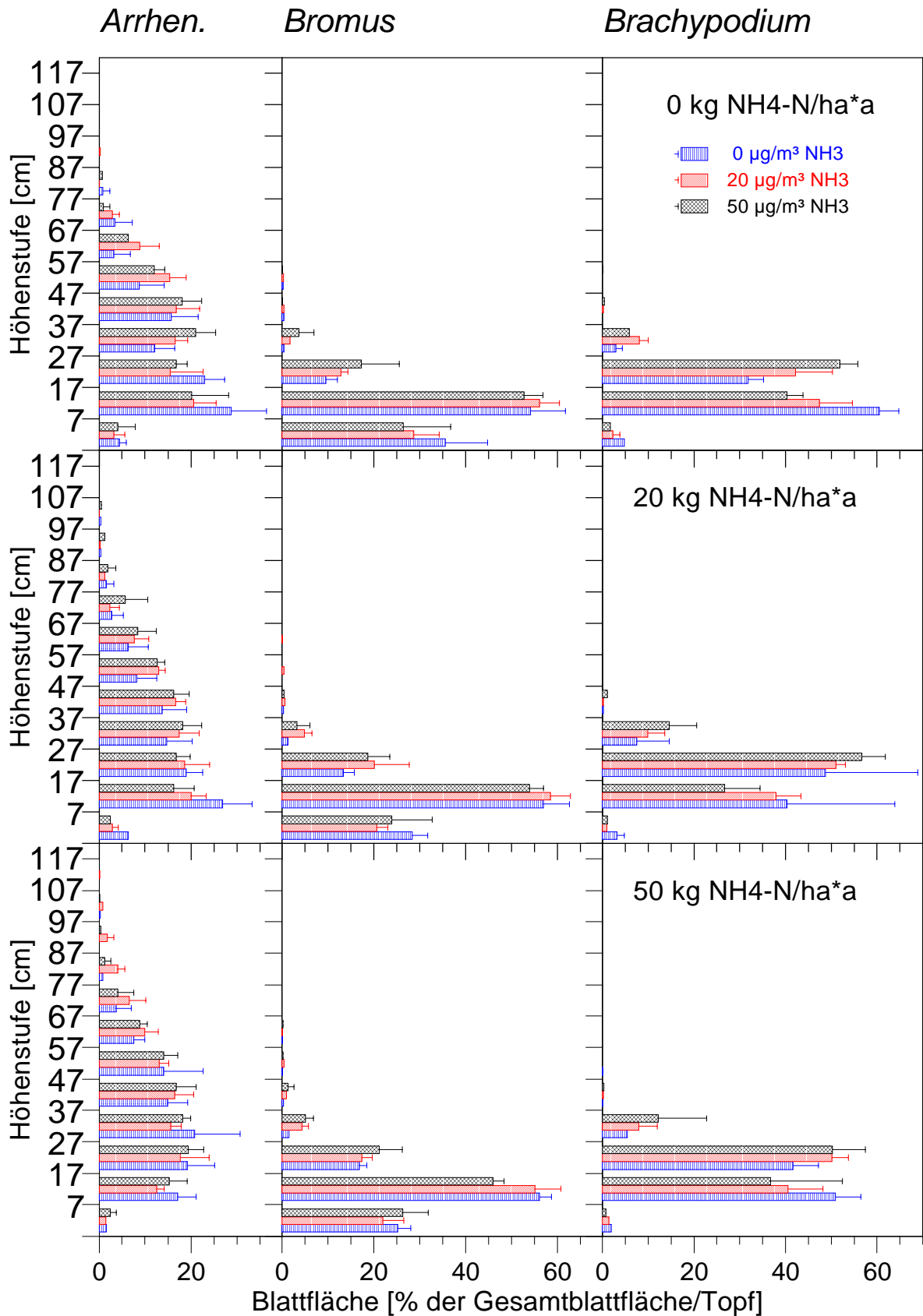


Abb. 65: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf in Prozent der Gesamtblattfläche unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

punkte ab. Der Anteil der nächsthöheren Fraktion (7 - 17 cm) verminderte sich unter NH_3 -Exposition ebenfalls um fast 10 Prozentpunkte (signifikant $p < 0.05$), dies wurde durch Zuwächse um 5 Prozentpunkte bei verbesserter NH_4^+ -Versorgung aber teilweise konterkariert (signifikant $p < 0.05$). Einheitlich waren dagegen die Zuwächse in den Fraktionen 17 - 27 und 27 - 37 cm, signifikant bei NH_3 -Exposition ($p < 0.05$, $p < 0.01$), tendenziell bei NH_4^+ -Gaben. Auch *Bromus* verlagerte somit einen Teil seiner Blattfläche bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in höhere Fraktionen. Die Blattfläche im Bereich bis 17 cm über dem Boden reduzierte sich unter maximaler Versorgung von annähernd 90 % auf nahezu 70 %. Auch in dieser Behandlungsvariante blieben die zwei untersten Fraktionen aber deutlich größer als bei den beiden anderen Arten.

Während sich in den Absolutwerten der Blattflächenfraktionen von *Brachypodium* im Gegensatz zum Vorjahr keine deutlichen Höhenverlagerungen zeigten, ließ die Entwicklung der prozentualen Anteile der Fraktionen an der Gesamtblattfläche eine Fortsetzung dieser Reaktionsweise auch im letzten Versuchsjahr erkennen. So nahmen die Anteile der beiden untersten Fraktionen unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen signifikant ab, die Fraktion 7 - 17 cm um bis zu 20 Prozentpunkte (0 - 7 cm hochsignifikant $p < 0.001^v$, 7 - 17 cm hochsignifikant $p < 0.01$). Zu einer signifikanten Verkleinerung dieser Fraktionen führten auch NH_4^+ -Gaben, in der Fraktion 7 - 17 cm wurde jedoch das Minimum bei mittlerer NH_4^+ -Versorgung erreicht. Einheitlicher war dagegen die Abnahme in der untersten Fraktion (0 - 7 cm hochsignifikant $p < 0.001^n$, 7 - 17 cm signifikant $p < 0.05$). Deutliche Zunahmen zeigten sich in den Fraktionen 17 - 27 und 27 - 37 cm, in ersterer signifikant für NH_3 und NH_4^+ , die Reaktionen auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen fielen aber auch hier mit Steigerungen bis zu 20 % einheitlich heraus als die Effekte einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung (NH_3 hochsignifikant $p < 0.01^v$, NH_4 signifikant $p < 0.05$). Auch bei einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot behielt *Arrhenatherum* die für eine optimale Nutzung des Sonnenlichts günstigste Form der vertikalen Verteilung der Blattfläche, mit deutlichem Abstand gefolgt von *Brachypodium* und *Bromus*. Durch einen Schnitt der oberirdischen Biomasse in 7 cm Höhe über dem Boden trat jedoch sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* vorübergehend ein fast vollständiger Verlust der Blattfläche ein, während *Bromus* mit dem ihm verbleibenden Drittel seiner ursprünglichen Blattfläche in der Lage war, auch unmittelbar nach dem Schnitt wieder zu assimilieren. *Arrhenatherum* und *Brachypodium* dagegen mussten zu diesem Zweck zunächst in die Anlage neuer Blattflächen investieren.

Zusammenfassung

Von den untersuchten Arten wies *Bromus* die stärkste Konzentration der Blattfläche nahe der Bodenoberfläche auf. In den Kontrollkulturen fanden sich 35 % der Blattfläche in der untersten Höhenfraktion, 90 % im Bereich bis 17 cm über dem Boden. Bei *Brachypodium* wuchs weniger als 5 % der Blattfläche in der Höhenstufe bis 7 cm, 65 % befand sich im Höhenbereich bis 17 cm, 90 % bis 27 cm. Die gleichmäßigste Blattflächenverteilung wies *Arrhenatherum* auf. Auch bei ihm fanden sich unter 5 % der Blattfläche in der untersten Fraktion, etwa 35 % lagen im Bereich bis 17 cm über dem Boden, die 90 %-Marke wurde erst in einer Höhe von 57 cm erreicht.

Durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot konnten alle drei Arten die vertikale Verteilung ihrer Blattfläche in Bezug auf die Strahlungsausnutzung optimieren. Bei *Arrhenatherum* verkleinerten sich die prozentualen Anteil der untersten drei Höhenstufen um bis zu 15 Prozentpunkte, bis in eine Höhe von 117 cm nahmen die Anteile der Fraktionen zu. Bei *Brachypodium* nahmen die beiden niedrigsten Fraktionen unter NH_3 -Exposition um bis zu 20 Prozentpunkte ab, die Fraktionen zwischen 17 und 37 cm nahmen deutlich zu. Auch bei *Bromus* verkleinerten sich unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Anteile der beiden untersten Fraktionen um jeweils etwa 10 Prozentpunkte, im Bereich von 17 bis 37 cm wuchsen die Anteile an. Trotz dieser Höhenverlagerung blieb der Anteil der beiden untersten Fraktionen auch unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot jedoch deutlich größer als bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum*.

3.2.1.11 Vertikale Strahlungsverteilung (PAR-Profile)

Die unterschiedliche vertikale Höhenverteilung der Sprossstrockenmasse bzw. der Blattfläche bei den untersuchten Arten bestimmte auch die vertikale Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) im Bestand (Abb. 66). Trotz z.T. starker Streuungen waren bei allen Arten signifikante Veränderungen durch die Behandlungen nachweisbar. Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* sowohl unter NH_3 -Exposition als auch durch NH_4^+ -Gaben, bei *Brachypodium* signifikant nur unter NH_3 -Exposition, die NH_4^+ -Versorgung führte zu tendenziellen Veränderungen.

In den Kontrollkulturen ohne zusätzliches $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot entsprach die durchschnittliche PAR von der Spitze des Bestandes angefangen bis in 47 cm Höhe etwa den über dem Bestand gemessenen Werten (PAR 100 %). Dies traf für alle drei untersuchten Arten zu.

Arrhenatherum

In den Höhenfraktionen unter 47 cm nahm bei *Arrhenatherum* die photosynthetisch nutzbare Strahlung zunächst nur schwach ab, zwischen 27 und 17 cm über dem Boden kam es jedoch zu einer deutlichen Reduktion um fast 30 %. Bis auf die Bodenoberfläche gelangte etwa 40 % der PAR über dem Bestand. Sowohl in den Kulturen, die erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren (gemessen wurde nur die Maximalvariante) wie in denen, deren NH_4^+ -Versorgung verbessert wurde, kam es durch die Wachsförderung zu deutlichen Veränderungen dieses Strahlungsprofils. Durch die Biomassezunahmen auch in den oberen Höhenfraktionen begann sich das PAR-Angebot ab einer Höhe von 47 cm über dem Boden (nur NH_3 -Exposition) bzw. 67 cm (zusätzlich NH_4^+ -Gaben) zu reduzieren. Bei hohem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nahm die PAR schon in 57 cm Höhe bis auf 52 % ab. Bei 47 cm war mit durchschnittlich 38 % PAR das in den Kontrollen noch direkt an der Bodenoberfläche vorhandene Angebot bereits unterschritten, dies betrug unter maximalem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nur noch etwa 4 % der PAR über dem Bestand. Die NH_3 -Exposition führte zu signifikanten Reduktionen der PAR in den Höhen 2

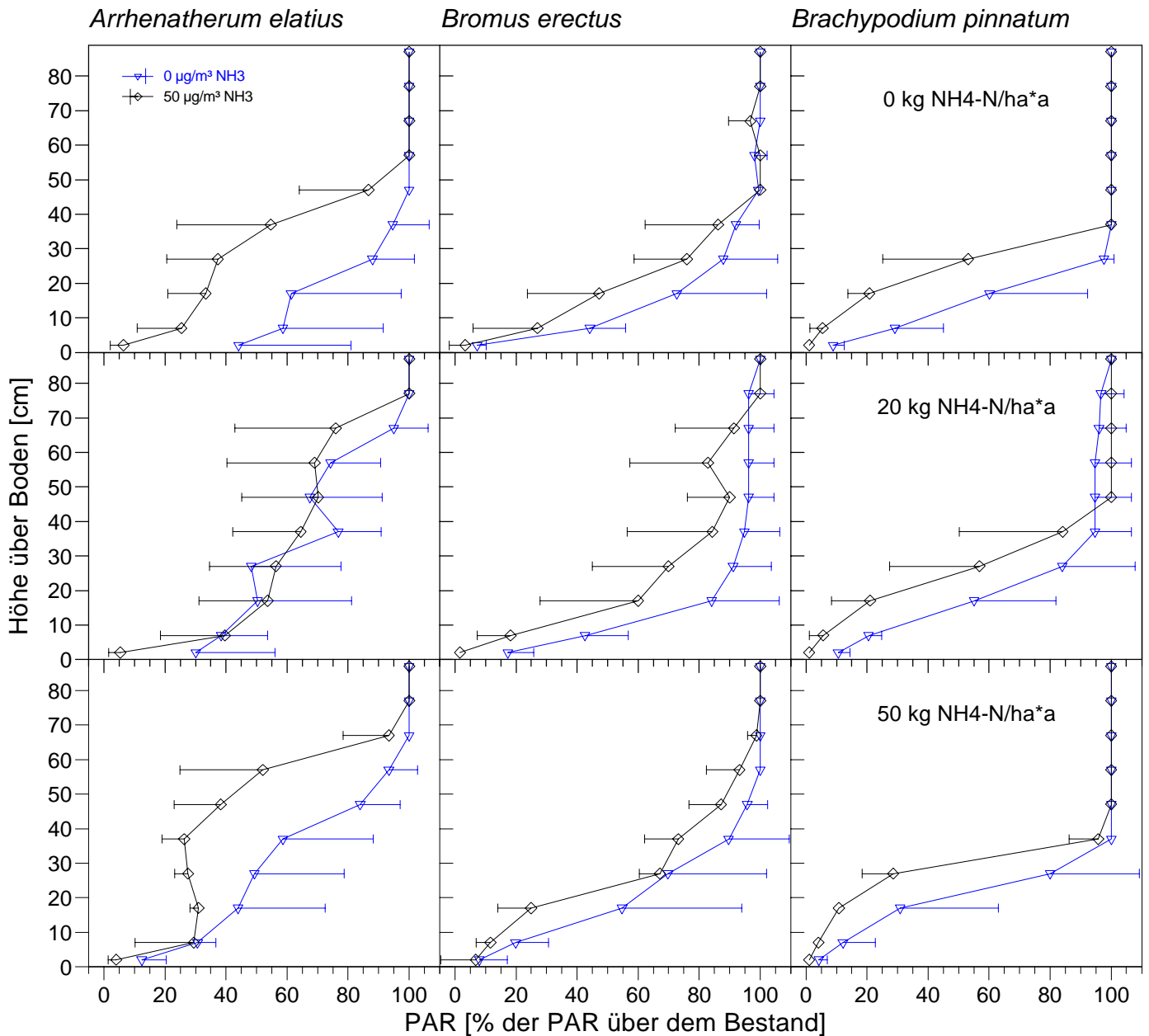


Abb. 66: Vertikale Strahlungsverteilung (PAR-Profile) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

($p < 0.01^n$), 27 ($p < 0.05^n$), 37 ($p < 0.01^v$), 47 ($p < 0.05$) und 57 cm über dem Boden ($p < 0.05^n$). NH₄⁺-Gaben bewirkten signifikante Abnahmen in den Höhen 27 ($p < 0.05^n$), 37 ($p < 0.01^n$), 47 ($p < 0.01^n$), und 57 cm über dem Boden ($p < 0.01^v$).

Bromus

In den Kontrollkulturen von *Bromus* nahm die PAR von der Spitze des Bestandes bis in eine Höhe von 27 cm nur sehr gering ab. Die Reduktionen steigerten sich jedoch deutlich, je mehr sich der Quantum-Sensor der Bodenoberfläche näherte. Zwischen 27 und 17 cm Höhe kam es zunächst zu einer Abnahme um etwa 15 Prozentpunkte, in 7 cm Höhe wurden 29 und direkt am Boden 37 Prozentpunkte weniger gemessen. Bis auf die Bodenoberfläche traf in den Kontrollkulturen von *Bromus* nur noch etwa

7 % der PAR über dem Bestand, dies entsprach etwa 1/6 des Strahlungsangebotes in den Kontrollkulturen von *Arrhenatherum*. Auch bei *Bromus* führten sowohl erhöhte NH_3 -Konzentrationen als auch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung zu signifikanten Veränderungen dieses Strahlungsprofils, aufgrund der differierenden Ausgangslage und der schwächeren Behandlungseffekte insbesondere auf die Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse waren diese aber im Vergleich zu *Arrhenatherum* weniger gravierend. Nichts desto trotz begann bei hohem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Reduktion der PAR schon in einer Höhe von 67 cm über dem Boden. Bis auf 27 cm nahm sie jeweils in kleinen Schritten ab. Zwischen 27 und 17 cm führte jedoch die Wuchsförderung der Pflanzen zu einem massiven Einbruch um mehr als 40 Prozentpunkte, was zu einem deutlich reduzierten Strahlungsangebot in den Höhen 17 und 7 cm über dem Boden führte. In 17 cm Höhe betrug die PAR hier nur etwa 1/3 des für die Kontrollen ermittelten Durchschnittwertes. Direkt an der Bodenoberfläche zeigten sich bei *Bromus* kaum Differenzen zwischen den Behandlungsvarianten. Die NH_3 -Exposition führte zu signifikanten Reduktionen der PAR in den Höhen 2 ($p < 0.05^n$), 7 ($p < 0.01^n$) und 17 cm über dem Boden ($p < 0.05$). NH_4^+ -Gaben bewirkten signifikante Abnahmen in den Höhen 7 ($p < 0.01$) und 17 cm über dem Boden ($p < 0.05$).

Brachypodium

Bei *Brachypodium* führten die starke Konzentration der Biomasse im Bereich unter 37 cm Höhe, die geringere Ausbildung von generativen Stängeln und die stärkere Abnahme der Strahlung im Bestand zu weniger abgestuften PAR-Profilen. So begann eine allmähliche Reduktion der PAR in den Kontrollkulturen erst in einer Höhe von 27 cm. In den Fraktionen darunter nahm die PAR deutlich ab: zunächst um fast 40 Prozentpunkte (zwischen 27 und 17 cm), dann um 30 (17 - 7 cm) und 20 Prozentpunkte (7 - 2 cm). Die PAR direkt an der Bodenoberfläche betrug in den Kontrollkulturen von *Brachypodium* etwa 9 % der PAR über dem Bestand - geringfügig mehr als in den *Bromus*-Kulturen gemessen wurde. Unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen begann die PAR bereits ab einer Höhe von 37 cm deutlich abzunehmen, zwischen 27 und 17 cm brach das PAR-Angebot um fast 50 Prozentpunkte ein, auf die Bodenoberfläche trafen nur noch 4 % der PAR über dem Bestand. Durch ein kombiniertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot wurde diese massive Reduktion noch verstärkt und verlagerte sich etwas nach oben. Zwischen 37 und 27 cm nahm die PAR um etwa 70 Prozentpunkte ab, was zur Folge hatte, dass in diesen Kulturen die Strahlung in 27 cm Höhe etwa der in 7 cm Höhe in den Kontrollen entsprach. Bis zum Boden drang nur noch 1 % der Strahlung über dem Bestand vor. Während die NH_3 -Exposition zu hochsignifikanten Reduktionen der PAR in den Höhen 2 ($p < 0.001$), 7 ($p < 0.001$), 17 ($p < 0.01$) und 27 cm über dem Boden ($p < 0.001$) führte, blieben die Effekte der NH_4^+ -Gaben tendenziell.

In Tab.19 sind die Höhen in cm zusammengestellt, in der noch 50 % der photosynthetisch aktiven Strahlung über dem Bestand gemessen wurden. Auch hierin lassen sich die deutlichen Behandlungseffekte auf die untersuchten Arten ablesen. Bei einem Vergleich der Steigerungsraten unter hohen NH_3 -Konzentrationen im Vergleich zu den Kontrollen ohne NH_3 -Exposition fällt die fast durchgehende Abnahme mit zunehmender NH_4^+ -Versorgung auf - die Interaktionen zwischen NH_3 und NH_4^+ bei der

Entwicklung der Sprosstrockenmasse (vgl. 3.2.1.7) spiegeln sich somit auch in der Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung im Bestand wieder.

Tab. 19: Höhe in cm, in der noch 50 % der photosynthetisch aktiven Strahlung über dem Bestand (100 %) gemessen wurden (Näherungswerte, aus Abb. 66 ermittelt)

	<i>Arrhenatherum elatius</i>		<i>Bromus erectus</i>		<i>Brachypodium pinnatum</i>	
NH ₄ ⁺ -N (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	NH ₃ (µg m ⁻³)		NH ₃ (µg m ⁻³)		NH ₃ (µg m ⁻³)	
	0	50	0	50	0	50
0	4	34 (x 8,5)	9	18 (x 2,0)	13	26 (x 2,0)
20	28	14 (x 0,5)	8	14 (x 1,8)	15	25 (x 1,7)
50	28	55 (x 2,0)	16	22 (x 1,4)	21	30 (x 1,4)

Zusammenfassung

Bei *Arrhenatherum* nahm die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) ab einer Höhe von 47 cm allmählich ab, bis zur Bodenoberfläche gelangten in den Kontrollen durchschnittlich noch etwa 40 % der PAR über den Bestand. Bei *Bromus* und *Brachypodium* wurde die PAR erst ab einer Höhe von 27 cm reduziert, an der Bodenoberfläche wurden nur 7 bzw. 9 % der PAR über dem Bestand gemessen.

Unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot nahm bei *Arrhenatherum* die PAR schon in 57 cm Höhe auf etwa 50 % ab, bis zum Boden gelangten nur etwa 4 %. Auch bei *Bromus* führte die Wuchsförderung unterhalb einer Höhe von 27 cm zu einer starken Reduktion der PAR, die bereits in den Kontrollen geringe Strahlung an der Bodenoberfläche wurde jedoch nicht weiter reduziert. Bei *Brachypodium* nahm die PAR ab einer Höhe von 37 cm deutlich ab, bis zum Boden drang unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot nur noch 1 % der Strahlung über dem Bestand.

3.2.1.12 Prozentuale Anteile verschiedener Pflanzenteile am Sprosstrockengewicht

Bereits in den Kontrollen ohne verbessertes NH₃/NH₄⁺-Angebot unterschieden sich die drei untersuchten Arten bezüglich der prozentualen Anteile ihrer bei den Biomasseernten getrennt erfassten Pflanzenteile (grüne Blattspreiten, senescente Blätter, Stängel, Rispen bzw. Ähren) an der gesamten Sprosstrockenmasse über 7 cm Schnitthöhe. Die Anteile von grünen Blättern und Stängeln waren in allen drei Versuchsjahren hochsignifikant differierend. Ab der zweiten Vegetationsperiode galt dies auch für den Anteil seneszenten Blätter sowie für die dann erstmals gebildeten Rispen bzw. Ähren.

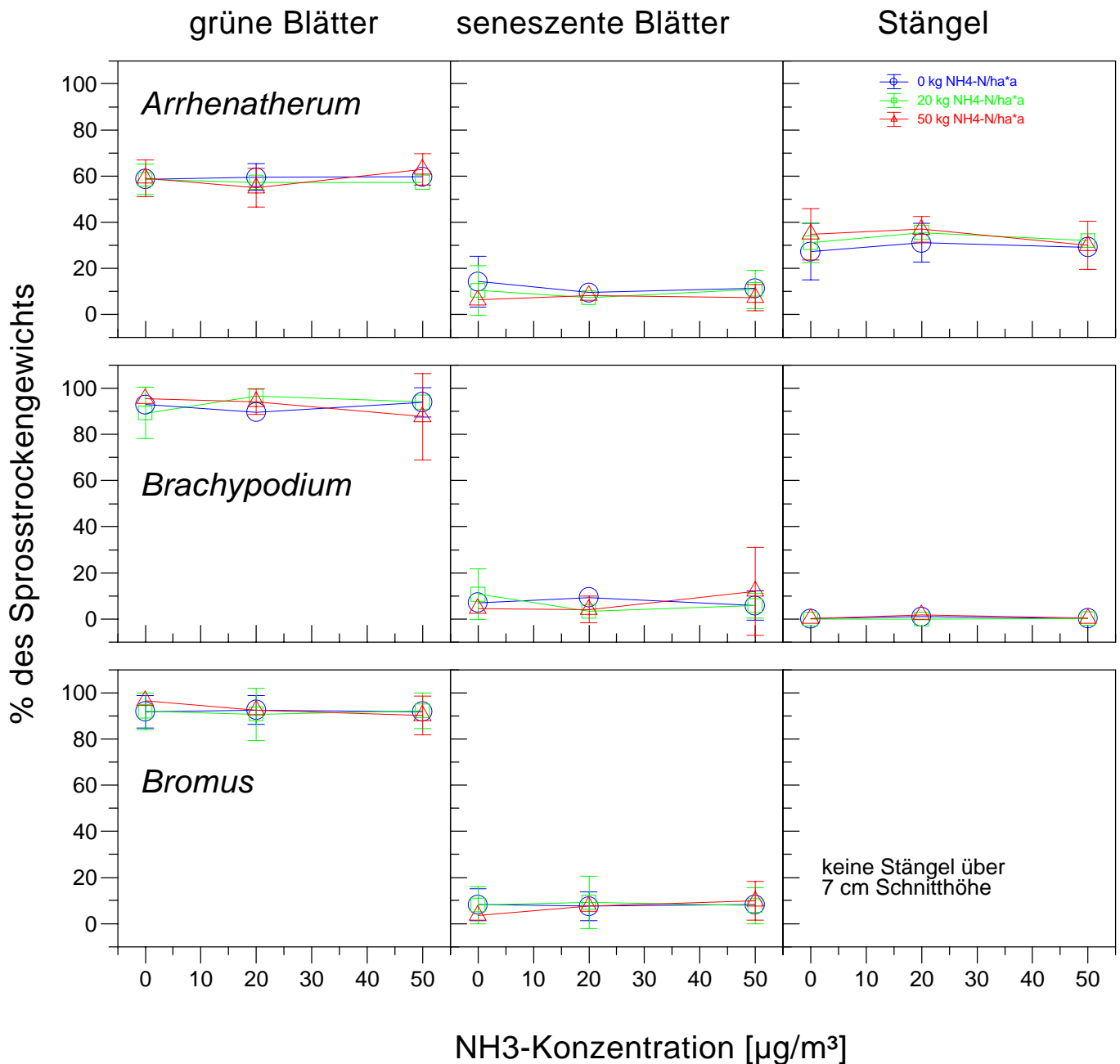


Abb. 67: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)

Erste Vegetationsperiode (1995)

Im Jahr der Etablierung der Modellkulturen stellten bei allen drei Arten die zum Schnittzeitpunkt grünen Blätter den mit Abstand größten prozentualen Anteil am Sprosstrockengewicht (Abb. 67). *Brachypodium* und *Bromus* bildeten mit einem Anteil von jeweils über 90 % fast ausschließlich Blätter und nur wenige (*Brachypodium*) oder gar keine Stängel (*Bromus*). Im Gegensatz dazu investierte *Arrhenatherum* bereits im ersten Versuchsjahr einen Teil seiner Assimilate in die Bildung von Stängeln. Deren Anteil betrug in den Kontrollen durchschnittlich 27,2 (± 12,3) %, der Anteil der Blätter 58,6 (± 2,6) %. Die prozentualen Anteile von grünen Blättern und Stängeln bei *Brachypodium* und

Bromus unterschieden sich hochsignifikant von denen bei *Arrhenatherum* (Blätter: $P < 0.001$, a b [LSD-Test], Stängel: $P < 0.001$). Deutliche Behandlungseffekte traten 1995 bei keiner der untersuchten Arten auf, bei *Arrhenatherum* nahm bei verbesserter NH_4^+ -Versorgung der Anteil der Stängel geringfügig zu, während derjenige der seneszenten Blätter abnahm.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Zum Erntezeitpunkt des zweiten Versuchsjahres unterschieden sich die drei Arten bezüglich der Anteile aller vier getrennt erfassten Fraktionen hochsignifikant voneinander (jeweils $P < 0.001$, a b c [LSD-Test]). Die stärksten Veränderungen gegenüber dem ersten Jahr traten bei *Bromus* auf (Abb. 68). Während der Anteil grüner Blattspreiten am Sprosstrockengewicht in den Kontrollen von 91,8 ($\pm 7,0$) % auf 15,7 ($\pm 4,7$) % stark abnahm, investierte diese Art nunmehr verstärkt in das Wachstum der Stängel. Deren Anteil umfasste bei *Bromus* in der zweiten Vegetationsperiode über die Hälfte des geernteten Sprosstrockengewichtes und lag mit 53,6 ($\pm 4,0$) % in den Kontrollen sogar noch vor *Arrhenatherum*, obwohl dessen Stängelanteil ebenfalls deutlich auf 51,1 ($\pm 5,6$) % angewachsen war, während der Anteil grüner Blätter bei *Arrhenatherum* auf 11,5 ($\pm 5,2$) % fiel.

Deutliche Veränderungen traten aber auch bei *Brachypodium* auf. So verkleinerte sich der prozentuale Anteil der grünen Blattspreiten am Sprosstrockengewicht gegenüber dem ersten Jahr von 92,9 ($\pm 5,1$) auf 41,7 ($\pm 6,4$) %, der Anteil der Stängel vergrößerte sich von 0,1 ($\pm 0,2$) auf 10 ($\pm 0,5$) %. Trotz dieser Verschiebungen blieb *Brachypodium* aber wie im Vorjahr die Art mit dem größten Anteil grüner Blattspreiten, während der Anteil der Stängel im Vergleich zu den anderen Arten relativ klein war.

Ähnliche Differenzen zeigten sich auch beim Anteil seneszenten Blätter: Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* lag dieser mit 36,9 ($\pm 4,1$) % bzw. 28 ($\pm 3,7$) % in einer ähnlichen Größenordnung. Deutlich abgesetzt war auch hier *Brachypodium* mit dem höchsten Anteil seneszenten Blätter am Schnittgut: 48,4 ($\pm 6,4$) %.

Der Anteil der generativen Organe (ohne Karyopsen) blieb bei *Brachypodium* sehr gering, bei *Arrhenatherum* betrug er etwa 0,5 %. *Bromus* investierte mit etwa 2,7 % von allen drei Arten am meisten in seine Rispen.

Die NH_3 -Exposition führte bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* zu signifikanten Veränderungen der prozentualen Anteile der Fraktionen im Vergleich zu den Kontrollen: bei *Brachypodium* nahm der Anteil der grünen Blattspreiten mit zunehmender NH_3 -Konzentration signifikant um etwa fünf Prozentpunkte ab ($P < 0,05$, a a b [LSD-Test]), ebenso - jedoch uneinheitlich - der Anteil seneszenten Blätter (a b ab [LSD-Test]), während der Anteil der Stängel um ca. 10 Prozentpunkte hochsignifikant wuchs ($P < 0,001$, a b b [LSD-Test]). Auch bei *Arrhenatherum* verkleinerte sich der Anteil seneszenten Blätter unter NH_3 -Exposition in der Umgebungsluft signifikant um fünf bis 10 Prozentpunkte ($P < 0,05$, a ab b [LSD-Test]), während der Anteil der Stängel tendenziell etwas zunahm. Bei *Bromus* traten nur relativ geringe Verschiebungen zwischen den getrennt erfassten Chargen auf. Unter NH_3 -Exposition nahm der Anteil der grünen Blattspreiten um etwa fünf Prozentpunkte zu, während der Anteil der seneszen

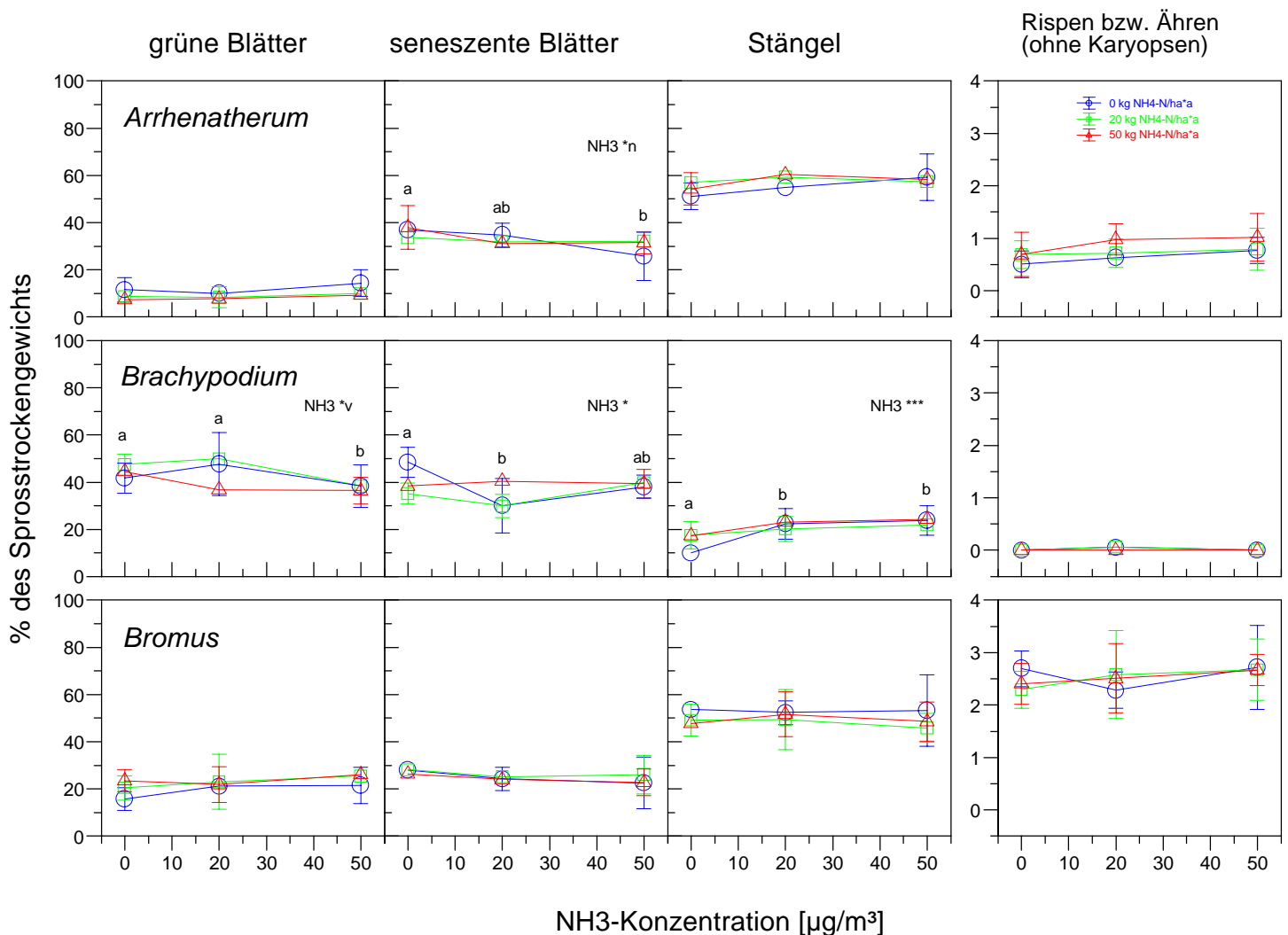


Abb. 68: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)

ten Blätter entsprechend abnahm.

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Im Vergleich zum Vorjahr war die Entwicklung der prozentualen Anteile in der dritten Vegetationsperiode von geringeren quantitativen Veränderungen geprägt (Abb. 69). Bei allen drei Arten nahm der prozentuale Anteil der grünen Blattspreiten nach den starken Einbrüchen in der zweiten Vegetationsperiode wieder leicht zu. Am deutlichsten war dies bei *Brachypodium*, der in den Kontrollen $77,2 (\pm 4,9) \%$ erreichte, gefolgt von *Bromus* mit $35,9 (\pm 9,2) \%$ und *Arrhenatherum* mit nur geringen Steigerungen auf $17,7 (\pm 10,6) \%$. Während die Steigerungen bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* vor allem auf Kosten des Anteils seneszenten Blätter gingen ($16,4 \pm 5,7$ bzw. $28,0 \pm 7,2 \%$, *Bromus*: $23,3 \pm 4,6 \%$), investierte *Bromus* im dritten Versuchsjahr deutlich weniger in die Stängel als im Vorjahr ($38,7 \pm 7,7 \%$, *Arrhenatherum*: $53,8 \pm 7,4 \%$, *Brachypodium* $6,02 \pm 2,0 \%$). Größer als im zweiten Versuchsjahr war der Anteil der Ähren (ohne Karyopsen) bei *Brachypodium*. Die prozentualen Anteile von grünen Blattspreiten und Stängeln unterschieden sich erneut zwischen allen drei Arten hochsignifikant

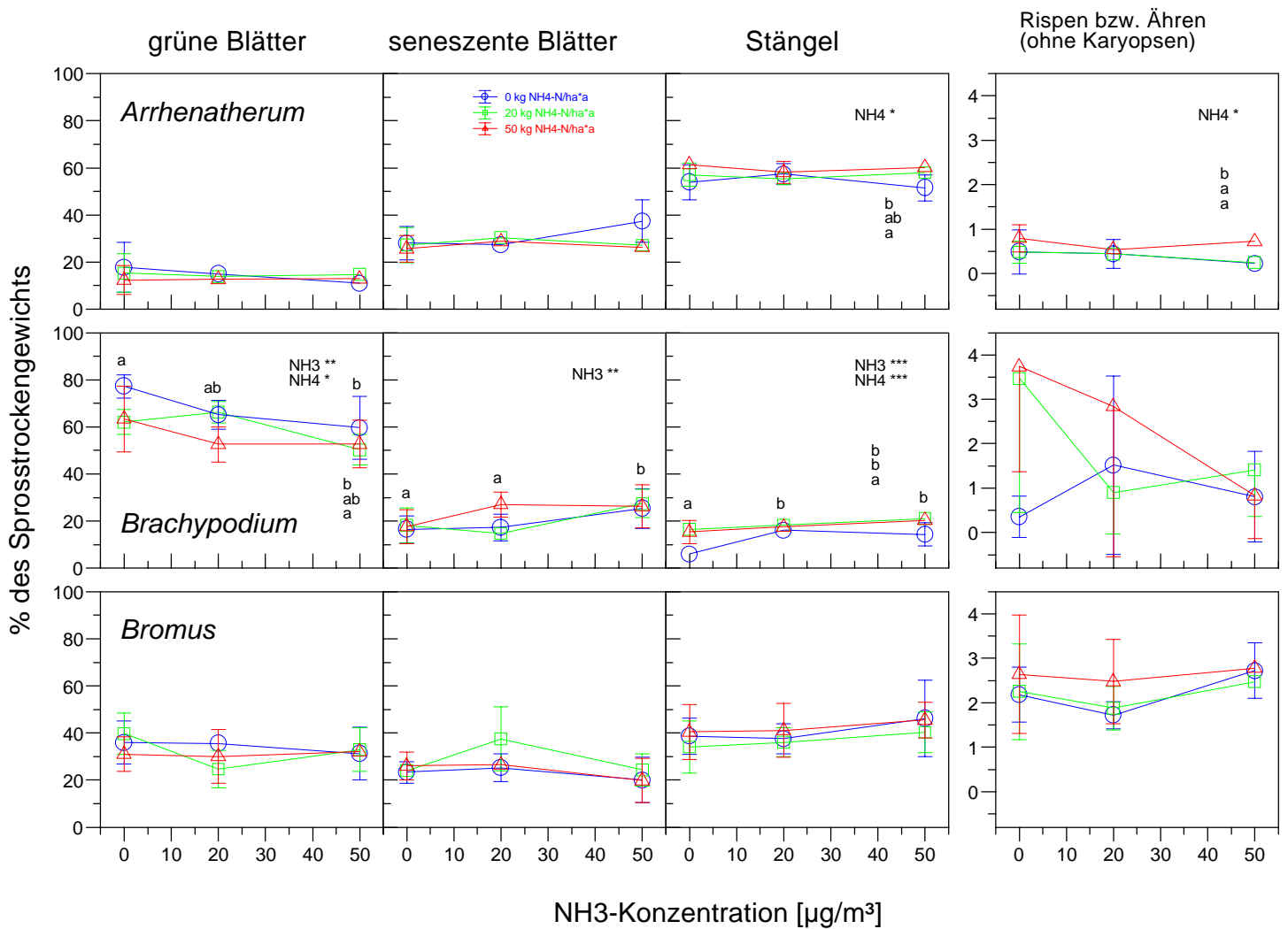


Abb. 69: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprossstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)

voneinander ($p < 0.001$, LSD-Test: abc). Dagegen war der Anteil der seneszenten Blätter von *Arrhenatherum* und *Bromus* nur signifikant gegenüber *Brachypodium* abgesetzt ($p < 0.001$, LSD-Test: aab), bei den Rispen galt dies für *Arrhenatherum* gegenüber den beiden Halbtrockenrasenarten ($p < 0.001$, LSD-Test: abb).

Wie im zweiten Versuchsjahr reagierte erneut *Brachypodium* am stärksten auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot. Während signifikante Veränderungen im Vorjahr jedoch ausschließlich auf die NH_3 -Exposition zurückzuführen waren, traten in der dritten Vegetationsperiode analog zur Situation beim gesamten Sprossstrockengewicht (s. 3.2.1.7) häufiger auch signifikante Wirkungen der NH_4^+ -Versorgung auf. So verringerte sich der Anteil der grünen Blattspreiten im letzten Versuchsjahr als Reaktion sowohl auf ein erhöhtes NH_3 - als auch auf ein verbessertes NH_4^+ -Angebot um ca. 20 Prozentpunkte (NH_3 : $P < 0,01$, a ab b [LSD-Test], NH_4^+ : $P < 0,05$, a ab b [LSD-Test]). Im Gegenzug wuchs der Anteil der Stängel ebenfalls durch beide NH_y -Formen um ca. 10 Prozentpunkte (NH_3 und NH_4^+ jeweils $P < 0,001$, a b b [LSD-Test]). Leichte Steigerungen ebenfalls um etwa 10 Prozentpunkte zeigten sich auch beim Anteil seneszenten Blätter, signifikante Effekte blieben hier aber auf die NH_3 -Exposition beschränkt ($P < 0,01$, a a b [LSD-Test]). Im Vergleich zu *Brachypodium* waren die prozentualen Anteile der verschie-

denen Organe bei *Arrhenatherum* und *Bromus* von einer großen Kontinuität geprägt. Bei *Arrhenatherum* führten NH_4^+ -Gaben im dritten Versuchsjahr zu einer leichten Zunahme sowohl des Stängel- wie des Rispenanteils ($P < 0,05$, a ab b [LSD-Test] bzw. $P < 0,05$, a a b [LSD-Test]) auf Kosten von grünen und seneszenten Blättern.

Eine Einbeziehung der Pflanzenteile in der untersten Höhenfraktion (0 - 7 cm) wäre erst im dritten Versuchsjahr möglich gewesen. Bei allen drei Arten hatte diese Fraktion bei der Schlussernte mit 50 - 60 % den mit Abstand größten Anteil an der gesamten Sprosstrockenmasse (s. 3.2.1.10.2). Ein erheblicher Teil davon bildeten noch unzersetzte Stängel und seneszente Blätter der Vorjahre, während der Anteil der grünen Blattfläche dieser Höhenstufe an der Gesamtblattfläche bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* jeweils unter 5 % lag. Dagegen lagen bei *Bromus* im Mittel 35 % der Blattfläche in der untersten Fraktion (s. 3.2.1.10.4), sodass der prozentuale Anteil der grünen Blätter an der Sprosstrockenmasse bei dieser Art vermutlich etwas unterschätzt wurde. Von einer Analyse der prozentualen Anteile unter Einbeziehung dieser Höhenfraktion wurde jedoch abgesehen.

Zusammenfassung

Alle drei Arten unterschieden sich in der Zusammensetzung ihrer Sprosstrockenmasse (über 7cm Schnitthöhe) deutlich voneinander. Die grünen Blattspreiten stellten bei *Brachypodium* ca. 80 % der Sprosstrockenmasse, bei *Bromus* waren es ca. 40 % (jedoch 35 % der Blattfläche unter 7 cm Schnitthöhe !) und bei *Arrhenatherum* ca. 20 %. Mit etwa 50 % war der Anteil der Stängel bei *Arrhenatherum* am größten, gefolgt von *Bromus* mit ca. 40 %. Bei *Brachypodium* hatten die Stängel mit ca. 5 % nur einen relativ geringen Anteil am Aufbau des Sprosses. Der Anteil der seneszenten Blätter betrug ca. 30 % bei *Arrhenatherum* und jeweils etwa 20 % bei *Bromus* und *Brachypodium*. Der Anteil der Rispen blieb mit ca. 2 % bei *Bromus* und jeweils unter 1 % bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* gering (Daten für den Erntezeitpunkt im 3. Versuchsjahr).

Bei den drei untersuchten Arten ließ sich damit folgende Rangfolge der Gewichtsanteile festlegen:

Arrhenatherum: Stängel > seneszente Blätter > grüne Blattspreiten

Bromus: Stängel \cong grüne Blattspreiten > seneszente Blätter

Brachypodium: grüne Blattspreiten > seneszente Blättern > Stängel

Die stärksten Veränderungen der Gewichtsanteile unter einem erhöhten NH_3 -Angebot traten bei *Brachypodium* auf. Im 2. Versuchsjahr nahmen unter NH_3 -Exposition die grünen Blattspreiten und seneszenten Blätter jeweils signifikant um ca. 5 Prozentpunkte ab, der Anteil der Stängel vergrößerte sich signifikant um ca. 10 Prozentpunkte. Im 3. Versuchsjahr verringerte sich der Anteil der grünen Blattspreiten sowohl unter NH_3 -Exposition als auch bei einem erhöhten NH_4^+ -Angebot signifikant um ca. 20 %, die Anteile von Stängeln und seneszenten Blättern nahmen im Gegenzug zu gleichen Teilen zu.

Deutlich geringer waren die Behandlungseffekte bei den beiden anderen Arten. Bei *Arrhenatherum* verkleinerte sich im 2. Versuchsjahr unter NH_3 -Exposition der Anteil der seneszenten Blätter signifikant um ca. 5 Prozentpunkte, der Anteil der Stängel nahm tendenziell etwas zu. Auch im 3. Versuchsjahr nahm der Anteil der seneszenten Blätter unter NH_3 -Exposition tendenziell leicht ab, ebenso die

grünen Blätter. Geringe signifikante Zunahmen bei Stängeln und Rispen gingen auf ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot zurück.

Die größte Kontinuität der Gewichtsanteile war bei *Bromus* zu beobachten. Im 2. Versuchsjahr nahm der prozentuale Anteil der Blätter unter NH_3 -Exposition um 5 Prozentpunkte zu, die seneszenten Blätter verloren im gleichen Umfang. Im 3. Versuchsjahr waren keine Verschiebungen der prozentualen Anteile zu beobachten.

3.2.1.13 Gewebedichte (Trockengewicht/Frischgewicht-Quotient) von Blattspreiten, Stängeln und der gesamten Sprossbiomasse

Erste Vegetationsperiode (1995)

Das Verhältnis von Trockengewicht zu Frischgewicht als Maß für die Gewebedichte und damit für die Investitionen der Pflanzen in ihre Organe variierte bereits im Jahr der Etablierung der Modellkulturen deutlich zwischen den untersuchten Arten. So lag die Gewebedichte der grünen Blattspreiten bei *Brachypodium* um fast 25 % über der von *Arrhenatherum*-Blättern, bei *Bromus* waren es etwa 15 % (Abb. 70). Beide Halbtrockenrasenarten investierten damit hochsignifikant mehr in den Aufbau ihrer wichtigsten Assimilationsorgane als *Arrhenatherum* ($P < 0.001$, a [*Arrhenatherum*] b [*Bromus*] c [*Brachypodium*] [LSD-Test]). Nur *Arrhenatherum* bildete bereits in der ersten Vegetationsperiode Stängel, mit einer im Vergleich zu den Blattspreiten etwas höheren Gewebedichte. Entsprechend kleiner war der Abstand von *Brachypodium* (+ 14 %) und *Bromus* (+ 7 %) gegenüber *Arrhenatherum* bei der Gewebedichte der gesamten geernteten Sprossbiomasse ($P < 0.001$, a a b [LSD-Test]).

Effekte der Behandlungen zeigten sich im ersten Versuchsjahr nur bei *Arrhenatherum*, blieben aber tendenziell. Das Trocken-/Frischgewichtsverhältnis der Blätter nahm unter NH_3 -Exposition um etwa 12 % zu, ebenso das der gesamten Sprossmasse (+ 14 %). Bei der Gewebedichte der Stängel zeigte sich nur ein uneinheitliches Bild. Die Verhältniswerte der erfassten Komponenten bei *Bromus* und *Brachypodium* waren 1995 von einer großen Kontinuität geprägt - unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im zweiten Versuchsjahr verstärkten sich die Differenzen zwischen den Arten. Während *Arrhenatherum* mit Verhältniswerten zwischen 0,24 und 0,28 bei den Blattspreiten nahezu die gleichen Werte wie in der ersten Vegetationsperiode erreichte (0,25 bis 0,29), investierten beide Halbtrockenrasenarten deutlich mehr in ihre Blätter. Gegenüber dem Vorjahr ergaben sich Steigerungen von 26 % bei *Brachypodium* und 21 % bei *Bromus*. Die Gewebedichte der Blattspreiten von *Brachypodium* und *Bromus* lag im zweiten Versuchsjahr somit um etwa 60 bzw. 45 % über den Werten bei *Arrhenatherum*. Wie im Vorjahr waren die Differenzen zwischen den Arten bei der Blattgewebedichte

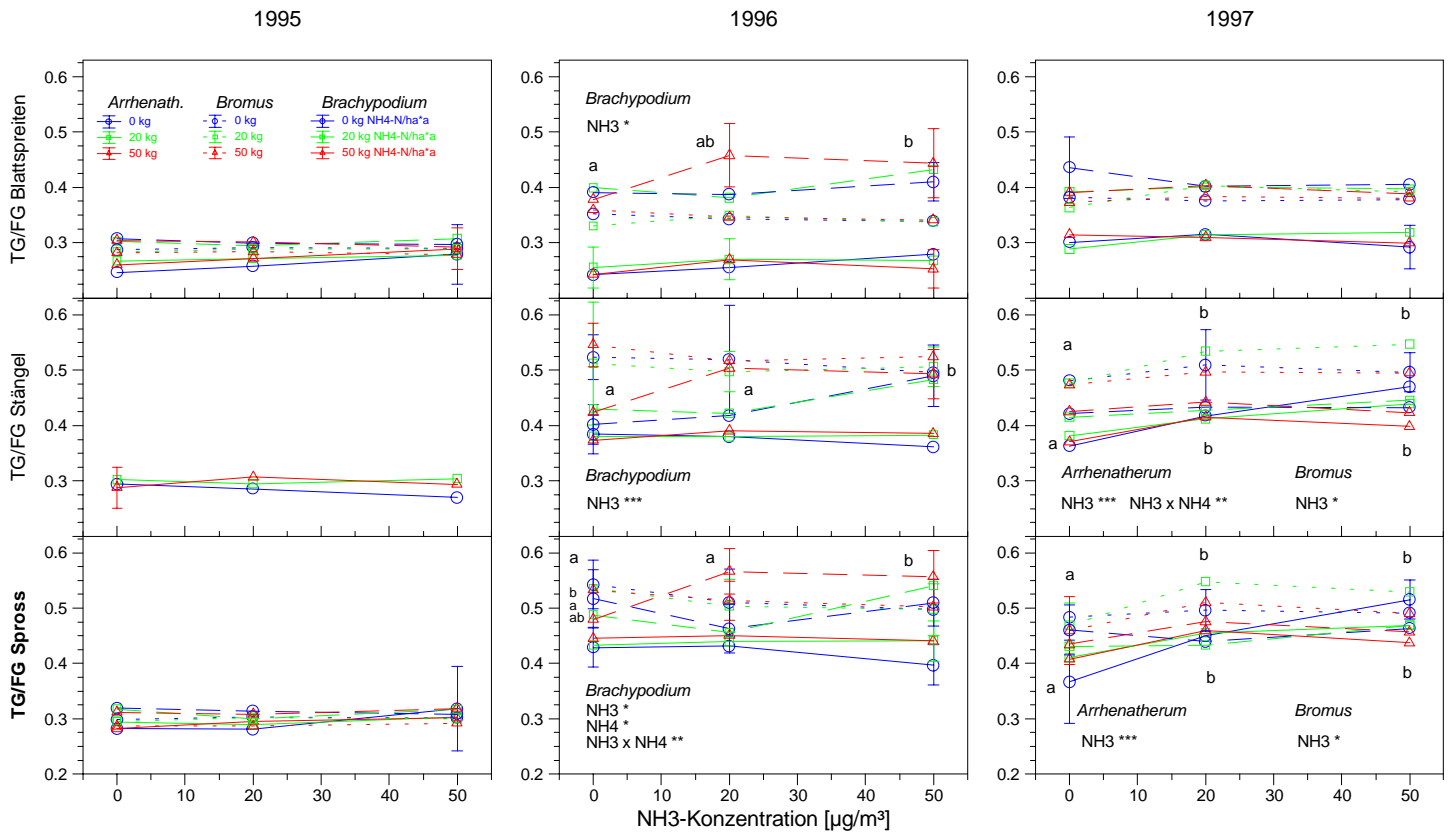


Abb. 70: Trocken-/Frischgewichtsquotienten von Blättern, Stängeln und gesamter Sprossbiomasse (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen, erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997)

hochsignifikant ($P < 0.001$, a b c [LSD-Test]).

Im Gegensatz zur Gewebedichte der Blätter trat beim Trocken-/Frischgewichtsverhältnis der Stängel auch bei *Arrhenatherum* mit 35 % eine deutliche Steigerung gegenüber dem Vorjahr ein, für die bei den anderen Arten fehlten die Vergleichsdaten. Aus diesem Grunde lagen die Arten hierbei auch etwas weniger weit auseinander, die Unterschiede waren jedoch hochsignifikant ($P > 0.001$, a b c [LSD-Test]): *Bromus* 37 %, *Brachypodium* nur 5 % über *Arrhenatherum*. Noch kleiner wurden die Unterschiede zwischen den Arten bei Zugrundelegung des gesamten Sprosstrockengewichtes (einschließlich seneszenten Pflanzenteile). Hier unterschieden sich *Arrhenatherum* auf der einen sowie *Bromus* und *Brachypodium* auf der anderen Seite ($P > 0.01$, a b b [LSD-Test]).

Signifikante Behandlungseffekte ließen sich im zweiten Versuchsjahr nur bei *Brachypodium* beobachten. So nahm die Gewebedichte der Blätter bei dieser Art unter NH_3 -Exposition um bis zu 16 % zu ($P > 0.05$, a ab b [LSD-Test]). Ähnliches galt auch für die Quotienten bei Stängeln (ca. + 23 %, $P > 0.001$, a a b [LSD-Test]) und gesamtem Sprosstrockengewicht (ca. + 17 %, $P > 0.05$, a a b [LSD-Test]). Bei letzterem verliefen die Reaktionen aber uneinheitlicher.

Veränderungen der Blattgewebedichte in ähnlichen Größenordnungen wie bei *Brachypodium* traten auch bei *Arrhenatherum* auf, blieben aber tendenziell. Die Zuwachsraten bei erhöhtem NH_3 -Angebot betrugen bei dieser Art bis zu 17 %, die Gewebedichte der Stängel und des gesamten Sprosses blie-

ben ohne deutliche Veränderungen. Bei *Bromus* zeigte die Gewebedichte der verschiedenen Organe wie im Vorjahr eine große Kontinuität auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot.

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Erneut anders als im vorangegangenen Jahr reagierten die Arten auch in der dritten Vegetationsperiode. Vergleicht man die Verhältnisse bei den drei untersuchten Arten untereinander, so fällt auf, dass im dritten Versuchsjahr besonders *Arrhenatherum* mehr in den Aufbau seiner Blätter investierte (+ 25 % in den Kontrollen gegenüber 1996), während beide Halbtrockenrasenarten nur ca. 10 % gegenüber den Verhältniswerten des Vorjahres zulegen. *Brachypodium* und *Bromus* rückten so 1997 wieder näher aneinander, das Trocken-/Frischgewichtsverhältnis aller drei Arten blieb aber wie in den Vorjahren hochsignifikant unterschiedlich ($P > 0.001$, a b c [LSD-Test]). Letzteres galt auch für die Gewebedichte der Stängel. Diese war bei allen drei Arten im Vergleich zum Vorjahr sehr konstant, bei *Arrhenatherum* und *Bromus* zeigten sich leichte Abnahmen (ca. - 5 %), bei *Brachypodium* Zunahmen in entsprechender Größenordnung. Hierin spiegelte sich möglicherweise die im dritten Versuchsjahr beobachtete Stagnation in der Biomasseproduktion bei allen drei Arten, die geringere Investitionen in die Stabilität besonders der Stängel ermöglichte. Das Trocken-/Frischgewichtsverhältnis der gesamten Sprossbiomasse (aus Gründen der Vergleichbarkeit mit den Vorjahren wurde nur der Bereich über 7 cm berücksichtigt) war 1997 bei allen drei Arten um etwa 10 % kleiner als 1996. Am höchsten war die Gewebedichte von Spross und Stängeln wie im Vorjahr bei *Bromus*, gefolgt von *Brachypodium* und *Arrhenatherum*. Die Verhältniswerte bei letzteren näherten sich einander an, sodass sie sich beide im dritten Versuchsjahr von *Bromus* hochsignifikant unterschieden, nicht aber untereinander ($P > 0.001$, a b a [LSD-Test]).

Deutliche Verschiebungen zeigten sich im dritten Versuchsjahr bei den Behandlungseffekten. Nunmehr traten bei *Arrhenatherum* und *Bromus* signifikante Veränderungen der Stängelgewebedichte unter NH_3 -Exposition auf ($P > 0.001$, a b b bzw. $P > 0.05$, a b b [LSD-Test]), die sich auch auf die entsprechenden Werte für die gesamte Sprosstrockenmasse auswirkten. Das Trocken-/Frischgewichtsverhältnis der Stängel nahm bei *Arrhenatherum* in den Kulturen ohne NH_4^+ -Gaben um ca. 30 % zu, mit verbesserter NH_4^+ -Versorgung wurde dieser NH_3 -Effekt schwächer (+ 16, + 8 %). Die Steigerungen bei *Bromus* lagen zwischen 5 und 15 %. Im Gegensatz dazu war 1997 *Brachypodium* von einer aus den Vorjahren nur von *Bromus* bekannten Kontinuität geprägt.

Zusammenfassung

In allen drei Versuchsjahren zeigten sich bei den Trocken-/Frischgewichtsquotienten als Maß für die Gewebedichte signifikante Unterschiede zwischen den drei untersuchten Arten. In den Kontrollen wiesen die von *Brachypodium* gebildeten Blattspreiten die höchste Gewebedichte auf, gefolgt von *Bromus*. Die niedrigste Dichte erreichten die Blattspreiten von *Arrhenatherum*, diese lag 20 bis 60 % unter den Werten der beiden Halbtrockenrasenarten. In die Stängel investierte *Bromus* am meisten,

hier lag *Brachypodium* an zweiter Stelle, mit geringem Abstand gefolgt von *Arrhenatherum*, ähnliches galt für den Gesamtspross.

Im Verlauf der Expositionszeit traten bei allen drei Arten Behandlungseffekte auf, durchgängige Effekte fehlten jedoch. So nahm bei *Brachypodium* unter NH_3 -Exposition die Gewebedichte der Blattspreiten signifikant um etwa 20 % zu, dies blieb jedoch auf die zweite Vegetationsperiode beschränkt. *Arrhenatherum* reagierte im ersten und zweiten Versuchsjahr tendenziell mit Steigerungen von ca. 10 bzw. 20 %. Bei *Brachypodium* nahm im zweiten Versuchsjahr auch die Dichte der Stängel unter NH_3 -Exposition signifikant um etwa 20 % zu. Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* traten erst im dritten Versuchsjahr signifikante Steigerungen um ca. 30 bzw. 10 % auf. *Brachypodium* reagierte im zweiten Versuchsjahr mit allen Organen seines Sprosses auf die Behandlungen, während bei *Arrhenatherum* und *Bromus* die Behandlungseffekte auf ein Organ beschränkt blieben.

3.2.1.14 Wurzeltrockengewicht

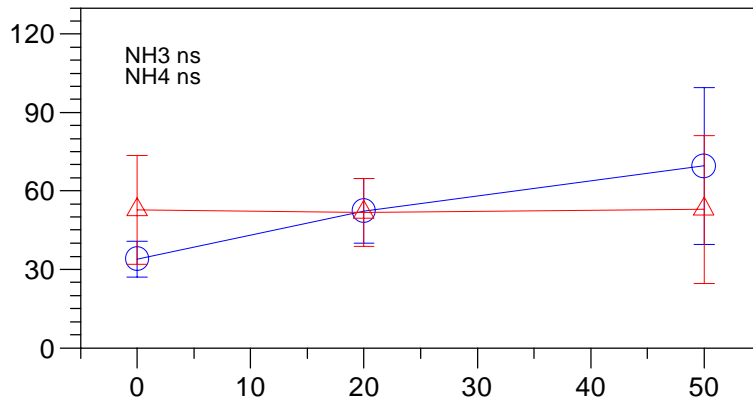
Auch bei der unterirdischen Biomasse zum Zeitpunkt der Schlussernte führten die Behandlungen bei den drei untersuchten Arten zu deutlich unterschiedlichen Effekten. Während bei den beiden Halbtrockenrasenarten *Brachypodium* und *Bromus* ähnliche Steigerungsraten wie bei der oberirdischen Biomasse auftraten - z.T. lagen sie auch deutlich darüber - waren die Reaktionen bei *Arrhenatherum* durch negative Interaktionen zwischen NH_3 und NH_4^+ geprägt (Abb. 71, Tab. 20 und 21).

Zwar verdoppelte sich bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition die Wurzeltrockenmasse in den Behandlungsvarianten ohne NH_4^+ -Gaben und legte damit stärker zu als die oberirdische Biomasse in den entsprechenden Kulturen (aufgrund von Schädlingsbefall - s. 2.5 - konnte jedoch nur die Wurzelbiomasse von zwei Töpfen ermittelt werden, s. Tab. 22), bei gleichzeitiger NH_4^+ -Addition zeigte sich jedoch keinerlei Effekt der NH_3 -Exposition. In den Kulturen, die nur höhere NH_4^+ -Gaben erhielten, nahm die Wurzeltrockenmasse durchschnittlich um etwa 60 % zu (ermittelt wurde das Wurzeltrockengewicht nur in den Varianten ohne und mit maximalen NH_4^+ -Gaben).

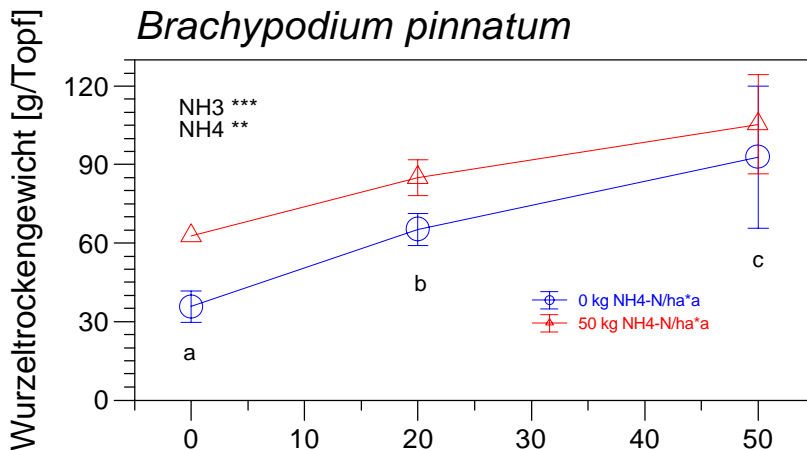
Von allen drei Arten profitierte *Brachypodium* analog zu den Effekten bei der Sprosstrockenmasse auch im Wurzelbereich am stärksten von erhöhten NH_3 -Konzentrationen, dabei fielen die meist geringen Standardabweichungen auf, die Behandlungsvarianten waren somit deutlich voneinander getrennt. Unter NH_3 -Exposition nahm die Wurzeltrockenmasse um das 2,6-fache zu, NH_4^+ -Gaben führten zu Steigerungen um das 1,7-fache. Auch bei *Brachypodium* verkleinerten sich die Steigerungsraten sowohl der NH_3 -Exposition als auch der NH_4^+ -Addition mit zunehmenden Konzentrationen.

Noch ausgeprägter waren die Sättigungseffekte bei *Bromus*, wie bei der oberirdischen Biomasse zeigte sich hier eine Optimumkurve. Die maximale unterirdische Biomasse wurde bei mittleren NH_3 -Konzentrationen erreicht. Die Steigerungsraten lagen in den meisten Fällen unter denen von *Brachypodium*. Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bewirkte eine Steigerung der Wurzeltrockenmasse um etwa 40 %.

Arrhenatherum elatius



Brachypodium pinnatum



Bromus erectus

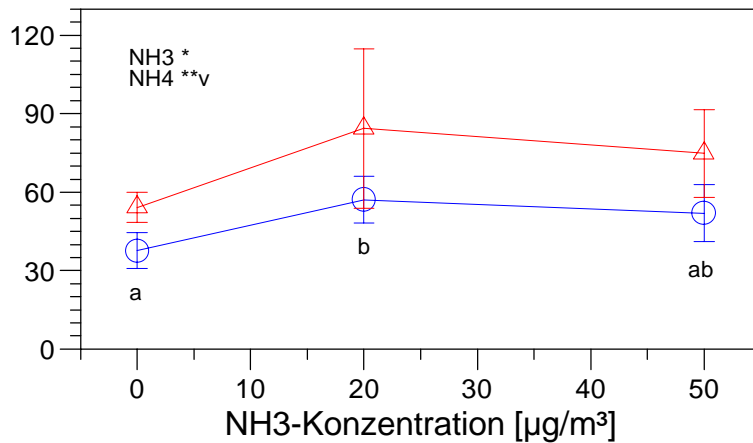


Abb. 71: Unterirdische Biomasse (Trockengewicht pro Topf) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Schluss-ernte im dritten Versuchsjahr (1997) (***: P < 0.001, **: P < 0.01, *: P < 0.05, ^v: keine Varianzhomogenität).

Signifikant waren die Behandlungseffekte nur bei *Brachypodium* (NH₃ P < 0.001, NH₄⁺ P < 0.01) und *Bromus* (NH₃ P < 0.05, NH₄⁺ P < 0.01^v).

Bemerkenswert ist, dass sich die Wurzelbiomasse der drei Arten in den Kontrollen ohne ein erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot nur geringfügig unterschied. Sie schwankte hier zwischen ca. 34 g (TG) Topf⁻¹ bei *Arrhenatherum* und etwa 38 g bei *Bromus*. *Brachypodium* nahm mit ca. 36 g eine Mittelstellung ein.

Bei maximaler NH₃/NH₄⁺-Versorgung lag *Brachypodium* jedoch mit einer durchschnittlichen Wurzel-trockenmasse von ca. 105 g Topf⁻¹ deutlich an der Spitze, gefolgt von *Bromus* mit ca. 75 g Topf⁻¹. Mit

nur ca. 53 g Topf⁻¹ bildete *Arrhenatherum* hier die geringste unterirdische Biomasse (interspezifische Unterschiede unter maximaler NH₃/NH₄⁺-Versorgung signifikant P < 0.05, LSD-Test: a ab b). Das Maximum bei *Arrhenatherum* lag mit ca. 70 g Topf⁻¹ in den Kulturen, die allein maximalen NH₃-Konzentrationen ausgesetzt waren.

Tab. 20: Vergleich der Steigerungsraten der oberirdischen (ab Bodenoberfläche) und der unterirdischen Biomasse (TG) unter NH₃-Exposition im Vergleich „maximale Konzentration“ (NH₃: 50 µg m⁻³) zu „Kontrolle“ (NH₃: 0 µg m⁻³) zum Zeitpunkt der Schlussernte 1997

Trockenmasse	Spross		Wurzel	
	0	50	0	50
NH ₄ ⁺ -Deposition (kg ha ⁻¹ a ⁻¹)				
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,7	1,2	2,1	1,0
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,5	1,2	1,4	1,4
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	2,1	1,6	2,6	1,7

Tab. 21: Vergleich der Steigerungsraten der oberirdischen (ab Bodenoberfläche) und der unterirdischen Biomasse (TG) unter NH₄⁺-Deposition im Vergleich „maximales Angebot“ (50 kg ha⁻¹ a⁻¹) zu „Kontrolle“ (0 kg ha⁻¹ a⁻¹ NH₄⁺) zum Zeitpunkt der Schlussernte 1997

Trockenmasse	Spross			Wurzel		
	0	20	50	0	20	50
NH ₃ (µg m ⁻³)						
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,7	1,4	1,2	1,6	1,0	0,8
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,4	1,4	1,2	1,4	1,5	1,4
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	1,5	1,3	1,2	1,7	1,3	1,1

Tab. 22: Anzahl (n) der Kulturen, deren unterirdische Biomasse zum Zeitpunkt der Schlussernte ermittelt werden konnte

	NH ₄ ⁺ [kg ha ⁻¹ a ⁻¹]	NH ₃ 0 µg m ⁻³	NH ₃ 20 µg m ⁻³	NH ₃ 50 µg m ⁻³
<i>Arrhenatherum</i>	0	4	4	2
	50	4	4	4
<i>Bromus</i>	0	4	4	4
	50	4	4	3
<i>Brachypodium</i>	0	4	4	4
	50	4	4	4

Zusammenfassung

Bei *Arrhenatherum* führte ein erhöhtes Angebot von NH_3 oder NH_4^+ zu einer Zunahme der Wurzel-trockenmasse um das 2,1- bzw. 1,6- fache. Eine Kombination beider NH_y -Formen bewirkte eine deutliche Abschwächung der positiven Effekte, unter einem maximalen Angebot war die Wurzelbiomasse reduziert. Die unterirdische Biomasse von *Brachypodium* nahm unter NH_3 -Exposition um das 2,6- fache, bei erhöhter NH_4^+ -Versorgung um das 1,7- fache zu. Mit ansteigendem NH_y -Angebot wurden die Steigerungsraten kleiner. Bei *Bromus* führte ein geringes Angebot von NH_3 oder NH_4^+ zu einem Anwachsen der Wurzelbiomasse um ca. 40 %. Diese nahm auch bei einer weiteren Erhöhung des NH_y -Angebotes nicht weiter zu.

3.2.1.15 Wurzel/Spross-Verhältnis

Es ließen sich tendenzielle Einflüsse der Behandlungen erkennen, diese waren aber bei keiner Art signifikant (Abb. 72). In den Kontrollen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot war das durchschnittliche Wurzel/Spross-Verhältnis (root/shoot ratio RSR) von *Arrhenatherum* und *Bromus* mit 1,61 bzw. 1,59 sehr ähnlich, deutlich vor *Brachypodium* mit einem RSR von 1,50. *Arrhenatherum* und *Bromus* hatten unter diesen Bedingungen demnach etwa 60 % mehr unterirdische als oberirdische Biomasse, bei *Brachypodium* waren es 50 %.

Von allen drei Arten wies *Arrhenatherum* die deutlichsten Veränderungen des RSR durch die Behandlungen auf. Wurden die Pflanzen nur erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt, so blieb das RSR zunächst relativ stabil, es traten leichte Steigerungen bis zu 10 % auf. Auch alleinige NH_4^+ -Gaben führten nur zu einer geringen Abnahme des RSR um etwa 10 %. Eine deutliche Reduktion des RSR trat jedoch bei einem kombinierten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auf - mit zunehmenden NH_3 -Konzentrationen wichen die NH_4^+ -Varianten immer weiter auseinander - bis zu 33 %. Bei maximaler $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung war das RSR gegenüber den Kontrollen um etwa 25 % reduziert. Somit kam es bei gleichzeitigem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu einem deutlich stärkeren Anwachsen der oberirdischen als der unterirdischen Biomasse von *Arrhenatherum*. Für die Variante „0 kg NH_4^+ -N ha⁻¹ a⁻¹ & 50 µg m⁻³ NH_3 “ lagen aufgrund von Ausfällen durch Schädlingsbefall nur die Daten von zwei statt vier Parallelen vor (s. Tab. 22).

Im deutlichen Kontrast zu *Arrhenatherum* war das RSR bei beiden Halbtrockenrasenarten unabhängig von der Behandlung von einer weitgehenden Konstanz geprägt. Offensichtlich gelang es diesen Arten besser, die Relation von oberirdischer zu unterirdischer Biomasse unter einem verändertem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im Gleichgewicht zu halten.

Bei *Brachypodium* führten sowohl die NH_3 -Exposition als auch die NH_4^+ -Versorgung im Vergleich zu den Kontrollkulturen zu einer stärkeren Entwicklung der unterirdischen Biomasse (RSR + 27 % bzw. + 19 %). Deren Gewicht erreichte unter NH_3 -Exposition fast das doppelte der oberirdischen Biomasse

(RSR 1,88 bis 1,94) und damit das Maximum unter den drei untersuchten Arten (*Bromus* RSR max. 1,87, *Arrhenatherum* RSR max. 1,86).

Auch bei *Bromus* bewirkte ein leicht erhöhtes NH_3 -Angebot ein stärkeres Anwachsen der unterirdischen gegenüber der oberirdischen Biomasse, das RSR nahm um etwa 12 % bis auf 1,83 zu. In den Varianten ohne NH_4^+ -Gaben nahm das RSR jedoch bei einer weiteren Erhöhung der NH_3 -Konzentrationen wieder bis auf 1,51 ab. Alleinige NH_4^+ -Gaben führten nur zu einer geringen Erhöhung des RSR,

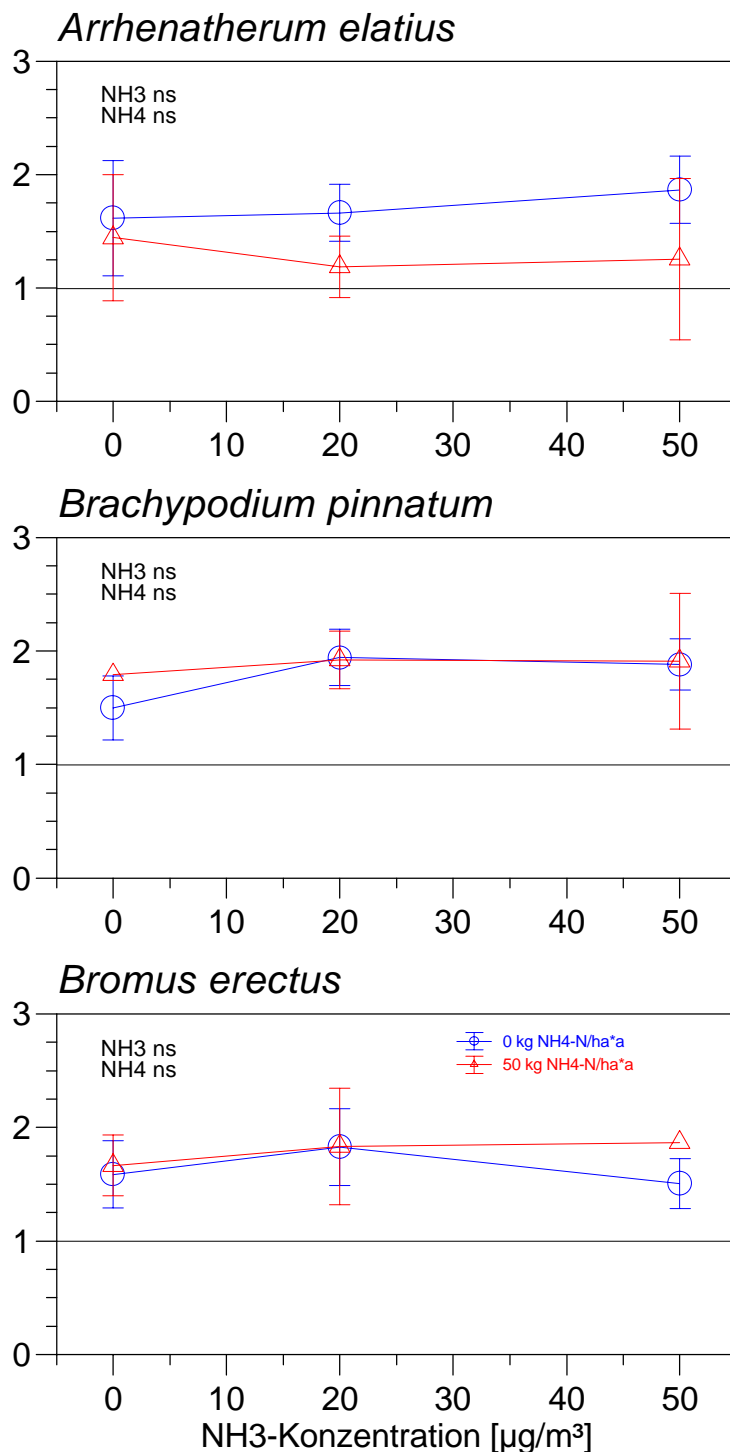


Abb. 72: Wurzel/Spross-Verhältnis (RSR) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Schluss-ernte im dritten Versuchsjahr (1997)

erst in Kombination mit der NH_3 -Exposition nahm diese bis auf 1,87 zu. Für die Variante „50 kg NH_4^+ -N $\text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ / 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 “ lagen aufgrund eines von Kaninchen verursachten Ausfalls (s. 2.5) nur die Daten von drei statt vier Parallelen vor.

Zusammenfassung

Bei *Arrhenatherum* bewirkte ein erhöhtes Angebot an NH_3 oder NH_4^+ nur geringe Veränderungen des Wurzel/Spross-Verhältnisses (RSR). Ein kombiniertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot führte jedoch zu einer Reduktion der RSR um ca. 25 %.

Bei *Brachypodium* nahm das RSR sowohl unter NH_3 -Exposition als bei NH_4^+ -Gaben zu (ca. 30 bzw. 20 %). Das RSR blieb auch unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot stabil.

Das RSR von *Bromus* nahm unter NH_3 -Exposition um ca. 10 %, bei einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot um bis zu ca. 20 % zu.

In den Kontrollen betrug das durchschnittliche RSR 1,61 bei *Arrhenatherum*, 1,59 bei *Bromus* und 1,50 bei *Brachypodium*. Das maximale RSR unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot erreichte 1,94 bei *Brachypodium*, 1,87 bei *Bromus* und 1,86 bei *Arrhenatherum*.

3.2.2 $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Effekte auf Mischkulturen

3.2.2.1 Sprosstrockengewicht

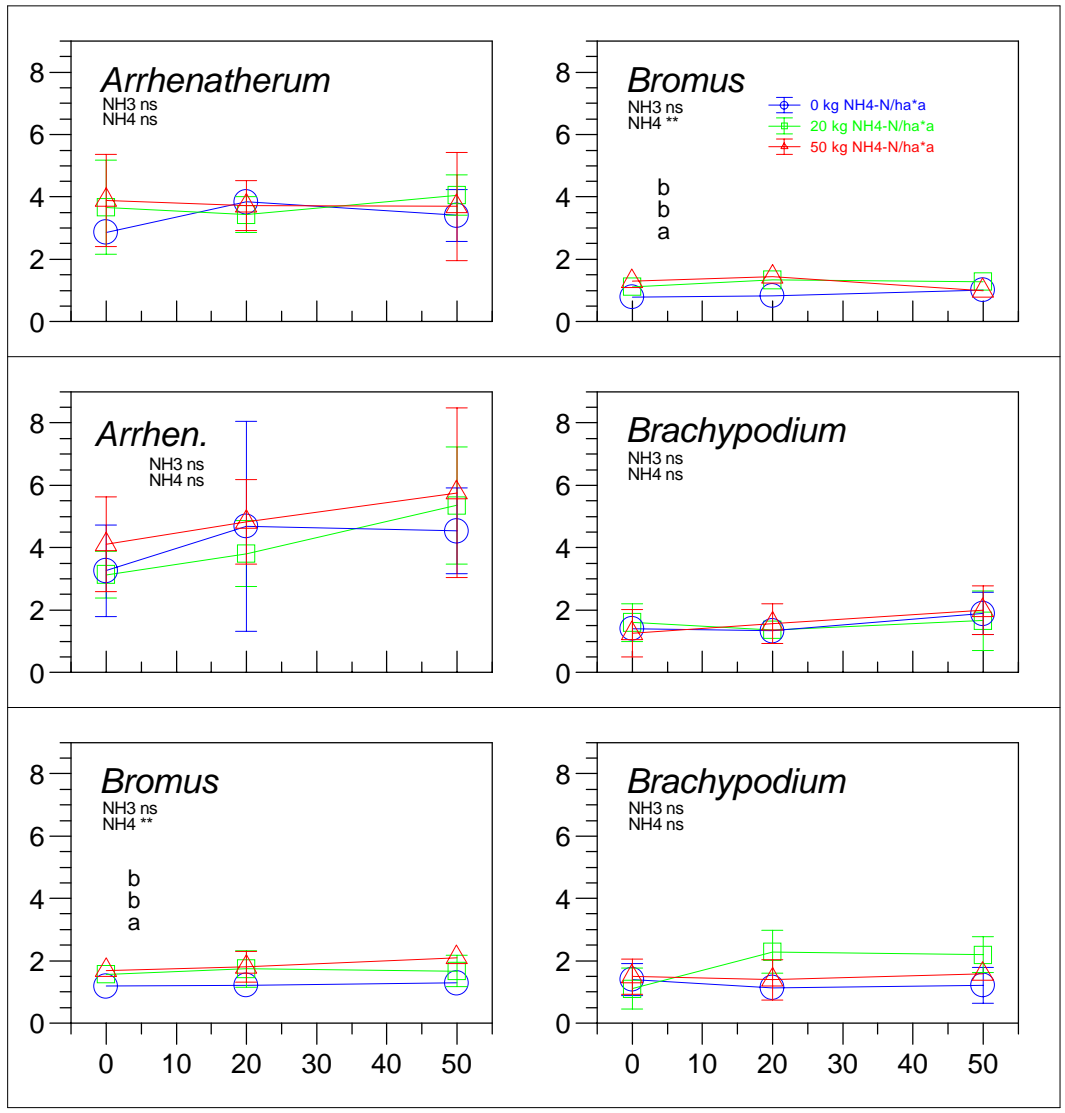
Erste Vegetationsperiode (1995)

Im ersten Versuchsjahr standen die Verhältnisse in den Konkurrenzkulturen aus jeweils zwei Arten (Abb. 73) im deutlichen Kontrast zu den Reaktionen der untersuchten Arten in Monokultur, in denen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* auf eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung mit deutlichen und signifikanten Steigerungen der Sprosstrockenmasse reagiert hatten, *Bromus* dagegen ein sehr uneinheitliches Reaktionsmuster zeigte.

In den Mischkulturen mit *Arrhenatherum* oder *Brachypodium* traten nur bei *Bromus* signifikante Reaktionen auf, die auch hier wie in den Monokulturen auf erhöhte NH_4^+ -Gaben zurückzuführen waren. In Kultur mit *Arrhenatherum* nahm die Sprosstrockenmasse von *Bromus* durch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung hochsignifikant um bis zu 70 % zu - besonders deutlich bei niedrigen NH_3 -Konzentrationen ($P < 0,01$). Wie in den Monokulturen nahm das Sprosstrockengewicht bei maximalen NH_4^+ -Gaben

Arrhenatherum
&
Bromus

Sprosstrockengewicht [g/Topf*Art]



Arrhenatherum
&
Brachypodium

Bromus
&
Brachypodium

NH3-Konzentration [µg/m³]

Abb. 73: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im ersten Versuchsjahr (1995)

in Verbindung mit der höchsten NH₃-Konzentration in der Umgebungsluft aber wieder stark ab. In Kombination mit *Brachypodium* ergaben sich einheitliche signifikante Steigerungen zwischen 30 und 70 % (P < 0,05).

Dagegen traten sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* in der ersten Vegetationsperiode in Nachbarschaft einer anderen Art keine deutlichen Behandlungseffekte auf. Tendenziell konnte aber *Arrhenatherum* in Mischkultur mit *Brachypodium* von der NH₃-Exposition profitieren.

In den aus allen drei untersuchten Arten gebildeten Konkurrenzkulturen reagierten alle Arten nur schwach oder sehr uneinheitlich (Abb. 74). Bemerkenswert war jedoch, dass in diesen Modellgemeinschaften bereits im ersten Versuchsjahr tendenziell NH₃/NH₄⁺-Interaktionen auftraten - deutlich bei *Brachypodium*, schwächer bei *Bromus* - wirkten sich steigende NH₄⁺-Gaben negativ auf die Steige

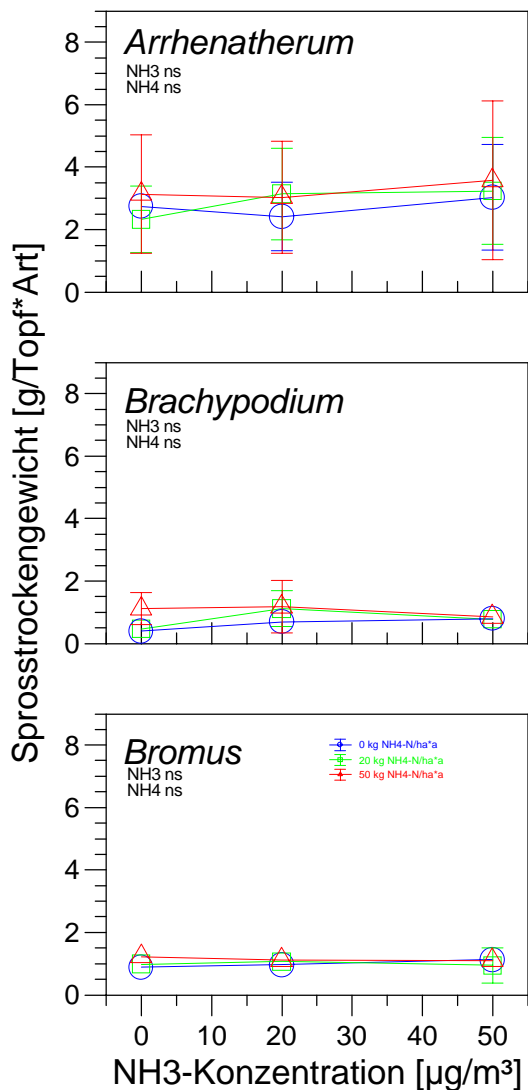


Abb. 74: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im ersten Versuchsjahr (1995)

rungsraten unter NH₃-Exposition aus (s. Tab. 21). Effekte dieser Art nahmen im Verlauf der dreijährigen Versuchsperiode an Häufigkeit zu.

Vergleicht man die Steigerungsraten in den Monokulturen mit denen in den verschiedenen Mischkulturen, fällt auf, dass unter NH₃-Exposition diese Raten besonders bei *Brachypodium* in den Mischkulturen häufig über denen in den Monokulturen lagen. Trotz der uneinheitlichen Reaktionen in den Mischkulturen konnte *Brachypodium* damit in Nachbarschaft einer zweiten Art stärker von der NH₃-Exposition profitieren als unter ausschließlich intraspezifischer Konkurrenz. Bei *Bromus* hatte die NH₄⁺-Deposition in den Mischkulturen häufig positivere Effekte als in Monokultur (s. Tab. 24).

In den Kulturen mit drei Arten fanden sich die höchsten Gewichte pro Einzelpflanze.

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im zweiten Versuchsjahr fielen auch in den Mischkulturen die Behandlungseffekte bei allen drei Arten sehr viel deutlicher aus als zu Beginn des Experimentes. Unterschiede in der Wachstumsförderung je

Arrhenatherum
&
Bromus

Sprosstrockengewicht [g/Topf*Art]

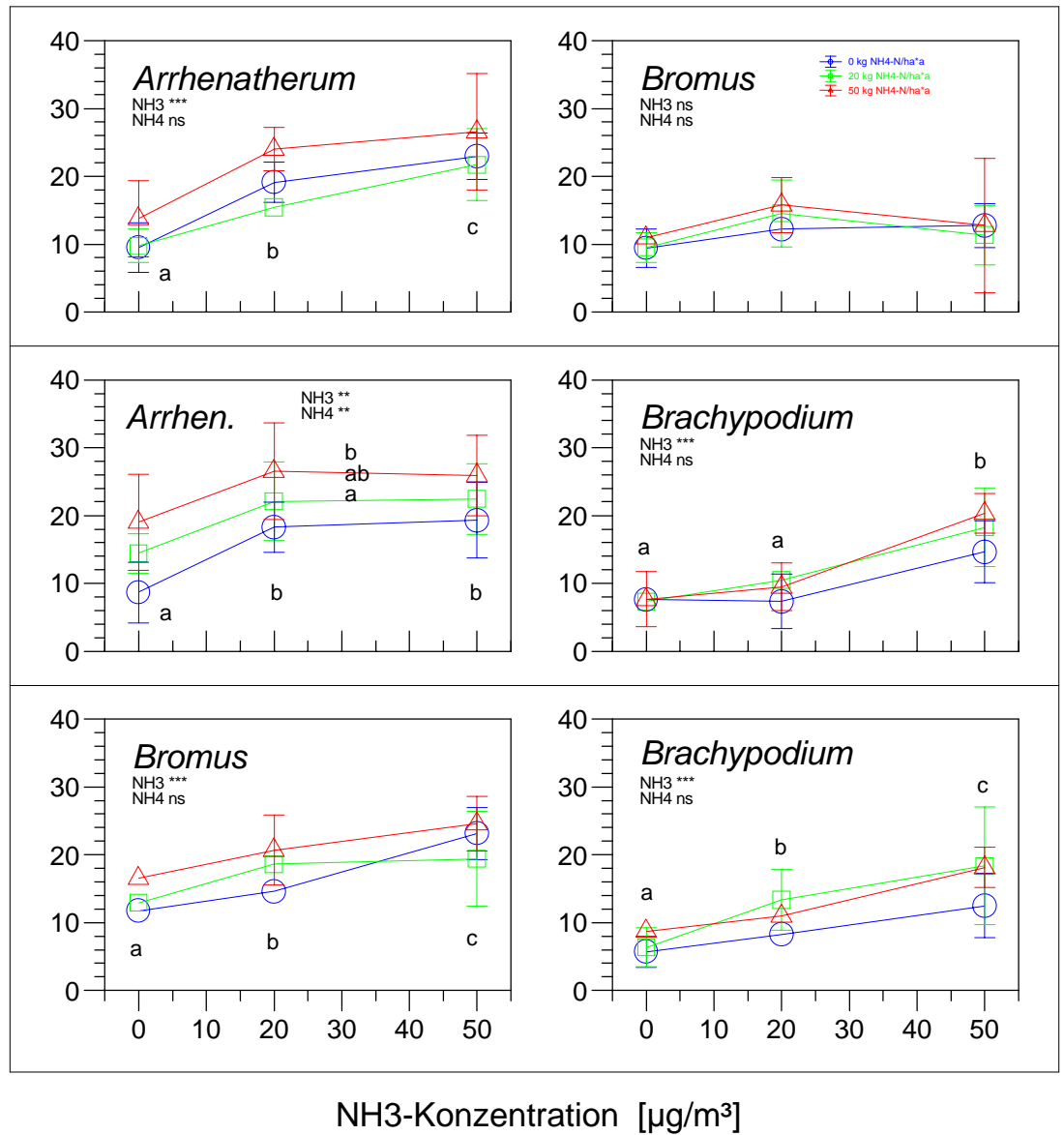


Abb. 75: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im zweiten Versuchsjahr (1996)

nach mitkultivierter zweiter Art bzw. Arten deuteten dabei auf artspezifisch differierende Konkurrenzpotentiale.

Analog zu den Behandlungseffekten in den Monokulturen reagierten alle drei untersuchten Arten nun - mehr auch in mindestens einer Modellgemeinschaft auf erhöhte NH₃-Konzentrationen mit einer Steigerung der Sprossbiomasse. Dabei konnten *Arrhenatherum* und *Brachypodium* in jeder Kombination hochsignifikant von der NH₃-Exposition profitieren, während die Effekte einer verbesserten NH₄⁺-Versorgung meist tendenziell blieben (Abb. 75 & 76).

Bromus

Bei *Bromus* traten signifikante Steigerungen der Sprosstrockenmasse unter NH₃-Exposition in Mischkultur mit *Brachypodium* (P < 0,001) und in der Kombination aller drei Arten auf (P < 0,05, Abb. 76). In

Nachbarschaft von *Brachypodium* überwogen dabei lineare Steigerungen (a b c [LSD-Test]), in Konkurrenz mit zwei Arten traten Sättigungseffekte auf (a b b [LSD-Test]). In Kultur mit *Arrhenatherum* konnte *Bromus* dagegen eine verbesserte $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung kaum für sich nutzen. Bei maximalen NH_3 -Konzentrationen nahm die Sprosstrockenmasse bis fast auf das Niveau der Kontrollen ab. Im Gegensatz zum Vorjahr profitierte *Bromus* auch in keiner der Mischkulturen signifikant von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung. Tendenzielle Effekte in Nachbarschaft von *Brachypodium* bzw. *Brachypodium* und *Arrhenatherum* blieben von Schwankungen geprägt. Ein Vergleich der Steigerungsraten in den Monokulturen mit denen in den Mischkulturen (Tab. 23 & 24) zeigt im Gegensatz zum ersten Versuchsjahr deutliche Unterschiede zwischen NH_3 -Exposition und NH_4^+ -Deposition. Während in den Monokulturen von *Bromus* die NH_3 -Exposition in der zweiten Vegetationsperiode eine deutlich stärkere Wachstumsförderung bewirkte als im Jahr zuvor, blieben diese Steigerungen in den Mischkulturen meistens schwächer. Eine Ausnahme bildete die Kombination mit *Brachypodium*, wo es *Bromus* unter NH_3 -Exposition (ohne NH_4^+ -Gaben) gelang, seine bei der Ernte erfasste Sprosstrockenmasse zu verdoppeln. Dagegen blieben die Steigerungsraten der NH_4^+ -Deposition sowohl in den Monokulturen als auch in Kombination mit *Arrhenatherum* oder *Brachypodium* meist hinter denen der ersten Vegetationsperiode zurück. Wie im Vorjahr lagen aber die Steigerungen bei *Bromus* in den Mischkulturen häufig über denen in den Monokulturen.

Arrhenatherum

Auch bei *Arrhenatherum* wurde die Stärke der Behandlungseffekte in der zweiten Vegetationsperiode deutlich von der mitkultivierten Art bzw. den Arten beeinflusst. So bewirkte die NH_3 -Exposition zwar in jeder Kombination hochsignifikante Wachstumsförderungen, lineare Steigerungen traten aber nur in den Mischkulturen mit *Bromus* auf (a b c [LSD-Test]). In den anderen Kombinationen bewirkte analog zur Situation in den Monokulturen eine Erhöhung der NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft von durchschnittlich 20 auf 50 $\mu\text{g m}^{-3}$ dagegen keine oder nur mehr schwache Zuwächse (a b b [LSD-Test]). Entsprechend lagen die Steigerungsraten im zweiten Versuchsjahr unter NH_3 -Exposition zwar sowohl in den Monokulturen wie in den Mischkulturen deutlich über denen der ersten Vegetationsperiode, mit Ausnahme der Mischkultur mit *Bromus* legte *Arrhenatherum* im zweiten Jahr jedoch in Monokultur mehr zu als unter interspezifischer Konkurrenz.

Parallel zu den gegenüber dem ersten Versuchsjahr deutlich positiveren Effekten der NH_3 -Exposition blieben die Steigerungen unter erhöhten NH_4^+ -Gaben im Vergleich zum Vorjahr in den meisten Modellgemeinschaften und Behandlungsvarianten nahezu unverändert. Nur in Kombination mit *Brachypodium* lagen die Steigerungsraten deutlich über denen des Vorjahres. In dieser Modellgemeinschaft waren die NH_4^+ -Versorgungsstufen deutlicher noch als in den Monokulturen durch Steigerungsfaktoren bis 2,2 bei fehlender NH_3 -Exposition (in Monokultur bis 1,5) voneinander abgesetzt (s. Tab. 24, a ab b [LSD-Test]). Die Wachstumsförderung durch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung war hier hochsignifikant ($P < 0.01$), in allen anderen Kombinationen blieb sie dagegen uneinheitlich.

Brachypodium

Analog zu *Arrhenatherum* konnte auch *Brachypodium* in jeder Kombination hochsignifikant ($P < 0,001$) von erhöhten NH_3 -Konzentrationen profitieren. Sowohl in Nachbarschaft von *Bromus* als auch in den Kulturen aus drei Arten nahm die Sprosstrockenmasse von *Brachypodium* linear zu (a b c [LSD-Test]), in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* bewirkten dagegen erst maximale NH_3 -Konzentrationen einen signifikanten Effekt (a a b [LSD-Test]). Die Steigerungsraten unter NH_3 -Exposition nahmen dabei gegenüber dem ersten Versuchsjahr so stark zu, dass sie besonders in den Mischkulturen die beiden anderen untersuchten Arten deutlich hinter sich ließen (s. Tab. 23). In den Behandlungsvarianten, die zu gleich NH_4^+ -Gaben erhielten, lagen die Steigerungsraten unter NH_3 -Exposition zwischen 1,9 und 4,1 (!) und damit auch weit über denen in den Monokulturen. Analog zu den beiden anderen Arten spielte in der zweiten Vegetationsperiode die NH_4^+ -Versorgung auch bei *Brachypodium* eine geringere Rolle. Zwar war *Brachypodium* in den Mischkulturen aus drei Arten die einzige der untersuchten Arten mit

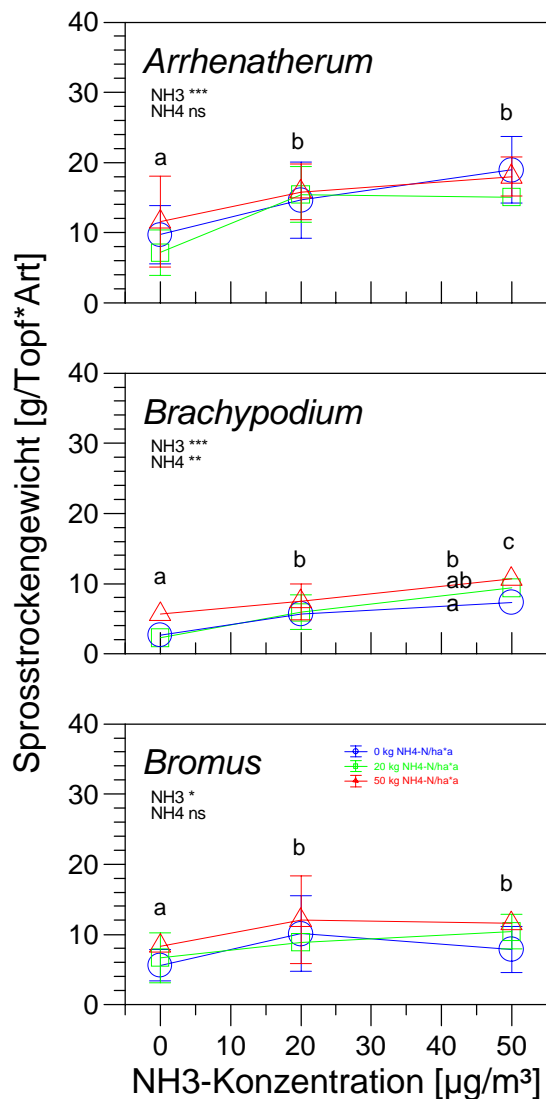


Abb. 76: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im zweiten Versuchsjahr (1996)

einer einheitlichen signifikanten Reaktion sowohl auf die NH_3 -Exposition als auch und auf NH_4^+ -Gaben (NH_4^+ : $p < 0,01$, a ab b [LSD-Test]). Die Steigerungsraten zeigten sich jedoch, anders als unter NH_3 -Exposition, wie bei den beiden anderen Arten gegenüber dem Vorjahr kaum verändert (s. Tab. 23).

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Auch im letzten Versuchsjahr glich keine der untersuchten Arten in ihren Reaktionen einer anderen und die Arten reagierten erneut etwas anders als in beiden vorangegangenen Jahren. Eine Konstanz in der Reaktionsweise hatte sich damit auch nach drei Jahren noch nicht eingestellt.

Analog zur Situation in den Monokulturen ergaben sich auch bei den Mischkulturen nur geringe Unterschiede in Art und Stärke der Reaktionen zwischen der Sprosstrockenmasse ohne oder mit der Biomasse unter 7 cm Schnitthöhe. Dies spricht dafür, dass ungeachtet der deutlichen artspezifischen Differenzen bezüglich der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse oder der Blattfläche (s. 3.2.1.10 und 3.2.2.2) und trotz der Wahl einer relativen hohen, für die Regeneration günstigen Schnitthöhe, die Behandlungseffekte auch in den ersten beiden Versuchsjahren weitgehend richtig erfasst werden konnten. Zugunsten einer besseren Vergleichbarkeit mit den Ergebnissen der Vorjahre, beziehen sich die nachfolgenden Ausführungen i.d.R. auf die Sprosstrockenmasse über 7 cm Höhe. Um die Entwicklung der untersuchten Arten im dritten Versuchsjahr jeweils besser in Relation zu der oder den konkurrierenden Art(en) setzen zu können, wurde die nachfolgende Darstellung nach Mischkulturen gegliedert.

Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Bromus*

Obwohl *Bromus* anders als in den Vorjahren in der dritten Vegetationsperiode in keiner der Mischkulturen aufgrund starker Standardabweichungen signifikante Effekte zeigte, konnte sich diese Art in den interspezifischen Konkurrenzsituationen besser behaupten, als es aufgrund der z.T. deutlich stagnierenden Reaktionen im zweiten Versuchsjahr zu erwarten gewesen wäre (Abb. 77 - 80).

Dies betraf vor allem die Mischkulturen mit *Arrhenatherum*, in dessen Nachbarschaft *Bromus* im dritten Jahr des Experimentes tendenziell sowohl unter NH_3 -Exposition als auch unter NH_4 -Deposition seine Sprosstrockenmasse deutlich steigern konnte. Die Zunahmen lagen dabei, analog zur Entwicklung in den Monokulturen, über den vergleichsweise schwachen Effekten der Vorjahre. Dies galt in erster Linie für die NH_3 -Exposition (Steigerungsraten in Relation zu den Kontrollen: 1,9 / 1,7 / 1,2 gegenüber 1,4 / 1,2 / 1,2 in der zweiten Vegetationsperiode) aber auch für die NH_4^+ -Deposition (1,8 / 1,1 / 1,2 im Vergleich zu 1996: 1,2 / 1,3 / 1,0) (s. Tab. 23 & 24). Die mit 90 bzw. 80 % größten Wachstumssteigerungen gegenüber den Kontrollen traten dabei in den Kulturen auf, die nur eine NH_4^+ -Form erhielten, d.h. es zeigten sich auch hier negative Interaktionen zwischen NH_4^+ und NH_3 .

Bei *Arrhenatherum* war in Konkurrenz mit *Bromus* ein weitgehend ähnliches Reaktionsmuster wie im Vorjahr zu beobachten, der Schwerpunkt der Förderung hatte sich in der dritten Vegetationsperiode aber wieder etwas von der Wirkung der NH_3 -Exposition zur NH_4^+ -Versorgung hin verschoben. So nahmen die NH_4^+ -Steigerungsraten deutlich zu (2,0 / 2,2 / 1,7 im Vergleich zu 1996: 1,5 / 1,3 / 1,2)

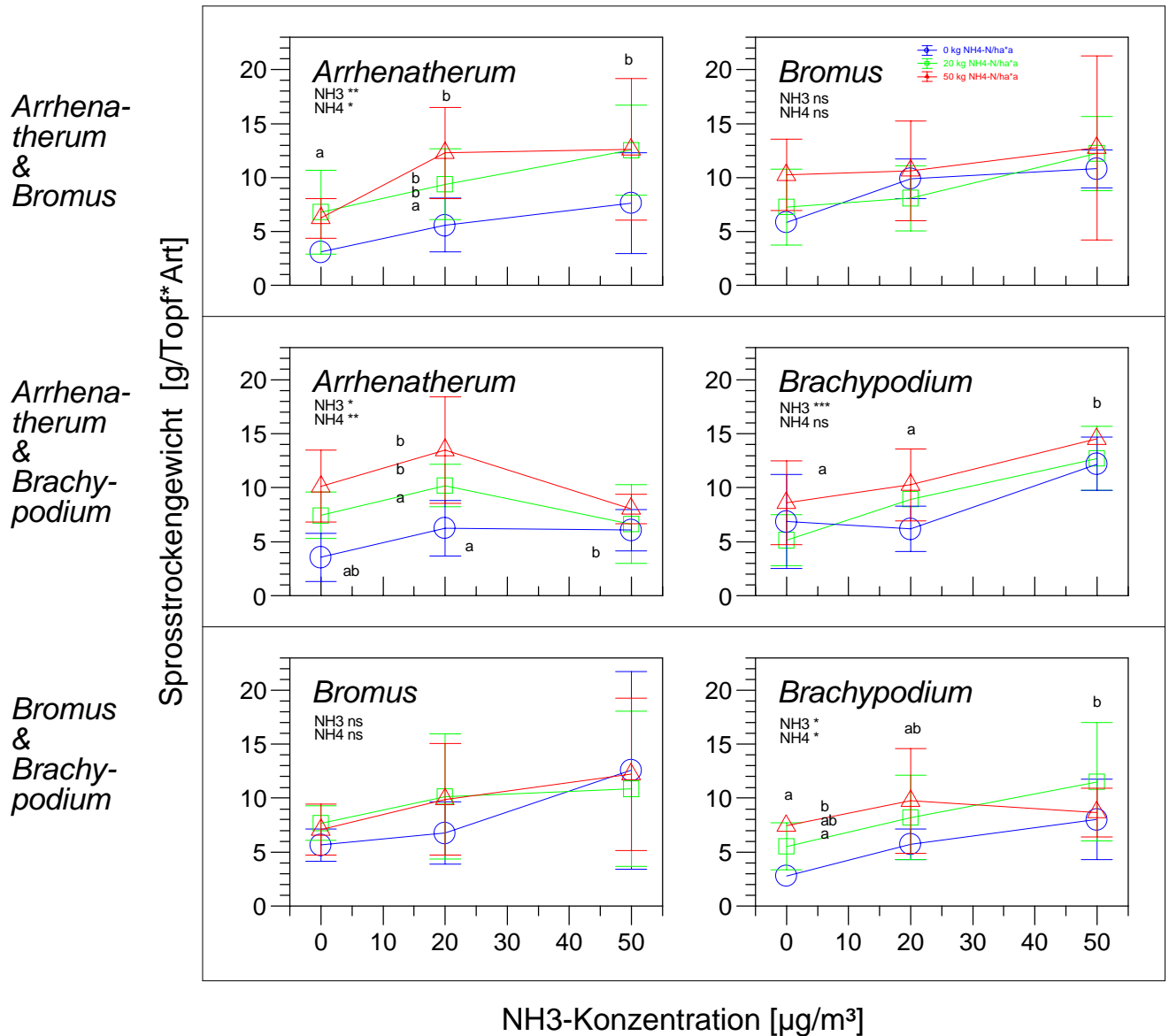


Abb. 77: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (über 7 cm) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)

während die NH₃-Steigerungsraten nahezu unverändert blieben oder etwas abnahmen (2,5 / 1,8 / 2,0 gegenüber 2,4 / 2,2 / 1,9 im Vorjahr). Die stärkere Wirkung der NH₄⁺-Deposition führte dazu, dass sich die verschiedenen Behandlungsvarianten in den meisten Fällen deutlicher als in den Vorjahren voneinander absetzten. In den Kulturen mit maximalen NH₄⁺-Gaben verstärkten sich jedoch die Interaktionen zwischen NH₄⁺-Versorgung und NH₃-Exposition - eine Erhöhung der NH₃-Konzentration führte hier nur noch zu einem geringen Wachstum der Sprosstrockenmasse. Unter maximalen NH₃-Konzentrationen lagen die Kulturen, die 20 bzw. 50 kg NH₄⁺ ha⁻¹ a⁻¹ erhielten, gleichauf (NH₃: hochsignifikant: P < 0.01, a b b [LSD-Test], NH₄⁺: signifikant: P < 0.05, a b b [LSD-Test]).

Bei einem Vergleich der Absolutwerte der von beiden Arten jeweils gebildeten Sprosstrockenmasse fällt auf, dass bei *Arrhenatherum* im letzten Versuchsjahr ungeachtet der deutlichen Behandlungseffekte das Sprosswachstum im Vergleich zum Vorjahr geringer wurde. In allen Behandlungsvarianten

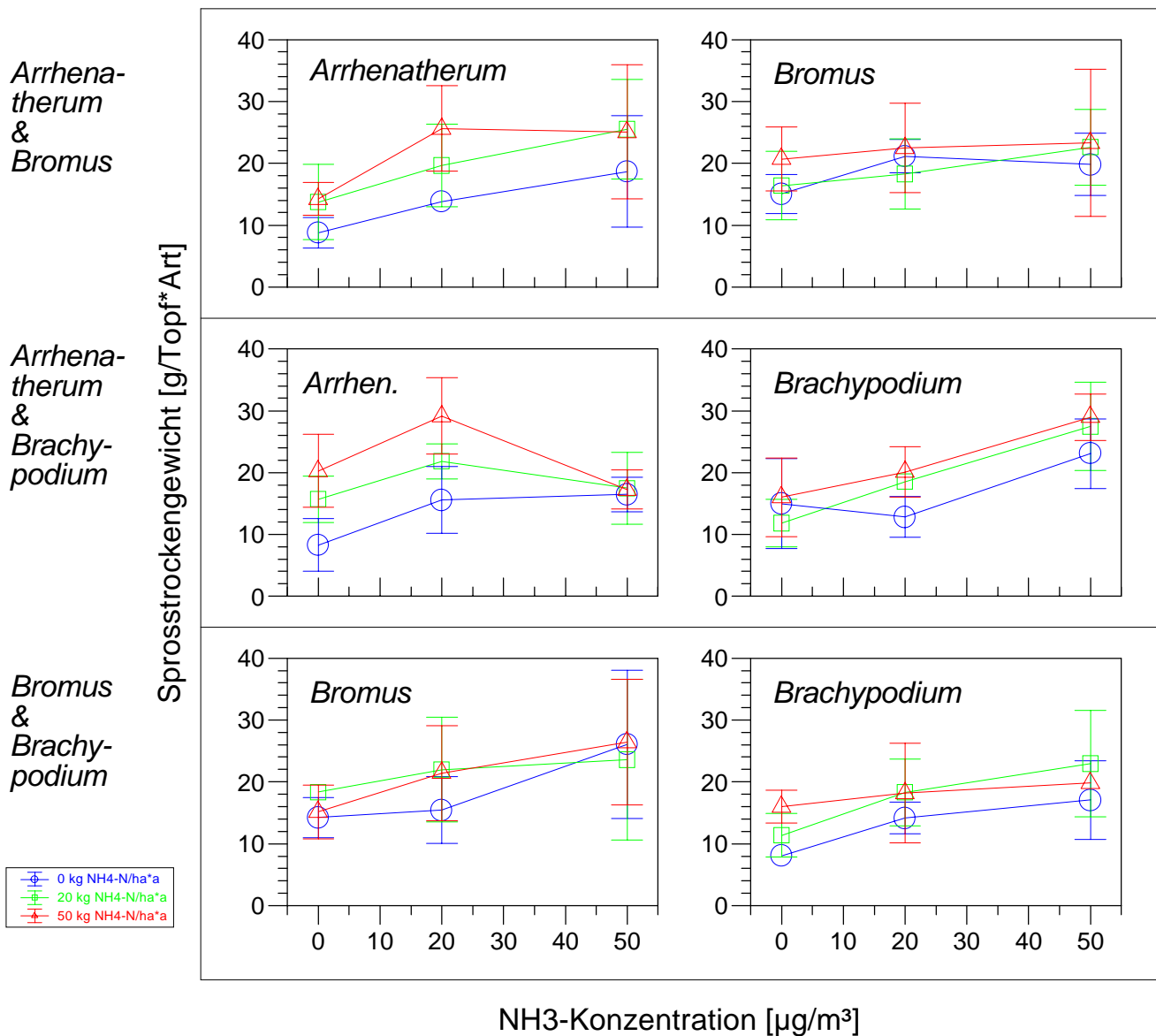


Abb. 78: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (ab Bodenoberfläche) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)

ten erreichte die von *Arrhenatherum* gebildete Biomasse nur mehr $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Ergebnisse des Vorjahres. Im Gegensatz dazu konnte *Bromus* das Niveau seiner Vorjahresergebnisse weitestgehend halten, nur in den Behandlungsvarianten, die kein $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot erhielten, lag es deutlich darunter.

Diese unterschiedliche Entwicklung bei *Arrhenatherum* und *Bromus* führte dazu, dass *Bromus* in der dritten Vegetationsperiode in den meisten Behandlungsvarianten eine größere Sprosstrockenmasse pro Topf bilden konnte. Wurde der Bereich unter 7 cm Höhe miteinbezogen, lag die Sprosstrockenmasse von *Arrhenatherum* lediglich in den Behandlungen mit maximalen NH_4^+ -Gaben bei gleichzeitiger NH_3 -Exposition über der von *Bromus* (Abb. 78). Im zweiten Versuchsjahr hatten die beiden Arten nur in den Kulturen ohne jede $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung etwa gleichauf gelegen, in allen anderen Varianten hatte *Arrhenatherum* deutlich mehr Biomasse gebildet als *Bromus*.

Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Brachypodium*

Auch in den Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Brachypodium* zeigte sich in der dritten Vegetationsperiode ein anderes Bild als im Vorjahr. Einen deutlichen Kontrast stellte besonders die Reaktion von *Arrhenatherum* dar, dessen Sprosstrockengewicht unter maximalen NH_3 -Konzentrationen massiv abnahm (Abb. 77).

In der dritten Vegetationsperiode bewirkten niedrige NH_3 -Konzentrationen etwas schwächere Wachstumsraten als im Vorjahr (ca. 30 - 75 %). Im deutlichen Kontrast zum Vorjahr standen aber die Reaktionen der Behandlungsvarianten, die sowohl maximalen NH_3 -Konzentrationen als auch einer erhöhten NH_4^+ -Deposition ausgesetzt waren. Dort fiel die Trockenmasse von *Arrhenatherum* wieder deutlich um 35 bzw. 40 % ab, mit der Folge, dass sich deren Biomasse nicht mehr signifikant von den Varianten ohne NH_3 -Exposition unterschied und die zuvor deutlich ausgebildeten Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten verschwanden (NH_3 signifikant $P < 0,05$, ab a b [LSD-Test], NH_4^+ hochsignifikant $P < 0,01$, a b b [LSD-Test]).

Die Differenzen zum zweiten Versuchsjahr zeigten sich auch bei einem Vergleich der Steigerungsraten (s. Tab. 20 & 21): die NH_3 -Steigerungsraten nahmen bei *Arrhenatherum* wie in den Monokulturen nach der positiven Entwicklung des Vorjahres wieder deutlich ab, in den Varianten, die zugleich NH_4^+ -Gaben erhielten, lag die Sprosstrockenmasse sogar erstmals während des dreijährigen Experimentes unter der Biomasse der Kontrollen (1996: 2,1 / 1,6 / 1,4 - 1997: 1,7 / 0,9 / 0,8). Gänzlich anders reagierte *Arrhenatherum* auf die NH_4^+ -Deposition. Hatte diese Art schon in der zweiten Vegetationsperiode deutlich stärker als zu Beginn des Versuches von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung profitiert, konnte sie dies im dritten Versuchsjahr noch einmal erheblich steigern (1996: 2,2 / 1,5 / 1,3 - 1997: 2,9 / 2,2 / 1,3).

Sowohl bei den NH_3 - als auch bei den NH_4^+ -Steigerungsraten ließen sich deutliche negative $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Interaktionen erkennen.

Die Reaktionen von *Brachypodium* auf die Behandlungen ähnelten denen des zweiten Versuchsjahres, jedoch führte ein tendenziell stärkerer Effekt der NH_4^+ -Versorgung dazu, dass sich die verschiedenen Behandlungsvarianten deutlicher voneinander absetzten. Wie im Vorjahr bewirkten erst maximale NH_3 -Konzentrationen ein von der NH_4^+ -Deposition unabhängiges deutliches Anwachsen der Sprosstrockenmasse (NH_3 hochsignifikant: $P < 0.001$, a b b [LSD-Test]).

Vergleicht man auch bei dieser Art die Steigerungsraten der letzten beiden Versuchsjahre, so zeigt sich, dass es *Brachypodium* im Gegensatz zu *Arrhenatherum* gelang, in der dritten Vegetationsperiode aus der NH_3 -Exposition einen ähnlichen Nutzen für sich zu ziehen wie im Jahr zuvor (1996: 1,9 / 2,5 / 2,7 - 1997: 1,8 / 2,5 / 1,7). Auch von erhöhten NH_4^+ -Gaben konnte *Brachypodium* etwas stärker profitieren als im Vorjahr (1996: 1,0 / 1,3 / 1,4 - 1997: 1,3 / 1,7 / 1,2). *Brachypodium* wurde damit im dritten Versuchsjahr von der NH_3 -Exposition stärker gefördert als *Arrhenatherum*, während von NH_4^+ -Gaben *Arrhenatherum* stärker profitieren konnte.

Insgesamt deutet die Reaktion der Arten darauf hin, dass *Brachypodium* von einem hohen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -

Angebot in der dritten Vegetationsperiode besser profitieren konnte als *Arrhenatherum* und unter diesen Bedingungen entsprechend konkurrenzkräftiger war.

Bei der Analyse der Absolutwerte der von beiden Arten jeweils gebildeten Sprosstrockenmasse fiel zudem auf, dass die von *Arrhenatherum* gebildete Biomasse wie in den Modellgemeinschaften mit *Bromus* auch in der Kombination mit *Brachypodium* nur mehr 1/3 bis 1/2 der Werte des Vorjahres erreichte, während auch hier die Halbtrockenrasenart das Niveau ihrer Vorjahresergebnisse weitgehend halten konnte.

Nachdem es in der zweiten Vegetationsperiode *Bromus* in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* am wenigsten gelang, von einer verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung zu profitieren, galt dies unter maximaler NH_3 -Exposition nunmehr für *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit *Brachypodium*.

Mischkulturen aus *Bromus* und *Brachypodium*

Geringere Unterschiede zum zweiten Versuchsjahr als in den beiden anderen Zweierkulturen zeigten sich in der Kombination von *Bromus* und *Brachypodium* (Abb. 77). Bei beiden Arten blieben die Reaktionsmuster hier weitgehend ähnlich, die Intensität der Behandlungseffekte entwickelte sich jedoch unterschiedlich.

So konnte *Bromus* etwas stärker als im Vorjahr von der NH_3 -Exposition profitieren (Steigerungsraten 1996: 2,0 / 1,5 / 1,5 - 1997: 2,2 / 1,4 / 1,7), allerdings waren diese Effekte im Gegensatz zum Vorjahr aufgrund größerer Abweichungen zwischen den Parallelen zum Zeitpunkt der Schlussernte nur mehr tendenziell. Dagegen blieb die Stärke der Reaktionen auf eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung im Vergleich zum Vorjahr nahezu unverändert auf einem relativ niedrigen Niveau (Steigerungsraten 1996: 1,4 / 1,4 / 1,1 - 1997: 1,3 / 1,5 / 1,0).

Eine umgekehrte Entwicklung ließ sich bei *Brachypodium* erkennen. Obwohl die Sprosstrockenmasse dieser Art auch in der dritten Vegetationsperiode wie im Jahr zuvor unter NH_3 -Exposition stärker zunahm als die Sprossbiomasse von *Bromus* ($P < 0,05$, a ab b (LSD-Test)), zeigte sich beim Vergleich der Steigerungsraten dieser Jahre in denjenigen Varianten, die zugleich NH_4^+ -Gaben erhielten, eine deutliche Abnahme der Förderungsintensität. Da zusätzlich die Behandlungsvarianten ohne NH_4^+ -Deposition stärker auf die NH_3 -Exposition reagierten als im Vorjahr, entwickelten sich bei *Brachypodium* analog zur Reaktion der Monokulturen negative Interaktionen zwischen NH_3 -Exposition und NH_4^+ -Deposition (Steigerungsraten 1996: 2,2 / 2,9 / 2,1 - 1997: 2,9 / 2,1 / 1,2).

Auch bei den NH_4^+ -Versorgungsstufen traten in der dritten Vegetationsperiode bei *Brachypodium* zwar negative Interaktionen auf, ungeachtet dessen konnte diese Art jedoch im Gegensatz zu *Bromus* insgesamt stärker von NH_4^+ -Gaben profitieren als im zweiten Versuchsjahr (Steigerungsraten 1996: 1,5 / 1,3 / 1,5 - 1997: 2,7 / 1,7 / 1,1). Anders als im Vorjahr lagen diese Raten auch deutlich über denen bei *Bromus* als konkurrierender Art ($P < 0,05$).

Brachypodium konnte demnach auch in Kombination mit *Bromus* deutlich besser sowohl von der NH_3 -Exposition als auch von der NH_4^+ -Deposition profitieren. Entsprechend verringerte sich der im zweiten

Versuchsjahr noch bestehende deutliche Abstand zwischen den Absolutwerten der von beiden Arten jeweils gebildeten Sprosstrockenmasse erheblich. Dies jedoch auf einem insgesamt reduzierten Niveau, da beide Arten im Vergleich zum Vorjahr in dieser Mischkultur eine um jeweils etwa 50 % verkleinerte Sprosstrockenmasse ausbildeten.

Mischkulturen aus drei Arten

Auch in den Mischkulturen aus drei Arten konnte *Brachypodium* wie schon in der zweiten Vegetationsperiode von allen drei Arten am deutlichsten von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot profitieren, aber auch *Bromus* reagierte in der Nachbarschaft von zwei weiteren Arten positiver als im Vorjahr. Im Gegensatz zu den beiden Halbtrockenrasenarten blieb die von *Arrhenatherum* gebildete Sprosstrockenmasse im dritten Versuchsjahr deutlich unter den Ergebnissen der Vorjahre. Auch waren die Behand

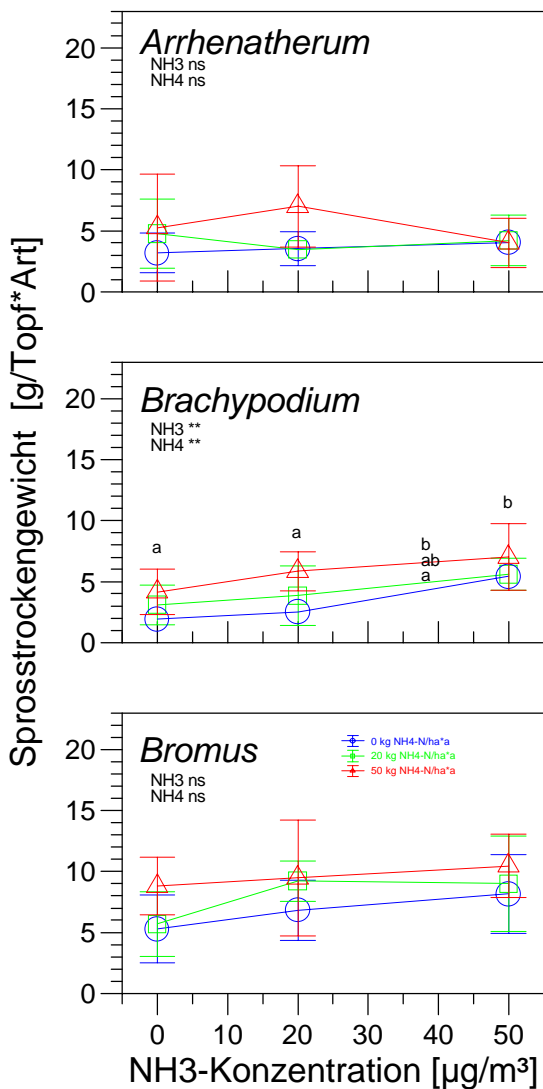


Abb. 79: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (über 7 cm) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)

lungseffekte auf das Sprosswachstum weiterhin von einer starken Uneinheitlichkeit geprägt (Abb. 79). In der aus allen drei untersuchten Arten zusammengesetzten Mischkultur reagierte nur *Brachypodium* signifikant auf die Behandlungen - sowohl auf die NH_3 -Exposition ($P < 0,01$) als auch auf die NH_4^+ -Deposition ($P < 0,01$). Die Wachstumsförderung unter NH_3 -Exposition wurde jedoch im Vergleich zum Vorjahr schwächer. So unterschieden sich die Varianten der NH_3 -Exposition nicht mehr wie im zweiten Versuchsjahr alle signifikant voneinander (1996: a b c [LSD-Test]) sondern jeweils nur mehr die Sprosstrockenmasse der Pflanzen, die maximalen NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren, von der aller anderen Pflanzen (a a b [LSD-Test]). Auch die Steigerungsraten unter NH_3 -Exposition (Tab. 23), die im Jahr zuvor noch zugenommen hatten, nahmen bei gleichzeitiger NH_4^+ -Deposition in der dritten Vegetationsperiode deutlich ab (1995: 2,0 / 1,7 / 0,8 - 1996: 2,5 / 4,1 / 1,9 - 1997: 2,8 / 1,8 / 1,7). Somit traten auch hier negative $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Interaktionen auf.

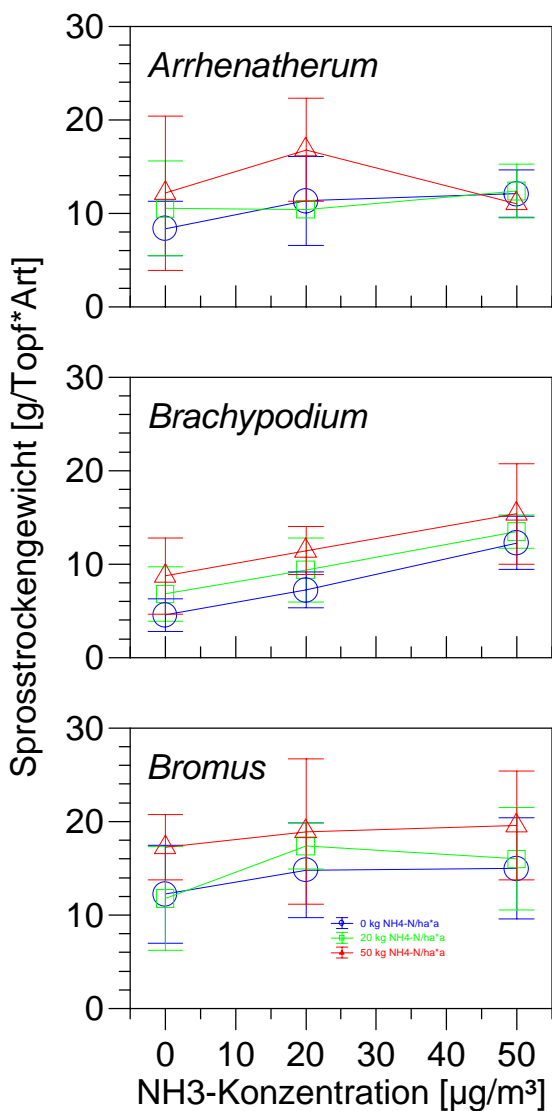


Abb. 80: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (ab Bodenoberfläche) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)

Nur relativ geringe Veränderungen gegenüber dem Vorjahr zeigten sich bei der NH_4^+ -Deposition (a ab b [LSD-Test]), die Varianten waren außer unter maximaler NH_3 -Exposition etwas stärker voneinander abgesetzt (Steigerungsraten: 1996: 2,1 / 1,3 / 1,5 - 1997: 2,2 / 2,3 / 1,3).

Die von *Brachypodium* gebildete Biomasse erreichte im dritten Versuchsjahr in fast allen Behandlungsvarianten wieder das Niveau des Vorjahres, nur bei den Pflanzen, die höchsten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren, lag es um etwa 1/3 darunter.

Wie schon in den vorangegangenen Versuchsjahren konnte *Brachypodium* in den Mischkulturen aus drei Arten sowohl von der NH_3 -Exposition als auch von der NH_4^+ -Deposition stärker profitieren als *Arrhenatherum* und *Bromus*.

Tab. 23: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter NH_3 -Exposition (Vergleich Mittelwert Kontrollen: $0 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$ gegenüber $50 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$) bei verschiedenen NH_4^+ -Depositionsraten in den Monokulturen und in den Mischkulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)

(**fett**: deutliche Abnahme, unterstrichen: deutliche Zunahme => Interaktionen $\text{NH}_3 / \text{NH}_4^+$)

Versuchsjahr	1995			1996			1997		
	0	20	50	0	20	50	0	20	50
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,4	1,3	1,2	2,3	2,1	2,2	1,9	1,7	1,3
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Bromus</i>	1,2	1,1	1,0	2,4	2,2	1,9	2,5	1,8	2,0
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Brachypodium</i>	1,4	1,7	1,4	2,1	1,6	1,4	1,7	0,9	0,8
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	1,1	1,4	1,1	2,0	2,1	1,6	1,3	0,9	0,8
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,2	1,1	1,0	1,4	1,7	1,6	1,8	1,5	1,3
<i>Bromus</i> mit <i>Arrhenatherum</i>	1,3	1,2	0,8	1,4	1,2	1,2	1,9	1,7	1,2
<i>Bromus</i> mit <i>Brachypodium</i>	1,1	1,1	1,3	2,0	1,5	1,5	2,2	1,4	1,7
<i>Bromus</i> mit <i>Arrhenatherum</i> und <i>Brachypodium</i>	1,3	1,0	0,9	1,4	1,6	1,4	1,5	1,6	1,2
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	1,0	1,6	0,9	2,8	1,7	1,5	2,4	2,1	1,7
<i>Brachypodium</i> mit <i>Arrhenatherum</i>	1,4	1,0	1,6	<u>1,9</u>	<u>2,5</u>	<u>2,7</u>	1,8	2,5	1,7
<i>Brachypodium</i> mit <i>Bromus</i>	0,9	2,0	1,1	2,2	2,9	2,1	2,9	2,1	1,2
<i>Brachypodium</i> mit <i>Arrhenatherum</i> und <i>Bromus</i>	2,0	1,7	0,8	2,5	4,1	1,9	2,8	1,8	1,7

Die Reaktionen von *Arrhenatherum* in den Mischkulturen aus drei Arten waren schon im ersten und zweiten Versuchsjahr von einer starken Uneinheitlichkeit geprägt. Dies setzte sich auch in der dritten Vegetationsperiode fort. Konnte *Arrhenatherum* in der zweiten Vegetationsperiode noch hochsignifikant von der NH₃-Exposition profitieren (P < 0,001), verschwanden diese positiven Effekte im dritten Versuchsjahr fast völlig, die Sprosstrockenmasse nahm bei maximaler NH₃-Exposition im Vergleich zu den Kontrollen in einigen Varianten sogar ab (Steigerungsraten: 1996: 2,0 / 2,1 / 1,6 - 1997: 1,3 / 0,9 / 0,8). Dagegen wurde *Arrhenatherum* von erhöhten NH₄⁺-Gaben stärker gefördert als in beiden vorangegangenen Jahren (Steigerungsraten: 1995: 1,1 / 1,3 / 1,2 - 1996: 1,2 / 1,1 / 1,0 - 1997: 1,7 / 2,0 / 1,0). Diese Effekte blieben jedoch tendenziell. Gleichzeitig traten auch hier negative NH₃/NH₄⁺-Interaktionen auf. Besonders auffällig war - ähnlich den Reaktionen in Kombination mit *Brachypodium* als

Tab. 24: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter NH₄⁺-Deposition (Vergleich Mittelwert Kontrollen: 0 kg ha⁻¹ a⁻¹ NH₄⁺ gegenüber 50 kg ha⁻¹ a⁻¹) bei verschiedenen NH₃-Konzentrationen der Umgebungsluft in den Monokulturen und in den Mischkulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)

(**fett**: Abnahme, unterstrichen: Zunahme => Interaktionen NH₃ / NH₄⁺)

Versuchsjahr	1995			1996			1997		
	NH ₃ (µg m ⁻³)			0	20	50	0	20	50
<i>Arrhenatherum</i> in Monokultur	1,8	1,7	1,6	1,5	1,6	1,4	2,0	1,6	1,3
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Bromus</i>	1,4	1,0	1,1	1,5	1,3	1,2	2,0	2,2	1,7
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Brachypodium</i>	1,3	1,0	1,3	2,2	1,5	1,3	2,9	2,2	1,3
<i>Arrhenatherum</i> mit <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	1,1	1,3	1,2	1,2	1,1	1,0	1,7	2,0	1,0
<i>Bromus</i> in Monokultur	1,1	1,6	1,0	1,1	1,3	1,2	1,6	1,5	1,2
<i>Bromus</i> mit <i>Arrhenatherum</i>	1,7	1,7	1,0	1,2	1,3	1,0	1,8	1,1	1,2
<i>Bromus</i> mit <i>Brachypodium</i>	<u>1,4</u>	<u>1,5</u>	<u>1,6</u>	1,4	1,4	1,1	1,3	1,5	1,0
<i>Bromus</i> mit <i>Arrhenatherum</i> und <i>Brachypodium</i>	1,4	1,2	1,0	1,5	1,2	1,5	1,7	1,4	1,3
<i>Brachypodium</i> in Monokultur	1,6	1,7	1,4	1,9	1,6	1,1	1,7	1,5	1,3
<i>Brachypodium</i> mit <i>Arrhenatherum</i>	0,9	1,2	1,1	<u>1,0</u>	<u>1,3</u>	<u>1,4</u>	1,3	1,7	1,2
<i>Brachypodium</i> mit <i>Bromus</i>	<u>1,1</u>	<u>1,2</u>	<u>1,3</u>	1,5	1,3	1,5	2,7	1,7	1,1
<i>Brachypodium</i> mit <i>Arrhenatherum</i> und <i>Bromus</i>	2,9	1,7	1,1	2,1	1,3	1,5	2,2	2,3	1,3

alleinigem Konkurrenten - der starke Abfall der Sprosstrockenmasse bei höchsten NH_4^+ -Gaben und gleichzeitig maximaler NH_3 -Exposition. Bei höchsten NH_3 -Konzentrationen verschwanden damit auch hier die zuvor teilweise vorhandenen Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten.

Bromus wurde in der dritten Vegetationsperiode etwas stärker als im Jahr zuvor von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung gefördert (Steigerungsraten: 1996: 1,5 / 1,2 / 1,5 - 1997: 1,7 / 1,4 / 1,3), die Reaktionen waren aber unter geringen NH_4^+ -Gaben etwas uneinheitlich und blieben daher auch im letzten Versuchsjahr nur tendenziell. Die Effekte der NH_3 -Exposition blieben etwa auf dem Niveau des Vorjahres (Steigerungsraten: 1996: 1,4 / 1,6 / 1,4 - 1997: 1,5 / 1,6 / 1,2), stärkere Unterschiede zwischen den Parallelen führten jedoch dazu, dass diese Reaktionen im Gegensatz zum Vorjahr ($P < 0,05$) nur mehr tendenziell waren. Bemerkenswert ist jedoch, dass *Bromus* anders als in den vorangehenden Jahren, stärker von der NH_3 -Exposition profitieren konnte als *Arrhenatherum*.

Betrachtet man die Absolutwerte der gebildeten Sprosstrockenmasse, zeigt sich, dass *Bromus* in den Mischkulturen aus drei Arten im dritten Versuchsjahr *Arrhenatherum*, der im ersten und zweiten Versuchsjahr in fast allen Behandlungsvarianten die meiste Biomasse aller drei Arten gebildet hatte, von der Spitze verdrängt hat. In der dritten Vegetationsperiode wurde bei maximalen NH_3 -Konzentrationen *Arrhenatherum* nunmehr auch von *Brachypodium* übertroffen.

Im Gegensatz zu den beiden Halbtrockenrasenarten blieben die Absolutwerte der von *Arrhenatherum* gebildeten Sprosstrockenmasse im dritten Versuchsjahr deutlich unter den Ergebnissen der Vorjahre. Unter NH_3 -Exposition wurde in den meisten Varianten nur mehr etwa 1/5 (!) der Sprossbiomasse des zweiten Jahres erreicht, in den Varianten ohne NH_3 -Exposition schwankten die Ergebnisse zwischen etwa 1/3 und dem gleichen Niveau des Vorjahres.

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten zeigten sich in jeder Mischkultur Effekte der Behandlungen auf die Sprosstrockenmasse. Die Stärke dieser Behandlungseffekte veränderte sich im Laufe der Expositionszeit ebenso wie die vornehmlich wirksame NH_y -Form. Auch wurden die Reaktionen bei allen drei Arten von der mitkultivierten Art beeinflusst.

Bromus

Als einzige Art steigerte *Bromus* im 1. Versuchsjahr sein Sprosstrockengewicht signifikant - als Reaktion auf NH_4^+ -Gaben in Mischkultur mit *Arrhenatherum* bzw. *Brachypodium*. Mit beiden Arten zusammen traten keine deutlichen Veränderungen auf.

Im 2. Versuchsjahr führte die NH_3 -Exposition in Nachbarschaft von *Brachypodium* (lineare Steigerungen) und mit beiden Arten zusammen (Sättigungseffekte bei hohen NH_3 -Konzentrationen) zu einem signifikanten Biomassezuwachs, neben *Arrhenatherum* zeigten sich dagegen nur geringe Steigerungen.

Im 3. Versuchsjahr führten die Behandlungen - besonders die NH_3 -Exposition - in allen Mischkulturen zu einer Zunahme der Biomasse, die Effekte waren jedoch nicht signifikant. In Mischkultur mit

Arrhenatherum oder *Brachypodium* lagen die Steigerungsraten sowohl unter NH_3 -Exposition als auch bei NH_4^+ -Gaben jedoch häufig über denen des Vorjahres.

Brachypodium

Nachdem im 1. Versuchsjahr keine einheitlichen Reaktionen zu erkennen waren, nahm im 2. Versuchsjahr die Sprosstrockenmasse von *Brachypodium* unter NH_3 -Exposition signifikant in allen drei Mischkulturen zu - lineare Steigerungen traten in Mischkultur mit *Bromus* und in Nachbarschaft mit *Arrhenatherum* und *Bromus* auf, in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* bewirkten erst maximale NH_3 -Konzentrationen deutliche Steigerungen der Sprossbiomasse. Signifikante NH_4^+ -Effekte traten nur in Mischkultur aus drei Arten auf.

Im 3. Versuchsjahr konnte *Brachypodium* als einzige Art in allen Mischkulturen seine Sprosstrockenmasse durch die Behandlungen signifikant steigern, in Nachbarschaft von *Bromus* und in der Kombination aus drei Arten durch beide NH_y -Formen, in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* nur unter NH_3 -Exposition.

Arrhenatherum

Auch bei *Arrhenatherum* waren im 1. Versuchsjahr keine einheitlichen Reaktionen zu erkennen.

Im 2. Versuchsjahr nahm die Sprosstrockenmasse unter NH_3 -Exposition signifikant in allen drei Mischkulturen zu, lineare Steigerungen traten aber nur in Nachbarschaft von *Bromus* auf, während sich in Konkurrenz mit *Brachypodium* bei hohen NH_3 -Konzentrationen deutliche Sättigungseffekte zeigten. Nur in Nachbarschaft von *Brachypodium* waren jedoch auch die Effekte einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung signifikant.

Im 3. Versuchsjahr profitierte *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit einer Art signifikant sowohl von erhöhten NH_3 -Konzentrationen als auch von NH_4^+ -Gaben - in Nachbarschaft von *Bromus* besonders von NH_3 , neben *Brachypodium* stärker von NH_4^+ . In Konkurrenz mit *Brachypodium* nahm die Biomasse bei einer Verbindung von hohen NH_3 -Konzentrationen und NH_4^+ -Gaben jedoch wieder stark ab. In den Mischkulturen aus drei Arten blieben die Behandlungseffekte bei *Arrhenatherum* im 3. Versuchsjahr tendenziell und uneinheitlich.

Wie in den Reinkulturen traten bei allen drei Arten auch in den Mischkulturen im Verlauf des Experimentes Interaktionen zwischen NH_3 und NH_4^+ auf: die abgeschwächte Wirkung erhöhter NH_3 -Konzentrationen bei verbessertem NH_4^+ -Angebot spiegelte sich in deutlich reduzierten Steigerungsraten wieder.

3.2.2.2 Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf in der dritten Vegetationsperiode (1997) - Vergleich der Reaktion der Arten in Monokultur und in Mischkultur

Um die vertikale Verteilung der Sprosstrockenmasse in den Monokulturen mit der in den unterschiedlichen Mischkulturen vergleichen und bewerten zu können, wurden zunächst (i) die Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verglichen, daran anschließend (ii) die Effekte der Behandlungen analysiert (Übersicht in Tab. 25).

Arrhenatherum

(i) Vergleicht man die Höhenverteilung der Kontrollen, fällt vor allem auf, dass bei *Arrhenatherum* der prozentuale Anteil der untersten Höhenstufe (0 - 7 cm) in den Mischkulturen etwa fünf Prozentpunkte über dem durchschnittlichen Anteil in Monokultur lag, lediglich in Nachbarschaft zu *Brachypodium* traten ähnliche Anteile auf (Abb. 81). Die darüber gelegene Fraktion (7 - 17 cm) war dagegen in allen

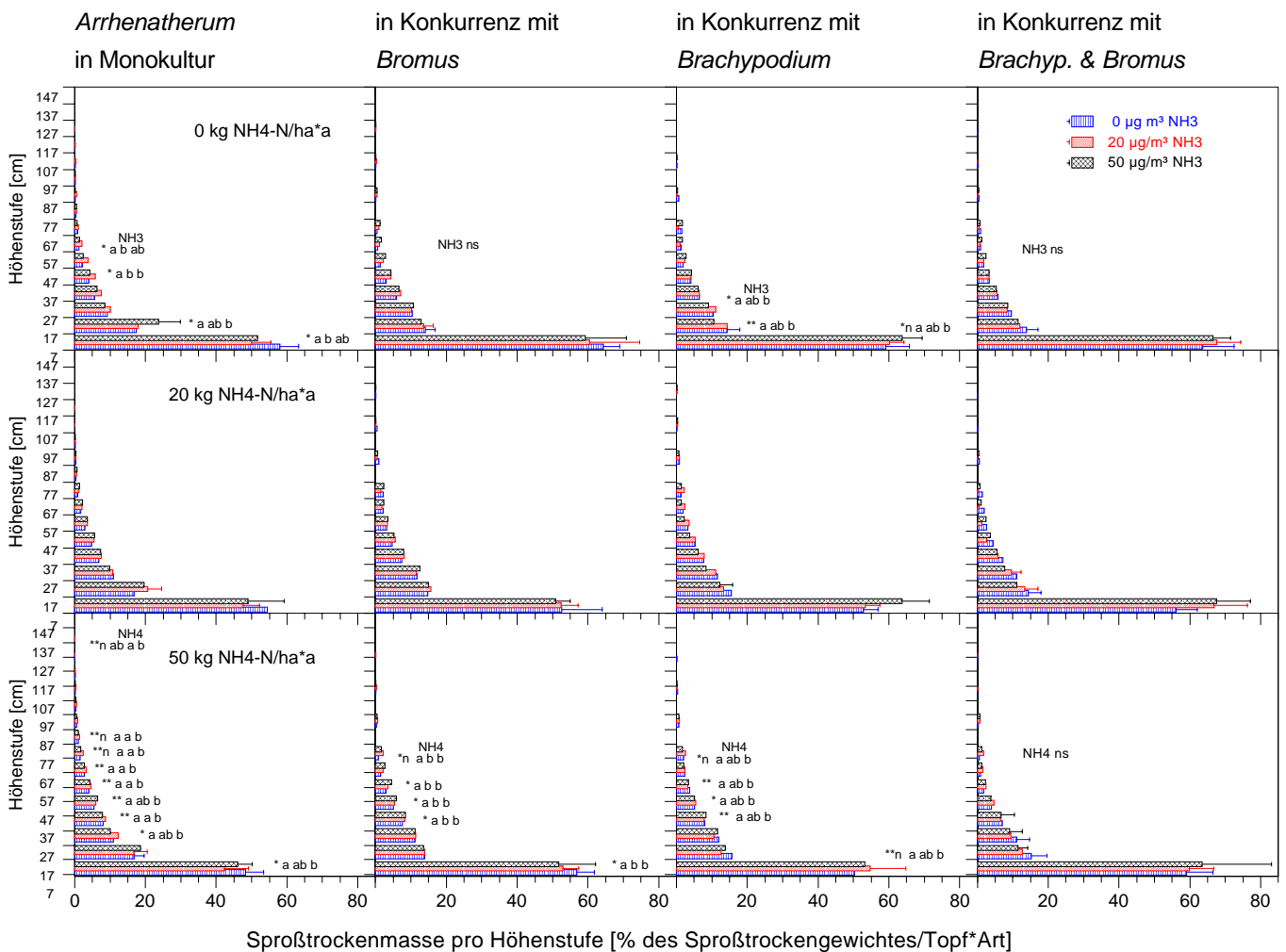


Abb. 81: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von *Arrhenatherum elatius* in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

Mischkulturen um etwa vier Prozentpunkte kleiner als in Monokultur. Weniger einheitlich fielen die Relationen in den übrigen Höhenstufen aus. Während in Konkurrenz mit *Brachypodium* die Anteile überwiegend über denen in Monokultur lagen, traf dies im Beisein von *Bromus* nur für die Fraktionen 17 - 27 und 27 - 37 cm zu, darüber waren die Anteile in Mischkultur niedriger. In den Mischkulturen aus drei Arten lagen die prozentualen Anteile fast aller Höhenstufen unter denen in Monokultur.

Der Vergleich der Kontrollen zeigte damit deutliche Unterschiede je nach konkurrierender Art. Während *Arrhenatherum* in Nachbarschaft zu *Brachypodium* eine günstigere vertikale Verteilung als in Monokultur aufwies mit einer ausgeprägten Verlagerung von Teilen seiner Biomasse nach oben, war dies in den beiden anderen Mischkulturen nicht der Fall. Dort war eine Vergrößerung der untersten Fraktion im Vergleich zu den Reinkulturen verbunden mit nur wenigen oder gar keinen Zuwächsen in den oberen Höhenstufen.

(ii) Analog zu den Reaktionen von *Arrhenatherum* in Monokultur traten auch in den Mischkulturen Effekte der NH_4^+ -Versorgung häufiger auf als solche der NH_3 -Exposition. Signifikante Veränderungen waren in den Mischkulturen jedoch bei beiden NH_y -Formen seltener, die Stärke der Behandlungseffekte blieb in Mischkultur meist hinter den Monokulturen zurück.

Erhöhte NH_4^+ -Gaben führten in allen drei Mischkulturen zu ähnlichen Reaktionen wie in Monokultur: während sich die unterste Fraktion (0 - 7 cm) um bis zu 12 Prozentpunkte verkleinerte ($P < 0.05$ in Nachbarschaft zu *Bromus*, $P < 0.01$ neben *Brachypodium*) legten die anderen Höhenstufen zu. Signifikante Effekte betrafen sowohl in Mischkultur mit *Bromus* als auch mit *Brachypodium* die Fraktionen 27 - 37 bis 57 - 67 cm. In den darüber gelegenen Höhenfraktionen traten nur in Konkurrenz mit *Brachypodium* tendenzielle Zuwächse auf. Ebenfalls nur tendenziell blieben positive Effekte der NH_4^+ -Versorgung bei *Arrhenatherum* auch in den Mischkulturen aus allen drei Arten. Sie waren dort auf die unteren Fraktionen 7 - 17 bis 37 - 47 cm beschränkt.

Deutlichere Unterschiede je nach Konkurrenzsituation zeigten sich bei den Effekten der NH_3 -Exposition. Während sich in Nachbarschaft zu *Bromus* das häufige, durch Abnahmen in der untersten und Zunahmen in den oberen Fraktionen geprägte Reaktionsmuster wiederholte, führten erhöhte NH_3 -Konzentrationen in den beiden anderen Mischkulturen zu einer Umkehrung dieses Musters. Die positiven Effekte einer verbesserter NH_4^+ -Versorgung auf die Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse von *Arrhenatherum* wurden dort unter NH_3 -Exposition konterkariert: der Anteil der untersten Fraktion (0 - 7 cm) vergrößerte sich um bis zu 12 Prozentpunkte ($P < 0.05$ neben *Brachypodium*, in Mischkultur mit *Bromus* und *Brachypodium* tendenziell), während die Anteile der darüber liegenden Höhenstufen schrumpften ($P < 0.01$ bzw. $P < 0.05$ in den Fraktionen 7 - 17 bzw. 17 - 27 cm in Mischkultur mit *Brachypodium*, in der Kultur aus drei Arten nur tendenziell) oder uneinheitliche Effekte zeigten.

Bromus

(i) Die prozentuale Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse war bei *Bromus* zwar sowohl in Mono- wie in Mischkultur mit einer stärkeren Konzentration in den unteren Fraktionen ungünstiger als die von *Arrhenatherum*, ein Vergleich von Rein- und Mischkulturen macht jedoch deutlich, dass *Bromus* in den

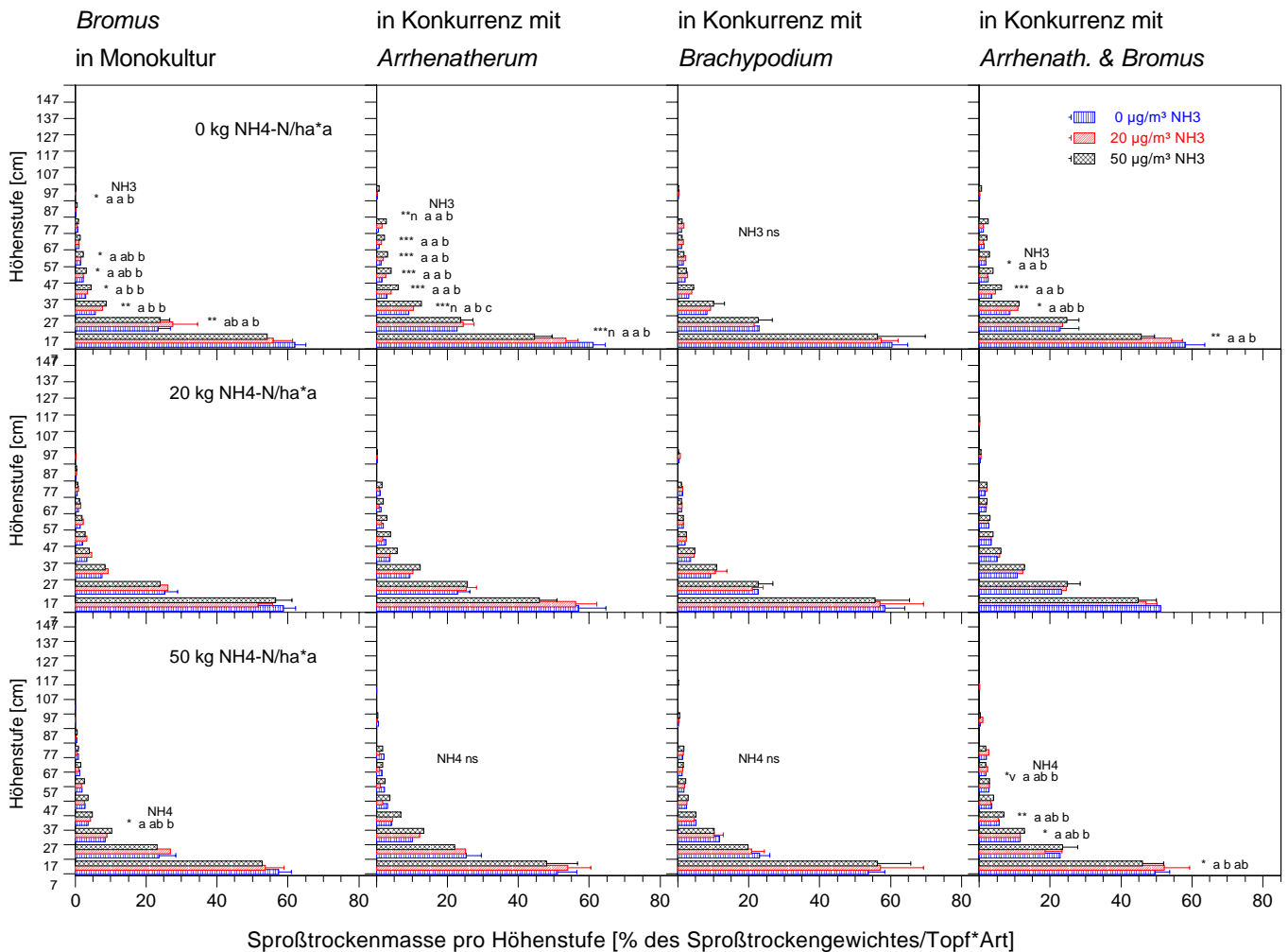


Abb. 82: Höhenverteilung der Sproßtrockenmasse in Prozent der Sproßtrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von *Bromus erectus* in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

(ii) Während bei *Arrhenatherum* die Veränderungen der vertikalen Höhenverteilung in erster Linie auf einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung beruhten, profitierte *Bromus* wie in den Monokulturen überwiegend von erhöhten NH_3 -Konzentrationen, nur in den Mischkulturen mit allen drei Arten hielten sich die Effekte beider NH_y -Formen die Waage. Dabei trat auch bei *Bromus* in allen Mischkulturen eine Verkleinerung der untersten Fraktion verbunden mit Zuwächsen in den darüber gelegenen Höhenstufen als häufigstes Reaktionsmuster auf. Am ausgeprägtesten war dies in Konkurrenz mit *Arrhenatherum*, wo die Stärke der NH_3 -Effekte über denen in Monokultur lag. Der prozentuale Anteil der untersten Fraktion (0 - 7 cm) nahm dort hochsignifikant um bis zu 17 Prozentpunkte ab ($P < 0.001$), die Höhenstufen 17 - 27 bis 67 - 77 cm im Gegenzug ebenfalls hochsignifikant um bis zu vier Prozentpunkte zu ($P < 0.001$ bzw. $P < 0.01$). Ähnliche Reaktionen waren auch in Nachbarschaft von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* zu beobachten. Dort verkleinerte sich der Anteil der untersten Fraktion hochsignifikant um bis zu 13 Prozentpunkte ($P < 0.01$), die anderen Fraktionen legten überwiegend ebenfalls stärker zu als in Monokultur, signifikante NH_3 -Effekte traten in den Fraktionen 17 - 27 bis 37 - 47 cm auf ($P < 0.05$ bzw. $P < 0.001$). Ein etwas abweichendes Bild zeigte sich in Konkurrenz mit *Brachypodium*. Dort nahm der prozentuale Anteil der zwei untersten Fraktionen ab, die Stärke der Veränderungen blieb mit

maximal vier Prozentpunkten jedoch hinter den Monokulturen zurück (max. acht). Dies galt auch für die positiven Effekte in den oberen Höhenstufen, die ebenfalls nur tendenziell blieben.

Von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung konnte *Bromus* in den aus allen drei Arten zusammengesetzten Mischkulturen am stärksten profitieren. Der Anteil der niedrigsten Fraktion nahm dort signifikant um bis zu neun Prozentpunkte ab ($P < 0.05$), der Anteil der Höhenstufen 17 - 27, 27 - 37 und 47 - 57 cm wuchs um bis zu drei Prozentpunkte ($P < 0.05$ bzw. $P < 0.01$). Die Stärke dieser Veränderungen lag in den meisten Fällen über denen in Monokultur. In den beiden anderen Mischkulturen zeigten sich keine signifikanten Veränderungen der Höhenverteilung durch die NH_4^+ -Versorgung. In Konkurrenz mit *Brachypodium* war nur eine geringe Höhenverlagerung zu beobachten, keine einheitlichen NH_4^+ -Effekte zeigten sich in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum*.

Brachypodium

(i) Noch ausgeprägter als bei *Bromus* war die Biomasse von *Brachypodium* sowohl in Rein- wie in Mischkultur in den unteren Fraktionen konzentriert. Auch bei dieser Art ließen sich jedoch deutliche Einflüsse auf die vertikale Verteilung sowohl durch die Konkurrenzsituation als auch die Behandlungen ausmachen.

So zeigte sich bei einem Vergleich der Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot, dass *Brachypodium* in Nachbarschaft von *Arrhenatherum* eine günstigere vertikale Verteilung erreichte als in Monokultur (Abb. 83). Der prozentuale Anteil der untersten Fraktion (0 - 7 cm) lag im Mittel etwa acht Prozentpunkte unter, die Anteile der darüber liegenden Stufen bis in eine Höhe von etwa 100 cm über denen in Monokultur. Ähnliche Effekte zeigten sich auch in den anderen Mischkulturen, waren dort jedoch schwächer. In den Mischkulturen aus drei Arten lag der Anteil der zwei untersten Fraktionen (0 - 7 und 7 - 17 cm) etwa drei Prozentpunkte unter denen in Monokultur, die anderen Höhenstufen konnten dagegen zulegen. Nur wenig konnte *Brachypodium* die vertikale Verteilung seiner Biomasse in Nachbarschaft von *Bromus* verbessern. Der Anteil der untersten Fraktion blieb hier in Relation zu den entsprechend behandelten Monokulturen etwa gleich, die Fraktionen 7 - 17 und 17 - 27 cm verkleinerten sich geringfügig, die darüber liegenden nahmen etwas zu.

(ii) Im Gegensatz zu den Monokulturen von *Brachypodium*, bei denen sowohl die NH_3 -Exposition als auch erhöhte NH_4^+ -Gaben positive Effekte auf die Höhenverteilung hatten, waren die Behandlungseffekte in den Mischkulturen je nach Zusammensetzung sehr unterschiedlich. Anders als bei *Arrhenatherum* und *Bromus* ließ sich bei *Brachypodium* dabei auch keine deutliche Dominanz einer NH_y -Form erkennen. Sowohl von NH_3 als auch von NH_4^+ konnte *Brachypodium* lediglich in Nachbarschaft zu *Bromus* profitieren. Erhöhte NH_3 -Konzentrationen bewirkten dort eine hochsignifikante Abnahme des prozentualen Anteils der Fraktion 7 - 17 cm um bis zu fünf Prozentpunkte ($P < 0.01$) während sich im Gegenzug der Anteil der Fraktion 27 - 37 cm ebenfalls signifikant um bis zu vier Prozentpunkte vergrößerte ($P < 0.05^v$). Die Effekte in den anderen Fraktionen blieben dagegen uneinheitlich oder schwach. Eine Erhöhung der NH_4^+ -Versorgung führte dagegen zu einer deutlichen Verkleinerung der untersten Fraktion (0 - 7 cm). Deren prozentualer Anteil an der Sprosstrockenmasse

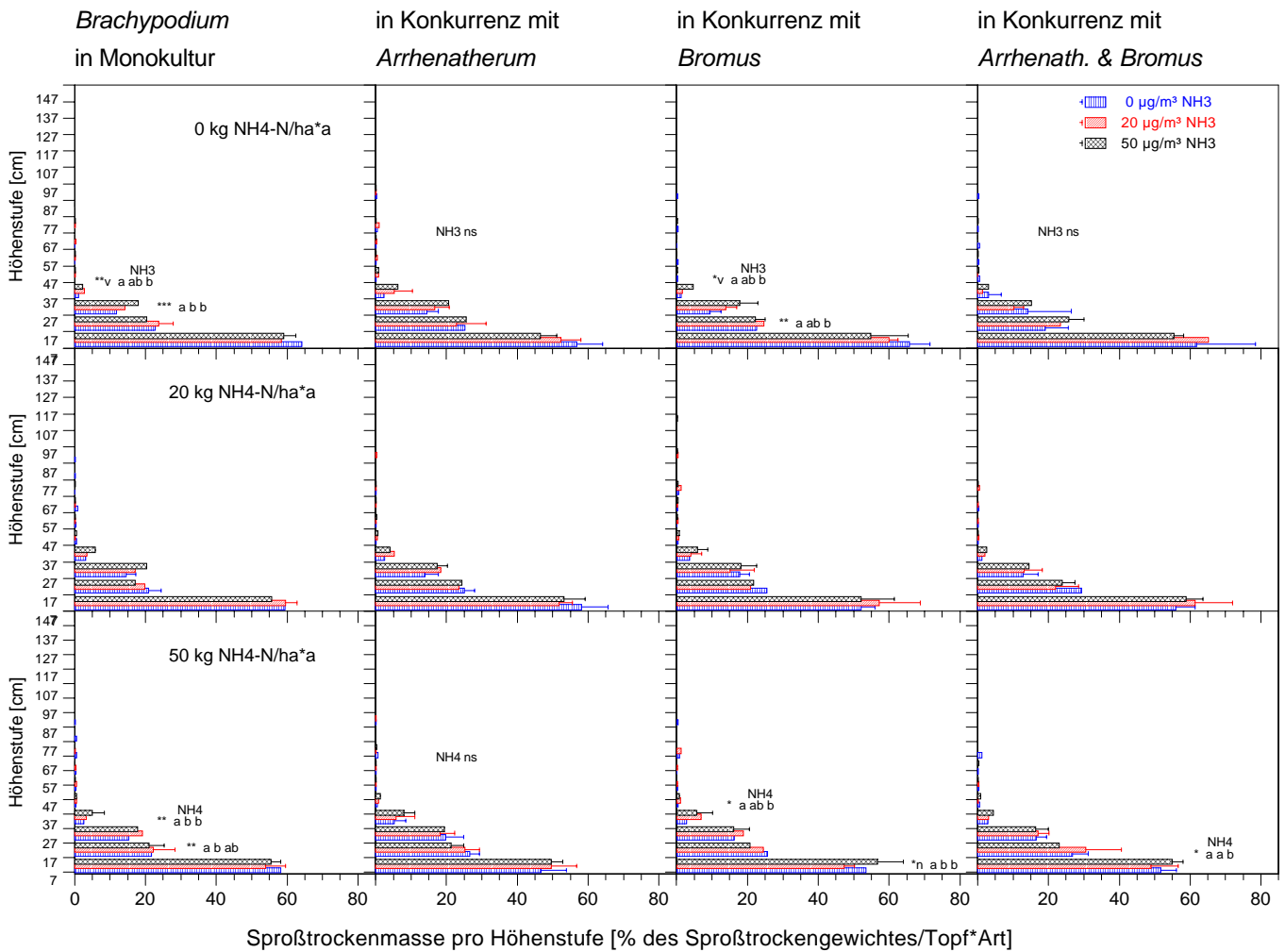


Abb. 83: Höhenverteilung der Sproßtrockenmasse in Prozent der Sproßtrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von *Brachypodium pinnatum* in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

nahm signifikant um bis zu 14 Prozentpunkte ab ($P < 0.05^{\text{n}}$). Durch NH_4^+ -Gaben am stärksten zulegen konnte *Brachypodium* wie schon unter NH_3 -Exposition in der Fraktion 27 - 37 cm. Deren Anteil vergrößerte sich signifikant um bis zu fünf Prozentpunkte ($P < 0.05$).

Im Vergleich zur Mischkultur mit *Bromus* profitierte *Brachypodium* in den beiden anderen Konkurrenzsituationen weniger von den Behandlungen. In den Kulturen aus drei Arten führte allein die NH_4^+ -Versorgung zu einer signifikanten Verkleinerung der untersten Fraktion um bis zu 16 Prozentpunkte ($P < 0.05$), alle anderen Effekte blieben ohne erkennbaren Trend. In Konkurrenz mit *Arrhenatherum* war die Wirkung beider NH_x -Formen uneinheitlich. Tendenziell positive Effekte der NH_3 -Exposition wie eine Verkleinerung der untersten Fraktion um bis zu 10 Prozentpunkte wurden durch die NH_4^+ -Versorgung z.T. wieder konterkariert. Damit zeigte sich auch bei *Brachypodium* ein sehr differenziertes Bild in Bezug auf die prozentuale Verteilung der Sproßtrockenmasse je nach Konkurrenzsituation und Behandlung.

Tab. 25: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf in der dritten Vegetationsperiode (1997) - Vergleich der Reaktion der Arten in Monokultur und in Mischkultur

Art	in Mischkultur mit	vertikale Verteilung in den Kontrollen ¹	Behandlungseffekte in den Mischkulturen ²	
			NH ₃	NH ₄ ⁺
<i>Arrhenatherum</i>	<i>Bromus</i>	-	+	+
	<i>Brachypodium</i>	+	-	+
	<i>Bromus</i> & <i>Brachypodium</i>	-	-	+
<i>Bromus</i>	<i>Arrhenatherum</i>	=	+	=
	<i>Brachypodium</i>	=	+	=
	<i>Arrhenatherum</i> & <i>Brachypodium</i>	+	+	+
<i>Brachypodium</i>	<i>Arrhenatherum</i>	+	=	=
	<i>Bromus</i>	+	+	+
	<i>Arrhenatherum</i> & <i>Bromus</i>	+	=	+

1: + vertikale Verteilung in Mischkultur günstiger als in Monokultur, - vertikale Verteilung in Mischkultur weniger günstig als in Monokultur, = keine deutlichen Unterschiede
2: + vertikale Verteilung in Mischkultur durch die Behandlung verbessert, - vertikale Verteilung in Mischkultur durch die Behandlung verschlechtert, = keine deutlichen oder uneinheitliche Veränderungen

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten wurde die vertikale Verteilung der Sprosstrockenmasse bereits durch die Art der Konkurrenz beeinflusst. In den Kontrollkulturen ohne ein erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot wies jedoch nur *Brachypodium* in allen drei Mischkulturen eine günstigere Höhenverteilung als in Reinkultur auf. Bei *Bromus* galt dies lediglich für die 3-Arten-Kulturen, dagegen zeigten sich in Konkurrenz mit einer weiteren Art keine Unterschiede. *Arrhenatherum* konnte neben *Brachypodium* seine Höhenverteilung im Vergleich zu den Monokulturen optimieren, während diese in den anderen Mischkulturen durch eine stärkere Konzentration der Biomasse nahe der Bodenoberfläche ungünstiger als in Reinkultur war.

Starke Unterschiede je nach konkurrierender Art zeigten sich auch bei den Effekten eines erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebotes.

Nur bei *Arrhenatherum* führten NH₄⁺-Gaben in allen drei Mischkulturen zu einer verbesserten vertikalen Verteilung der Sprossbiomasse, ein zusätzlicher Effekt der NH₃-Exposition trat aber nur in Konkurrenz mit *Bromus* auf. In den anderen Mischkulturen führten erhöhte NH₃-Konzentrationen bei *Arrhenatherum* sogar zu einer verschlechterten Höhenverteilung.

Bromus konnte in allen interspezifischen Konkurrenzsituationen von der NH₃-Exposition profitieren, während NH₄⁺-Gaben zusätzlich nur in den 3-Arten-Kulturen ebenfalls eine günstigere Höhenverteilung

lung bewirkten. In den anderen Mischkulturen hatte die NH_4^+ -Versorgung keinen Einfluss auf die vertikale Verteilung der Sprossbiomasse.

Bei *Brachypodium* wurde die Höhenverteilung in Konkurrenz mit *Bromus* durch beide NH_y -Formen verbessert, während neben *Arrhenatherum* keine Veränderungen auftraten. In den 3-Arten-Kulturen hatten nur NH_4^+ -Gaben einen günstigen Einfluss auf die vertikale Verteilung, die NH_3 -Exposition zeigte keinen Effekt.

3.2.2.3 Vergleich der prozentualen Anteile verschiedener Pflanzenteile am Sprosstrockengewicht in Mono- und Mischkultur der zweiten Vegetationsperiode (1996)

Um zu analysieren, wie die Konkurrenzsituation das Allokationsverhalten innerhalb des Sprosses beeinflusste und welche Effekte von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot ausgingen, wurde die prozentuale Zusammensetzung der Sprosstrockenmasse (über sieben cm Schnitthöhe) in Rein- und Mischkultur am Beispiel der zweiten Vegetationsperiode verglichen (Abb. 84 - 86). Wünschenswert wäre die Einbeziehung der unterirdischen Biomasse in die Analyse gewesen, diese konnte jedoch in den Mischkulturen nicht ermittelt werden (s. 2.6.1.2.3).

Bei allen drei untersuchten Arten ließen sich Einflüsse der Konkurrenzsituation auf die prozentuale Zusammensetzung der oberirdischen Biomasse ausmachen. Die Veränderungen fielen jedoch je nach interspezifischer Konkurrenzsituation sehr unterschiedlich aus (s. Tab. 26).

Unter den drei untersuchten Arten traten bei *Brachypodium* die einheitlichsten Effekte auf. Nur bei dieser Art waren die Differenzen zwischen den Anteilen in Mono- und Mischkultur zumindest in einigen Behandlungsvarianten signifikant. Sowohl in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum* als auch in den Mischkulturen mit drei Arten investierte *Brachypodium* stärker als in Monokultur in die Bildung von Blättern (Abb. 84). Signifikant war dieser Effekt mit Steigerungen von ca. 15 (neben *Arrhenatherum*) bzw. 20 Prozentpunkten (neben *Arrhenatherum* und *Bromus*) jedoch erst in den Behandlungsvarianten mit (ausschließlich) maximaler NH_3 -Exposition ($P < 0.01$, a bc ac b [LSD-Test: Monokultur, 1., 2., 3. Mischkultur]). Dies galt auch für den Anteil seneszenten Blätter (Abb. 85), der in allen drei Mischkulturen gegenüber den Monokulturen um etwa 10 Prozentpunkte signifikant erniedrigt war ($P < 0.01$, a bc b bc [LSD-Test]). Bei den Mischkulturen, an denen *Arrhenatherum* beteiligt war, ließ sich auch bei den Stängeln ein abnehmender Trend ausmachen (Abb. 86, Tab. 26), obgleich deren Anteil in den Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zunächst um etwa fünf Prozentpunkte zunahm. Diese Steigerung war im Vergleich zwischen Reinkultur und Mischkultur mit *Arrhenatherum* sogar signifikant ($P < 0.05^y$, a bc ac ac [LSD-Test]). Während *Brachypodium* damit in beiden Mischkulturen mit *Arrhenatherum* die Allokation unter interspezifischer Konkurrenz zum Teil deutlich veränderte, mit stärkeren Investitionen in die Blattspreiten und geringeren in die Stängel, blieb die Entwicklung aller drei Chargen in Nachbarschaft zu *Bromus* ohne einheitlichen Trend.

War damit bei *Brachypodium* das Allokationsverhalten bereits durch die jeweilige Konkurrenzsituation

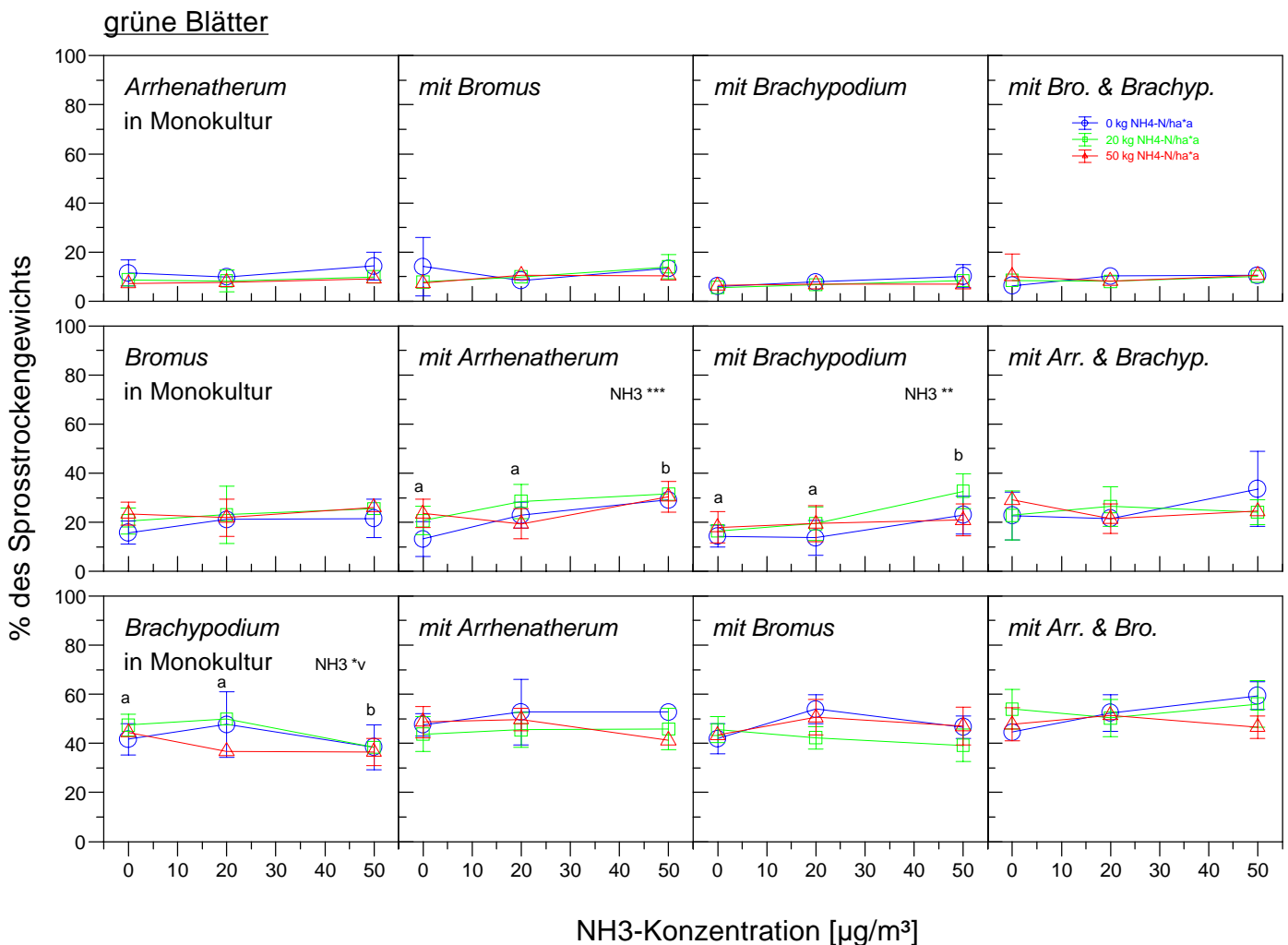


Abb. 84: Prozentuale Anteile der zum Erntezeitpunkt grünen Blattspreiten am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)

beeinflusst, so galt dies in noch ausgeprägterem Maße für die beiden anderen untersuchten Arten, obgleich die absoluten Veränderungen zwischen Rein- und Mischkultur gegenüber *Brachypodium* meist geringer waren. So verlagerte *Arrhenatherum* in Nachbarschaft zu *Brachypodium* je nach Behandlung zwischen einem und fünf Prozentpunkten weniger Biomasse in die Blätter als in Monokultur, in den beiden anderen Mischkulturen ließ sich aber kein einheitlicher Trend erkennen. Beim prozentualen Anteil der Stängel überwogen in Konkurrenz mit *Bromus* negative Tendenzen (mit Abnahmen um bis zu 10 Prozentpunkten), während die Entwicklung in den anderen Mischkulturen uneinheitlich blieb. Dagegen wuchs bei *Arrhenatherum* der Anteil der zum Erntezeitpunkt seneszenten Blätter gegenüber den Monokulturen sowohl in Nachbarschaft von *Bromus* als auch von *Brachypodium* um etwa fünf Prozentpunkte, jedoch nicht in Nachbarschaft beider Arten. Im Gegensatz zu *Brachypodium* waren damit bei *Arrhenatherum* in keiner der Mischkulturen positive Veränderungen der Allokation in zum Schnittzeitpunkt lebende Organe zu verzeichnen, zumindest in Konkurrenz mit *Bromus* deutete jedoch die Verkleinerung des Stängelanteils in Verbindung mit dem Anwachsen des Anteils seneszenten Blätter auf positive Verschiebungen zugunsten der assimilierenden Blattfläche zu einem früheren Zeitpunkt der Vegetationsperiode hin.

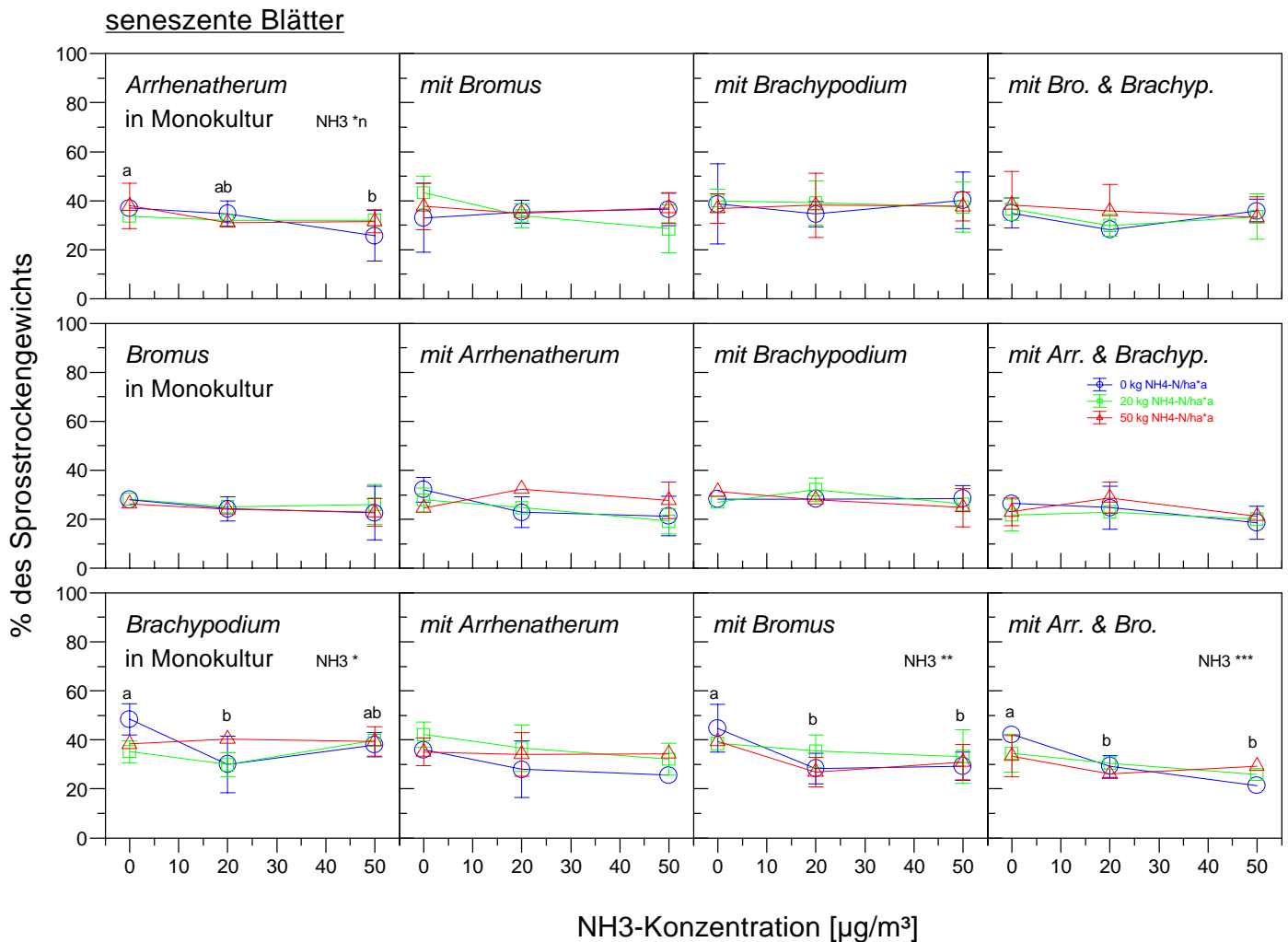


Abb. 85: Prozentuale Anteile der zum Erntezeitpunkt seneszenten Blattspreiten am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)

Bromus konnte dagegen analog zu den Reaktionen von *Brachypodium* in beiden Mischkulturen mit *Arrhenatherum* den prozentualen Anteil der grünen Blattspreiten gegenüber den Monokulturen um etwa drei Prozentpunkte vergrößern, in alleiniger Konkurrenz mit *Arrhenatherum* auf Kosten der Allokation in die Stängel, im Beisein von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* verkleinerte sich der Anteil der seneszenten Blätter. In Konkurrenz mit *Brachypodium* trat jedoch eine ähnliche Entwicklung wie bei *Arrhenatherum* ein. Hier verschoben sich im Vergleich zu den Monokulturen die Anteile zwischen den zum Zeitpunkt der Ernte grünen bzw. seneszenten Blättern zugunsten der letzteren um etwa drei Prozentpunkte.

Eine verbesserte NH₃/NH₄⁺-Versorgung führte wie schon in den Monokulturen (s. 3.2.1.12) auch unter interspezifischer Konkurrenz bei *Brachypodium* am häufigsten zu signifikanten Veränderungen der Zusammensetzung der Sprosstrockenmasse. So nahm unter NH₃-Exposition der prozentuale Anteil der Stängel bei *Brachypodium* (Abb. 86) in allen drei Mischkulturen zu (mit *Arrhenatherum*: P < 0.001^y, a a b [LSD-Test], mit *Bromus*: P < 0.001ⁿ, a b b, mit *Arrhenatherum* und *Bromus*: P < 0.01, a b b). Erhöhte NH₄⁺-Gaben bewirkten nur in den Mischkulturen aus drei Arten ein signifikantes Anwachsen

Stängel (incl. Rispen bzw. Ähren, ohne Karyopsen)

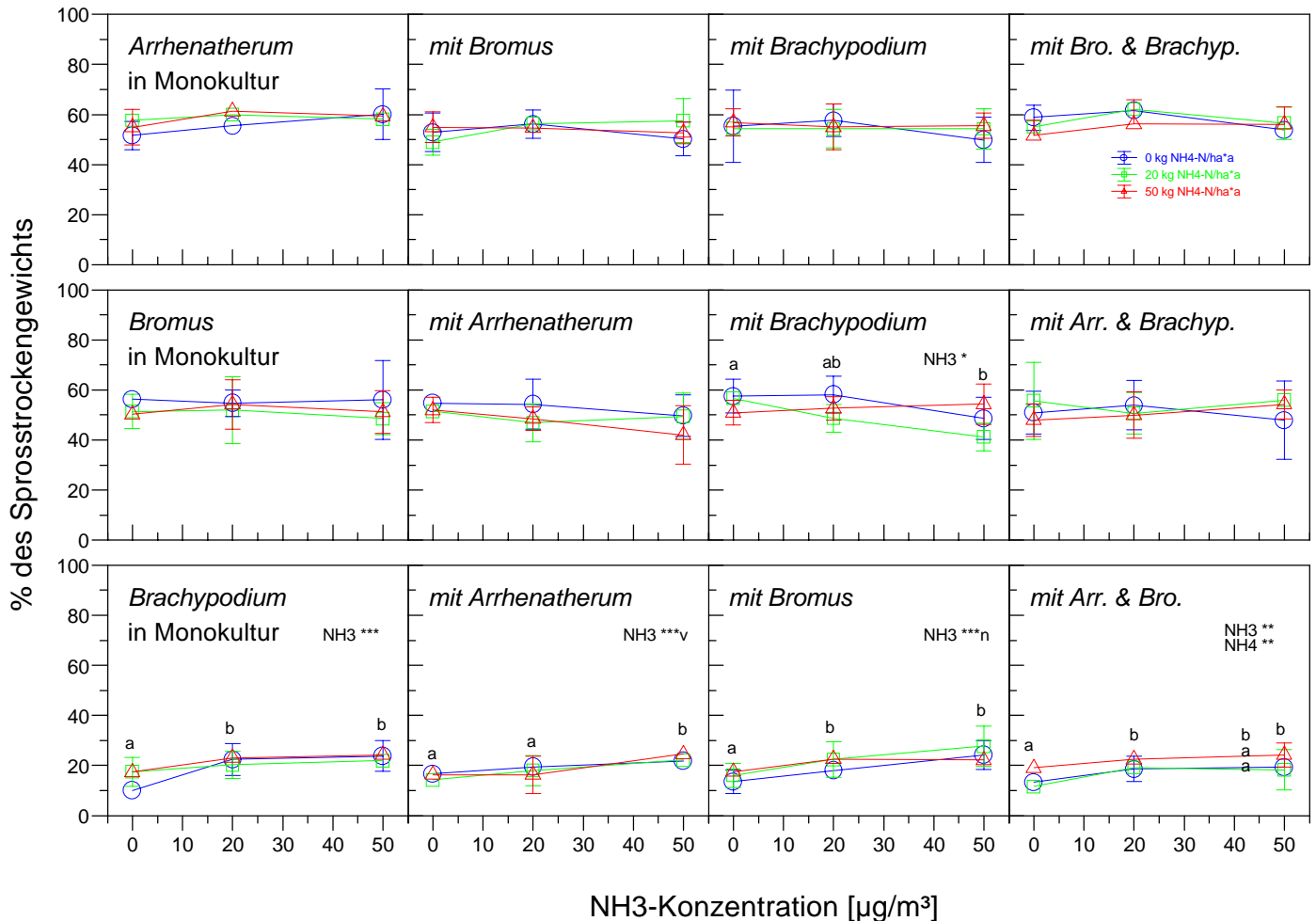


Abb. 86: Prozentuale Anteile der Stängel am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)

des Stängelanteils von *Brachypodium* ($P < 0.01$, a a b). Im Gegenzug nahm analog zur Reaktion in den Monokulturen der Anteil der zum Schnittzeitpunkt seneszenten Blätter unter NH_3 -Exposition ebenfalls in allen drei Mischkulturen ab, signifikant in Nachbarschaft zu *Bromus* ($P < 0.01$, a b b) und in den Mischkulturen aus drei Arten ($P < 0.001$, a b b), tendenziell neben *Arrhenatherum*. Im Kontrast zu den Monokulturen veränderte sich bei *Brachypodium* der Anteil der grünen Blattspreiten unter interspezifischer Konkurrenz nur sehr uneinheitlich. Tendenzuelle Abnahmen bei einem gleichzeitig erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zeigten sich nur in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum*.

Bromus reagierte in Mischkultur deutlich stärker als in Reinkultur auf die Behandlungen mit einem veränderten Allokationsverhalten. Unter NH_3 -Exposition nahm bei *Bromus* der Anteil der grünen Blattspreiten in Konkurrenz mit einer Art signifikant zu (mit *Arrhenatherum*: $P < 0.001$, a a b; mit *Brachypodium*: $P < 0.01$, a a b), in Monokultur waren nur tendenzielle Steigerungen aufgetreten. Uneinheitlich blieben die Reaktionen in Nachbarschaft zu zwei Arten. Die Allokationsverschiebung zugunsten der grünen Blätter erfolgte überwiegend auf Kosten der Stängel, in geringerem Maße verkleinerte sich auch der Anteil der seneszenten Blätter. So nahm in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* (tendenziell) und in Nachbarschaft zu *Brachypodium* ($P < 0.05$, a ab b) mit steigenden NH_3 -Konzent-

trationen in der Umgebungsluft der Anteil der Stängel an der Sprossrockenmasse deutlich a b. In Mischkultur mit beiden Arten blieb die Entwicklung des Stängelanteils erneut ohne einheitlichen Trend. Wie schon erwähnt verkleinerte sich unter NH₃-Exposition in allen Mischkulturen, den Behandlungseffekten in den Monokulturen ähnelnd, auch der Anteil der seneszenten Blätter.

Im Vergleich zu den beiden Halbtrockenrasenarten war das Allokationsverhalten bei *Arrhenatherum* wie in Reinkultur so auch in den Mischkulturen von einer größeren Kontinuität geprägt. Dies betraf besonders den Anteil der Stängel am Sprossrockengewicht, der sich bei einem erhöhtem NH₃/NH₄⁺-Angebot kaum veränderte. Ähnlich wie in Monokultur investierte *Arrhenatherum* auch in den Mischkulturen unter NH₃-Exposition etwas mehr in die grünen Blattspreiten, die Veränderungen blieben aber in allen Fällen unter fünf Prozentpunkten. Der Anteil der seneszenten Blätter hatte sich in Reinkultur bei einem erhöhten NH₃-Angebot signifikant um bis zu 10 Prozentpunkte verkleinert (s. 3.2.1.12), in den Mischkulturen ließen sich dagegen nur geringe oder uneinheitliche Behandlungseffekte auf den Anteil seneszenten Blätter erkennen.

Tab. 26: Übersicht der Allokationsveränderungen im Spross zwischen Mono- und Mischkulturen, zweites Versuchsjahr (1996)
 +: Zunahme des prozentualen Anteils im Vergleich zu den entsprechend behandelten Monokulturen,
 -: Abnahme, +/-: keine einheitlichen Veränderungen.

		prozentuale Anteile von		
		Blattspreiten		Stängeln
		grünen	seneszenten	
<i>Arrhenatherum</i> mit	<i>Bromus</i>	+/-	+	-
	<i>Brachypodium</i>	-	+	+/-
	<i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	+/-	+/-	+/-
<i>Bromus</i> mit	<i>Arrhenatherum</i>	+	+/-	-
	<i>Brachypodium</i>	-	+	+/-
	<i>Arrhenatherum</i> und <i>Brachypodium</i>	+	-	+/-
<i>Brachypodium</i> mit	<i>Arrhenatherum</i>	+	+/-	-
	<i>Bromus</i>	+/-	+/-	+/-
	<i>Arrhenatherum</i> und <i>Bromus</i>	+	-	-

Zusammenfassung

Bei allen drei Arten beeinflussten so wohl die interspezifische Konkurrenzsituation als auch das NH₃/NH₄⁺-Angebot die Allokation innerhalb des Sprosses.

Brachypodium und *Bromus* investierten in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* mehr in die grünen Blattspreiten und weniger in die Stängel als in Reinkultur. Keine deutlichen Veränderungen zeigten sich in Konkurrenz mit der jeweils anderen Halbtrockenrasenart. Bei *Arrhenatherum* verkleinerte sich in Konkurrenz mit *Brachypodium* der Anteil der grünen Blattspreiten gegenüber der Reinkultur, neben

Bromus nahm der Anteil der Stängel ab, in beiden Fällen jeweils zugunsten des Anteils seneszenten Blätter.

Reaktionen auf das NH_3 -Angebot waren v.a. auf die NH_3 -Exposition zurückzuführen. *Brachypodium* investierte in allen Mischkulturen mehr in die Stängel und wenig er in die seneszenten Blätter, der prozentuale Anteil der grünen Blattspreiten veränderte sich kaum. Deren Anteil nahm bei *Bromus* in Konkurrenz mit einer weiteren Art auf Kosten der Stängel zu. Bei *Arrhenatherum* wuchs der Anteil der grünen Blattspreiten nur wenig an, bei Stängeln und seneszenten Blättern zeigten sich kaum Veränderungen.

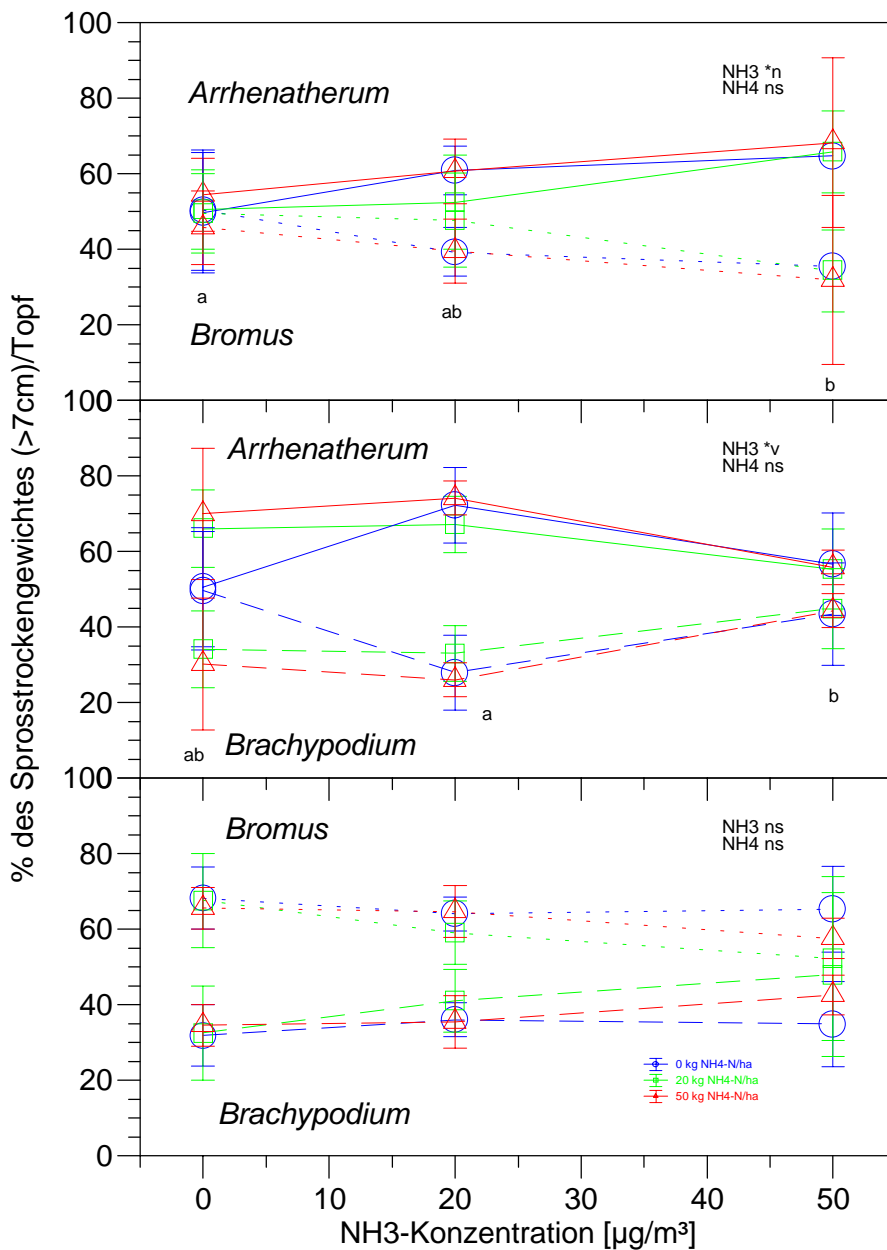


Abb. 87: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprossstrogenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)

3.2.2.4 Prozentuale Anteile der Arten an der oberirdischen Biomasse in den Mischkulturen

Erste Vegetationsperiode (1995)

Zum Zeitpunkt der ersten Ernte dominierte *Arrhenatherum* als am schnellsten wachsende Art mit weitem Abstand die Mischkulturen. Sowohl in Kombination mit *Bromus* als auch neben *Brachypodium* bildete *Arrhenatherum* zwischen 70 und 80 % der geernteten Biomasse pro Topf (Abb. 87). Ähnliches galt auch für die Kulturen aus drei Arten, in denen etwa 70 % der Trockenmasse *Arrhenatherum* zuzuordnen war, *Bromus* etwa 20 % und *Brachypodium* ca. 10 % erreichten (Abb. 88). In den aus *Bromus* und *Brachypodium* gebildeten Kulturen fiel der Anteil beider Arten etwa gleich groß aus.

Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot hatte im ersten Versuchsjahr nur einen relativ geringen Einfluss auf die Zusammensetzung der Mischkulturen. In keiner der Kombinationen zeigten sich signifikante Effekte, geringe Veränderungen waren in den meisten Fällen ohne einheitliche Tendenz. Bemerkenswert war jedoch, dass *Arrhenatherum* in Nachbarschaft von *Brachypodium* stärker von einem erhöhten NH_4^+ -Angebot profitieren konnte, sein Anteil wuchs um bis zu 10 %. Der umgekehrte Fall trat in den Kulturen aus drei Arten auf. Dort musste *Arrhenatherum* bei der gleichen Behandlung etwa 15 % sowohl an *Brachypodium* als auch an *Bromus* abgeben, die ca. 10 bzw. 5 % zulegten. *Brachypodium* war in diesen Kulturen die einzige Art, deren prozentualer Anteil bereits im ersten Jahr unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen um etwa 10 % anwuchs – ebenfalls auf Kosten von *Arrhenatherum*.

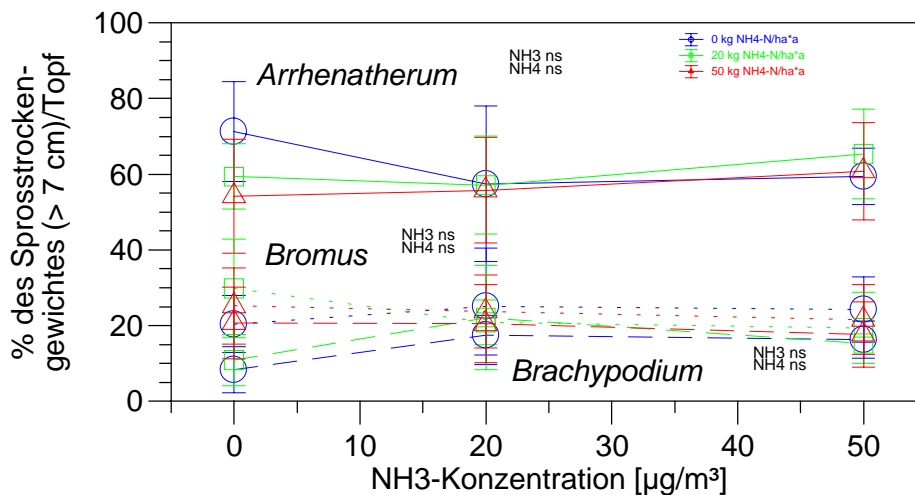


Abb. 88 : Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)

Zweite Vegetationsperiode (1996)

Im Gegensatz zum ersten Versuchsjahr führte in der zweiten Vegetationsperiode ein verbessertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu deutlichen Veränderungen in der Zusammensetzung der aus zwei Arten zusammengesetzten Mischkulturen im Vergleich zu den Kontrollen. Alle drei untersuchten Arten reagierten jedoch je nach mitkultivierter Art sehr unterschiedlich.

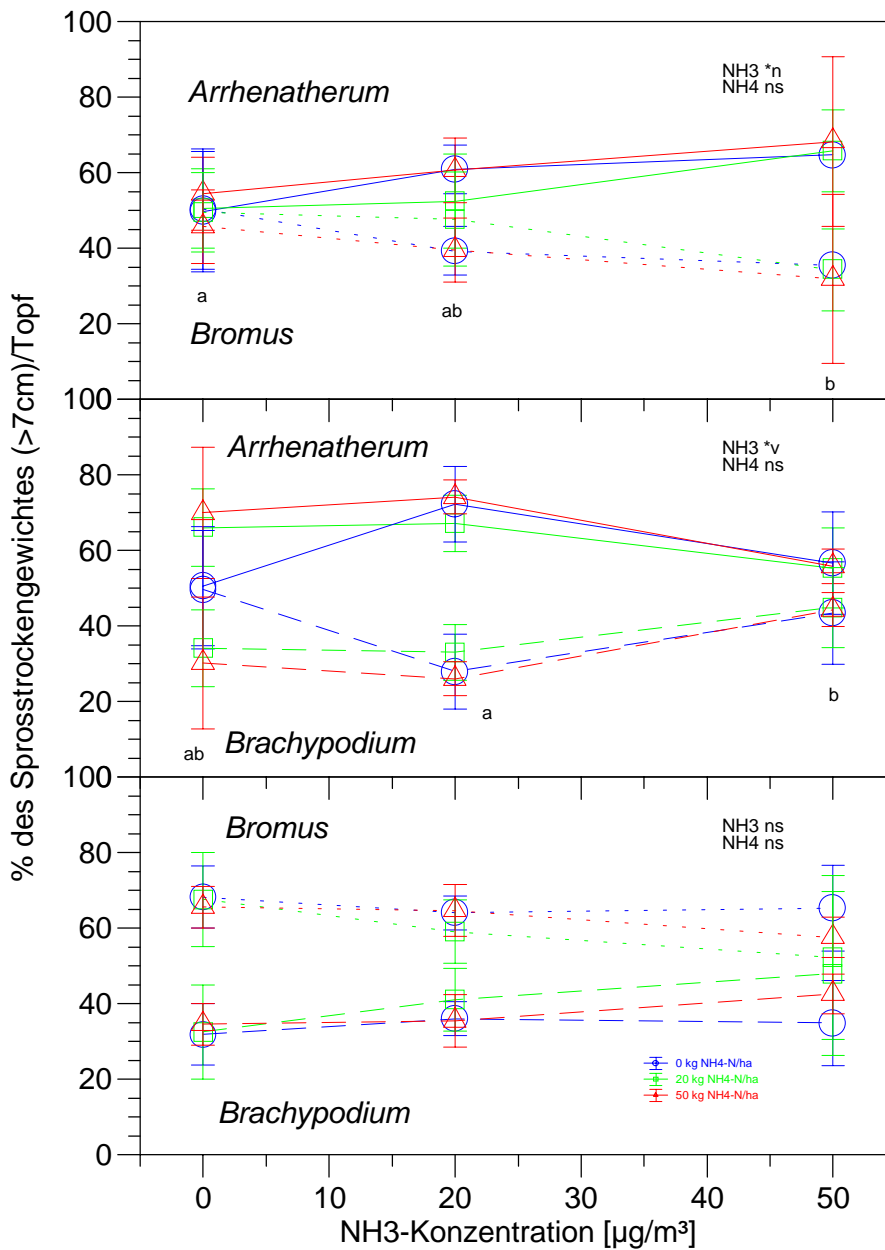


Abb. 89: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprossrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996)

So gewann in den Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Bromus* mit zunehmender NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft *Arrhenatherum* deutlich die Oberhand (Abb. 89). Sein prozentualer Anteil an der gesamten Sprosstrockenmasse (>7 cm) pro Topf stieg von 50 % in den Kontrollen bei einer NH_3 -Konzentration von $20 \mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 auf ca. 60 %, unter maximaler NH_3 -Exposition ($50 \mu\text{g m}^{-3}$) sogar auf 70 % an. Entsprechend fiel derjenige von *Bromus* auf ca. 40 % bzw. 30 %. Die Effekte der NH_3 -Exposition waren signifikant ($P < 0.05^n$, LSD-Test: a ab b]. Ohne NH_3 -Exposition waren jedoch die Anteile beider Arten gleich groß. NH_4^+ -Gaben führten dort wie auch in Kombination mit erhöhten NH_3 -Konzentrationen zu keinen deutlichen Veränderungen.

Von einer stärkeren Dynamik der Behandlungseffekte geprägt waren die Mischkulturen von *Arrhenatherum* und *Brachypodium*. *Brachypodium* konnte sich nur in den Kulturen behaupten, die weder erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren noch NH_4^+ -Gaben erhielten. Jede der beiden Arten stellte unter diesen Bedingungen etwa 50 % der Sprosstrockenmasse pro Topf. Wurde ausschließlich die NH_4^+ -Versorgung verbessert, konnte davon *Arrhenatherum* tendenziell stärker profitieren als *Brachypodium*, die prozentualen Anteile an der geernteten Sprosstrockenmasse verschoben sich etwa zu 70:30 %. Dies Mengenverhältnis blieb auch unter niedrigen NH_3 -Konzentrationen erhalten, die Unterschiede zwischen den NH_4^+ -Varianten waren hier weitgehend verschwunden. Dies galt auch für die Kulturen unter maximaler NH_3 -Exposition, dort kam es jedoch im Kontrast zu den Verhältnissen in den Kulturen mit *Bromus* zu einer deutlichen Angleichung der Anteile von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* auf ca. 55:45 %. *Arrhenatherum* verlor damit bei höchsten NH_3 -Konzentrationen in Nachbarschaft von *Brachypodium* deutlich an Dominanz. Auch in diesen Mischkultur waren die Effekte der NH_3 -Exposition signifikant ($P < 0.05^v$). Das Ergebnis des LSD-Tests [ab a b] spiegelt die Tatsache wider, dass sich die Varianten unter NH_3 -Exposition stärker voneinander unterschieden als diese von den Kulturen ohne erhöhte NH_3 -Konzentrationen.

Wiederum ein völlig anderes Bild als in den Artenkombinationen, bei denen *Arrhenatherum* beteiligt war, zeigte sich in den aus beiden Halbtrockenrasenarten gebildeten Mischkulturen. Bei alleiniger NH_4^+ -Versorgung dominierte dort *Bromus* mit ca. 65 % der Sprosstrockenmasse pro Topf gegenüber *Brachypodium* mit ca. 35 %. Auch unter NH_3 -Exposition blieb *Bromus* zwar dominant, die prozentualen Anteile verschoben sich jedoch tendenziell leicht zugunsten von *Brachypodium* auf ca. 60:40 %.

In den aus allen drei Arten zusammengesetzten Mischkulturen blieben die Behandlungseffekte auch im zweiten Versuchsjahr relativ gering (Abb. 90). Wie schon in der ersten Vegetationsperiode konnte *Brachypodium* bei einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung seinen Anteil auf Kosten von *Arrhenatherum* tendenziell um etwa 10 Prozentpunkte steigern, die Reaktionen bei *Bromus* waren dagegen uneinheitlicher. Auch von erhöhten NH_3 -Konzentrationen profitierte vor allem *Brachypodium*, die Zunahmen zwischen 5 und 10 Prozentpunkten waren in diesem Falle signifikant ($P < 0.05$, LSD-Test: a ab b). Die positive Entwicklung bei *Brachypodium* ging in diesen Kulturen in erster Linie zu Lasten von *Bromus*, dessen prozentualer Anteil tendenziell entsprechend abnahm, während sich *Arrhenatherum* weitgehend halten konnte.

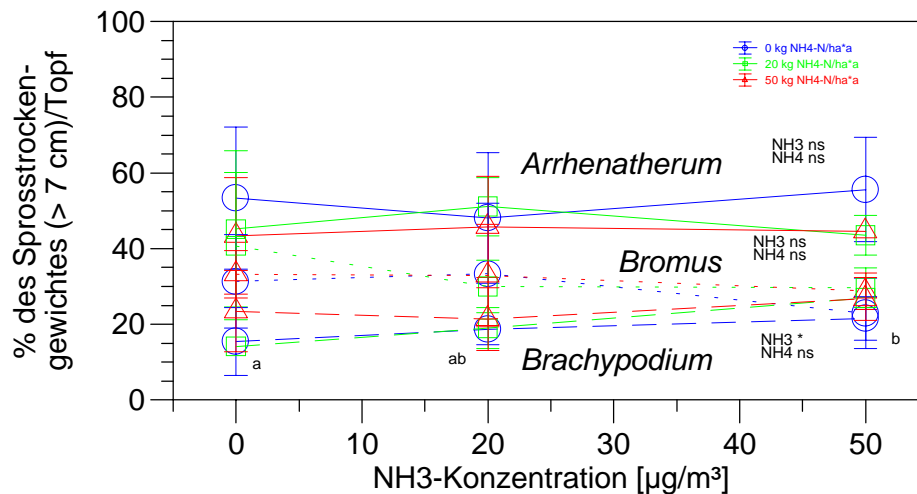


Abb. 90: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstroekemasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhohtem NH₃ und verandelter NH₄⁺-Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996)

Dritte Vegetationsperiode (1997)

Waren die Verhaltnisse im zweiten Versuchsjahr noch weitgehend unabhangig von der Artenkombination durch eine deutlichen Dominanz von *Arrhenatherum* gepragt, der in der Lage schien, bei einem hohem NH₃/NH₄⁺-Angebot zumindest *Bromus* als Nachbarart zu verdrangen, wurde dies durch die Entwicklungen in der dritten Vegetationsperiode wieder in Frage gestellt (Abb. 91).

Besonders *Brachypodium* konnte seine Anteile in den Mischkulturen starker als im Vorjahr unter einer verbesserten NH₃/NH₄⁺-Versorgung erhohen. Auffallig war dies vor allem in der Kombination mit *Arrhenatherum*, das in den Kontrollvarianten ohne NH₃/NH₄⁺-Angebot mit einem durchschnittlichen Anteil von etwa 60 % der oberirdischen Biomasse noch deutlich dominierte. Dies anderte sich auch durch NH₄⁺-Gaben nur geringfugig. Zu massiven Veranderungen kam es jedoch unter NH₃-Exposition. Bei NH₃-Konzentrationen von 20 µg m⁻³ in der Umgebungsluft waren die Anteile beider Arten etwa gleich gro, bei 50 µg m⁻³ hatten sich die Dominanzverhaltnisse der Kontrollkulturen mehr als umgekehrt, hier stellte nunmehr *Brachypodium* einen Anteil von etwa 65 % an der Sprosstroekemasse. Die Effekte der NH₃-Exposition waren in dieser Artenkombination signifikant (P < 0.05^v, LSD-Test: a a b).

In den Mischkulturen aus *Bromus* und *Brachypodium* fanden sich ahnlich deutliche Differenzen zwischen den Arten lediglich in den Kontrollen ohne NH₃/NH₄⁺-Angebot, in denen *Bromus* mit einem durchschnittlichen Anteil von etwa 65 % dominierte. Aber bereits durch eine erhohte NH₄⁺-Versorgung glichen sich die Anteile der Arten weitgehend an. Dies galt auch fur die Kulturen unter NH₃-Exposition, bei maximalen NH₃-Konzentrationen waren *Bromus* etwa 55 % der oberirdischen Biomasse

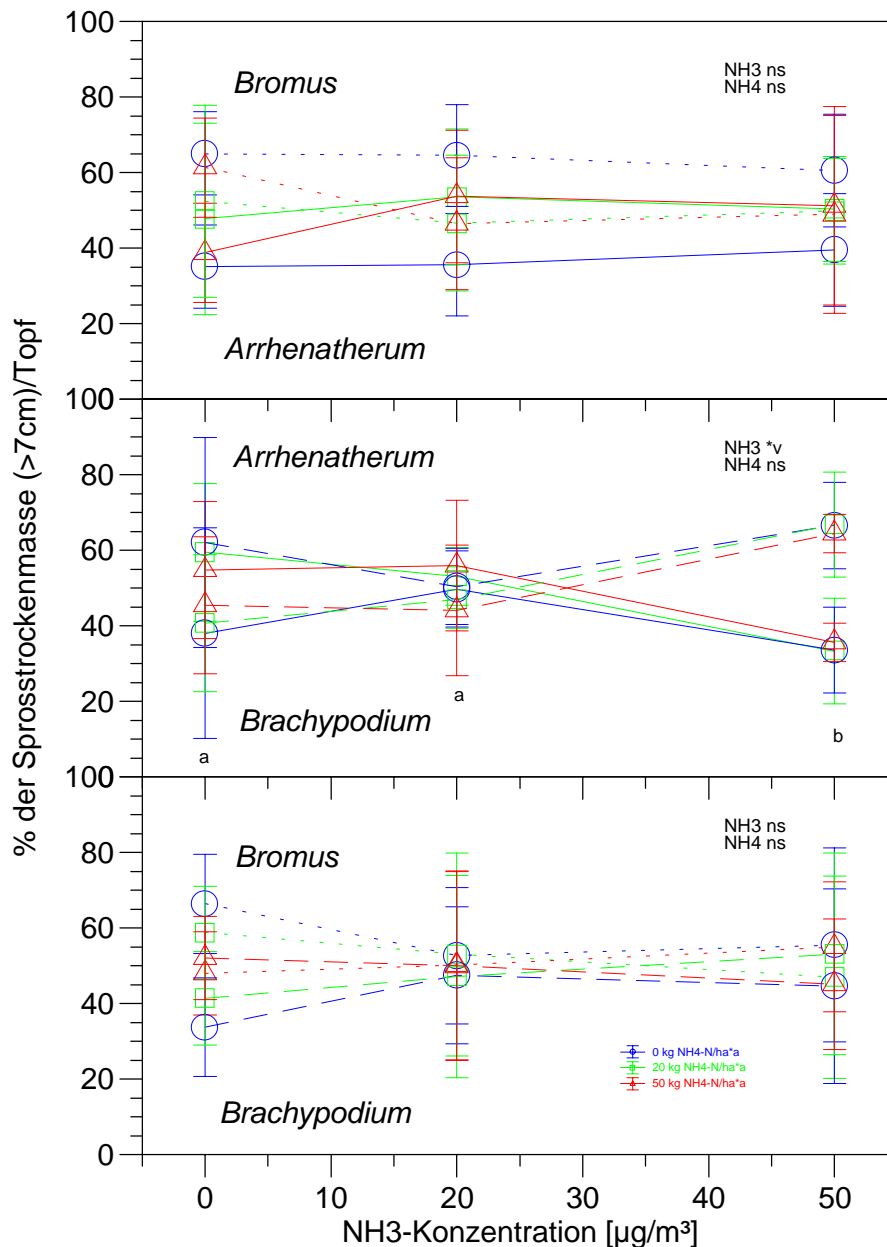


Abb. 91: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprossrockenmasse (≥ 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

zuzurechnen. Damit konnte sich *Bromus* in Konkurrenz mit *Brachypodium* zwar besser behaupten als *Arrhenatherum*, *Brachypodium* konnte jedoch auch hier im Vergleich zum Vorjahr seinen Anteil deutlich vergrößern. Die relativ schwachen Effekte sowohl der NH_3 -Exposition als auch der NH_4^+ -Versorgung blieben tendenziell.

In Konkurrenz mit *Arrhenatherum* konnte *Bromus* sich im dritten Versuchsjahr wieder besser behaupten als im Jahr davor. Die massiven Verdrängungstendenzen durch *Arrhenatherum*, die in der zweiten Vegetationsperiode mit zunehmenden NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft aufgetreten

waren, hatten sich wieder deutlich abgeschwächt, in den Kulturen ohne NH_4^+ -Gaben gelang es *Bromus* auch unter NH_3 -Exposition, einen Anteil von 60 bis 65 % zu halten. Uneinheitlicher und von starken Schwankungen zwischen den Parallelen geprägt waren dagegen die Behandlungsvarianten ohne NH_3 -Exposition. Zwar erreichte *Bromus* wie in den Varianten ohne jedes NH_y -Angebot auch bei maximaler NH_4^+ -Versorgung Anteile über 60 %, unter niedrigen NH_4^+ -Gaben lagen *Arrhenatherum* und *Bromus* jedoch etwa gleichauf. Dies galt auch für diejenigen Behandlungsvarianten, die zugleich erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren und NH_4^+ -Gaben erhielten. Hier konnte *Arrhenatherum* im Vergleich zu den Kontrollen aufholen, beide Arten hatten hier etwa gleich große Anteile.

Auch im dritten Versuchsjahr blieben die Behandlungseffekte in den aus allen drei Arten zusammengesetzten Mischkulturen nur relativ gering. Wie im Vorjahr konnte *Brachypodium* tendenziell sowohl von der NH_3 -Exposition als auch von NH_4^+ -Gaben profitieren. Sein Anteil wuchs in den entsprechenden Kulturen um etwa 10 bzw. 5 Prozentpunkte. Im Gegensatz zur zweiten Vegetationsperiode ging dieser Zuwachs jedoch in erster Linie zu Lasten von *Arrhenatherum*, während *Bromus* sich weitgehend unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auf einem hohem Niveau halten konnte.

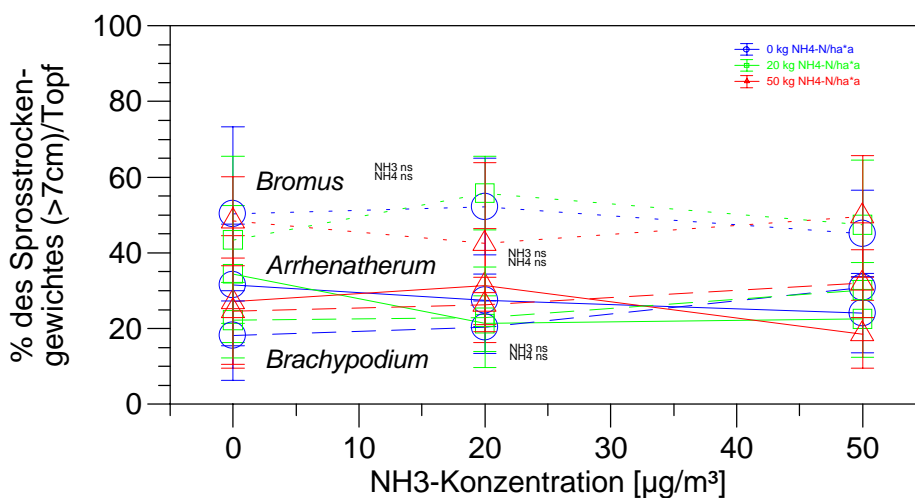


Abb. 92: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

Berücksichtigte man bei der Berechnung der prozentualen Anteile auch die Höhenfraktion unter 7 cm, so zeigte sich in den Mischkulturen ein weitgehend unverändertes Bild (Abb. 93 und 94).

In der Kombination von *Arrhenatherum* und *Bromus* fiel die interspezifische Differenz in den Varianten ohne NH_4^+ -Gaben geringfügig kleiner aus, so dass unter maximaler NH_3 -Exposition hier alle NH_4^+ -

Varianten etwa gleichauf lagen. Insgesamt bleibt das Verhalten von *Arrhenatherum* und *Bromus* in der Konkurrenzsituation auch bei Zugrundelegung dieser Datengrundlage von einer starken Dynamik geprägt.

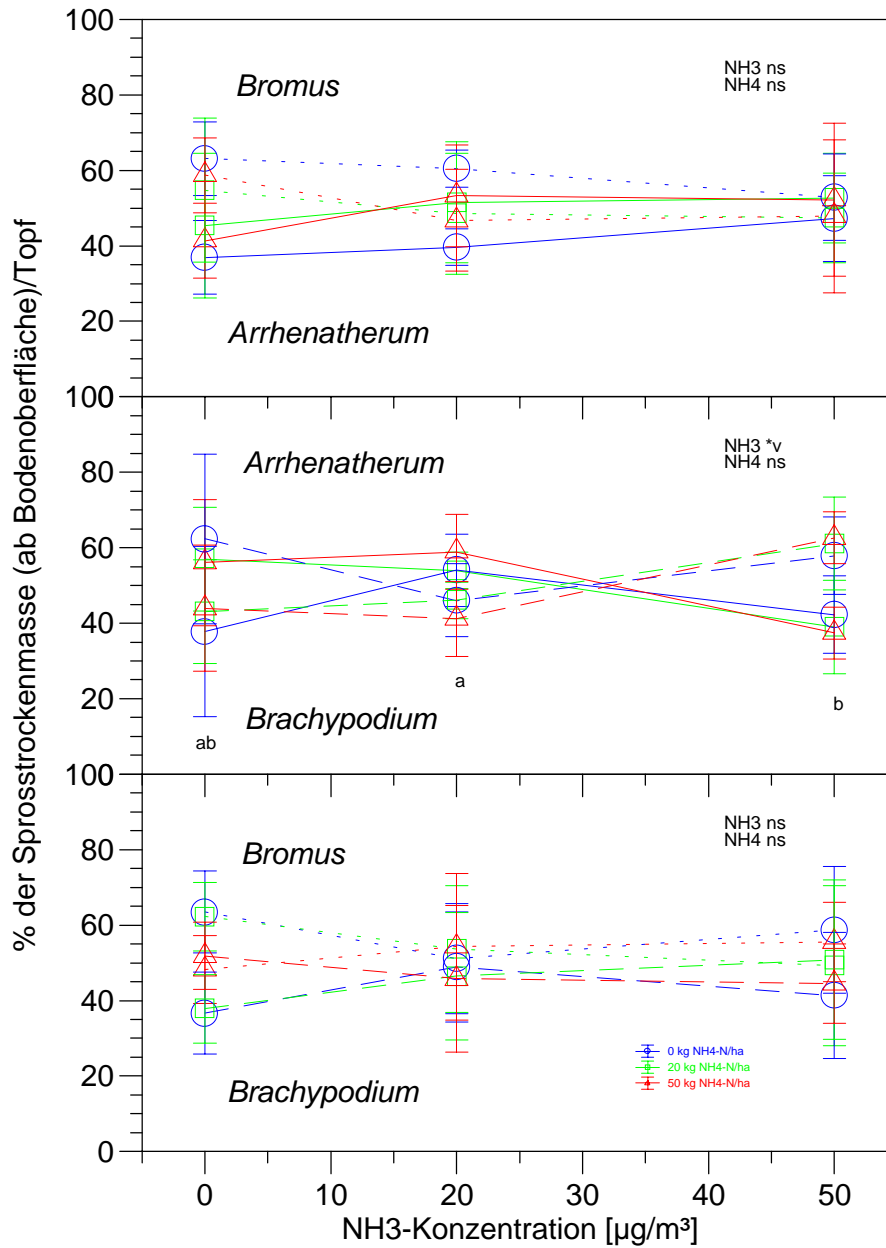


Abb.93: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprossstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

Auch in den Mischkulturen mit drei Arten waren die Unterschiede zwischen den Arten bei Hinzu-
nahme der untersten Höhenfraktion etwas schwächer. Zwar blieb die Mengenverteilung in den Kon-
trollen mit Anteilen von 50:30:20 für *Bromus*, *Arrhenatherum* und *Brachypodium* gleich, ein verbes-
sertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot führte jedoch sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* zu geringen
Abnahmen (- 5 Prozentpunkte), während *Brachypodium* unverändert um etwa 10 Prozentpunkte
zulegen konnte. Diese positive Entwicklung bei *Brachypodium* war bei Hinzunahme der untersten
Höhenfraktion hochsignifikant ($P < 0.01$, LSD-Test: a a b).

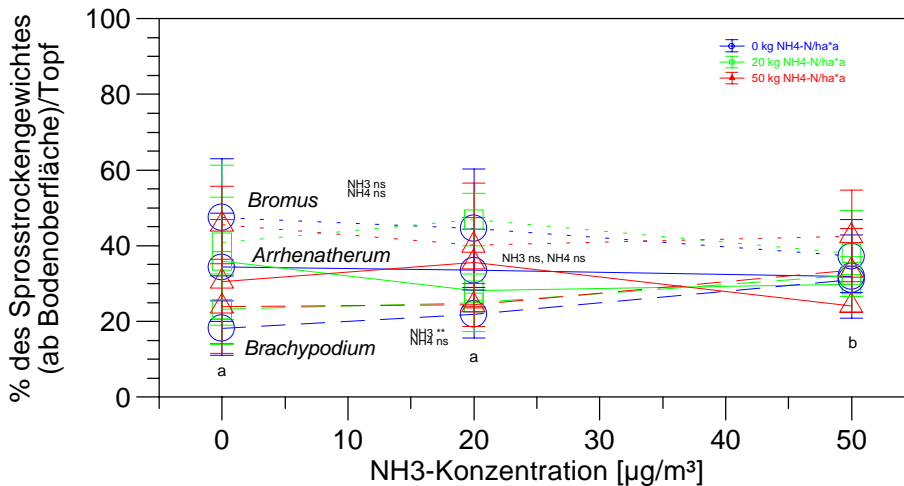


Abb. 94: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprossrocken-
masse (ab Bodenoberfläche) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im
dritten Versuchsjahr (1997)

Zusammenfassung

Im ersten Versuchsjahr dominierte *Arrhenatherum* alle Mischkulturen, an denen es beteiligt war. Die prozentualen Anteile von *Bromus* und *Brachypodium* waren sowohl in der Mischkultur aus zwei wie in der aus drei Arten etwa gleich groß. Die Effekte eines veränderten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes waren nur gering und nicht signifikant.

Im zweiten Versuchsjahr dominierte *Arrhenatherum* ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung nur noch die Drei-
Arten-Kulturen, während in Nachbarschaft zu *Brachypodium* oder *Bromus* die Arten gleich große
Anteile stellten. Unter NH_3 -Exposition nahm der Anteil von *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit *Bromus*
signifikant zu, während *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit *Brachypodium* tendenziell von NH_4^+ -Gaben
profitieren konnte. Unter hohen NH_3 -Konzentrationen verschob sich das prozentuale Verhältnis der
Sprossrockenmasse jedoch signifikant zugunsten von *Brachypodium*. In Nachbarschaft mit

Brachypodium stellte *Bromus* die höheren prozentualen Anteile, durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verschob sich dies Mengenverhältnis tendenziell etwas zugunsten von *Brachypodium*. Analoges galt auch für die Kulturen aus drei Arten, wo die Zugewinne von *Brachypodium* auf Kosten von *Bromus* unter NH_3 -Exposition signifikant waren, der Anteil von *Arrhenatherum* dagegen ohne deutliche Veränderungen blieb.

Im dritten Versuchsjahr dominierte *Bromus* alle Kontrollkulturen, während *Arrhenatherum* in Nachbarschaft zu *Brachypodium* wieder die höchsten Anteile stellte. Unter einem erhöhten NH_3 -Angebot nahm jedoch der Anteil von *Brachypodium* signifikant zu, sodass sich dies Verhältnis umkehrte. Tendenzuelle Verschiebungen unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zugunsten von *Brachypodium* traten auch in Nachbarschaft zu *Bromus* und in den Kulturen aus drei Arten auf - dort auf Kosten von *Arrhenatherum*. In Konkurrenz mit *Bromus* profitierte *Arrhenatherum* tendenziell von einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung, sodass beide Arten etwa gleich große Anteile erreichten.

3.2.2.5 Entwicklung der prozentualen Anteile der Arten in den Mischkulturen vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995 bis 1997)

Wie sich die Anteile der Arten in den Mischkulturen über den gesamten Zeitraum des Experimentes entwickelt haben und welche Rolle das differierende $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot dabei spielte, wird noch deutlicher, wenn man die prozentualen Anteile gegen die Versuchsjahre aufträgt (Abb. 95 und 96).

Die massivsten Veränderungen der Dominanzverhältnisse im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit der Modellkulturen traten dabei in den Kulturen auf, an denen *Arrhenatherum* beteiligt war, sowohl in der Kombination mit einer weiteren Art als auch in Nachbarschaft von zwei weiteren Arten.

Besonders auffällig waren diese Veränderungen in den Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Bromus*. Hatte hier *Arrhenatherum* im ersten Versuchsjahr noch in allen Behandlungsvarianten mit einem Anteil zwischen 70 und 80 % mit weitem Abstand die dominierende Rolle gespielt, änderte sich dieses Bild in den beiden folgenden Jahren massiv zugunsten von *Bromus*, der in der dritten Vegetationsperiode in vier von neun Behandlungsvarianten mit Anteilen zwischen 60 und 70 % fast das anfängliche Niveau der konkurrierenden Art erreichte. Dies galt besonders für die Behandlungsvariante ohne erhöhte $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung - die zwischen den Versuchsjahren beobachteten Veränderungen waren hier hochsignifikant ($P < 0.01$, LSD-Test: a b b), ebenso bei alleiniger NH_3 -Exposition ($P < 0.001^v$, a b c bzw. $P < 0.01^v$, a a b) und in derjenigen Variante, die ausschließlich höchste NH_4^+ -Gaben erhielt ($P < 0.01$, a b b). In allen anderen Behandlungsvarianten änderten sich die Mengenverhältnisse innerhalb der drei Vegetationsperioden zwar auch deutlich, es gelang jedoch weder *Arrhenatherum* noch *Bromus* zur Dominanz zu gelangen - beide Arten stellten dort im dritten, z.T. schon im zweiten Versuchsjahr etwa gleich große Anteile.

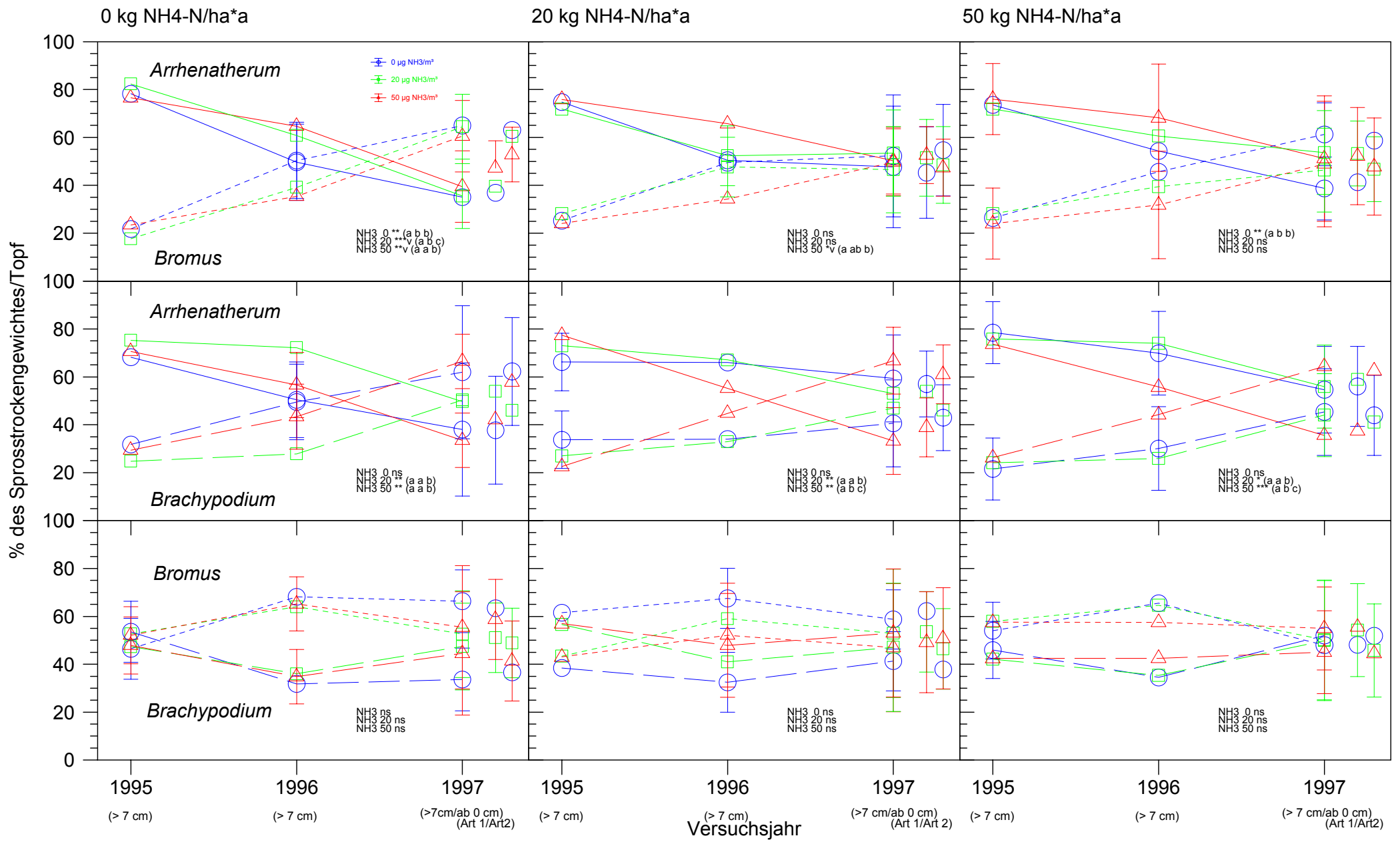
Obwohl ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit zu einer deutlichen Zunahme des Anteils von *Bromus* führte, wurde die Geschwindigkeit dieser Entwicklung da-

durch eher gehemmt. So erreichte *Bromus* in den Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung bereits in der zweiten Vegetationsperiode einen Anteil von 50 %, während er unter NH_3 -Exposition lediglich zwischen 35 und 40 % lag. Zu diesem Zeitpunkt profitierte *Arrhenatherum* noch stärker als *Bromus* von einem verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot.

Auch in Nachbarschaft von *Brachypodium* büßte *Arrhenatherum* im Verlauf des Experimentes viel von seiner anfänglichen Dominanz ein, insbesondere in denjenigen Varianten, die maximalen NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren. Unabhängig von der NH_4^+ -Versorgung erreichte der Anteil von *Brachypodium* im dritten Versuchsjahr dort ebenfalls ca. 65 %, womit sich auch in dieser Artenkombination die Dominanzverhältnisse der ersten Vegetationsperiode praktisch umgekehrt hatten. Die interspezifischen Differenzen waren jedoch in dieser Mischkultur schon zu Beginn der Studie etwas schwächer als in der Kombination *Arrhenatherum/Bromus* - mit nur geringen Abweichungen zwischen den Behandlungsvarianten bildete *Arrhenatherum* 70 % der Sprosstrockenmasse (> 7 cm) pro Topf, *Brachypodium* 30 %. Besonders auffällig verlief die Entwicklung von *Brachypodium* zur dominierenden Art unter maximalen NH_3 -Konzentrationen - die Veränderungen zwischen den Versuchsjahren waren dort in allen Varianten der NH_4^+ -Versorgung hochsignifikant (0 kg $\text{NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$: $P < 0.01$, LSD-Test: a a b; 20: $P < 0.01$, LSD-Test: a b c; 50: $P < 0.001$, LSD-Test: a b c). Im Vergleich zu *Bromus* erreichte *Brachypodium* als Konkurrent von *Arrhenatherum* in diesen Varianten im zweiten Versuchsjahr deutlich höhere Anteile und zog dort fast mit *Arrhenatherum* gleich. Analog zu *Bromus* gelang *Brachypodium* dies zu jenem Zeitpunkt in den Kontrollkulturen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot. Im Vergleich zur Entwicklung in der Mischkultur mit *Bromus* konnte sich *Arrhenatherum* in Nachbarschaft mit *Brachypodium* insgesamt jedoch etwas besser behaupten. So nahm der Anteil von *Arrhenatherum* unter erhöhter NH_4^+ -Versorgung in Verbindung mit fehlender oder niedriger NH_3 -Exposition deutlich langsamer ab und erreichte bei der Ernte im dritten Versuchsjahr ein Verhältnis zwischen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* von etwa 55:45 %. Auffällig war jedoch auch das relativ häufige Auftreten uneinheitlicher Reaktionen auf die Behandlungen - entgegen den Erwartungen stellten die Varianten mit mittlerem Angebot minimale oder maximale Anteile. Dies galt sowohl für die NH_3 -Exposition wie für die NH_4^+ -Versorgung.

Musste in den Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Brachypodium* für einzelne Behandlungsvarianten eine Uneinheitlichkeit in der Reaktionsweise konstatiert werden, so charakterisiert dies die Entwicklung in der Kombination aus *Bromus* und *Brachypodium* insgesamt. Zwar kam es in einigen Behandlungsvarianten auch dort zu deutlichen Veränderungen der ursprünglichen Dominanzverhältnisse, deutlich überwogen jedoch diejenigen Varianten, in denen die prozentualen Anteile der beiden Arten im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit eher zu oszillieren schienen als einen bestimmten Trend anzuzeigen. Dies spiegelte sich auch in der Tatsache wider, dass die Veränderungen zwischen den Versuchsjahren im Gegensatz zu den anderen Mischkulturen in keiner der Varianten signifikant

Abb. 95 (nächste Seite): Entwicklung des prozentualen Anteils der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995-1997)



waren. Ausgehend von relativ geringen Differenzen zwischen den prozentualen Anteilen zu Beginn der Studie nahm der Anteil von *Bromus* im zweiten Jahr in fast allen Behandlungsvarianten zu. Lag dieser Anfangs noch zwischen 50 und 60 %, stieg er bis auf 70 % an. Bemerkenswert war auch, dass zum Zeitpunkt der zweiten Ernte *Bromus* in allen Behandlungsvarianten höhere Anteile als *Brachypodium* erreichte, auch in den Kulturen, die in der ersten Vegetationsperiode noch von *Brachypodium* dominiert worden waren. Im Unterschied zur Entwicklung in den anderen Mischkulturen kehrte sich dieser Trend jedoch in der dritten Vegetationsperiode wieder um, indem es *Brachypodium* in fast allen Behandlungsvarianten gelang, seinen Anteil wieder zu vergrößern. Deutlich abgehoben verlief jedoch die Entwicklung in zwei der neun Varianten - dies waren zum einen die Kontrollkulturen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot, zum anderen die Kulturen mit maximaler $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung. In den Kontrollkulturen wuchs der Anteil von *Bromus* ausgehend von etwa 50 % zu Beginn des Experimentes bereits in der zweiten Vegetationsperiode auf fast 70 % an, eine deutliche Dominanz, die auch im dritten Versuchsjahr erhalten blieb. Von einer erstaunlichen Kontinuität über den gesamten Expositionszeitraum geprägt waren die Verhältnisse unter maximaler $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung. *Bromus* erreichte dort im ersten und zweiten Versuchsjahr einen Anteil von etwa 60 %, der in der dritten Vegetationsperiode nur geringfügig auf ca. 55 % abnahm.

Auch die Entwicklung in den aus allen drei Arten zusammengesetzten Mischkulturen war geprägt durch eine deutliche Verkleinerung des prozentualen Anteils von *Arrhenatherum* im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit und Zunahmen bei den beiden Halbtrockenrasenarten, vor allem von *Bromus*, der in der dritten Vegetationsperiode in allen Behandlungsvarianten deutlich dominierte, aber auch von *Brachypodium*, das am Ende der Studie mit *Arrhenatherum* gleichziehen konnte (Abb. 96). Analog zur bereits beschriebenen Entwicklung in den Kulturen aus zwei Arten nahm auch in den Mischkulturen aus drei Arten der Anteil von *Arrhenatherum* in fast allen Behandlungsvarianten um mehr als die Hälfte ab. So hatte *Arrhenatherum* im ersten Versuchsjahr in den Kontrollkulturen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung mit einem durchschnittlichen Anteil von etwa 70 % noch deutlich dominiert. *Arrhenatherum* verlor in der Folgezeit jedoch jährlich etwa 20 Prozentpunkte, sodass sein Anteil in diesen Kulturen bei der Schlussernte nur mehr etwa 30 % betrug - die Veränderungen zwischen den Versuchsjahren waren in dieser Behandlungsvariante signifikant ($P < 0.05$, LSD-Test: a ab b). Im selben Zeitraum vergrößerte vor allem *Bromus* seinen Anteil erheblich von anfangs ca. 20 % auf ca. 50 % bei der Schlussernte. Der stärkste Zuwachs trat dabei mit 20 Prozentpunkten in der dritten Vegetationsperiode auf. Dagegen konnte *Brachypodium* seinen Anteil besonders im zweiten Versuchsjahr von unter 10 % auf ca. 15 % ausbauen, bei der Schlussernte stellte diese Art etwa 20 % der Spross-trockenmasse (> 7 cm) pro Topf. Die Rangfolge der Arten änderte sich in diesen Kulturen damit von *Arrhenatherum* (70 %) - *Bromus* (20 %) - *Brachypodium* (10 %) zu Beginn der Expositionszeit zu *Bromus* (50 %) - *Arrhenatherum* (30 %) - *Brachypodium* (20 %) am Ende. Auch in den Behandlungsvarianten mit einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot änderte sich an diesem Grundmuster nur wenig, die Abweichungen lagen selten über 10 Prozentpunkten. Bemerkenswert war jedoch, dass von maximalen NH_3 -Konzentrationen in allen drei Versuchsjahren in erster Linie *Brachypodium* profitieren konnte. Dessen Anteil stieg unabhängig vom NH_4^+ -Angebot in diesen Varianten auf ca. 30 %. Damit war unter

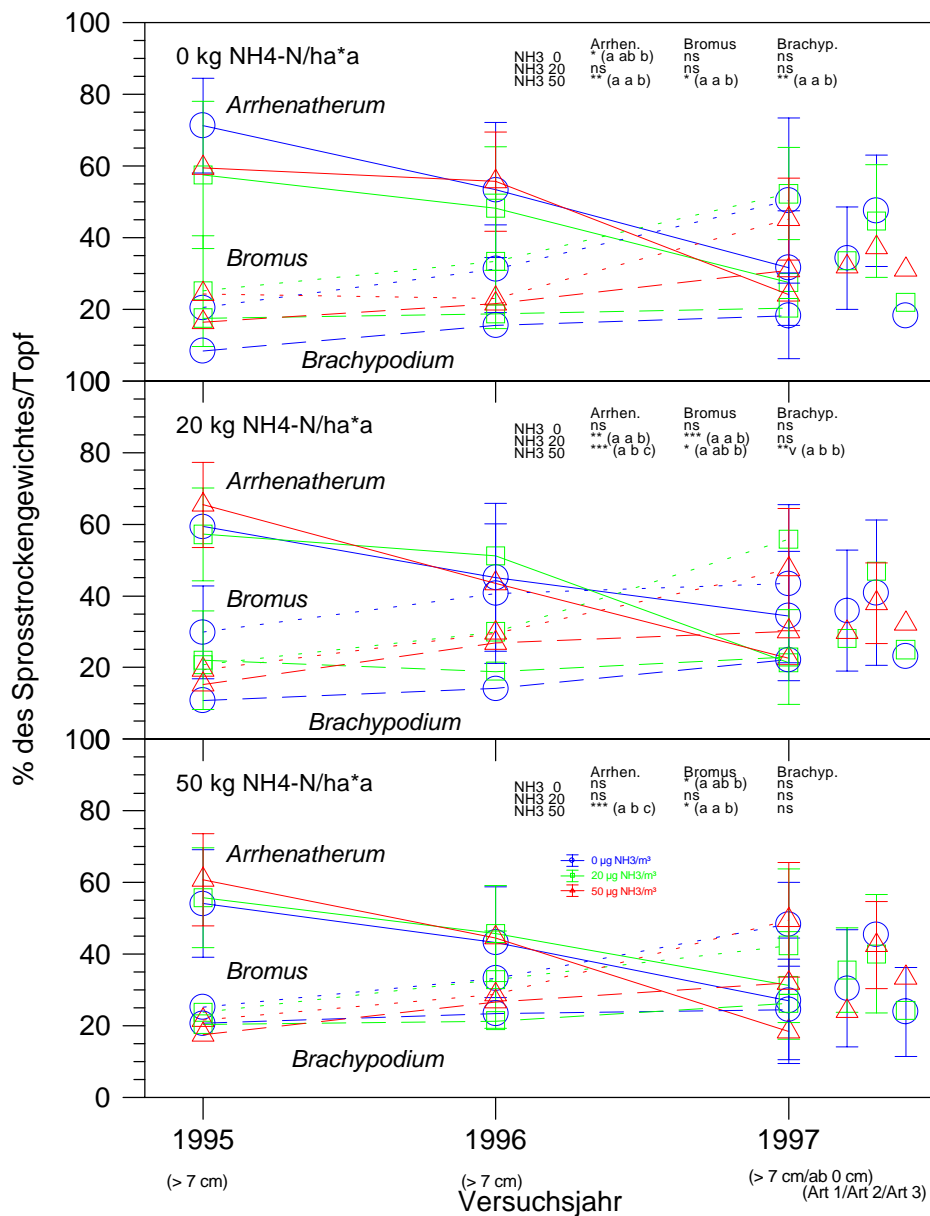


Abb. 96: Entwicklung des prozentualen Anteils der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprossrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995-1997)

maximaler NH_3 -Exposition sowohl der Anteil von *Bromus* (50 %) als auch der von *Brachypodium* (30 %) größer als der von *Arrhenatherum* (20 %). Die NH_4^+ -Versorgung hatte weniger Einfluss auf die Mengenanteile am Ende der Studie als auf die Geschwindigkeit der Veränderungen. Ausgehend von etwas geringeren Differenzen zwischen den Arten bereits in der ersten Vegetationsperiode - *Arrhenatherum* (60 %) - *Bromus* (20 %) - *Brachypodium* (20 %) - unterschieden sich auch im zweiten Versuchsjahr die Anteile der Arten in den Varianten mit NH_4^+ -Gaben weniger als in den entsprechenden Kontrollen.

Zusammenfassung

Im Laufe der dreijährigen Expositionszeit büßte *Arrhenatherum* in allen Kombinationen seine anfänglich dominante Stellung ein. Die stärksten Verschiebungen der prozentualen Anteile traten in Konkurrenz mit *Bromus* auf, der sich sowohl in der Behandlungsvariante ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung als auch unter alleiniger NH_3 -Exposition selbst zur dominanten Art entwickelte. Bei einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung glichen sich die Anteile der beiden Arten dagegen im Verlauf der Expositionszeit meist an.

Auch *Brachypodium* steigerte in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* seine prozentualen Anteile im Laufe des Experimentes. Besonders deutlich verlief die Entwicklung zur dominierenden Art ebenfalls in den Kontrollen und unter alleiniger NH_3 -Exposition. Bei maximalen NH_3 -Konzentrationen galt dies, anders als bei *Bromus*, auch unabhängig vom NH_4^+ -Angebot. In allen anderen Behandlungsvarianten erreichten die beiden Arten ähnliche Anteile. *Arrhenatherum* konnte jedoch unter erhöhten NH_4^+ -Gaben seine Position etwas besser behaupten als in Konkurrenz mit *Bromus*.

Weniger ausgeprägt waren die Dominanzverhältnisse in den Mischkulturen aus *Bromus* und *Brachypodium*. Ausgehend von etwa gleichgroßen Anteilen im ersten Versuchsjahr gewann *Bromus* zwar in der zweiten Vegetationsperiode in fast allen Behandlungsvarianten die Oberhand, im letzten Versuchsjahr glichen sich die Anteile aber wieder weitgehend an. Eine deutliche Dominanz von *Bromus* entwickelte sich nur in der Behandlungsvariante ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung.

Eine deutliche Verschiebung der prozentualen Anteile trat in den Mischkulturen mit allen drei Arten auf. Hier nahmen im Laufe der Expositionszeit die Anteile besonders von *Bromus* aber auch von *Brachypodium* auf Kosten von *Arrhenatherum* zu, sodass im dritten Versuchsjahr *Bromus* zur dominanten Art wurde und *Arrhenatherum* bzw. *Brachypodium* etwa gleich große Anteile stellten. Diese Veränderungen waren weitgehend unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot, von hohen NH_3 -Konzentrationen konnte jedoch *Brachypodium* durchgehend am stärksten profitieren.

3.2.2.6 Relativer Ertrag

Aus dem Verhalten einer Art in Monokultur kann nicht auf ihre Reaktion in Konkurrenz mit einer oder mehreren anderen Arten geschlossen werden (BORNKAMM 1961a, BESSON 1972). Für eine genaue Beurteilung der Behandlungseffekte müssen daher sowohl die Reaktionen in Reinkultur und damit unter intraspezifischer Konkurrenz als auch in Mischkultur unter interspezifischer Konkurrenz betrachtet werden (wobei in dieser Studie in den Mischkulturen streng genommen eine Kombination von inter- und intraspezifischer Konkurrenzsituation vorlag, da von den verschiedenen Arten ja immer mehrere Individuen eingebracht wurden). Die Größe der einzelnen Pflanze ist dabei eine gute Grundlage, um das Ausmaß des Einflusses konkurrierender Individuen derselben oder einer anderen Art abschätzen zu können. Für Vergleiche zwischen Mono- und Mischkulturen ist daher die Trockensubstanzproduktion pro Einzelpflanze ein geeigneterer Parameter als der auf eine bestimmte Grund-

fläche bezogene Ertrag. Der Relative Ertrag (RE) als das Verhältnis zwischen dem Ertrag einer Art in Mischkultur zu dem in Monokultur kann als eine charakteristische Konkurrenzgröße definiert werden (bei der Berechnung wurde die Anzahl der zu Beginn der Studie gepflanzten Individuen zugrunde gelegt):

$$r = O/M$$

hierbei ist O das Trockengewicht pro Individuum der Art x in Mischkultur und M das Trockengewicht pro Individuum der Art x in Monokultur, wobei die Versuchspflanzen mit Ausnahme der Konkurrenzsituation unter den gleichen Bedingungen aufwuchsen (DE WIT 1960, VAN DEN BERGH 1968, entspricht „Mischsaatfaktor“ von LAMPETER 1959). Für die Berechnung wurden jeweils die Mittelwerte gleich behandelter Töpfe verwendet.

Aufgrund des Ernteverfahrens lag in den ersten beiden Versuchsjahren nur die Sprosstrockenmasse oberhalb einer Schnitthöhe von 7 cm über der Bodenoberfläche diesen Berechnungen zugrunde. Im dritten Versuchsjahr konnte dieser Bereich dann mit erfasst werden.

Erstes Versuchsjahr (1995)

Bereits im ersten Versuchsjahr ließen sich bei allen drei untersuchten Arten deutliche Unterschiede zwischen dem Wachstumsverhalten in Reinkultur und dem in Mischkultur ausmachen (Abb. 97). Die einheitlichsten Behandlungseffekte traten bei *Arrhenatherum* auf, während die Entwicklung des RE bei den beiden Halbtrockenrasenarten häufig uneinheitlich und von starken Schwankungen geprägt war.

Bei *Arrhenatherum* war in der ersten Vegetationsperiode die Entwicklung der Einzelpflanzen in den Mischkulturen in den meisten Fällen deutlich besser als in den entsprechend behandelten Monokulturen. Dies deutet darauf hin, dass bei dieser schnellwüchsigen Art in der Etablierungsphase der Modellkulturen die intraspezifische Konkurrenz eine stärkere Bedeutung hatte als die interspezifische. Die kleinere Zahl der Einzelpflanzen von *Arrhenatherum* in den Mischkulturen ermöglichte ein stärkeres Wachstum der Individuen im Vergleich zu den Monokulturen, der hinzugekommene interspezifische Konkurrenzdruck schien dagegen eine geringere Rolle gespielt zu haben. Am ausgeprägtesten war dies in den Behandlungsvarianten ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung oder bei ausschließlicher NH_3 -Exposition. So lag das Individualgewicht von *Arrhenatherum* in den Kontrollen (kein $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot) der Mischkulturen aus drei Arten um fast das 2,5-fache über der Sprosstrockenmasse der entsprechenden Pflanzen in Reinsaat. In Mischkultur mit *Brachypodium* betrug dieses Verhältnis etwa 1,9, in Nachbarschaft von *Bromus* etwa 1,6. Eine Verbesserung der $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung verkleinerte jedoch in den meisten Fällen den RE bei *Arrhenatherum*. So schmolz der Vorsprung gegenüber den Monokulturen besonders unter NH_4^+ -Gaben deutlich zusammen, die Individualgewichte lagen aber auch bei diesen Behandlungsvarianten in den meisten Fällen noch über denen in Reinsaat. Eine Ausnahme bildeten hier nur die Mischkulturen mit *Bromus*, in denen der RE von *Arrhenatherum* unter höchsten NH_4^+ -Gaben bis auf 1 fiel, sich unter diesen Bedingungen die Einzelpflanzen in Mono- und Mischkultur somit nahezu gleich entwickelten. Die NH_3 -Exposition spielte dagegen nur eine ver-

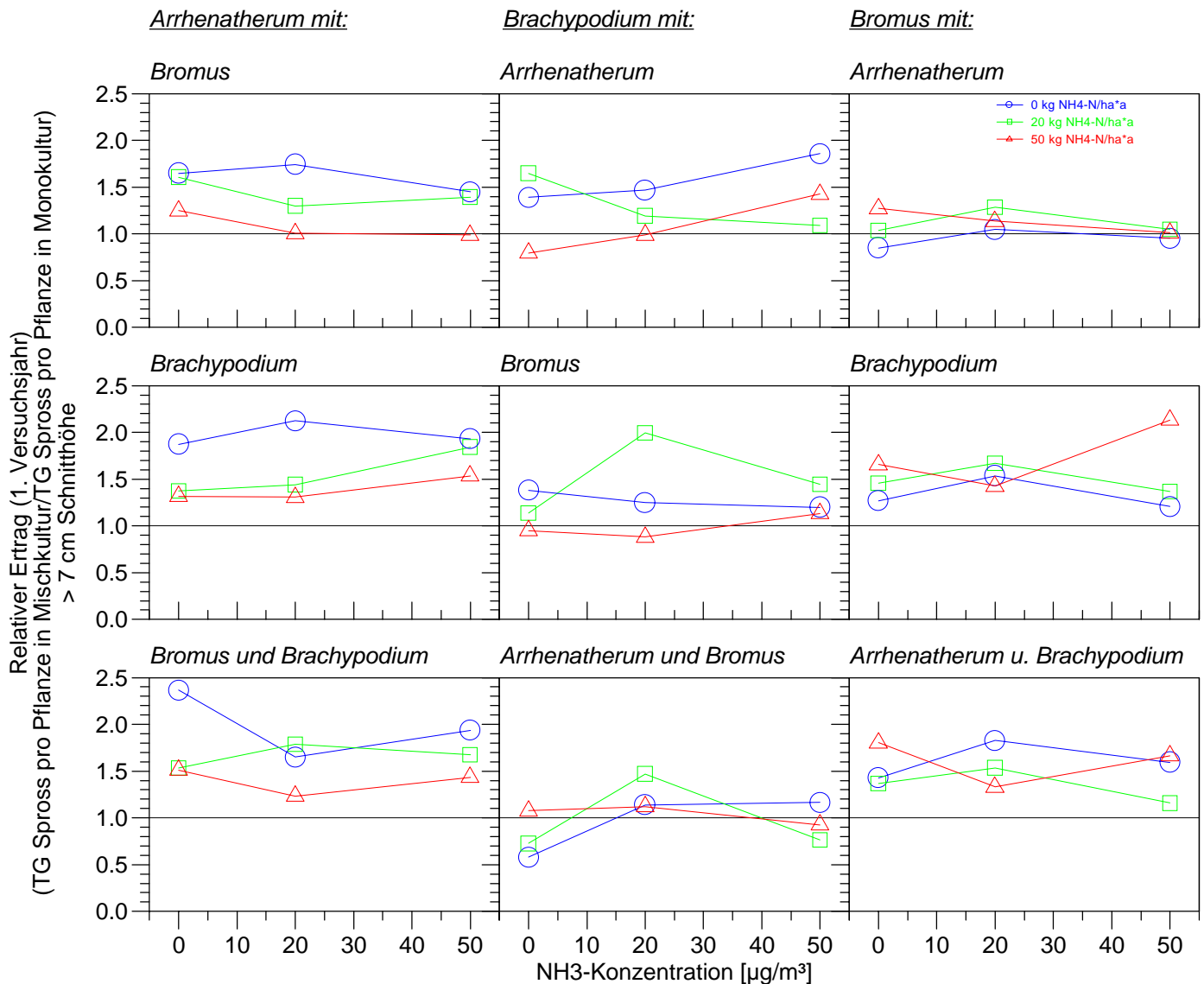


Abb. 97: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)

gleichsweise untergeordnete Rolle, in Nachbarschaft zu *Bromus* nahm der RE hierdurch leicht ab, neben *Brachypodium* zeigten sich dagegen auch positive Tendenzen. *Arrhenatherum* konnte sich somit im ersten Versuchsjahr in der interspezifischen Konkurrenzsituation nahezu durchgängig besser entwickeln als in den Monokulturen, der Vorsprung wurde aber durch die Behandlungen, v.a. erhöhte NH_4^+ -Gaben meist deutlich verkleinert. Dies deutet darauf hin, dass der interspezifische Konkurrenzdruck in den Mischkulturen durch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung eher vergrößert als vermindert wurde.

Ein sehr facettenreiches Bild zeigte sich bei *Brachypodium*. So schwankte bereits in den Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot der RE zwischen etwa 1,4 sowohl im Beisein von *Arrhenatherum* oder *Bromus* und nur 0,6 in den Mischkulturen aus drei Arten. Während in Konkurrenz mit einer weiteren

Art die Entwicklung von *Brachypodium* damit erfolgreicher war als in Monokultur galt für die Nachbarschaft mit zwei weiteren Arten das Gegenteil, hier erreichte *Brachypodium* nur etwa 60 % seines Individualgewichts in Reinsaat. Allerdings waren die Ergebnisse aus den Dreierkulturen sehr uneinheitlich und von starken Schwankungen geprägt. Sowohl in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum* als auch neben *Bromus* bewirkten NH_4^+ -Gaben in der Regel eine Verkleinerung des RE, in einigen Behandlungsvarianten fiel er hierdurch sogar unter den Wert von 1, am deutlichsten mit etwa 0,8 in den Varianten, in denen *Brachypodium* in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* stand und als zusätzliche N-Quelle nur NH_4^+ zur Verfügung stand. Auch in diesem Falle wurde der interspezifische Konkurrenzdruck in den Mischkulturen durch NH_4^+ -Gaben verstärkt. Erfolgreicher als *Arrhenatherum* gelang es jedoch *Brachypodium*, diesem negativen Trend der Behandlungen auf den RE durch positive Effekte der NH_3 -Exposition entgegenzusteuern. In Mischkultur mit *Arrhenatherum* nahm der RE mit steigenden NH_3 -Konzentrationen deutlich zu, hier profitierten die Einzelpflanzen von *Brachypodium* in der interspezifischen Konkurrenzsituation offensichtlich stärker von der NH_3 -Exposition als die Vergleichspflanzen in Reinkultur. Diesem Trend entgegenlaufend fiel der RE unter mittleren NH_4^+ -Gaben mit steigenden NH_3 -Konzentrationen jedoch ab. In Nachbarschaft zu *Bromus* ließen sich dagegen keine deutlichen NH_3 -Effekte ausmachen, was darauf hindeutet, dass die Entwicklung von *Brachypodium* in Mischkultur durch *Bromus* als Nachbarart stärker eingeschränkt wurde als von *Arrhenatherum*. Auch hier fielen die Varianten mit mittleren NH_4^+ -Gaben durch starke Schwankungen jedoch wieder aus dem Rahmen.

Konnten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* uneinheitliche Reaktionen dieser Art noch als Ausnahme eingestuft werden, die trotzdem eine Aussage über Behandlungseffekte auf den RE zuließen, so war dies bei *Bromus* als der dritten untersuchten Art nur sehr eingeschränkt möglich, so sehr überwogen dort im ersten Versuchsjahr die uneinheitlichen Effekte. Dies galt insbesondere für die Mischkulturen mit *Brachypodium* und die Kulturen aus drei Arten. In beiden Fällen oszillierten der RE ohne einheitlichen Trend um den Wert 1,5. Immerhin ließ sich konstatieren, dass auch in diesen Mischkulturen die Einzelpflanzen ein deutlich höheres Einzelgewicht erreichten als in Reinkultur. Im deutlichen Kontrast hierzu stand das Verhalten von *Bromus* in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum*, zum einen aufgrund einer relativ starken Konstanz der ermittelten Verhältnismerte, zum anderen da in der Mehrzahl der Behandlungsvarianten die in Mischkultur gebildete Biomasse etwa der in Reinkultur entsprach. Die Stärke der von *Arrhenatherum* ausgehenden interspezifischen Konkurrenz entsprach damit hier der intraspezifischen Konkurrenz in den Reinkulturen von *Bromus*. Die Behandlungseffekte blieben wie schon erwähnt gering. Bemerkenswert, da möglicherweise als Gegenstück zu den beobachteten Reaktionen von *Arrhenatherum* zu werten, war jedoch ein leichtes Anwachsen des RE unter alleinigen NH_4^+ -Gaben von etwa 0,8 auf 1,3. *Bromus* konnte hier in der interspezifischen Konkurrenzsituation von einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung stärker profitieren als in Reinkultur. Eine Zunahme des RE durch NH_4^+ -Gaben trat zwar auch in anderen Fällen auf, war dort jedoch mit insgesamt sehr uneinheitlichen Reaktionen verbunden.

Ausgehend vom Relativen Ertrag erwiesen sich damit im ersten Versuchsjahr folgende Arten als konkurrenzstärker (fett):

Arrhenatherum* / *Bromus

Arrhenatherum* / *Brachypodium

Bromus* / *Brachypodium

Arrhenatherum* (1.) / *Bromus* (2.) / *Brachypodium

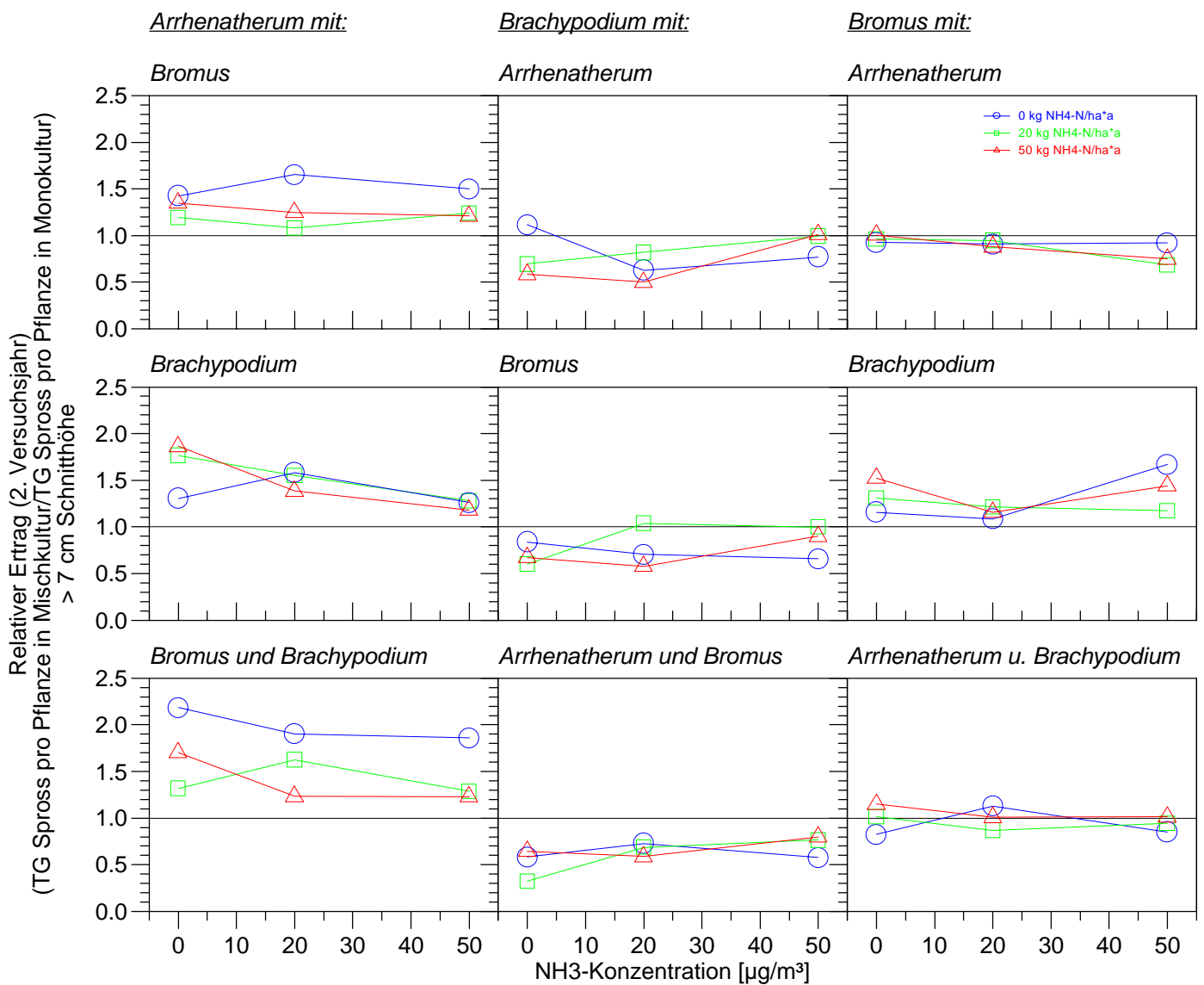


Abb. 98: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996)

Zweites Versuchsjahr (1996)

Im Vergleich zum Vorjahr fielen bei allen drei Arten die Reaktionen auf die Behandlungen deutlich schwächer aus. Auch oszillierten erneut in vielen Fällen die Ergebnisse um einen bestimmten Wert ohne das sich ein Trend abzeichnete. Auffällig war aber vor allem die Abnahme des RE gegenüber dem Vorjahr bei allen drei Arten (Abb. 98). Während *Arrhenatherum* jedoch trotzdem wie in der ersten Vegetationsperiode in allen drei Mischkulturen höhere Individualgewichte erreichte als in Reinkultur, verloren *Bromus* und *Brachypodium* im zweiten Versuchsjahr deutlich an interspezifischer Konkurrenz-kraft, eine Entwicklung, die in Teilen an Ergebnisse der Vorjahres anschloss. Dies galt besonders für *Brachypodium*, dessen Einzelpflanzen nunmehr in allen drei Mischkulturen geringere Mengen an Bio-masse bildeten als die Vergleichspflanzen in den gleichbehandelten Monokulturen. Sowohl *Arrhenatherum* als auch *Bromus* erwiesen sich damit im zweiten Jahr der Studie gegenüber *Brachypodium* als konkurrenzstärkere Arten. Der negative Trend setzte sich auch bei *Bromus* fort, war jedoch im Vergleich zu *Brachypodium* weniger ausgeprägt. Die stärksten Einbrüche traten bei dieser Art in den aus drei Arten zusammengesetzten Mischkulturen auf, dort oszillierten die Verhältniswerte aus dem zweiten Versuchsjahr um den Wert 1, ohne dass sich deutliche Effekte der Behandlungen ausmachen ließen. *Bromus* erreichte damit sowohl in inter- wie in intraspezifischen Konkurrenz-situationen etwa gleich große Einzelgewichte. Dies hatte im Vorjahr nur für die Mischkultur mit *Arrhenatherum* gegolten. Verstärkt wurde dies noch durch einen negativen Effekt erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf den RE, der bis auf einen Wert von 0,7 abfiel. Im Gegensatz zum Vorjahr standen diesem Trend jedoch keine gegenläufigen Effekte bei *Arrhenatherum* als der konkurrierenden Art gegenüber. In ihrer Quantität zwar etwas abgeschwächt, aber den Reaktionen des Vorjahres entsprechend, fielen erneut die negativen Effekte einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung auf den RE von *Arrhenatherum* sowohl in Nachbarschaft zu *Bromus* als auch beiden Halbtrockenrasenarten auf. Ausgehend vom Relativen Ertrag erwiesen sich damit im zweiten Versuchsjahr dieselben Arten wie im Jahr zuvor als konkurrenzstärker (s.o.).

Drittes Versuchsjahr (1997)

Die dritte Vegetationsperiode brachte eine fast vollständige Umkehrung der bis dahin beobachteten Konkurrenzverhältnisse. So verlor *Arrhenatherum* durch eine deutliche Beschleunigung der bereits im Vorjahr registrierten Abnahmetendenzen weitgehend seine dominierende Stellung sowohl in Mischkultur mit *Brachypodium* als auch mit *Bromus* sowie in Nachbarschaft beider Arten (Abb. 99). Im Gegenzug gewannen beide Halbtrockenrasen wieder deutlich an Konkurrenzkraft hinzu und glichen so die Verluste des Vorjahres z.T. wieder aus. Die Behandlungseffekte waren jedoch noch stärker als in den beiden vorangegangenen Jahren von starken Schwankungen und uneinheitlichen Reaktionsweisen geprägt.

Die Individualgewichte von *Arrhenatherum* fielen in allen drei Mischkulturen in der Mehrzahl der Behandlungsvarianten hinter die Ergebnisse der entsprechenden Monokulturen zurück, bis auf minimal 0,5 im Beisein von *Brachypodium* und *Bromus*. In Nachbarschaft einer dieser beiden Arten lagen

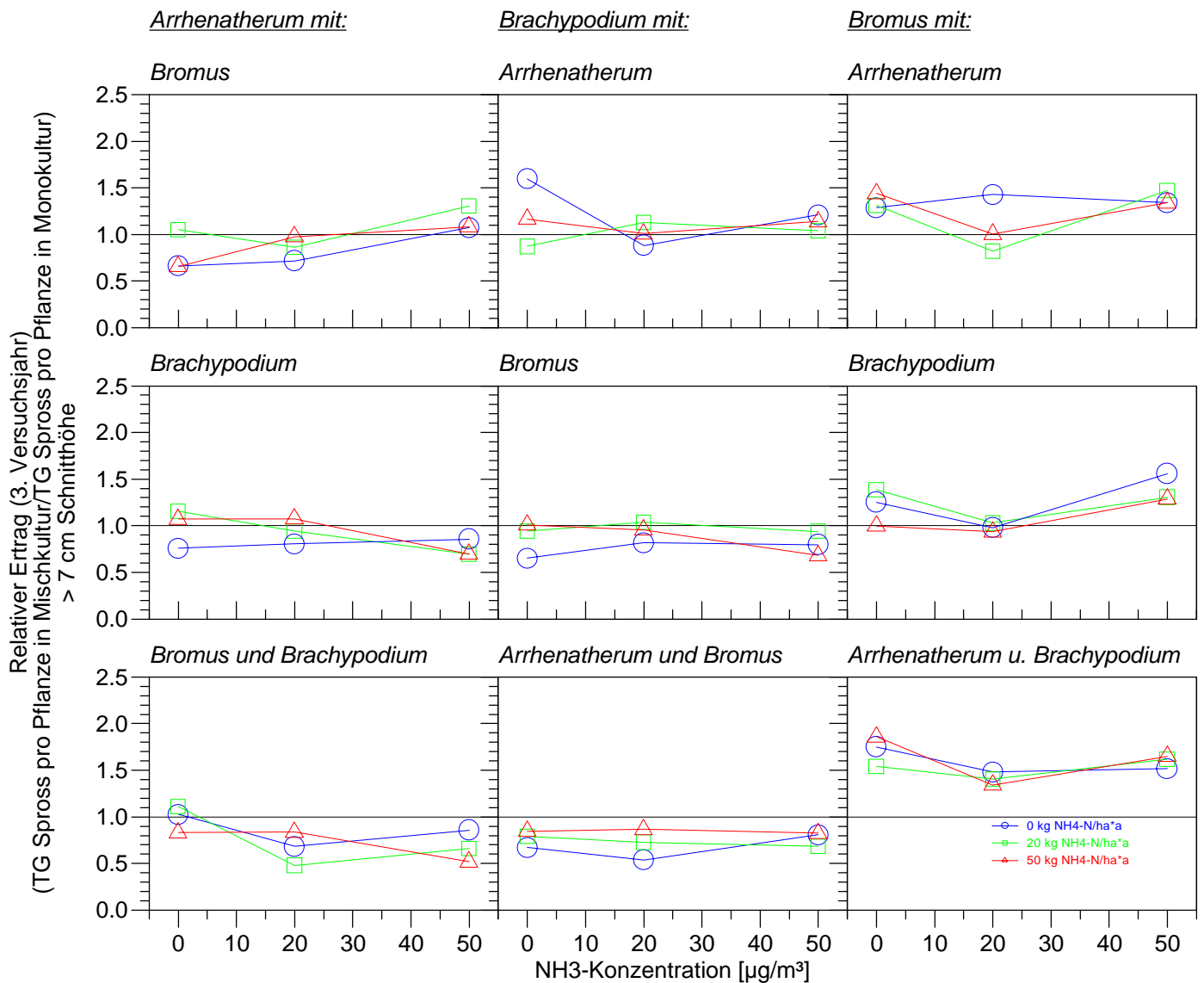


Abb. 99: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

die schlechtesten Ergebnisse bei etwa 0,7. Die NH_3 -Exposition hatte je nach konkurrierender Art tendenziell unterschiedliche Einflüsse auf die interspezifische Konkurrenzkraft von *Arrhenatherum*. Neben *Bromus* zeigten sich eher positive Effekte, neben *Brachypodium* waren sie dagegen negativ. Dort konnte *Arrhenatherum* dagegen geringfügig von ausschließlichen NH_4^+ -Gaben profitieren.

Die Reaktionen der beiden Halbtrockenrasenarten waren konstant sehr uneinheitlich, so dass sich keine deutlichen Trends ausmachen ließen. *Brachypodium* konnte unabhängig von der Behandlung seine interspezifische Konkurrenzkraft besonders in Mischkultur mit *Arrhenatherum* wieder etwas steigern, sodass die Gewichte der Einzelpflanzen dort in den meisten Behandlungsvarianten annähernd den Vergleichswerten in Monokultur entsprachen. In den beiden anderen Kombinationen waren die Veränderungen gegenüber dem Vorjahr nur gering, die Individualgewichte blieben hier in vielen

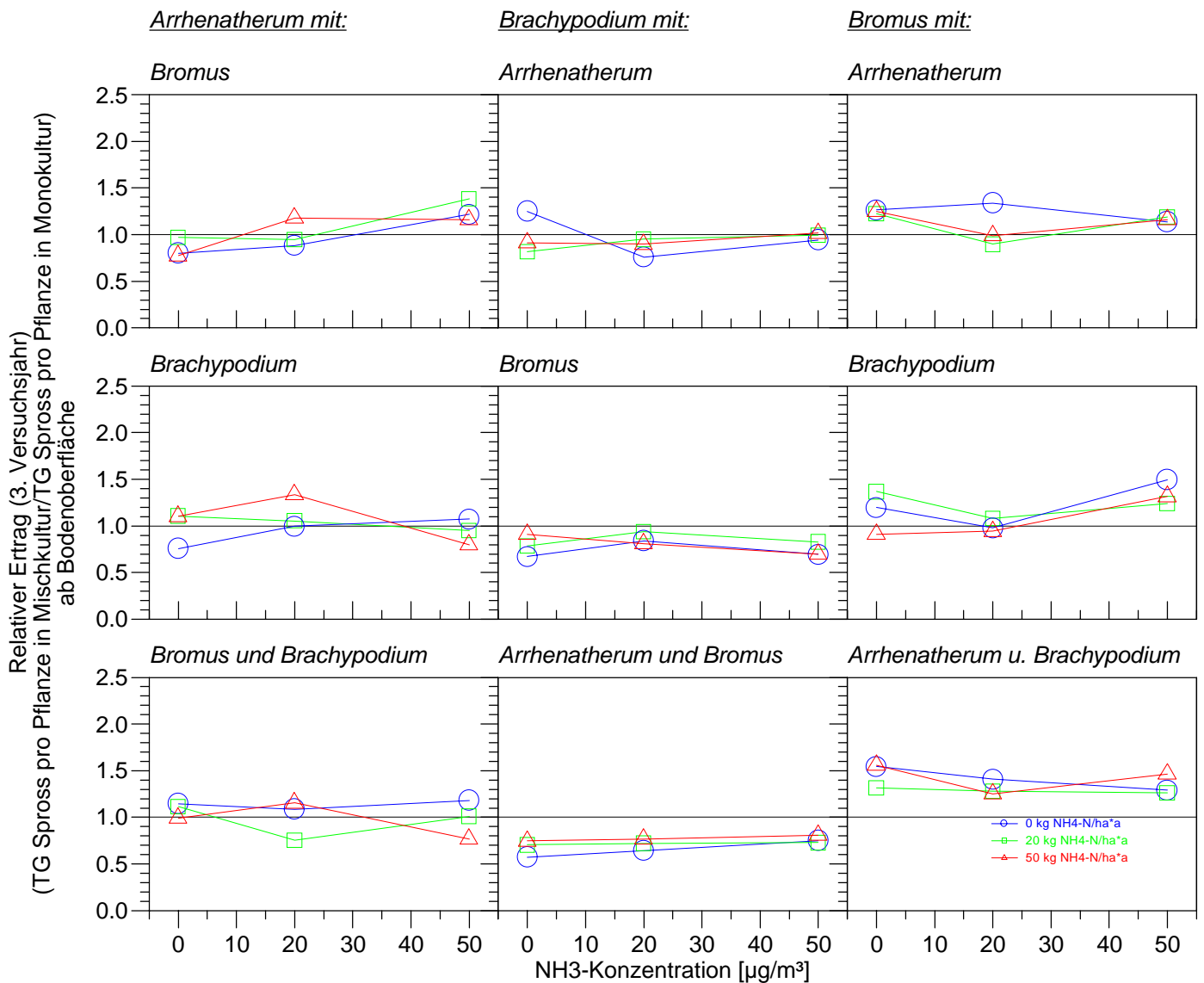


Abb. 100: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [ab Bodenoberfläche]) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)

Fällen deutlich unter der Marke von 1, die Minima lagen neben *Bromus* bei etwa 0,4, neben *Arrhenatherum* und *Bromus* bei etwa 0,5. Das eigentliche Gegenstück zu den beobachteten negativen Veränderungen bei *Arrhenatherum* bildete die Entwicklung bei *Bromus*, auffällig besonders in der Mischkultur aus drei Arten sowie in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum*, dort waren die Reaktionen auf die Behandlungen jedoch mit starken Schwankungen versehen. In beiden Fällen gewann *Bromus* im letzten Versuchsjahr deutlich an interspezifischer Konkurrenzkraft. Mit RE-Werten bis 1,5 in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum* und 1,9 in den Mischkulturen aus drei Arten erreichte *Bromus* wieder die interspezifische Konkurrenzkraft des ersten Versuchsjahres, lag in einigen Behandlungsvarianten sogar noch darüber.

Ausgehend vom Relativen Ertrag erwiesen sich damit im dritten Versuchsjahr folgende Arten als konkurrenzstärker (fett):

Arrhenatherum / **Bromus**

Arrhenatherum / **Brachypodium**

Bromus / *Brachypodium*

Arrhenatherum / **Bromus** / *Brachypodium*

Drittes Versuchsjahr (1997) (Sprosstrockenmasse ab Bodenoberfläche)

Legte man bei der Berechnung des RE des letzten Versuchsjahres die gesamte oberirdische Sprosstrockenmasse zugrunde einschließlich der Höhenfraktion zwischen Bodenoberfläche und 7 cm Schnitthöhe, so zeigten sich weitgehend ähnliche Ergebnisse wie ohne diese Fraktion (Abb. 100). Bemerkenswert war lediglich, dass bei *Arrhenatherum* der negative Trend in der Entwicklung in allen drei Mischkulturen geringfügig schwächer ausfiel, während bei *Brachypodium* die Differenzen zwischen den Behandlungsvarianten noch undeutlicher wurden.

Arrhenatherum elatius mit:

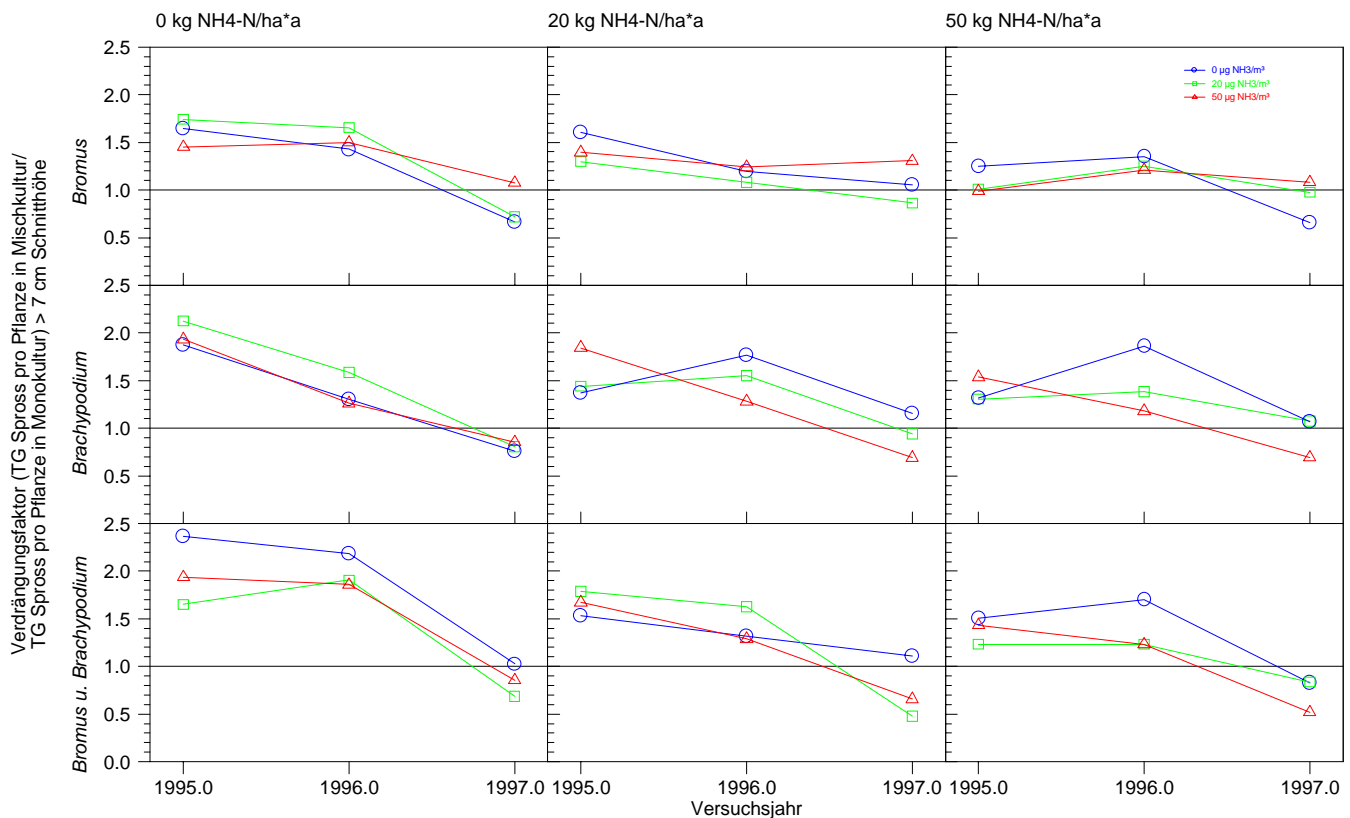


Abb. 101: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Arrhenatherum elatius* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 – 1997)

Entwicklung des Relativen Ertrages von 1995 bis 1997

Verfolgt man die Veränderungen des RE über den gesamten Versuchszeitraum, trat die Entwicklung der interspezifischen Konkurrenzkraft bei den drei untersuchten Arten noch deutlicher hervor (Abb. 101 - 103). Besonders plastisch war hierbei vor allem der Kontrast zwischen der Entwicklung bei *Arrhenatherum* auf der einen und *Bromus* und *Brachypodium* auf der anderen Seite.

Während *Arrhenatherum* im ersten und in den meisten Behandlungsvarianten auch noch im zweiten Versuchsjahr gegenüber den beiden Halbtrockenrasenarten als dominierende Art einzustufen war, wandelte sich dieses Bild in der dritten Vegetationsperiode deutlich. *Arrhenatherum* büßte in allen Kombinationen an interspezifischer Konkurrenzkraft ein. Im Gegenzug konnten sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum* ihre Position im dritten Versuchsjahr ausbauen, nachdem sie in der vorangegangenen Vegetationsperiode ausgehend von z.T. bereits relativ schwachen Ausgangspositionen im ersten Versuchsjahr zunächst weiter an Konkurrenzkraft eingebüßt hatten. Eine ähnliche Entwicklung zeigte sich auch in den Mischkulturen aus *Bromus* und *Brachypodium*. Die interspezifische Konkurrenzkraft hatte bei beiden Arten zwischen dem ersten und zweiten Versuchsjahr in den meisten Behandlungsvarianten abgenommen. In der dritten Vegetationsperiode konnten jedoch sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* einer Fortsetzung dieses negativen

Brachypodium pinnatum mit:

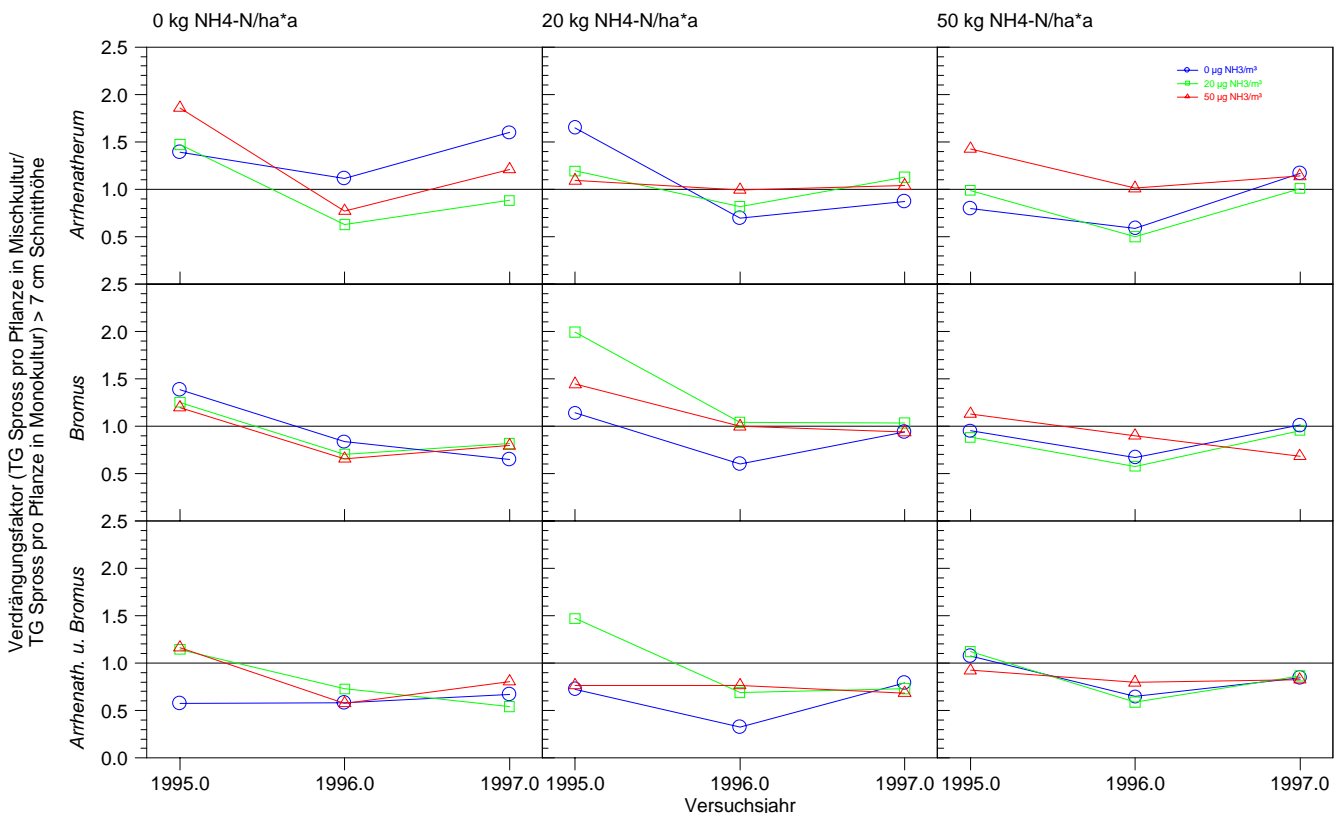


Abb. 102: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Brachypodium pinnatum* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 - 1997)

Trends vielfach entgegensteuern. *Bromus* erwies sich gegenüber *Brachypodium* in den meisten Behandlungsvarianten als die überlegene Art, die Differenzen waren aber im Vergleich zu den Mischkulturen mit *Arrhenatherum* weniger ausgeprägt.

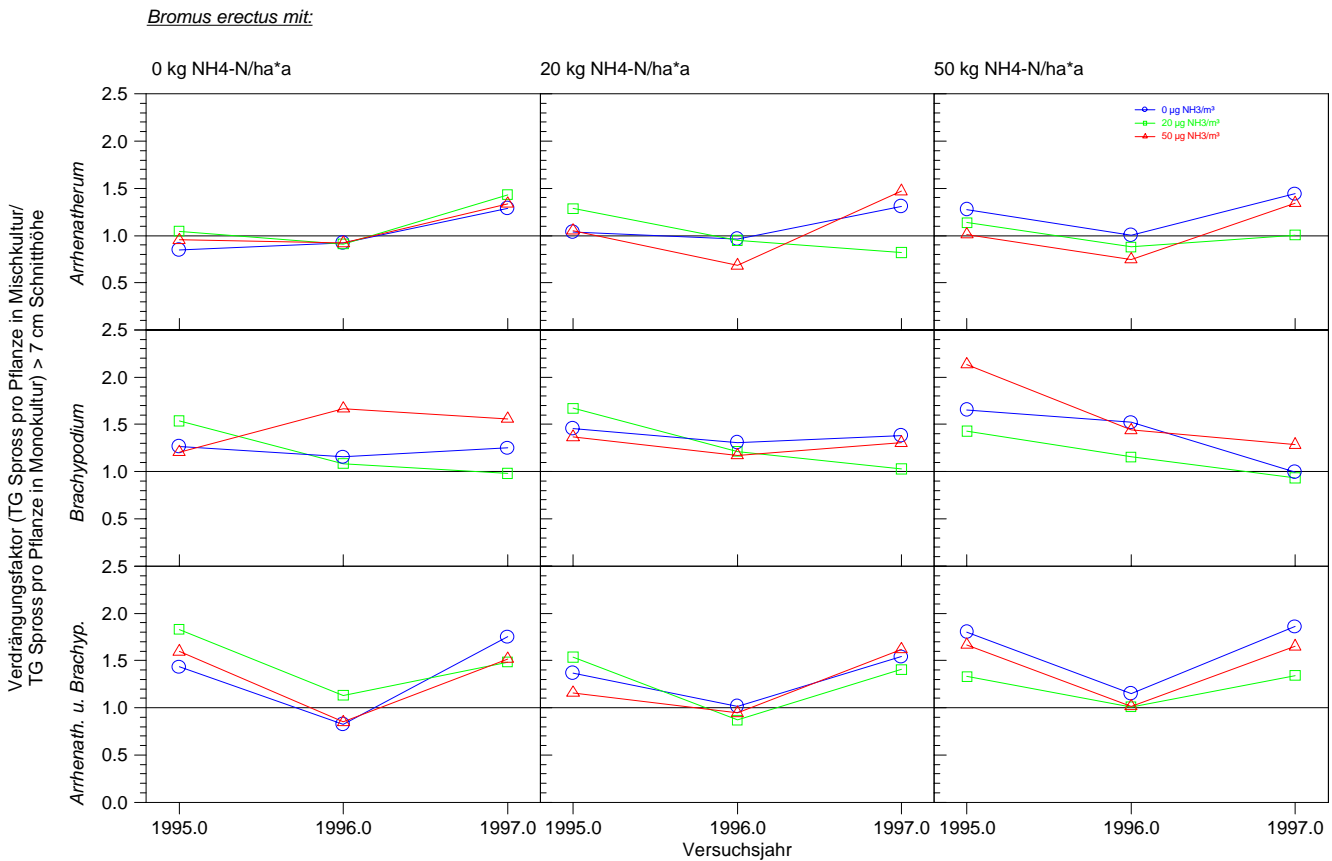


Abb. 103: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Bromus erectus* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 - 1997)

Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte

Bei einem direkten Vergleich der RE-Werte von *Arrhenatherum* mit den konkurrierenden Arten bestätigte sich die für *Arrhenatherum* negative Entwicklung. Lag der RE von *Arrhenatherum* in den ersten beiden Versuchsjahr meist über den Werten von *Bromus* und *Brachypodium*, so kehrte sich dies im 3. Versuchsjahr deutlich um (s. Tab. 27 - 29).

Die je nach konkurrierender Art unterschiedliche Entwicklung von *Bromus* ließ sich auch bei einem Vergleich der RE-Werte der konkurrierenden Arten erkennen. So lagen der RE von *Bromus* im 1. Versuchsjahr überwiegend und im 2. Versuchsjahr ausschließlich unter den Werten von

Tab. 27: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: erstes Versuchsjahr (1995)

1. Versuchsjahr 1995								
Art	in Konkurrenz mit							
<i>Arrhenatherum</i>	<i>Bromus</i>				<i>Brachypodium</i>			
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	>	>	>	0	>	>	>
20	>	=	>	20	<	>	>	
50	=	<	=	50	>	>	>	
<i>Bromus</i>	<i>Brachypodium</i>							
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	<	>	=	0	<	>	=
20	>	<	<	20	>	<	<	
50	>	>	>	50	>	>	>	

Tab. 28: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: zweites Versuchsjahr (1996)

2. Versuchsjahr 1996								
Art	in Konkurrenz mit							
<i>Arrhenatherum</i>	<i>Bromus</i>				<i>Brachypodium</i>			
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	>	>	>	0	>	>	>
20	>	>	>	20	>	>	>	
50	>	>	>	50	>	>	>	
<i>Bromus</i>	<i>Brachypodium</i>							
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	>	>	>	0	>	>	>
20	>	>	>	20	>	>	>	
50	>	>	>	50	>	>	>	

Tab. 29: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: drittes Versuchsjahr (1997)

3. Versuchsjahr 1997								
Art	in Konkurrenz mit							
<i>Arrhenatherum</i>	<i>Bromus</i>				<i>Brachypodium</i>			
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	<	<	<	0	<	<	<
20	<	=	<	20	>	<	<	
50	<	=	<	50	<	>	<	
<i>Bromus</i>	<i>Brachypodium</i>							
	NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³			NH ₄ ⁺ kg ha ⁻¹ a ⁻¹	NH ₃ µg m ⁻³		
		0	20	50		0	20	50
	0	>	>	>	0	>	>	>
20	>	=	>	20	>	=	>	
50	=	=	>	50	=	=	>	

Arrhenatherum, im letzten Versuchsjahr jedoch meist darüber. Mit Ausnahme der für *Bromus* positiven Effekte hoher NH₄⁺-Gaben im 1. Versuchsjahr ließen sich jedoch keine deutlichen Behandlungseffekte erkennen. Das Oszillieren der Dominanzverhältnisse in den Mischkulturen von *Bromus* und *Brachypodium* spiegelte sich auch in den Relationen der RE-Werte wieder. So lagen der RE von *Bromus* im 1. Versuchsjahr häufig unter denen von *Brachypodium*, *Bromus* konnte jedoch zu diesem Zeitpunkt stärker von NH₄⁺-Gaben profitieren als *Brachypodium*. Nachdem *Bromus* im 2. Versuchsjahr in allen Behandlungsvarianten höhere RE-Werte erreichte als *Brachypodium*, wandelte sich dieses Bild im 3. Versuchsjahr wieder etwas zugunsten von *Brachypodium*, das nunmehr eine erhöhte NH₄⁺-Versorgung nutzen konnte, um in einigen Behandlungsvarianten mit den RE-Werten von *Bromus* gleichzuziehen. Insgesamt lagen die RE-Werte von *Bromus* aber häufiger über denen von *Brachypodium* als umgekehrt.

Auch bei *Brachypodium* zeigte ein Vergleich der RE-Werte der konkurrierenden Arten eine differenzierte Entwicklung in den verschiedenen Mischkulturen erkennen. So lagen die RE-Werte von *Brachypodium* in den ersten beiden Versuchsjahren zwar meist unter den Werten von *Arrhenatherum* und *Bromus*, im 3. Versuchsjahr konnte diese Art ihre Position jedoch deutlich verbessern. Dies galt v.a. in Mischkultur mit *Arrhenatherum*, wo die RE-Werte von *Brachypodium* nunmehr meist über denen des Konkurrenten lagen, insbesondere unter NH₃-Exposition. In Mischkultur mit *Bromus* konnte *Brachypodium* bei hohen NH₄⁺-Gaben häufig ähnliche RE-Werte erreichen wie die konkurrierende Art.

Zusammenfassung

Der „Relative Ertrag“ (RE) setzt das Sprosstrockengewicht einer Art in Mischkultur in Beziehung zu dem in Reinkultur.

Im ersten Versuchsjahr lag der RE bei allen drei Arten i.d.R. deutlich über 1, d.h. die Einzelpflanzen bildeten bei interspezifischer Konkurrenz mehr Biomasse als bei intraspezifischer. Nur bei *Bromus* in Nachbarschaft von *Arrhenatherum* und bei *Brachypodium* in den Drei-Arten-Kulturen entsprach die gebildete Sprosstrockenmasse etwa derjenigen in Reinkultur. Eine erhöhte NH_4^+ -Versorgung reduzierte den RE in vielen Fällen deutlich, besonders bei *Arrhenatherum*, aber auch bei *Brachypodium*. Dies deutet darauf hin, dass sich der interspezifische Konkurrenzdruck in den Mischkulturen durch eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung vergrößerte.

Im zweiten Versuchsjahr fiel der RE meist niedriger aus als im Vorjahr, lediglich *Arrhenatherum* konnte das hohe Niveau in etwa halten. Dagegen lag der RE bei *Brachypodium* in allen Mischkulturen deutlich unter 1, während er bei *Bromus* meist um diesen Wert pendelte. Deutliche Einflüsse der Behandlungen zeigten sich nur bei *Arrhenatherum*, wo NH_4^+ -Gaben in Konkurrenz mit *Bromus* und in den Drei-Arten-Kulturen erneut für eine Verkleinerung des RE sorgten.

Im dritten Versuchsjahr verlor *Arrhenatherum* in allen Mischkulturen seine dominierende Stellung, der RE lag meist unter 1. Die NH_3 -Exposition führte in Konkurrenz mit *Bromus* tendenziell zu einem leichten Anstieg des RE von *Arrhenatherum*, während neben *Brachypodium* eine Reduktion auftrat. Sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* konnten ihren RE wieder deutlich erhöhen, die Behandlungseffekte blieben jedoch uneinheitlich. Ausgehend vom RE war *Bromus* in der dritten Vegetationsperiode sowohl in Nachbarschaft mit einer als auch neben zwei Arten die konkurrenzstärkste Art während dies für *Brachypodium* in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum* galt.

3.3 Ökophysiologische $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Wirkungen

3.3.1 Gaswechsel

Zweites Versuchsjahr (1996)

Bei allen drei Arten ließen sich während der Messungen in der zweiten Vegetationsperiode deutliche Effekte der NH_3 -Exposition auf den Gaswechsel erkennen. *Bromus* und *Brachypodium* profitierten jedoch stärker von erhöhten NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft als *Arrhenatherum*. Dies galt sowohl für die Nettoassimilation, als auch - bedingt durch artspezifisch unterschiedlich starke Steigerungen der Transpiration - für die Wassernutzungseffizienz (WUE A/E).

In den Kontrollkulturen ohne NH_3 -Exposition übertraf *Arrhenatherum* mit einer durchschnittlichen

Nettophotosyntheserate von $6,5 (\pm 0,6) [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$ die beiden anderen Arten deutlich (Abb. 104). *Bromus* erreichte dort nur etwa 70 % dieses Wertes, *Brachypodium* sogar nur etwa 1/3 der Rate von *Arrhenatherum*. Die Differenzen zwischen den Arten waren in den Kontrollkulturen hochsignifikant ($P < 0.001^n$, LSD-Test: a b c). Unter NH_3 -Exposition kam es zu deutlichen Veränderungen dieser Rangordnung. Während die Nettophotosyntheserate bei *Arrhenatherum* nur um etwa 10 % anstieg ($P < 0.05^n$) nahm sie bei den Halbtrockenrasenarten massiv zu: *Brachypodium* verdreifachte seine durchschnittliche Nettophotosyntheserate ($P < 0.001^n$), bei *Bromus* nahm sie um fast 90 % zu ($P < 0.001^n$). Unter NH_3 -Exposition wurden die höchsten Nettophotosyntheseraten bei *Bromus* gemessen, im Mittel $8,7 (\pm 1,3) [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$. *Bromus* lag damit 20 % über dem Vergleichswert von *Arrhenatherum* mit $7,3 (\pm 1,0)$. *Brachypodium* erreichte mit einer Nettophotosyntheserate von $6,3 (\pm 0,4)$ etwa 90 % der Rate von *Arrhenatherum* und ca. 70 % der bei *Bromus* gemessenen Assimilationsrate. Die Unterschiede zwischen den drei Arten waren unter NH_3 -Exposition tendenziell.

Auch bei der Transpirationsrate E fand sich in den Kontrollkulturen dieselbe Rangordnung wie bei der Assimilationsrate. Bei *Arrhenatherum* war diese am höchsten, im Mittel $4,7 (\pm 1,0) [\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$. *Bromus* lag mit etwa 80 % dieses Wertes, besonders aber *Brachypodium* mit nur etwa 40 % erneut deutlich darunter (Unterschiede tendenziell). Im Vergleich zur Entwicklung bei der Assimilationsrate änderte sich an dieser Rangordnung jedoch trotz deutlicher Effekte der NH_3 -Exposition auf die Transpirationsrate bei allen drei Arten relativ wenig. Zwar fanden sich die deutlichsten Steigerungen mit etwa 160 % bei *Brachypodium* ($P < 0.001^n$) und 60 % bei *Bromus* ($P < 0.001$) erneut bei den beiden Halbtrockenrasenarten, diese waren jedoch geringer als die Zuwächse bei den Assimilationsraten dieser Arten. Umgekehrt verliefen die Reaktionen bei *Arrhenatherum*: bei dieser Art stieg die Transpirationsrate im Mittel um 30 % an (tendenziell) und damit deutlich stärker als die Assimilationsrate mit ca. 10 %. Bei erhöhten NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft lag die Transpirationsrate bei *Arrhenatherum* bei durchschnittlich $6,1 (\pm 1,8) [\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$. Mit einem Durchschnittswert von $6,0 (\pm 0,7)$ erreichte *Bromus* fast die gleiche Rate, *Brachypodium* lag etwa 30 % darunter. Entsprechend unterschieden sich in diesem Fall unter NH_3 -Exposition *Arrhenatherum* und *Bromus* auf der einen Seite signifikant ($P < 0.05^v$) von *Brachypodium* auf der anderen (LSD-Test: a a b).

Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass die erhöhte Transpirationsrate bei *Arrhenatherum* auch durch das im Durchschnitt um etwa 30 % höhere Wasserdampfdruckdefizit ($P < 0.001$) während der Messungen an *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition beeinflusst wurde. Die entsprechenden Differenzen betragen bei den Messungen an *Bromus* und *Brachypodium* nur etwa 5 %.

Die stomatäre Leitfähigkeit g_s lag bei den *Arrhenatherum*-Pflanzen unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen nicht höher als in den Kontrollen, während bei den beiden Halbtrockenrasenarten deutliche Steigerungen auftraten, die mit ca. 180 % bei *Brachypodium* ($P < 0.001^n$) und 60 % bei *Bromus* ($P < 0.001^v$) fast exakt den Effekten bei der Transpiration entsprachen. Letzteres galt weitgehend auch für die interspezifischen Differenzen. In den Kontrollen unterschieden sich alle drei Arten hochsignifikant voneinander ($P < 0.001$, LSD-Test: a b c).

Die unterschiedlichen Reaktionen der Arten auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft

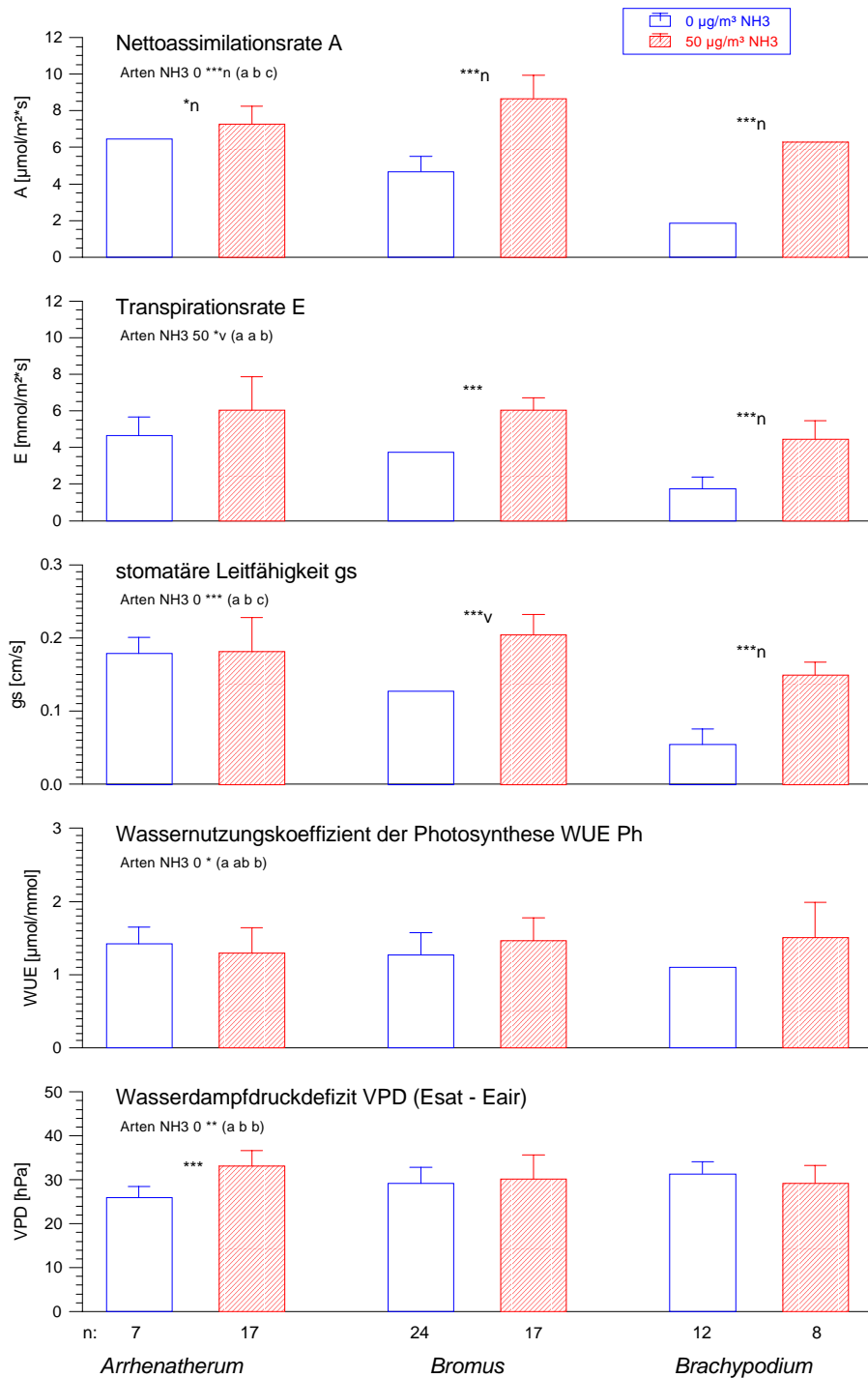


Abb. 104: Nettophotosyntheserate, Transpirationsrate, stomatäre Leitfähigkeit und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese unter erhöhtem NH₃ in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996) sowie das während der Messungen herrschende Wasserdampfdruckdefizit ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck) (***: $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, *: $P < 0.05$, n: keine Normalverteilung, v: keine Varianzhomogenität, Ergebnisse der LSD-Tests in Klammern)

spiegelten sich auch in differierenden Entwicklungen bei der Effizienz der Wassernutzung, ausgedrückt im Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese WUE_{Ph} . In den Kontrollen erreichte *Arrhenatherum* bedingt durch hohe Assimilationsraten bei vergleichsweise niedrigen Transpirationsraten mit $1,4 (\pm 0,2) [\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}]$ die höchste WUE_{Ph} aller drei Arten. Auch hier lag *Bromus*

mit ca. 90 % dieses Wertes knapp dahinter, *Brachypodium* erreichte 80 % des Vergleichswertes von *Arrhenatherum*. In den Kontrollkulturen unterschieden sich nur *Arrhenatherum* und *Brachypodium* in ihrer WUE_{Ph} signifikant voneinander während *Bromus* eine Mittelstellung einnahm ($P < 0.05$, LSD-Test: a ab b). Unter NH_3 -Exposition kam es dagegen zu einer völligen Umkehrung dieser Rangordnung. Hier konnte *Brachypodium* die WUE_{Ph} tendenziell um fast 40 % auf durchschnittlich $1,5 (\pm 0,5)$ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$] steigern und lag damit etwa 20 % über der entsprechenden WUE_{Ph} von *Arrhenatherum*. Um etwa 20 % nahm die WUE_{Ph} bei *Bromus* zu und übertraf damit *Arrhenatherum* um 10 %. Im Kontrast zu den Halbtrockenrasenarten verschlechterte sich bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition die WUE_{Ph} mit einer Abnahme von ca. 10 % auf einen Durchschnittswert von $1,3 (\pm 0,4)$ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$]. Allerdings lag wie bereits erwähnt das Wassersättigungsdefizit während der Messungen an *Arrhenatherum* in den Kammern mit erhöhten NH_3 -Konzentrationen etwa 30 % über dem in den Kontrollkulturen derselben Art.

Unter NH_3 -Exposition waren die Unterschiede zwischen den drei Arten nur mehr tendenziell.

Drittes Versuchsjahr (1997)

Auch in der dritten Vegetationsperiode ließen sich bei allen drei untersuchten Arten deutliche Effekte erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf den Gaswechsel erkennen. Die Reaktionen waren erneut artspezifisch sehr unterschiedlich. Trotz der Datenauswahl unterschieden sich die während der Messungen herrschenden Umweltbedingungen bei den drei Arten stärker als im Vorjahr. Das Wasserdampfdruckdefizit lag bei *Bromus* etwa 10 % und bei *Brachypodium* 30 - 40 % unter den entsprechenden Werten bei *Arrhenatherum*. In den Kontrollen war dies hochsignifikant ($P < 0.001^v$, LSD-Test: a b c). Ein Vergleich zwischen den Arten ist daher nur eingeschränkt möglich.

Geringere Unterschiede zwischen den Arten im Vergleich zum zweiten Versuchsjahr zeigten sich bei der Nettophotosyntheserate in den Kontrollkulturen (Abb. 105). *Arrhenatherum* lag hier mit $8,2 (\pm 1,3)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] erneut an der Spitze, sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* erreichten im Mittel etwa 20 % niedrigere Raten. Unter NH_3 -Exposition stieg die Assimilationsrate signifikant sowohl bei *Bromus* ($P < 0.001^v$) als auch bei *Brachypodium* ($P < 0.001$) um etwa 60 % an, während sich bei *Arrhenatherum* keine Effekte zeigten. Damit konnten die beiden Halbtrockenrasenarten bezüglich ihrer Assimilationsrate auch im dritten Versuchsjahr stärker von der NH_3 -Exposition profitieren als *Arrhenatherum*. Im Vergleich zum Vorjahr nahm die Stärke der Effekte bei allen drei Arten deutlich ab. Im dritten Versuchsjahr lag die mittlere Assimilationsrate unter NH_3 -Exposition bei *Bromus* ($11,0 (\pm 1,5)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]) und bei *Brachypodium* ($10,9 (\pm 1,1)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]) ca. 40 bzw. 30 % über dem Vergleichswert von *Arrhenatherum* ($8,1 (\pm 0,6)$ [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]). Entsprechend waren sowohl in den Kontrollen als auch unter NH_3 -Exposition die Differenzen zwischen *Bromus* und *Brachypodium* auf der einen und *Arrhenatherum* auf der anderen Seite hochsignifikant ($P < 0.01^v$ bzw. $P < 0.001$, LSD-Test in beiden Fällen: a b b).

NH_3 -Exposition deutlicher ausgeprägt. Die höchste Transpirationsrate in den Kontrollen wurde mit $8,7 (\pm 1,4)$ [$\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] erneut bei *Arrhenatherum* gemessen, *Bromus* lag mit etwa 50 % dieses Wertes

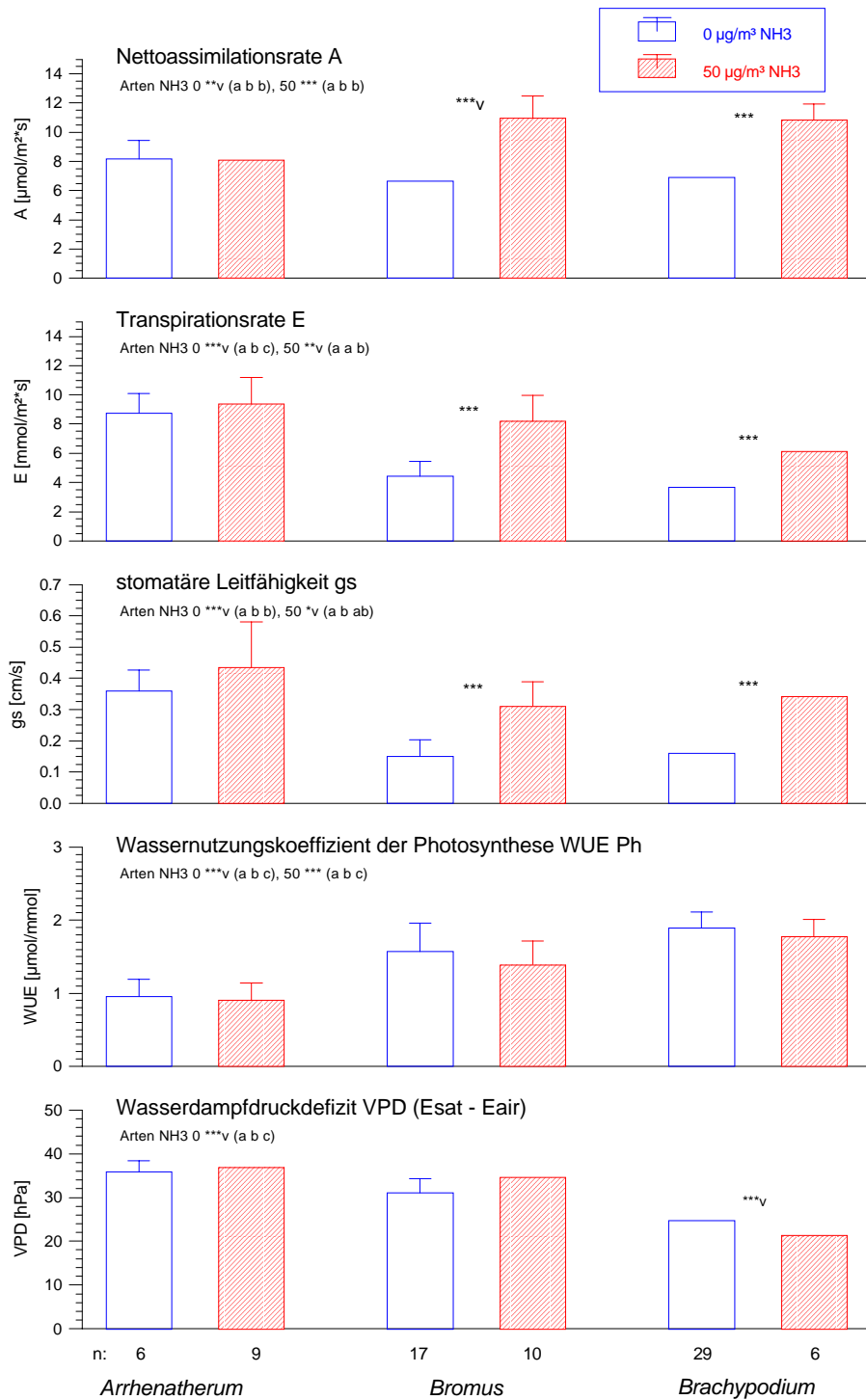


Abb. 105: Nettophotosyntheserate, Transpirationsrate, stomatäre Leitfähigkeit und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese unter erhöhtem NH₃ in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) sowie das während der Messungen herrschende Wasserdampfdruckdefizit ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck) (***: $P < 0.001$, **: $P < 0.01$, *: $P < 0.05$, n: keine Normalverteilung, v: keine Varianzhomogenität, Ergebnisse der LSD-Tests in Klammern)

deutlich darunter, *Brachypodium* erreichte ca. 40 %. Die Unterschiede zwischen den Arten waren hochsignifikant ($P < 0.001^v$, LSD-Test: a b c). Obwohl sich bei allen drei Arten deutliche Behandlungseffekte auf die Transpiration zeigten, blieb wie im Vorjahr diese Rangordnung auch unter NH₃-Exposi-

tion erhalten. Anders als im zweiten Versuchsjahr traten die stärksten Steigerungen der durchschnittlichen Transpirationsrate mit etwa 90 % jedoch bei *Bromus* auf ($P < 0.001$), während bei *Brachypodium* mit etwa 70 % ($P < 0.001$) und bei *Arrhenatherum* mit nur etwa 10 % auf (tendenziell) geringere Zuwächse gemessen wurden. Im Gegensatz zum Vorjahr lagen die Zuwächse der Transpirationsrate damit - deutlich abgestuft - bei allen drei Arten über denen der Assimilationsrate - am auffälligsten bei *Bromus*, schwächer bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum*. Unter NH_3 -Exposition waren wie im Jahr zuvor die Unterschiede zwischen *Arrhenatherum* und *Bromus* auf der einen und *Brachypodium* auf der anderen Seite hochsignifikant ($P < 0.01^v$, LSD-Test: a a b).

Die Behandlungseffekte auf die stomatäre Leitfähigkeit g_s entsprachen weitgehend denen bei der Transpiration. Während sich bei *Arrhenatherum* unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen mit 20 % nur relativ geringe Zuwächse zeigten, verdoppelte sich die stomatäre Leitfähigkeit bei den beiden Halbtrockenrasenarten, die mit ca. 110 % sowohl bei *Bromus* als auch bei *Brachypodium* (jeweils $P < 0.001$) über den Steigerungseffekten bei der Transpiration lagen. In den Kontrollen unterschieden sich die Halbtrockenrasenarten auf der einen von *Arrhenatherum* auf der anderen Seite ($P < 0.001^v$, LSD-Test: a b b). Unter NH_3 -Exposition nahm *Brachypodium* eine Mittelstellung ein zwischen *Arrhenatherum* und *Bromus* ($P < 0.05^v$, LSD-Test: a b ab).

Bedingt durch die im Vergleich zum Vorjahr deutlicheren interspezifischen Unterschiede besonders bei der Transpirationsrate variierte auch der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese WUE_{Ph} stärker. In den Kontrollkulturen erreichte *Arrhenatherum* mit etwa $1,0 (\pm 0,2) [\mu\text{mol mmol}^{-1}]$ die geringste Effizienz der Wassernutzung, beide Halbtrockenrasen lagen deutlich darüber - am günstigsten bei *Brachypodium* mit einer WUE_{Ph} von etwa $1,9 (\pm 0,2)$, *Bromus* kam auf etwa $1,6 (\pm 0,4) [\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}]$. Allerdings lag wie bereits erwähnt das Wassersättigungsdefizit während der Messungen an *Brachypodium* auch etwa 30 % unter dem der anderen Arten. Im Gegensatz zum Vorjahr war jedoch die Entwicklung der WUE_{Ph} unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen mit einer leichten Abnahme um etwa 10 % bei allen drei Arten sehr ähnlich. Anders als im Jahr zuvor lagen die Steigerungen der Transpirationsrate auch bei den beiden Halbtrockenrasenarten über denen der Nettphotosyntheserate. Die deutlichen Unterschiede zwischen den Arten blieben auch unter NH_3 -Exposition erhalten. Sowohl in den Kontrollen als auch bei erhöhten NH_3 -Konzentrationen waren die interspezifischen Differenzen hochsignifikant ($P < 0.001^v$ bzw. $P < 0.001$, LSD-Test jeweils: a b c).

Die Ergebnisse der Gaswechselformen aus zwei Vegetationsperioden deuten darauf hin, dass es den beiden Halbtrockenrasenarten *Brachypodium* und *Bromus* besser als *Arrhenatherum* gelang, von den fördernden Effekten eines erhöhten NH_3 -Angebotes auf die Assimilation zu profitieren und gleichzeitig das Verhältnis Assimilation zu Transpiration in einer für die Pflanze möglichst günstigen Relation zu halten.

Tab. 30: Übersicht Behandlungseffekte auf die Nettophotosyntheserate A und den Wassernutzungs-koeffizient der Photosynthese WUE_{Ph} zum Zeitpunkt der Gaswechselfmessungen im zweiten und dritten Versuchsjahr (Zunahme < 20 %: +, > 20 %: ++; Abnahme < 20 %: -, > 20 %: --; = keine Veränderungen, tendenzielle Reaktionen in Klammern)

	<i>Arrhenatherum</i>		<i>Bromus</i>		<i>Brachypodium</i>	
	1996	1997	1996	1997	1996	1997
Nettoassimila-tionsrate A	+	(=)	++	++	++	++
Wassernutzungs-koeffizient der Photosynthese WUE_{Ph}	(-)	(-)	(+)	(-)	(++)	(-)

Zusammenfassung

In den Kontrollkulturen ohne NH_3 -Exposition erreichte *Arrhenatherum* im Durchschnitt die höchste Nettophotosyntheserate aller drei Arten und auch die stomatäre Leitfähigkeit und die Transpirationsrate war bei *Arrhenatherum* am größten, gefolgt von *Bromus* und *Brachypodium*. Dies galt für die Messperioden im zweiten und dritten Versuchsjahr, stärkere Differenzen der äußeren Rahmenbedingungen (Wasserdampfdruckdefizit) schränkten die interspezifischen Vergleichsmöglichkeiten im dritten Versuchsjahr jedoch ein.

Unter NH_3 -Konzentrationen von $50 \mu g m^{-3}$ traten bei *Brachypodium* die stärksten Zuwächse auf, sowohl bei der Nettophotosyntheserate als auch bei der stomatären Leitfähigkeit und der Transpirationsrate. Auch bei *Bromus* traten hochsignifikante Steigerungen auf - unter NH_3 -Exposition lag die durchschnittliche Nettophotosyntheserate bei *Bromus* vor *Arrhenatherum* und *Brachypodium*. Bei *Arrhenatherum* waren die positiven Effekte deutlich schwächer.

Während die Transpirationszuwächse bei *Bromus* und *Brachypodium* etwa den Steigerungen der stomatären Leitfähigkeit entsprachen, deutete bei *Arrhenatherum* die Zunahme der Transpirationsrate bei gleichzeitiger Konstanz der stomatären Leitfähigkeit auf eine stärkere Wasserabgabe über die gesamte Oberfläche der Blattspreiten unter NH_3 -Exposition. Da zudem die Zuwächse der Nettophotosyntheserate bei *Brachypodium* und *Bromus* anders als bei *Arrhenatherum* über denen der Transpirationsrate lagen, konnten die beiden Halbtrockenrasenarten unter NH_3 -Exposition ihre Wassernutzungseffizienz (WUE_{Ph}) verbessern, während sie bei *Arrhenatherum* sank.

3.3.2 Kohlenhydratgehalte der Blattspreiten (erste Vegetationsperiode [1995])

Die Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen zeigten sowohl deutliche Differenzen zwischen den drei untersuchten Arten als auch signifikante Einflüsse der NH_3/NH_4^+ -Behandlungen auf die Konzentrationen der untersuchten Kohlenhydrate. Die Unterschiede zwischen den Arten (Abb. 106) waren bei Berücksichtigung der Messwerte aus allen Behandlungen hochsignifikant ($P < 0,001$). Auffallend war,

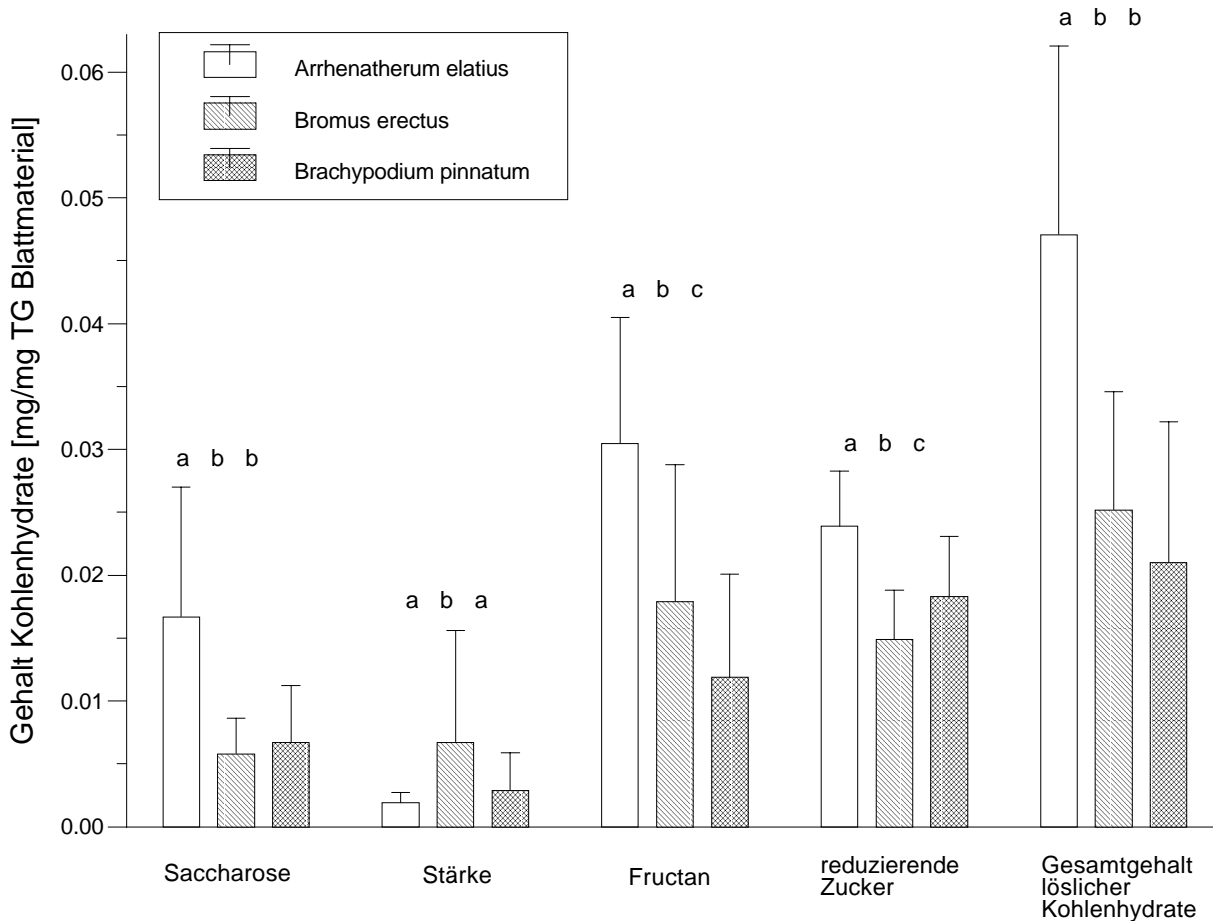


Abb. 106: Konzentrationen der analysierten Kohlenhydrate in den Blattspalten der drei untersuchten Arten (Mittelwerte aller untersuchten Behandlungsvarianten) (Ernte 1. Versuchsjahr 1995)

dass *Arrhenatherum* bei allen analysierten Kohlenhydraten außer der Stärke die höchsten Gehalte der drei untersuchten Arten erreichte und sich damit deutlich von *Brachypodium* und *Bromus* absetzte. Die Differenzen zwischen *Brachypodium* und *Bromus* waren geringer, signifikante Unterschiede traten nur beim Fructangehalt und beim Gehalt an reduzierenden Zuckern auf. Bei *Bromus* fanden sich die höchsten Stärkegehalte, diese waren 1,5 mal größer als die bei *Brachypodium* gemessenen Werte und lagen fast um das dreifache über den Konzentrationen bei *Arrhenatherum*.

3.3.2.1 Saccharose

In den Kontrollkulturen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot unterschieden sich die Saccharosegehalte von *Arrhenatherum* ($0,005 \pm 0,004 \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$) und *Bromus* ($0,005 \pm 0,002 \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$) kaum, bei *Brachypodium* waren sie etwas niedriger ($0,004 \pm 0,001 \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$).

Bei allen drei Arten waren Einflüsse der unterschiedlichen Behandlungen auf die Saccharosekonzentrationen zu erkennen (Abb. 107 a). Signifikante NH_3 -Effekte traten nur bei *Brachypodium* und *Bromus* auf, während *Arrhenatherum* signifikant von erhöhten NH_4^+ -Gaben profitierte. Bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* ließen sich tendenziell auch Effekte der zweiten NH_y -Form aus-

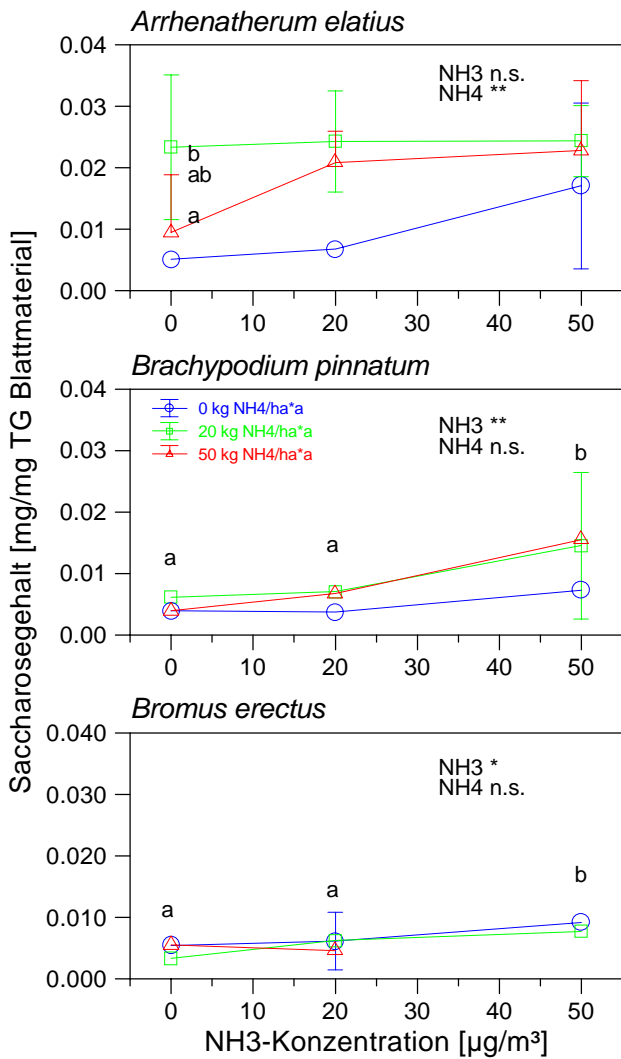


Abb. 107 a: Saccharosegehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05, **: P < 0,01)

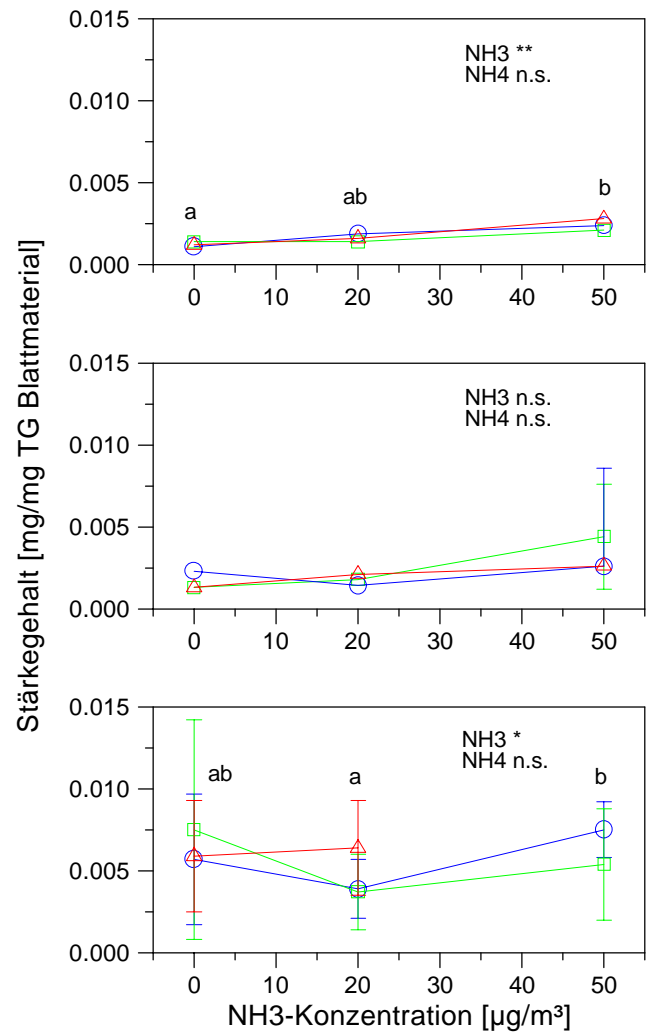


Abb. 107 b: Stärkegehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05, **: P < 0,01)

machen.

Unter NH₃-Exposition stieg der Saccharosegehalt bei *Brachypodium* durchschnittlich um 90 % an, wenn gleichzeitig auch die NH₄⁺-Versorgung verbessert wurde, sogar auf das 2,4- bis 4-fache der Konzentrationen in den Kontrollen (P < 0,01, a a b [LSD-Test]). Mit der NH₃-Konzentration in der Umgebungsluft zunehmende NH₄⁺-Effekte deuteten auf Interaktionen zwischen NH₃ und NH₄⁺, die sich aber statistisch nicht absichern ließen.

Bei *Bromus* waren die Reaktionen im Vergleich zu *Brachypodium* schwächer: unter NH₃-Exposition stieg der Saccharosegehalt im Mittel um 70 % an, bei mittleren NH₄⁺-Gaben auf das 2,3-fache der Kontrollen (P < 0,05, a a b [LSD-Test]). Für die Behandlungsvariante mit maximaler NH₃/NH₄⁺-Versorgung lagen leider keine Daten vor (s. 2.6.2.3).

Bei *Arrhenatherum* führten sowohl höhere NH₃-Konzentrationen als auch NH₄⁺-Gaben zu deutlich veränderten Saccharosegehalten, erstere tendenziell, letztere signifikant (P < 0,01). Unter NH₃-Exposition stieg der Gehalt an Saccharose bis auf das 3,4-fache der Kontrollen an. Mittlere NH₄⁺-Gaben

fürten alleine sogar zu einem Anstieg um das 4,6-fache gegenüber den Kontrollen, dort blieben aber Effekte der NH₃-Exposition aus. Bemerkenswert ist, dass der Saccharosegehalt unter maximaler NH₄⁺-Versorgung nicht weiter wuchs, sondern stattdessen wieder abnahm. Daher unterschieden sich nur die Varianten ohne NH₄⁺-Gaben und mit 20 kg ha⁻¹ a⁻¹ signifikant voneinander (a b ab [LSD-Test]). Eine Interaktion zwischen NH₃ und NH₄⁺ ließ sich auch bei dieser Art statistisch nicht absichern.

3.3.2.2 Stärke

Zwar fanden sich bei *Bromus* mit 0,006 (± 0,004) mg mg⁻¹ TG die mit Abstand größten Stärkegehalte unter den drei untersuchten Arten (*Brachypodium* 0,002 ± 0,001, *Arrhenatherum* 0,001 ± 0,001 mg mg⁻¹ TG), die NH₃/NH₄⁺-Behandlungen hatten dagegen keinen einheitlichen Effekt (Abb. 107 b). Deutliche Steigerungen der Stärkegehalte unter NH₃-Exposition traten aber sowohl bei *Arrhenatherum* als auch - abgeschwächt - bei *Brachypodium* auf. Unter NH₃-Exposition nahm der Stärkegehalt in den Blättern von *Arrhenatherum* hochsignifikant bis auf das 2,2-fache der Kontrollen zu (P < 0,01, a ab b [LSD-Test]). NH₄⁺-Gaben führten nur zu schwachen Veränderungen. Bei *Brachypodium* blieben die Effekte der NH₃-Exposition tendenziell, deutliche Steigerungen bis zum 3,4-fachen der Kontrollen traten bei gleichzeitiger NH₄⁺-Versorgung auf. Die NH₄⁺-Versorgung führte insgesamt jedoch zu keinen einheitlichen Reaktionen. *Brachypodium* erreichte jedoch bei erhöhten NH₄⁺-Gaben ähnliche Stärkegehalte wie *Bromus*.

3.3.2.3 Fructane

Im laufenden Experiment ließen sich Fructane in den Blättern aller drei Süßgrasarten nachweisen, die niedrigen Konzentrationen zwischen 0,5 und 4,0 % des Trockengewichtes sprachen jedoch gegen eine Speicherung von Fructanen in den Blättern.

Die höchsten Fructangehalte wies *Arrhenatherum* auf (Abb. 108 a), bereits in den Blättern der Kontrollkulturen ohne verbessertem NH₃/NH₄⁺-Angebot lagen die Konzentrationen fast doppelt so hoch wie bei *Bromus* und betragen nahezu das dreifache der bei *Brachypodium* gefundenen Gehalte (*Arrhenatherum* 0,023 (± 0,008), *Bromus* 0,012 (± 0,008), *Brachypodium* 0,008 (± 0,006) mg mg⁻¹ TG). Auch von den Behandlungen konnte *Arrhenatherum* am deutlichsten profitieren, nur bei dieser Art waren die Steigerungen der Fructangehalte durch erhöhte NH₃-Konzentrationen signifikant (P < 0,05 a ab b [LSD-Test]). Unter NH₃-Exposition wuchs der Fructangehalt in den Blättern von *Arrhenatherum* bis auf das 2-fache der Kontrollen an. NH₄⁺-Gaben führten dagegen nur zu schwachen Steigerungen zwischen 5 und 17 % gegenüber den Kontrollen.

Uneinheitlicher waren die Reaktionen bei *Brachypodium* und *Bromus*, es zeigten sich aber auch hier deutliche Veränderungen der Fructangehalte unter erhöhten NH₃-Konzentrationen in der Umgebungsluft. Bei *Brachypodium* führte die isolierte NH₃-Exposition nur zu einer relativ schwachen Zunahme des Fructangehaltes um ca. 50 %, stärkere Steigerungen bis zum 2,2-fachen der Kontrollen (ohne

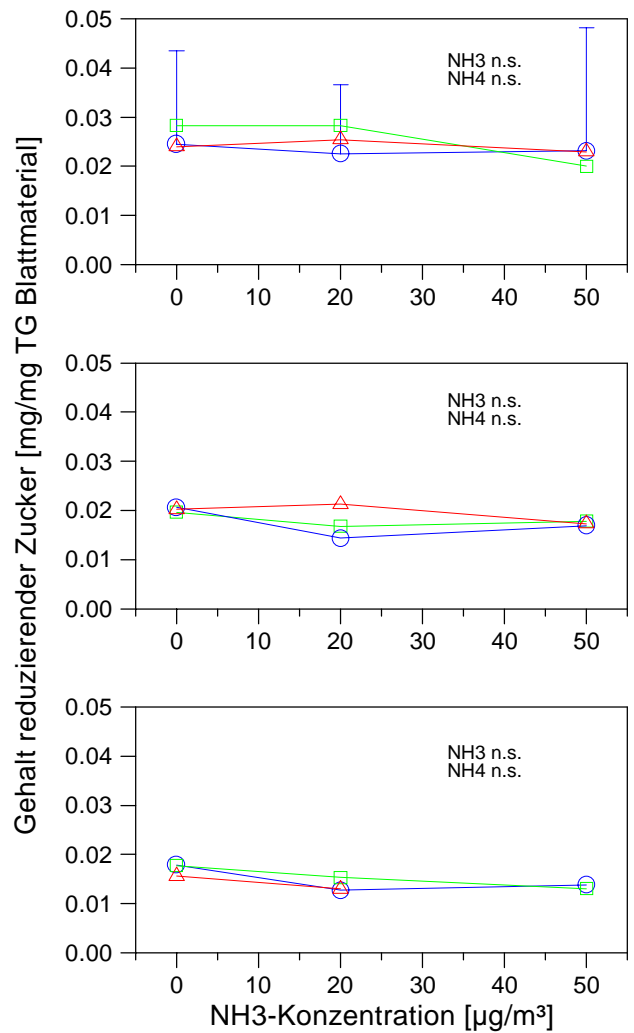
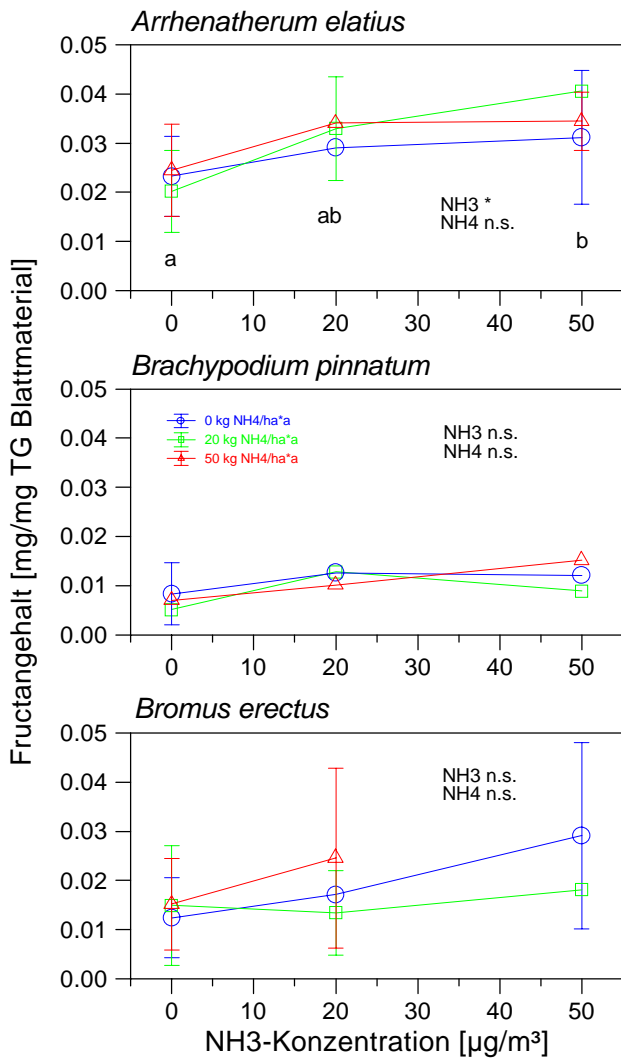


Abb. 108 a: Fructangehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05)

Abb. 108 b: Gehalt reduzierender Zucker

in den Blattspreiten unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄⁺-Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05)

NH₃-Exposition) traten bei gleichzeitiger NH₄⁺-Versorgung auf.

In den Blättern von *Bromus* traten anders als bei *Brachypodium* auch bei alleiniger NH₃-Exposition deutliche Zuwächse des Fructangehaltes bis zum 2,3-fachen der Kontrollen auf, zusätzliche NH₄⁺-Gaben führten jedoch wieder zu einer Abnahme.

3.3.2.4 Reduzierende Zucker

Die höchsten Gehalte an reduzierenden Zuckern in den Kontrollkulturen ohne verbessertem NH₃/NH₄⁺-Angebot fanden sich mit durchschnittlich 0,025 (± 0,019) mg mg⁻¹ TG erneut bei *Arrhenatherum* (Abb. 108 b). Zu den reduzierenden Zuckern gehören alle Zucker, die eine freie glycosidische Hydroxylgruppe besitzen (Glucose, Fructose, Maltose, Lactose). Anders als bei den Fructangehalten waren die bei *Brachypodium* und *Bromus* gemessenen Konzentrationen jedoch nur wenig niedriger (0,021 (± 0,001) bzw. 0,018 (± 0,003) mg mg⁻¹ TG).

Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot führte bei keiner der untersuchten Arten zu signifikanten Veränderungen der Gehalte an reduzierenden Zuckern. Tendenziell nahm deren Konzentration jedoch unter NH_3 -Exposition ab, mit 20 - 30 % am deutlichsten bei *Bromus*, gefolgt von *Brachypodium* mit Reduktionen zwischen 10 und 20 %. Mit Verlusten zwischen 5 und 30 % von den stärksten Schwankungen geprägt waren die Reaktionen bei *Arrhenatherum*. Anders als die NH_3 -Exposition, die in allen Behandlungsvarianten zu mehr oder weniger starken Reduktionen führte, blieben die Reaktionen auf erhöhte NH_4^+ -Gaben bei allen drei Arten uneinheitlich.

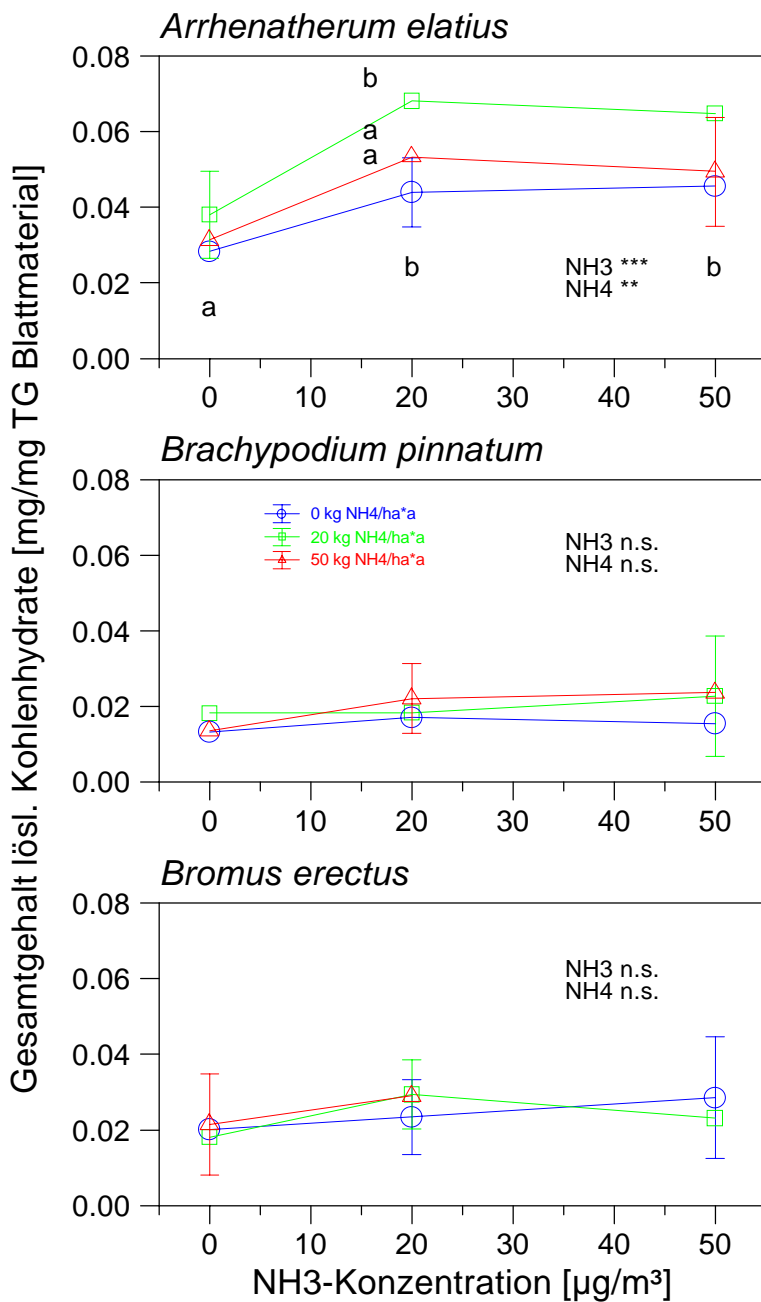


Abb. 109: Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate in den Blattspalten unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) (**: $P < 0,01$, ***: $P < 0,001$)

3.3.2.5 Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate

Auch der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate war bei *Arrhenatherum* bereits in den Kontrollkulturen ohne verbessertem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot mit $0,028 (\pm 0,005) \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$ am höchsten, lag damit etwa 1/3 über den bei *Bromus* gemessenen Werten ($0,02 [\pm 0,005] \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$) und war sogar doppelt so hoch wie bei *Brachypodium* ($0,013 [\pm 0,004] \text{ mg mg}^{-1} \text{ TG}$, Abb. 109).

Durch die Behandlungen wurden die Differenzen zwischen den drei untersuchten Arten noch verstärkt. Nur bei *Arrhenatherum* zeigten sich hochsignifikante Einflüsse sowohl steigender NH_3 -Konzentrationen ($P < 0,001$) als auch einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung ($P < 0,01$), während diese bei *Brachypodium* und *Bromus* nur tendenziell blieben.

Unter NH_3 -Exposition wuchs der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate in den Blättern von *Arrhenatherum* um 60 - 70 % gegenüber den Kontrollen an. NH_4^+ -Gaben führten zu Steigerungen zwischen 10 und 60 %. Die gemessenen Konzentrationen bei *Arrhenatherum* deuteten für NH_3 auf eine Sättigungsfunktion hin, bei NH_4^+ zeigte sich ein Maximum. So führte eine Erhöhung der NH_3 -Konzentration von 20 auf $50 \mu\text{g m}^{-3}$ zu keiner weiteren Steigerung des Gesamtgehaltes an löslichen Kohlenhydraten; entsprechend unterschieden sich die Gehalte dieser Varianten nicht signifikant voneinander (a b b [LSD-Test]). Unter NH_4^+ -Versorgung wurden die höchsten Konzentrationen in der mittleren Düngestufe erreicht, eine weitere Steigerung führte zu einer Abnahme der Gehalte, die sich damit nicht mehr signifikant von den Kontrollen ohne NH_4^+ -Gaben unterschieden (a b a [LSD-Test]).

Bei guter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung abnehmende Gehalte ließen sich tendenziell auch bei anderen Kohlenhydraten erkennen, so bei *Arrhenatherum* im Saccharose- und Fructangehalt, bei *Brachypodium* im Stärkegehalt, bei allen drei untersuchten Arten im Gehalt reduzierender Zucker.

Obwohl die Reaktionen bei *Brachypodium* und *Bromus* tendenziell blieben, traten auch bei diesen Arten deutliche Steigerungen auf. Unter NH_3 -Exposition nahm der Gesamtgehalt löslicher Kohlen-

Tab. 31: Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen im potentiell assimilierenden Blattmaterial unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995), (+: Zunahme, -: Abnahme, =: keine deutlichen Veränderungen; tendenzielle Reaktionen in Klammern)

untersuchte Kohlenhydrate	<i>Arrhenatherum</i>		<i>Brachypodium</i>		<i>Bromus</i>	
	NH_3	NH_4^+	NH_3	NH_4^+	NH_3	NH_4^+
Saccharose	(+)	+	+	(+)	+	=
Stärke	+	=	(+)	=	=	=
Fructane	+	(+)	(+)	=	(+)	=
reduzierende Zucker	(-)	=	(-)	=	(-)	=
Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate	+	+ ¹	(+)	(+)	(+)	(+)

1: bei hohen NH_4^+ -Gaben nahm der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate wieder ab

hydrate in den Blättern von *Brachypodium* um 20 - 80 % gegenüber den Kontrollen zu. NH_4^+ -Gaben führten zu Steigerungen zwischen 30 und 50 %. Bei *Bromus* bewirkten erhöhte NH_3 -Konzentrationen Zunahmen zwischen 30 und 40 %, eine verbesserte NH_4^+ -Versorgung Steigerungen bis 20 %. Ausgeprägte Sättigungs- und Optimumeffekte wie bei *Arrhenatherum* traten bei diesen Arten nicht auf.

Zusammenfassung

Der Gehalt aller analysierten Kohlenhydrate war in den Blattspreiten von *Arrhenatherum* am höchsten. Nur beim Stärkegehalt lag *Bromus* an der Spitze.

Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot führte sowohl zu Steigerungen als auch zu Abnahmen.

Die signifikanten Behandlungseffekte waren bei *Arrhenatherum* am häufigsten. Unter NH_3 -Exposition stiegen der Stärke- und der Fructosegehalt, die Saccharosekonzentration nahm durch NH_4^+ -Gaben zu. Der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate wurde durch beide NH_y -Formen gesteigert. Bei *Bromus* und *Brachypodium* nahm signifikant nur der Saccharosegehalt unter NH_3 -Exposition zu.

Der Gehalt an reduzierenden Zuckern nahm bei allen drei Arten unter NH_3 -Exposition tendenziell ab. Bei *Arrhenatherum* nahm der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate durch niedrige NH_3 -Konzentrationen zu, wuchs jedoch unter maximaler NH_3 -Exposition nicht weiter an (Sättigung). Während niedrige NH_4^+ -Gaben ebenfalls zu einer Zunahme des Gesamtgehaltes führten, nahm dieser unter maximalem Angebot wieder ab (Optimum).

3.4 $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Effekte auf die Rangordnung der Arten

Die Reaktionen auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot waren bei 11 von 24 analysierten Parametern ($\cong 46\%$) artspezifisch so unterschiedlich, dass sich hierdurch die Rangordnung der Arten veränderte (s. Tab. 32).

Tab. 32 (s. S. 233 & 234): Rangordnungen der untersuchten Arten bezüglich ausgewählter Parameter in den Kontrollkulturen und unter einem erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot, **fett**: Änderung der Rangordnung

Parameter	Behandlungs- variante	Rangordnung	
		groß	klein
		schnell	langsam
Entwicklungsgeschwindigkeit zu Beginn der Vegetationsperiode (3. Versuchsjahr)	Kontrolle	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
Anzahl Triebe Pflanze ⁻¹ (2. Versuchsjahr)	Kontrolle	<i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
Anteil reproduktiver Triebe an allen Trieben Pflanze ⁻¹	Kontrolle	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Bromus</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i>	
Sprosstrockengewicht Pflanze ⁻¹ (2. Versuchsjahr)	Kontrolle	<i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
Sprosstrockengewicht Pflanze ⁻¹ (3. Versuchsjahr)	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Bromus</i> ≅ <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i>	
Blattfläche Pflanze ⁻¹	Kontrolle	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Blatttrockengewicht Pflanze ⁻¹	Kontrolle	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Blattentfaltungsrate	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
Blattlebensdauer	Kontrolle	<i>Bromus</i> ≅ <i>Brachypodium</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Bromus</i> ≅ <i>Brachypodium</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Gewebedichte Blattspreiten	Kontrolle	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Spezifische Blattfläche SLA	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
Blattgewichtsverhältnis LWR	Kontrolle	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Blattflächenverhältnis LAR	Kontrolle	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
Wuchshöhe	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
Wurzeltrockengewicht Pflanze ⁻¹	Kontrolle	<i>Bromus</i> ≅ <i>Brachypodium</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	
Wurzel/Spross-Verhältnis	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> ≅ <i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i>	

Fortsetzung Tab. 32:

Parameter	Behandlungs- variante	Rangordnung	
		groß	klein
		schnell	langsam
Nettophotosyntheserate pro Blattfläche	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i>	
stomatäre Leitfähigkeit	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i>	
Transpirationsrate	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> = <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Brachypodium</i> ≅ <i>Bromus</i> ≅ <i>Arrhenatherum</i>	
Gesamtkohlenhydratgehalt	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Bromus</i> > <i>Brachypodium</i>	

Vertikale Höhenverteilung der Blattfläche	für Strahlungsausnutzung: Optimal		weniger optimal
	Kontrolle	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Arrhenatherum</i> > <i>Brachypodium</i> > <i>Bromus</i>	
Vertikale Höhenverteilung der Blattfläche	für die Reduzierung von Verlusten beim Schnitt: Optimal		
			weniger optimal
	Kontrolle	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Brachypodium</i>	
	NH ₃ /NH ₄ ⁺	<i>Bromus</i> > <i>Arrhenatherum</i> ≅ <i>Brachypodium</i>	

4 Diskussion

4.1 NH₃/NH₄⁺-Effekte auf Monokulturen

4.1.1 Sprosstrockengewicht

Pflanzen sind in der Lage, NH₃ als Stickstoffquelle zu nutzen (HUTCHINSON et al. 1972). Die Aufnahme erfolgt bei höheren Pflanzen in erster Linie über die Spaltöffnungen, durch die Cuticula gelangen nur relativ geringe Mengen (VAN HOVE et al. 1989, 1991, SCHJOERRING et al. 1998). NH₃ löst sich in der wässrigen Phase des Apoplasten und gelangt als NH₄⁺ ins Cytoplasma der Mesophyllzellen (STULEN et al. 1998). Dort kann es durch das GS/GOGAT-Enzymsystem (Glutamin-Synthetase/ Glutamin-2-Oxoglutarat-Aminotransferase) als organischer Stickstoff in Form von Glutamat in den Aminosäurestoffwechsel eingeschleust werden (LEA & MIFLIN 1974). Auch das über die Wurzeln aufgenommene NH₄⁺ wird über dies Enzymsystem z.T. bereits in den Wurzeln dem organischen Stickstoffpool der Pflanze zugeführt (MARSCHNER 1986, PEUKE & KAISER 1996), NH₄⁺ wird jedoch auch im Xylem von den Wurzeln in den Spross transportiert (MATTSSON & SCHJOERRING 1996). Die NH₃-Assimilation über die Enzyme des normalen Stickstoff-Assimilationsweges begründet die düngende Wirkung erhöhter NH₃-Konzentrationen (LEA et al. 1992, FANGMEIER & JÄGER 2001).

Eine Wachstumsförderung durch NH₃-Konzentrationen unter 1 mg m⁻³ wurde bei Versuchen mit unterschiedlichsten Pflanzenarten beobachtet, darunter auch einige Süßgräser wie die Magerkeitszeiger (OBERDORFER 2001) [in Klammern jeweils die Stickstoffzahl nach ELLENBERG 2001] *Agrostis capillaris* (4) und *Deschampsia flexuosa* (3) sowie Arten nährstoffreicher Standorte wie *Lolium perenne* (7) oder *Poa annua* (8) (Übersicht bei FANGMEIER et al. 1994, Stickstoffzahlen der hier untersuchten Arten: *Arrhenatherum* 7, *Bromus* 3, *Brachypodium* 4). Unter kontrollierten Bedingungen im Gewächshaus regierte *Deschampsia flexuosa* auf NH₃-Begasung (100 µg m⁻³) mit einer deutlichen Steigerung der Sprosstrockenmasse (x 2,3) (VAN DER EERDEN et al. 1991), das Sprosstrockengewicht von *Poa annua* nahm unter NH₃-Konzentrationen von 600 µg m⁻³ um ca. 80 % zu, bei *Lolium multiflorum* traten Steigerungen von ca. 30 % auf (VAN DER EERDEN 1982). *Agrostis capillaris* vergrößerte sein Sprosstrockengewicht bei einer experimentellen Studie in Open-Top-Kammern bei Erhöhung der NH₃-Konzentration von 5 auf 60 µg m⁻³ um das 2,2-fache (VAN DER EERDEN et al. 1990). Bei *Molinia caerulea* (1) beobachteten dagegen LEITH et al. (2001) keine signifikanten Zuwächse weder unter NH₃-Begasung noch bei einem erhöhten NH₄⁺-Angebot.

Alle drei in der aktuellen Studie verwendeten Arten untersuchten auch HANSTEIN et al. (1999) in einem dreimonatigen Klimakammerexperiment. Die Pflanzen wuchsen in einer Nährlosung mit NO₃⁻, zusätzliche NH₄⁺-Gaben führten bei allen drei Arten zu einer deutlichen Steigerung der Sprossbiomasse (s.u.).

Die bisher durchgeführten Arbeiten waren ausschließlich Kurzzeitstudien von max. 10 Monaten Dauer (FANGMEIER et al. 1994). Mit den hier vorgestellten Ergebnissen liegen erstmals Beobachtungen aus einem Langzeitversuch vor.

In der aktuellen Studie waren die Reaktionen auf ein verändertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zum einen durch deutliche artspezifische Unterschiede geprägt (s. 3.2.1.7), zum anderen wandelte sich aber auch das Verhalten der Arten im Laufe der dreijährigen Expositionszeit (s. 3.2.1.8).

Im ersten Versuchsjahr (1995) war die Mehrzahl der Reaktionen auf eine veränderte NH_4^+ -Versorgung zurückzuführen, während erhöhte NH_3 -Konzentrationen meist nur eine tendenzielle Wirkung hatten. In Monokultur reagierten *Arrhenatherum* und *Brachypodium* mit deutlichen und signifikanten Steigerungen der Sprossrockenmasse, *Bromus* zeigte dagegen ein sehr uneinheitliches Reaktionsmuster.

In der zweiten Vegetationsperiode (1996) traten erstmals auch deutliche Einflüsse der NH_3 -Begasung auf. *Arrhenatherum* und *Brachypodium* konnten jedoch sowohl von der NH_3 -Exposition als auch von NH_4^+ -Gaben erneut stärker profitieren als *Bromus*.

Im dritten Jahr der Studie zeigten sich erstmals bei allen drei Arten positive Einflüsse beider NH_y -Formen auf die Sprossrockenmasse, jedoch verschoben sich z.T. die Gewichte etwas. So schwächten sich bei *Arrhenatherum* die Effekte der NH_3 -Exposition auf die Sprossrockenmasse gegenüber dem Vorjahr ab, die NH_4^+ -Versorgung spielte dagegen wieder eine stärkere Rolle. *Bromus* reagierte im dritten Versuchsjahr positiver als in den Vorjahren, erstmals führten in den Monokulturen sowohl die NH_3 -Exposition als auch die NH_4^+ -Versorgung zu signifikanten, insgesamt einheitlicheren Reaktionen. *Brachypodium* konnte die positiven Reaktionen aus den vorangegangenen Vegetationsperioden noch steigern, erhöhte NH_3 -Konzentrationen führten unabhängig von der NH_4^+ -Versorgung zu annähernd linearen Steigerungen der Sprossrockenmasse.

Ähnliche Reaktionen beobachteten VAN DER EERDEN et al. (1990) bei Pflanzen von *Agrostis capillaris*, die, einzeln in Töpfen wachsend, in Begasungskammern (VAN DER EERDEN et al. 1990) etwa drei Monate lang erhöhten NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt wurden. Selbst unter fast fünfmal höheren NH_3 -Konzentrationen ($240 \mu\text{g m}^{-3}$) nahm die Sprossrockenmasse weiter linear zu und es trat kein Sättigungseffekt auf.

Betrachtet man die Reaktionen der untersuchten Arten über den gesamten Versuchszeitraum, so konnte von der NH_3 -Exposition *Brachypodium* am stärksten profitieren, gefolgt von *Arrhenatherum*. Die geringsten Zuwächse der Sprossrockenmasse unter NH_3 -Exposition traten bei *Bromus* auf (Tab. 14 & 33). Ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot führte bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* ebenfalls zu einer deutlichen Steigerung der Sprossrockenmasse, *Bromus* reagierte auch hier schwächer, erst im 3. Versuchsjahr legte sie stärker zu (Tab. 15 & 33). Bei einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nahm die Sprossrockenmasse von *Brachypodium* und *Arrhenatherum* um etwa das dreifache zu, bei *Bromus* um etwa das Doppelte. Eine generelle Präferenz für eine NH_y -Form ließ sich bei keiner der drei Arten erkennen.

In der experimentellen Studie von HANSTEIN et al. (1999) steigerte *Arrhenatherum* unter einem erhöhten NH_4^+ -Angebot seine Sprossrockenmasse am stärksten (ca. x 2,4), gefolgt von *Brachypodium* (x 2,1) und *Bromus* (x 1,8). *Bromus* hatte dort bereits in den Kontrollen (reines Nitratangebot) die höchste Stickstoffkonzentration in den Blattspreiten, unter NH_4^+ -Düngung nahm der Stickstoffgehalt

bei *Bromus* und *Arrhenatherum* um etwa 10 % zu, während sich bei *Brachypodium* keine deutlichen Veränderungen zeigten.

Zwar reagierten im ersten Versuchsjahr der hier vorgestellten Untersuchung alle drei Arten etwas schwächer als bei HANSTEIN et al. (1999), die Rangfolge war jedoch die gleiche. Analysen der Blatt-spreiten aus dem ersten Versuchsjahr zeigten in den Kontrollen (kein $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot) bei *Arrhenatherum* die höchste Stickstoffkonzentration, *Bromus* und *Brachypodium* lagen darunter (s. 4.1.6). Allein bei *Bromus* nahm der Stickstoffgehalt unter NH_3 -Exposition um ca. 10 % zu, während sich bei den anderen Arten keine Veränderungen zeigten (JÄGER et al. 1996).

In einer Kurzzeitstudie von MATTSSON & SCHJOERRING (2002) bildete *Lolium perenne* als schnell-wachsende Art in Nährlösungskultur sowohl bei Nitrat- wie bei Ammoniumversorgung ein größeres Sprossfrischgewicht als *Bromus*. Auch dort wies *Bromus* als langsamwachsende Art eine höhere Stickstoffkonzentration im Spross auf als *Lolium*, nutzte diese jedoch nur in sehr geringem Masse für eine erhöhte Biomasseproduktion.

Dass in der aktuellen Studie bei allen drei Arten eine deutliche Wachsförderung unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auftrat, belegt auch, dass unter den gewählten Versuchsbedingungen (Substrat s. 2.3.2, Bewässerung s. 2.3.3) Stickstoff tatsächlich ein Minimumfaktor war.

Tab. 33: Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse über 7 cm Höhe gegenüber den Kontrollen unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995 - 1997, Mittelwertvergleich)

Art		1995	NH_4^+ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	1996	NH_4^+ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	1997	NH_4^+ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹
<i>Arrhenatherum</i>			1,8		1,5		2,0
	NH_3 50 µg m ⁻³	1,4	2,2	2,3	3,3	1,9	2,5
Brachypodium			1,5		1,9		1,7
	NH_3 50 µg m ⁻³	1,0	1,4	2,8	2,9	2,4	3,0
<i>Bromus</i>			1,1		1,1		1,6
	NH_3 50 µg m ⁻³	1,2	1,1	1,4	1,7	1,8	2,1

Keine der in der aktuellen Studie untersuchten Arten wurde bisher in einer Langzeitstudie einem experimentell erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot ausgesetzt. Die Reaktionen der hier verwendeten Arten auf unterschiedliche Stickstoffgaben (meist in Form von $(\text{NH}_4)_2\text{NO}_3$, z.T. auch NPK) wurden jedoch bereits in einer Reihe von mehrjährigen Experimenten untersucht (s. Tab. 34): *Arrhenatherum* und *Bromus* von SHARIFI (1983 a, b), *Brachypodium* von WERNER (1983), BOBBINK et al. (1988) und DE KROON & BOBBINK (1997), alle drei Arten von VOGEL (1978). Zum Vergleich wurden in Tab. 34 auch Daten einiger anderer Arten aufgenommen.

Die Reaktionen von *Arrhenatherum* und *Bromus* in der aktuellen Studie stimmten gut mit den Ergebnissen von SHARIFI (1983 a) überein, obwohl sich die experimentellen Rahmenbedingungen deutlich

unterschieden. So verwendete SHARIFI (1983 a) als Substrat ein Sand-Lößlehm (Ackerboden)-Gemisch und versorgte alle Behandlungsvarianten mit Gaben eines stickstofffreien Düngers. Zudem lag die Pflanzdichte bei SHARIFI (1983 a) mit 24 Pflanzen m⁻² in großen Kulturbecken etwa 8 mal niedriger als in der aktuellen Studie, wo sie hochgerechnet ca. 195 Pflanzen m⁻² betrug. Man kann davon ausgehen, dass sowohl die Versorgung der Versuchspflanzen auch mit anderen Nährelementen als Stickstoff als auch das Strahlungsangebot für die von SHARIFI (1983 a) untersuchten Pflanzen größer war als in der aktuellen Studie.

In einer Studie von BRITTON et al. (2003) mit Beständen von *Deschampsia flexuosa* deutete die Entwicklung der Sprossbiomasse bei unterschiedlichen Pflanzdichten darauf hin, dass bereits ab 29 Pflanzen pro Quadratmeter intraspezifische Konkurrenzeffekte auftraten.

Tab. 34: Steigerungsraten der Sprossbiomasse von verschiedenen Süßgrasarten des Wirtschaftsgrünlandes und der Magerrasen unter veränderter Stickstoffversorgung

Art	Versuchszeitraum	Experiment in (1)	Stickstoffdüngungsvarianten	Steigerungsfaktor	Quelle
<u>Arten des Wirtschaftsgrünlandes</u>					
<i>Arrhenatherum elatius</i>	1. / 2. / 3. Versuchsjahr	OTC	0 / 50 µg NH ₃ m ⁻³	1,4 / 2,3 / 1,9	diese Studie
			0 / 50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹	1,8 / 1,5 / 2,0	
	1. / 2. / 3. Versuchsjahr	KB	10 / 100 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ (zusätzlich stickstofffreier Volldünger)	1,9 / 1,9 / 2,3	SHARIFI (1983 a)
<i>Lolium perenne</i>		FL	0 / 20 / 111 kg N ha ⁻¹ Woche ⁻¹	1,6 / 1,7	DAVIES (1971)
<u>Arten der Magerrasen</u>					
<i>Bromus erectus</i>	1. / 2. / 3. Versuchsjahr	OTC	0 / 50 µg NH ₃ m ⁻³	1,2 / 1,4 / 1,8	diese Studie
			0 / 50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹	1,1 / 1,1 / 1,6	
	1. / 2. / 3. Versuchsjahr	KB	10 / 100 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ (zusätzlich stickstofffreier Volldünger)	1,6 / 1,6 / 1,6	SHARIFI (1983 a)
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1. / 2. / 3. Versuchsjahr	OTC	0 / 50 µg NH ₃ m ⁻³	1,0 / 2,8 / 2,4	diese Studie
			0 / 50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹	1,6 / 1,9 / 1,7	
	3 Jahre	FL	0 / 120-50-50 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	1,5	BOBBINK et al. (1988)
				1,5	
				3,6	
				2,3	
				3,0	
2. Versuchsjahr	KB	50 / 300 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ (zusätzlich stickstofffreier Volldünger)	1,9	WERNER (1983)	
			1,6		
			2,4		
<i>Agrostis tenuis</i>		BK	5 / 60 µg NH ₃ m ⁻³	2,2	VAN DER EERDEN et al. (1990)
<i>Nardus stricta</i>		OTC	3 / 60 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	1,9	LEITH et al. (1999)

(1) BK: Begasungskammer, FL: Freiland, KB: Kulturbecken, OTC: Open Top-Kammer

In der aktuellen Studie wie auch bei SHARIFI (1983 a) vergrößerten sowohl *Arrhenatherum* als auch *Bromus* ihre Sprosstrockenmasse bei einem erhöhten Stickstoffangebot, die Stärke dieser Förderung war jedoch bei *Bromus* stets schwächer als bei der schnellwachsenden Art *Arrhenatherum*.

Zwar zeigte VOGEL (1978) in einem zweijährigen Versuch mit insgesamt elf Pflanzenarten, darunter auch die drei in der aktuellen Untersuchung verwendeten Arten, dass auch *Bromus* unter entsprechenden Bedingungen zu sehr starken Wuchssteigerungen in der Lage ist. Stickstoffgaben in Form von Ammoniumnitrat $[(\text{NH}_4)_2 \text{NO}_3]$ führten dort noch bis in Größenordnungen, die weit über der freilandrelevanten Versorgung lagen, zu einem Anwachsen des Sprosstrockengewichtes. Dies galt unabhängig davon, ob die Arten am Freilandstandort als „Stickstoffzeiger“ oder als „Mangelzeiger“ eingestuft wurden. Sowohl *Bromus* als auch *Arrhenatherum* steigerten in Reinkultur ihre Sprossbiomasse bis zu Stickstoffgaben von $1600 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Auch in der Studie von VOGEL (1978) lagen jedoch die Steigerungsraten bei *Arrhenatherum* (max. 3,6) über denen von *Bromus* (max. 2,8). Zudem wies *Bromus* wie in den bereits genannten Kurzzeitstudien von HANSTEIN et al. (1999) und MATTSSON & SCHJOERRING (2002) in fast allen Düngestufen eine höhere Stickstoffkonzentration im Mähgut auf als die schnellwachsende Art *Arrhenatherum* (VOGEL 1978). Eine weitere Erhöhung des Stickstoffangebotes bis auf max. $6400 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ führte besonders bei *Bromus*, aber auch bei *Arrhenatherum* wieder zu einer deutlichen Verringerung des Sprosstrockengewichtes (VOGEL 1978). VOGEL (1978) schloss aus diesen Ergebnissen, dass die Stickstoff-Ernährung unter physiologischen Bedingungen sowohl für die „Stickstoffzeiger“ wie für die „Mangelzeiger“ einen Optimumfaktor darstellt.

Auch bei VOGEL (1978) war jedoch - ähnlich wie bei SHARIFI (1983 a) - die Pflanzdichte deutlich niedriger als in der aktuellen Studie. Bei *Bromus*, der in Kick-Braukmann-Gefäßen gehalten wurde, wuchsen hochgerechnet ca. 132 Pflanzen m^{-2} und damit ca. 50 % weniger, bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*, die in Lysimeterbecken gehalten wurden, lag die Bestandesdichte wie bei SHARIFI (1983 a) ca. 8 x unter der in der hier vorgestellten Studie. Zudem erhielten auch bei VOGEL (1978) alle Pflanzen unabhängig vom Stickstoffangebot eine ausreichende stickstofffreie Grunddüngung. Damit unterschieden sich die Versuchsbedingungen von VOGEL (1978) sowohl in Bezug auf das Strahlungsangebot als auch bei der Versorgung mit anderen Nährstoffen deutlich von denen in der aktuellen Studie, wo beide Faktoren mit großer Wahrscheinlichkeit die Biomassenzuwächse aller drei Arten begrenzten (s. 4.1.1.1).

Die gute Übereinstimmung vieler Parameter der hier untersuchten Modellkulturen mit Beständen an Freilandstandorten deutet jedoch auf eine hohe Freilandrelevanz der Beobachtungen (s. 4.1.1.3).

Bei *Brachypodium* stimmten die Zuwachsraten in der aktuellen Studie relativ gut mit Ergebnissen aus experimentellen Freilandstudien von WERNER (1983) und DE KROON & BOBBINK (1997) überein, lagen jedoch etwas über den Steigerungsraten bei BOBBINK et al. (1988, s. Tab. 34). Im Experiment von VOGEL (1978) erreichte *Brachypodium* bereits bei einem Stickstoffangebot von $400 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ die höchste Sprossbiomasse, reagierte jedoch auf eine weitere Erhöhung der Stickstoffversorgung anders als *Arrhenatherum* und *Bromus* nur mit einer geringen Abnahme.

Die Ergebnisse der aktuellen Studie bestätigen die Befunde aus verschiedenen Düngeversuchen in niederländischen Halbtrockenrasen (*MESOBROMETUM ERECTI*), bei denen sich wiederholt zeigte, dass *Brachypodium* mehr als andere Halbtrockenrasenarten von einem erhöhten Stickstoffangebot profitieren kann (BOBBINK et al. 1988, BOBBINK et al. 1989, BOBBINK 1991, WILLEMS et al. 1993, DE KROON & BOBBINK 1997). In einer einjährigen Studie von BOBBINK et al. (1989) führten Stickstoffgaben von $120 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ bei *Brachypodium* zu einem Anstieg der Sprosstrockengewichtes um das 2,3-fache, während die Biomasse der gesamten Pflanzengesellschaft nur um das 1,5-fache zunahm. Hierdurch wuchs der prozentuale Anteil von *Brachypodium* von ca. 30 % auf 50 %. Während der Anteil anderer Gräser bei etwa 20 % konstant blieb, verkleinerte sich derjenige der krautigen Arten, die durch die verbesserte Stickstoffversorgung kaum gefördert wurden, von ca. 50 % auf 30 %.

In der hier vorgestellten Studie lagen die Steigerungsraten von *Brachypodium* bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot meist deutlich über denen von *Bromus*. An einen ausgeprägten Stickstoffmangel scheint *Brachypodium* jedoch weniger gut angepasst zu sein als *Bromus*. Hierfür spricht zum einen die Tatsache, dass in den Kontrollen das Sprosstrockengewicht von *Brachypodium* im Mittel etwa 30 % unter demjenigen von *Bromus* lag (s. Tab. 17: 2. Versuchsjahr), zum anderen, dass *Brachypodium* in den Mischkulturen mit *Bromus* ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zur subdominanten Art wurde (s. 3.2.2.4, 4.2.3 und 4.2.4).

4.1.1.1 Mögliche Ursachen einer abgeschwächten Wachstumsförderung unter einem hohen NH_3 - und NH_4^+ -Angebot

Sowohl unter hohen NH_3 -Konzentrationen als auch bei einem hohen NH_4^+ -Angebot traten bei *Arrhenatherum* bereits ab dem ersten, bei *Brachypodium* und *Bromus* ab dem zweiten Versuchsjahr deutliche Sättigungseffekte auf - das erhöhte Angebot einer NH_y -Form führte zu abgeschwächten Reaktionen auf die jeweils andere NH_y -Form (s. Abb. 43 – 45 und Tab. 14 & 15).

Was waren die möglichen Ursachen für diese Effekte ?

1. Führte der starke Biomassenzuwachs unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot dazu, dass andere Wachstumsfaktoren wie z.B. das Strahlungsangebot oder andere Nährstoffe wie Phosphor limitierend wurden ?
2. Schränkten physiologische Veränderungen in der Pflanze die Aufnahme von NH_3 und/oder NH_4^+ und in der Folge auch die Wachstumsförderung ein ?
3. Führten erhöhte Ammoniakkonzentrationen zu toxischen Effekten ?

4.1.1.1.1 Limitation durch andere Wachstumsfaktoren

Ein asymptotischer Kurvenverlauf ist typisch für die Reaktionen eines Bestandes auf das erhöhte Angebot eines einzelnen Wachstumsfaktors, da in diesem Falle andere Nährstoffe (oder Wachstumsfaktoren) bzw. das genetische Potential einer Pflanzenart wachstumslimitierend werden können (MARSCHNER 1986).

Zu den wichtigsten Faktoren, die insbesondere bei einem Pflanzenbestand ein unbegrenztes Anwachsen der Biomasse verhindern, zählt das Strahlungsangebot. Unter einer erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung nahm bei allen drei Arten die Bestandesdichte zu - es wurden mehr Triebe (s. 3.2.1.3) und eine größere Blattfläche gebildet (s. 3.2.1.9). Bei einem hohen Blattflächenindex (LAI) wird die gegenseitige Beschattung der einzelnen Triebe zum wichtigsten wachstumslimitierenden Faktor (MARSCHNER 1986). Aber auch die Wasserversorgung kann eine hemmende Rolle spielen, wenn dem erhöhten Bedarf einer durch Stickstoffzufuhr angewachsenen Biomasse kein verbessertes Wasserangebot gegenübersteht (s. auch 4.1.6.7.3). Sowohl ein reduziertes Strahlungsangebot als auch eine eingeschränkte Wasserversorgung wirken negativ auf die Photosynthese (Quellenlimitierung) und damit auf die Biomasseproduktion (MARSCHNER 1986).

Bei der Suche nach möglichen Ursachen für die Sättigungseffekte lohnt sich aufgrund der deutlichen Mengenunterschiede (s. 3.2.1.8) ein Vergleich der Behandlungseffekte im 2. und 3. Versuchsjahr.

Brachypodium

Die stärksten Differenzen zwischen dem 2. und 3. Versuchsjahr zeigten sich bei *Brachypodium*. Während in der 2. Vegetationsperiode die Sprosstrockenmasse unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nicht mehr weiter zunahm (Abb. 44) und die Steigerungsraten bei beiden NH_y -Formen durch ein erhöhtes Angebot der jeweils anderen Form deutlich abnahmen (s. Tab. 14 & 15), waren diese negativen Effekte im 3. Versuchsjahr schwächer – die Zuwächse waren annähernd linear (Abb. 45) und auch die Reduktion der Steigerungsraten war geringer.

Die Reduktion der Sättigungseffekte im 3. Versuchsjahr ging auch bei *Brachypodium* mit einer alle Behandlungsvarianten erfassenden Verkleinerung der Sprosstrockenmasse gegenüber dem Vorjahr einher. Während im 2. Versuchsjahr das Sprosstrockengewicht von *Brachypodium* bei maximal etwa 40 g Topf^{-1} (> 7 cm Schnitthöhe) lag, dies entsprach ca. 650 g m^{-2} , wurde im 3. Versuchsjahr nur noch einen Höchstwert von ca. 25 g Topf^{-1} (ca. 400 g m^{-2}) erreicht. Beide Werte liegen innerhalb der Spannweite, die verschiedene Autoren für *Brachypodium*-Bestände im Freiland angeben (s. 4.1.1.3, Tab. 35).

Die unterschiedlichen Reaktionen im 2. und 3. Versuchsjahr deuten darauf hin, dass die Sättigungseffekte bei *Brachypodium* v.a. durch das Erreichen einer unter den hier herrschenden Versuchsbedingungen maximal möglichen Bestandesdichte verursacht wurden. Ähnliche Effekte zeigten sich auch bei der Entwicklung der Blattfläche (s. 4.1.7). Trotz der relativen großen Schattenverträglichkeit (s. 4.1.4.3) und der im Vergleich zu den beiden anderen Arten stärkeren Anpassung der vertikalen Höhenverteilung (s. 4.1.8) scheint damit auch das Wachstum von *Brachypodium* im 2. Versuchsjahr eine Begrenzung durch das Strahlungsangebot erfahren zu haben.

Als ein weiterer begrenzender Faktor kann die Wasserversorgung angesehen werden. So ist *Brachypodium* als typische Halbtrockenrasenart zwar an eine eingeschränkte Wasserversorgung angepasst, blattmorphologische Veränderungen wie sie in der aktuellen Studie unter NH_3 -Exposition auftraten (Abnahme der spezifischen Blattfläche und Zunahme der Blattgewebedichte im 2. Ver-

suchsjahr, s. 4.1.6.7.3) deuten jedoch darauf hin, dass mit einer wachsender Bestandesdichte auch für *Brachypodium* die Wasserversorgung schwieriger wurde und somit ebenfalls potentiell zu einer Begrenzung der Zuwächse beitrug.

Dagegen wird das Wachstum von *Brachypodium* durch eine eingeschränkte Versorgung mit Phosphor als einem weiteren wichtigen Nährelement neben Stickstoff weniger stark eingeschränkt als bei anderen Arten – dies zeigten verschiedene Studien in Halbtrockenrasen, bei denen durch alleinige Stickstoffgaben v.a. diese Pflanzenart gefördert wurde (BOBBINK 1991, WILLEMS et al. 1993).

Die Böden von Halbtrockenrasen sind neben einem niedrigem Stickstoffangebot meist auch durch eine geringe Verfügbarkeit von Phosphor gekennzeichnet (RORISON 1990, KÖHLER et al. 2001, CRITCHLEY et al. 2002), auch dieses Nährelement kann zum wachstumslimitierenden Faktor werden (CARROLL et al. 2003).

Der durchschnittliche Phosphorbedarf von Pflanzen für ein optimales Wachstum liegt bei 0,3 bis 0,5 % des Trockengewichtes (MARSCHNER 1986). Für *Bromus* und *Brachypodium* an Freilandpflanzen ermittelte Konzentrationen lagen zwischen ca. 0,1 und 0,2 % (BOBBINK et al. 1989, THOMPSON et al. 1997, WALTER et al. 1999). THOMPSON et al. (1997) fand bei *Arrhenatherum* einen durchschnittlichen Phosphorgehalt von ca. 0,3 %.

Neben *Brachypodium* sind auch andere typische Halbtrockenrasenarten durch eine ausgeprägte und im Jahreslauf regelmäßig wiederkehrende Verlagerung von Nährstoffen gekennzeichnet. In einer experimentellen Untersuchung von BOBBINK et al. (1989) in niederländischen Halbtrockenrasen nahmen im Frühjahr die Konzentrationen von Stickstoff und Phosphor in den unterirdischen Organen ab, blieben den Sommer über minimal und stiegen erst im Spätherbst wieder an. Je besser Pflanzen in der Lage sind, Nährstoffe zu speichern, zu mobilisieren und wieder zu nutzen, desto unabhängiger sind sie von der aktuellen Nährstoffversorgung und desto effektiver ist ihre Nährstoffnutzung. Für das Überleben an nährstoffarmen Standorten scheint dies ebenso bedeutsam zu sein, wie die Fähigkeit zur Nährstoffaufnahme selbst (THORNTON & BAUSENWEIN 2000, s. 4.1.10).

In der Studie von BOBBINK et al. (1989) wurden die applizierten Stickstoffgaben zum größten Teil von *Brachypodium* aufgenommen, nur diese Art konnte ihre Sprosstrockenmasse erhöhen, das Wachstum anderer Arten, darunter auch weitere Süßgräser wie *Festuca rubra*, wurde dagegen nicht gefördert (*Bromus* wird bei BOBBINK et al. [1989] nicht genannt). Dies deutet auf eine sehr effektive Stickstoffaufnahme bei *Brachypodium*. Zwar mobilisierte *Brachypodium* in dem Experiment von BOBBINK et al. (1989) bei einer erhöhten Stickstoffversorgung zusätzliche Phosphormengen aus den unterirdischen Organen und erhöhte auch die Aufnahme von Phosphor, der Anstieg des Phosphorgehaltes blieb jedoch auch bei dieser Art deutlich hinter dem des Stickstoffes zurück, sodass sich das N/P-Verhältnis in der Sprossbiomasse um etwa 30 % vergrößerte. *Brachypodium* schien in der Lage zu sein, von einem erhöhten Stickstoffangebot auch bei einer sehr geringen Phosphorversorgung stark zu profitieren (BOBBINK et al. 1989).

Eine Vergrößerung des N/P-Verhältnisses unter einem erhöhten Stickstoffangebot sowohl bei *Brachypodium* als auch bei *Bromus* fanden WALTER et al. (1999) bei einem Düngeexperiment in

einem Halbtrockenrasen der Schwäbischen Alb. Bereits in den Kontrollen war dort der Stickstoffgehalt in der Sprosstrockenmasse von *Brachypodium* etwa 40 % höher als bei *Bromus*. Da die Phosphorgehalte sich ähnelten, lag das N/P-Verhältnis von *Brachypodium* (ca. 12,7) über dem von *Bromus* (ca. 9,3). Unter Stickstoffdüngung ($40 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) nahm der Stickstoffgehalt bei *Brachypodium* stärker zu als bei *Bromus*, entsprechend stieg auch das N/P-Verhältnis bei *Brachypodium* (auf ca. 18,3) stärker an als bei *Bromus* (auf ca. 12,5). Nach WALTER et al. (1999) konnten in den Untersuchungsflächen beide Arten ihren Anteil an der Vegetation unter Stickstoffdüngung ausbauen.

BOBBINK et al. (1989) vermuteten, dass das unter Stickstoffdüngung steigende N/P-Verhältnis eine wichtige Ursache für die ausbleibenden Zuwächse bei Arten ist, die weniger gut als *Brachypodium* mit einem zunehmenden Phosphormangel umgehen können.

Auch LEITH et al. (2001), die verschiedene Arten schottischer Heidemoore in OTCs über sechs Monate einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot aussetzten – darunter mit *Deschampsia flexuosa* und *Molinia caerulea* auch zwei Süßgrasarten - bei letzterer, wie bereits erwähnt, jedoch keinen Zuwachs der Sprosstrockenmasse fanden, vermuteten einen Phosphormangel als Ursache für die fehlenden Reaktionen, da das N/P-Verhältnis in den Blattspreiten von *Molinia* unter erhöhter Stickstoffversorgung um ca. 25 % erhöht war (von 15 unter $4 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ auf 20 unter $64 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$). Nach KIRKHAM (2001) ist jedoch *Molinia* besser an Phosphormangel angepasst als andere Arten - was für diese Art in vormals stickstofflimitierten, unter Stickstoffeintrag nunmehr jedoch phosphatlimitierten Ökosystemen ein Vorteil wäre. Auch in einer dreijährigen Studie von TOMASSEN et al. (2003) zu den Einflüssen erhöhter Stickstoffeinträge auf die Vegetation von Mooren stimulierte ein erhöhtes Stickstoffangebot bei *Molinia* trotz eines N/P-Verhältnisses im Gewebe von über 35 das Wachstum der oberirdischen Biomasse.

Andere mögliche Ursachen für die fehlenden Reaktionen, etwa das Strahlungsangebot, werden von LEITH et al. (2001) nicht diskutiert. Die Pflanzdichte war mit ca. 16 Pflanzen m^{-2} jedoch ähnlich niedrig wie bei VOGEL (1978) und SHARIFI (1983 a). Auch zu den Reaktionen von *Deschampsia flexuosa* finden sich keine Angaben bei LEITH et al. (2001), wie auch insgesamt die Dokumentation dieses interessanten Experimentes leider sehr lückenhaft ist.

Neben Phosphor kann es unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auch bei anderen Nährelementen zu Ungleichgewichten kommen. Bei der Analyse von Blattmaterial aus dem ersten Versuchsjahr der aktuellen Studie ermittelten JÄGER et al. (1998) bei *Arrhenatherum* eine Abnahme des Magnesiumgehaltes sowohl unter NH_3 -Exposition als auch bei einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung sowie des Kaliumgehaltes unter NH_3 -Exposition. Bei *Bromus* und *Brachypodium* wurde der Gehalt dieser Kationen dagegen nicht verringert, bei *Bromus* nahm der Magnesiumgehalt unter NH_4^+ -Düngung sogar zu. Einen Anstieg des N/K- und des N/Mg-Verhältnisses unter NH_3 -Exposition fanden VAN DER EERDEN et al. (1989 zit. in FANGMEIER et al. 1994) bei *Pseudotsuga menziesii*. In verschiedenen Studien wurde der unverhältnismäßig starke Anstieg der Stickstoffkonzentration im Pflanzengewebe unter NH_3 -Exposition noch verstärkt durch eine erschwerte Aufnahme anderer Nährstoffe über die Wurzeln in Folge eines verminderten Wurzel/Spross-Verhältnisses (FANGMEIER & JÄGER 2001). In

der aktuellen Untersuchung nahm das Wurzel/Spross-Verhältnis unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot aber nur bei *Arrhenatherum* ab, bei *Bromus* und *Brachypodium* blieb es sehr stabil (s. 4.1.10.5). Durch die Aufnahme von NH_4^+ kann auch die Aufnahme anderer für die Pflanze wichtiger Kationen vermindert werden. Kommt es dadurch zu einem Mangel etwa an Magnesium oder Calcium, kann auch dies zu einer Wachstumsabschwächung führen (MAR SCHNER 1986, VAN DER EERDEN et al. 1998).

Arrhenatherum

Sowohl die Reaktionen von *Arrhenatherum* als auch die von *Bromus* waren im 3. Versuchsjahr trotz insgesamt reduzierter Sprosstrockenmasse noch deutlicher als im Vorjahr und stärker als bei *Brachypodium* durch Sättigungseffekte geprägt.

Arrhenatherum ist als schnellwachsende Art zugleich durch einen hohen Nährstoffbedarf (s. 4.1.6.7.2) wie durch hohe Nährstoffverluste (Umsatzraten, s. 4.1.6, Schnitt, s. 4.1.8) gekennzeichnet, zudem steigt der durch die relativ geringen Investitionen in die Pflanzenorgane bereits unter Normalbedingungen erhöhte Wasserbedarf infolge des Anwachsens der Sprosstrockenmasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot weiter an. Wie bei *Brachypodium* traten auch bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition blattmorphologische Veränderungen auf (Abnahme der spezifischen Blattfläche, Zunahme der Blattgewebedichte, s. 4.1.6.7), die als Versuch gedeutet werden können, bei einer schwieriger werdenden Wasserversorgung die Wasserverluste zu reduzieren. *Arrhenatherum* ist nach GRIME & CURTIS (1976) sehr viel anfälliger gegen Trockenheit als typische Halbtrockenrasenarten wie *Festuca ovina*, da unter Stickstoff- und Phosphormangel sowohl das Keimlingswachstum als auch das Wurzelwachstum gehemmt würden. Letzteres steht aber im Widerspruch zu den Ergebnissen dieser und zahlreicher anderer Studien (s. 4.1.10.2).

Aufgrund des hohen Nährstoffbedarfs von *Arrhenatherum* kann davon ausgegangen werden, dass - stärker als bei *Bromus* und *Brachypodium* - das Angebot anderer Nährstoffe als Stickstoff bei *Arrhenatherum* zu einer Begrenzung der Zuwächse beitrug.

Die starke Wachsförderung, die *Arrhenatherum* während der Initialphase in den Mischkulturen mit *Bromus* oder *Brachypodium* erfuhr und die als Reaktion auf die im Vergleich zur Reinkultur geringere intraspezifischen Konkurrenz interpretiert werden kann (s. 3.2.2.6, 4.2.1, 4.2.2), deutet darauf hin, dass auch bei *Arrhenatherum* das Strahlungsangebot eine wachstumsbegrenzende Rolle spielte - trotz der größeren Wuchshöhe (s. 3.2.1.2) und einer im Vergleich zu den beiden anderen Arten für die Strahlungsausnutzung günstigeren vertikalen Verteilung der Blattfläche (s. 4.2.1 & 4.2.2).

Bromus

Bei *Bromus* zeigten sich unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot geringere Zuwächse der Sprossbiomasse als bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*, signifikante Steigerungen traten erst im 3. Versuchsjahr auf, blieben aber auch dann durch Sättigungseffekte geprägt. In der Studie von SHARIFI

(1983 a) wies *Bromus* vom ersten bis dritten Versuchsjahr stets die gleiche Zuwachsrates auf (s. Tab. 34). In der aktuellen Studie erreichte *Bromus* erst im dritten Versuchsjahr dieses Niveau.

Stärker noch als bei *Brachypodium* war die Blattfläche von *Bromus* in Bodennähe konzentriert. Der Anteil der beiden untersten Fraktionen (0 - 7 & 7 - 17 cm) war auch unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot deutlich größer als bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* (s. 3.2.1.10.4, Abb. 65), durch die Wuchsförderung der Pflanzen wurde das Strahlungsangebot für diese Fraktionen weiter reduziert (s. 3.2.1.11, Abb. 66). Da *Bromus* zudem nicht in ähnlicher Weise schattenverträglich wie *Brachypodium* ist (s. 4.1.4), kann davon ausgegangen werden, dass das Strahlungsangebot bei *Bromus* der wichtigste wachstumslimitierende Faktor war, der die Reaktionsmöglichkeiten auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot begrenzte. Bei SHARIFI (1983 a) dürfte dagegen die geringere Pflanzdichte zu einem größeren Strahlungsangebot für die Einzelpflanzen geführt haben (s. 4.1.1).

In einer Freilandstudie von URBAS & ZOBEL (2000) in artenreichen Mähwiesen Estlands (s. 4.1.8) war die niedrigwüchsige und nicht-schattentolerante Art *Sesleria varia* (= *S. caerulea*) erst bei einem experimentell erhöhten Strahlungsangebot in der Lage, das verbesserte Nährstoffangebot zur Bildung einer größeren Sprossbiomasse und Blattfläche zu nutzen.

Bemerkenswert ist, dass *Bromus* im dritten Versuchsjahr - wie es bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* bereits in den Vorjahren beobachtet wurde - die vertikale Verteilung seiner Blattfläche im Hinblick auf eine günstigere Strahlungsausnutzung unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot ebenfalls leicht veränderte (s. 3.2.1.10.3, zu den Vorteilen einer Konzentration der Blattfläche in Bodennähe und deren Bedeutung für die Konkurrenzbeziehungen in den Mischkulturen s. 4.2.1.3.1). Zusätzlich verkleinerte sich zwischen dem 2. und 3. Versuchsjahr in allen Behandlungsvarianten - analog zur Sprossbiomasse - auch die Blattfläche (bei *Bromus* und *Brachypodium* um etwa 20 %, bei *Arrhenatherum* um etwa 10 %, s. 3.2.1.9, Abb. 53 & 55). Beide Faktoren - verstärkte Höhenverlagerungen und kleinere Blattfläche - trugen vermutlich zu einer verringerten Selbstbeschattung während der Sommermonate bei, die es *Bromus* ermöglichte, seine Sprosstrockenmasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot stärker zu steigern als in den ersten beiden Versuchsjahren.

Dass *Bromus* sich trotz seines hohen Lichtbedürfnisses auch neben einem durch seine Wuchshöhe überlegenen Lichtkonkurrenten wie *Arrhenatherum* (zumindest zeitweise) behaupten konnte, zeigte die Tatsache, dass das Wachstum von *Bromus* in Mischkultur mit *Arrhenatherum* im Vergleich zur Reinkultur nicht eingeschränkt wurde (s. 4.2.1).

Daneben spielte das niedrige Angebot anderer Nährstoffe aufgrund der geringeren Nährstoffverluste und des geringeren Bedarfs (s. 4.1.6.3) für die abgeschwächten Zuwächse von *Bromus* wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle. Dies kann auch für die Wasserversorgung angenommen werden, nahm die spezifische Blattfläche von *Bromus* im Gegensatz zu den beiden anderen Arten doch sogar etwas zu (2. Versuchsjahr, s. 3.2.1.9).

4.1.1.1.2 Einschränkung der Aufnahme von NH_3 und NH_4^+

Pflanzen können NH_3 sowohl aufnehmen als auch abgeben. Je niedriger die NH_3 -Konzentration in der Außenluft ist, desto eher wandelt sich eine Pflanze von einer NH_3 -Senke zu einer NH_3 -Quelle. Die Konzentration, bei der kein NH_3 -Austausch zwischen Atmosphäre und Pflanze stattfindet, wird nach FARQUHAR et al. (1980) als NH_3 -Kompensationspunkt bezeichnet. Messungen des Kompensationspunktes bei verschiedenen Pflanzenarten ergaben zwischen < 1 und ca. 5 nmol mol^{-1} (entspricht etwa $0,7$ bis $3,6 \mu\text{g m}^{-3}$) - Werte, die im Bereich der atmosphärischen Hintergrundkonzentration unbelasteter Gebiete lagen. Die Höhe des Kompensationspunktes hängt vor allem vom pH-Wert und von der NH_4^+ -Konzentration im Apoplasten ab. Letztere wird stark von der NH_4^+ -Konzentration im Symplasten beeinflusst. Somit können alle Prozesse, die zu einem Anstieg der NH_4^+ -Konzentration im Cytoplasma führen, eine Erhöhung des NH_3 -Kompensationspunktes bewirken (FANGMEIER & JÄGER 2001). Zu diesen Faktoren zählen u.a. ein hoher Stickstoffstatus der Pflanze, eine rasche Aufnahme von NH_4^+ über die Wurzeln, eine geringe Aktivität der Glutamin-Synthetase (SCHJOERRING et al. 1998), die Freisetzung von NH_3 bei der Photorespiration und der Abbau von Proteinen (FANGMEIER & JÄGER 2001). Eine hohe Stickstoffkonzentration im Pflanzengewebe ist nach SCHJOERRING et al. (1998) daher häufig verbunden mit einer potentiell stärkeren NH_3 -Abgabe. VAN HOVE et al. (2002), die über 11 Monate den NH_3 -Kompensationspunkt von *Lolium perenne* in einer Intensivweide untersuchten, fanden jedoch keine klare Beziehung zwischen der Stickstoffkonzentration in den Blättern und der potentiellen NH_3 -Abgabe.

In einer Freilandstudie von LOUBET et al. (2002) - ebenfalls mit *Lolium perenne* - stiegen nach Düngergaben pH-Wert und NH_4^+ -Konzentration im Apoplasten der Blätter an. Der NH_3 -Kompensationspunkt lag zwischen den Düngergaben bei ca. $0,02 \mu\text{g m}^{-3}$ und nahm im Anschluss auf ca. $10 \mu\text{g m}^{-3}$ zu.

HANSTEIN et al. (1999) (s.o.) ermittelten bei *Arrhenatherum* und *Bromus* unabhängig vom Stickstoffstatus der Versuchspflanzen einen NH_3 -Kompensationspunkt unter $0,4 \mu\text{g m}^{-3}$. Die Stickstoffkonzentration in den Blattspreiten war bei beiden Arten sehr niedrig: ca. 1,6 % bei *Bromus* und ca. 1,3 % bei *Arrhenatherum*. NH_4^+ -Gaben oder kurzzeitige NH_3 -Exposition führten zu keinem Anstieg, ebenso blieb die NH_4^+ -Konzentration im Apoplasten unverändert. Die NH_3 -Exposition bewirkte bei beiden Arten eine Verringerung der Protonenkonzentration des Apoplasten, unter NH_4^+ -Gaben in der Nährlösung stieg die H^+ -Konzentration bei *Arrhenatherum* jedoch wieder deutlich an, während sie bei *Bromus* weiter abnahm. Ein Effekt eines steigenden pH ist die Abschwächung der protonenmotorischen Kraft (*proton motive force*), die bei Süßgräsern u.a. den Transport von Saccharose vom Apoplasten in das Phloem steuert (BUSH 1983 zit. in HANSTEIN et al. 1999).

Bromus hatte bei MATTSSON & SCHJOERRING (2002) in allen Behandlungsvarianten höhere NH_4^+ -Konzentrationen in den Blattspreiten als *Lolium*, entsprechend lag der NH_3 -Kompensationspunkt bei *Bromus* auch stets über dem von *Lolium*. Eine Verdopplung der NH_4^+ -Düngergaben führte bei beiden Arten zu einem Anstieg des Kompensationspunktes um etwa das 2-fache (bei *Bromus* von ca. 6 auf ca. 13, bei *Lolium* von ca. 4 auf ca. $9 \mu\text{g m}^{-3}$). Bei beiden Arten nahm die NH_3 -Emission aus den Blättern mit deren NH_4^+ -Gehalt zu.

Zwar scheint der NH_3 -Kompensationspunkt bei typischen Pflanzen stickstoffarmer Standorte in der Regel niedriger zu sein als bei Pflanzen stickstoffreicher Standorte (SCHJOERRING 1998), in der Studie von MATTSSON & SCHJOERRING (2002) trat jedoch der umgekehrte Fall ein. *Bromus* war dort trotz einer effektiveren NH_3 -Aufnahme (2 bis 3 x höhere stomatäre Leitfähigkeit und Blattleitfähigkeit für NH_3 als *Lolium*) nur zu einem deutlich geringeren Biomassezuwachs als *Lolium* in der Lage. Dadurch stieg die Stickstoffkonzentration in den *Bromus*-Pflanzen deutlich an und in der Folge auch der NH_3 -Kompensationspunkt. *Lolium* setzte dagegen den aufgenommenen Stickstoff schnell in einen Biomassezuwachs um.

Die Ergebnisse der aktuellen Studie deuten darauf hin, dass - ähnlich den Beobachtungen von MATTSSON & SCHJOERRING (2002) - *Bromus* auch hier durch eine umfangreichere Blattfläche (ab dem 2. Versuchsjahr, s. 3.2.1.9) und eine größere stomatäre Leitfähigkeit (2. Versuchsjahr, s. 3.3.1) zwar zu einer effektiveren NH_3 -Aufnahme als *Arrhenatherum* befähigt war, dies jedoch im Gegensatz zu *Arrhenatherum* kaum in einen Zuwachs der Sprosstrockenmasse umsetzen konnte.

In der aktuellen Untersuchung waren die Stickstoffkonzentrationen in den Blattspreiten von *Bromus* und *Brachypodium* zwar ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot niedriger als bei *Arrhenatherum*, unter NH_3 -Exposition stieg der Stickstoffgehalt jedoch bei *Bromus* um etwa 10 % auf das Niveau von *Arrhenatherum* an (Daten aus dem ersten Versuchsjahr, JÄGER et al. 1996).

Umgekehrt kann auch die Aufnahme von NH_3 durch den Spross zu einer verminderten NH_4^+ -Aufnahme über die Wurzeln führen (VAN DER EERDEN et al. 1998). Dies deckt sich mit der Beobachtung, dass bei Pflanzen mit einem hohen Stickstoffstatus die weitere Stickstoffaufnahme über die Wurzeln gehemmt, im Falle eines Stickstoffmangels jedoch auch wieder erhöht wird (GLASS & SIDDIQI 1995 zit. in SCHJOERRING et al. 1998, s. 4.1.10). Über den Spross aufgenommenes NH_3 kann - eingebaut in Aminosäuren und Proteine - im Phloem auch zu den Wurzeln transportiert werden (PORTER et al. 1972 zit. in VAN HOVE et al. 1987) und führt dort möglicherweise zu einer Hemmung der NH_4^+ -Aufnahme (STULEN et al. 1998). PEREZ-SOBA & VAN DER EERDEN (1993) schlossen aus den Ergebnissen einer Studie mit *Pinus sylvestris*, dass bei einer ausreichenden Stickstoffversorgung der Nadeln die Aufnahme von NH_4^+ an der Wurzeloberfläche oder die Xylembeladung vermindert wird. Eine Reduktion der NH_4^+ -Aufnahme über die Wurzeln kann aber auch durch ein hohes NH_4^+ -Angebot ausgelöst werden (WANG et al. 1993 zit. in STULEN et al. 1998).

Obwohl die Ergebnisse aus Kurzzeitstudien unter Laborbedingungen nur mit Vorsicht auf die freilandähnlichen Verhältnisse in den Modellkulturen übertragbar sind, liefern sie doch Hinweise, dass neben anderen Faktoren das Wachstum aller drei Arten potentiell auch durch Interaktionen zwischen der NH_3 -Exposition und der NH_4^+ -Düngung beeinflusst wurde.

4.1.1.1.3 Toxische Effekte erhöhter Ammoniakkonzentrationen

Während NH_3 und NH_4^+ in niedrigen Konzentrationen einen wachstumsfördernden Effekt haben, führt ein hohes Angebot zu einer Wachstumshemmung. Wo die Wirkung umschlägt, hängt weniger von der aufgenommenen NH_3 -Menge ab, als vielmehr von der Fähigkeit der Pflanze, dieses NH_3 auch zu

assimilieren (VAN DER EERDEN et al. 1998). Besonders groß ist die Gefahr toxischer Effekte während Phasen langsamen Wachstums, etwa bei niedrigen Außentemperaturen (SHEPPARD 2002). Überschreitet die NH_3 -Aufnahme die Assimilationskapazität, reichert sich NH_4^+ an und es kann zu toxischen Effekten kommen, die zum Zelltod führen (VAN DER EERDEN 1982, FANGMEIER & JÄGER 2001, KRUPA 2003).

Neben der Menge an Kohlenhydratgerüsten, die in der Pflanze für die Ammoniumassimilation zur Verfügung stehen (s. 4.1.12) ist die Fähigkeit der Pflanze, die mit der NH_3 -Assimilation verbundene Änderung des pH-Wertes abzuf puffern, ein wichtiger Faktor, der die Assimilationskapazität beeinflusst. Im Gegensatz zur Assimilation von NO_3^- , bei der Protonen verbraucht werden (OH-Produktion), ist die Nutzung von NH_3 und NH_4^+ als Stickstoffquelle mit der Bildung von Protonen verbunden (PEARSON & STEWART 1993). Findet die Assimilation in der Wurzel statt, kann die Pflanze die überschüssigen Protonen leicht abgeben. Dies ist bei der Assimilation im Blatt nicht möglich, hier muss die Pflanze durch die Bildung bzw. die Spaltung organischer Säuren (v.a. Malat) versuchen, Schwankungen des pH auszugleichen (RAVEN 1988). Des weiteren hängt das Puffervermögen einer Pflanze davon ab, welche Stickstoffform von ihr bevorzugt wird. Pflanzenarten, die bevorzugt Ammonium aufnehmen, sind nur sehr beschränkt in der Lage, Nitrat im Blatt zu assimilieren (geringe Aktivität der Nitratreduktase), die OH-Produktion ist daher gering, ebenso das Puffervermögen. Arten, die bevorzugt Nitrat aufnehmen - hierzu zählen auch die meisten Süßgräser - verfügen dagegen über ein größeres Potential, Protonen aus der NH_3 -Assimilation abzuf puffern (FANGMEIER & JÄGER 2001). In einer Studie von SOARES et al. (1995) mit 33 Pflanzenarten wiesen Pionier- und Ruderalarten wie *Glechoma hederacea* oder *Urtica dioica* eine deutlich höhere Aktivität der Nitratreduktase in den Blättern auf als Klimaxarten wie *Calluna vulgaris* oder *Pinus sylvestris*. Aufgrund der Versuchsbedingungen in der aktuellen Studie (s. 2.3.2, 2.3.3) kann jedoch davon ausgegangen werden, dass hier das Nitrat-Angebot sehr gering war, sodass die OH-Produktion für das Puffervermögen bei allen drei Arten wahrscheinlich nur eine geringe Rolle spielte.

Wachstumshemmungen können auch bei NH_3 -Konzentrationen unter $1000 \mu\text{g m}^{-3}$ auftreten, wurden aber bisher nur bei Dikotyledonen beobachtet (FANGMEIER et al. 1994). Die stickstoffbedürftigeren Süßgrasarten *Poa annua* und *Lolium multiflorum* erlitten dagegen auch nach sieben Tagen Exposition bei NH_3 -Konzentrationen über $1500 \mu\text{g m}^{-3}$ keine Wachstumseinbußen oder Schädigungen (VAN DER EERDEN 1982). Auch bei den Magerkeitszeigern *Agrostis capillaris* und *Deschampsia flexuosa* (OBERDORFER 2001), die drei Monate lang NH_3 -Konzentrationen von $240 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt wurden, traten keine negativen Effekte auf (VAN DER EERDEN et al. 1990). Im Freiland spielen direkte toxische Effekte im Vergleich zu den indirekten Auswirkungen nur eine untergeordnete Rolle (VAN DER EERDEN et al. 2001).

Aufgrund der in der aktuellen Studie verwendeten relativ niedrigen Konzentrationen erscheint es unwahrscheinlich, dass toxische Effekte die Wachstumsabschwächungen der Sprossbiomasse verursacht haben.

4.1.1.2 Wodurch wurde die Reduktion der Sprosstrockenmasse im 3. Versuchsjahr verursacht ?

Nach einem Maximum im 2. Versuchsjahr nahm in der 3. Vegetationsperiode die Sprosstrockenmasse in allen Behandlungsvarianten deutlich ab, bei *Bromus* und *Brachypodium* um etwa 40 %, bei *Arrhenatherum* um etwa 30 % (s. 3.2.1.8). Nur bei *Arrhenatherum* ließ sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Stärke des Biomasserückganges und der Behandlung erkennen: je höher die angebotene NH_3 -Konzentration, desto ausgeprägter war die Reduktion im Vergleich zum 2. Versuchsjahr (minimal – 20 %, maximal – 40 %, s. Tab. 17). Im 2. Versuchsjahr hatte *Arrhenatherum* seine Sprosstrockenmasse besonders unter NH_3 -Exposition steigern können, die fördernden Effekte wurden im 3. Jahr jedoch schwächer. Ein Zusammenhang zwischen der NH_3 -Exposition und der Stärke der Biomasseabnahme war bei *Arrhenatherum* auch in Konkurrenz mit *Brachypodium* und in Nachbarschaft zu beiden Halbtrockenrasenarten zu erkennen, nicht jedoch neben *Bromus* alleine.

Dagegen schwankte die Stärke des Rückgangs bei *Bromus* und *Brachypodium*, ohne dass deutliche Einflüsse des $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes erkennbar waren, zwischen minimal – 30 % und maximal – 50 % (s. Tab. 17, 3.2.1.8).

Die Tatsache, dass bei *Arrhenatherum* die stärksten Einbrüche in den Behandlungsvarianten auftraten, die im Vorjahr die meiste Sprosstrockenmasse gebildet hatten, spricht für einen nicht ergänzten Nährstoff als Ursache für die Negativeffekte, etwa Phosphat. Ein Phosphatmangel kann negative Auswirkungen auf viele Prozesse in der Pflanze haben, so auf Zellteilung und Streckungswachstum oder auf die Photosynthese (MARSCHNER 1986). In der aktuellen Studie wurde aber im 3. Versuchsjahr bei keiner der drei Arten eine gegenüber dem Vorjahr reduzierte Photosyntheserate gemessen (s. 3.3.1). Nach NATR (1975) führt erst eine starke Abnahme des Phosphatgehaltes in den Blättern zu einer Hemmung der Photosynthese, eine Reduktion der Sprosstrockenmasse unter einem leichten Phosphatmangel sei eher auf eine Verkleinerung der Blattfläche zurückzuführen. Dies nennen auch HALSTED & LYNCH (1996) als Effekt eines geringen Phosphatangebotes. In der aktuellen Studie nahm auch die Blattfläche bei allen drei Arten zwischen dem 2. und 3. Versuchsjahr i.d.R. ab, allerdings waren die prozentualen Rückgänge deutlich geringer als beim Sprosstrockengewicht (s.o.).

In den Reinkulturen deckten sich die Reaktionen der drei untersuchten Arten nicht mit der artspezifisch differierenden Nährstoffökonomie - die Einbrüche bei *Arrhenatherum*, das als schnellwachsende und hochwüchsige Art sowohl durch einen großen Nährstoffbedarf wie durch starke Nährstoffverluste (Schnitt) gekennzeichnet war (s. 4.1.6 & 4.1.8), blieben geringer als die Rückgänge bei den beiden Halbtrockenrasenarten. Dies obwohl *Bromus* und *Brachypodium* als langsamwachsende und niedrigwüchsige Arten einen geringeren Nährstoffbedarf hatten und - wie bei *Bromus* durch die Konzentration der assimilierenden Blattfläche in der Nähe der Bodenoberfläche (3.2.1.10.4)- auch mit geringeren Nährstoffverlusten konfrontiert waren oder sie letztere, wie im Fall von *Brachypodium*, durch eine besonders effektive Nährstoffaufnahme zumindest teilweise wieder ausgleichen konnten.

Auf eine große Konkurrenzkraft der beiden Halbtrockenrasenarten besonders im Wurzelbereich (s. 4.1.10) deutet jedoch die Tatsache, dass in den Mischkulturen die Reaktionen den Erwartungen entsprachen - hier waren die Einbrüche der Sprossbiomasse im 3. Versuchsjahr bei *Arrhenatherum* in

allen Varianten deutlich stärker als in Reinkultur, während sowohl bei *Bromus* als auch bei *Brachypodium* der Rückgang in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* stets geringer als in Monokultur war (s. 4.2).

4.1.1.3 Vergleich der Sprosstrockenmasse in den Modellkulturen mit Daten aus Freilandbeständen

Bei einem Vergleich der auf einen Quadratmeter Grundfläche hochgerechneten Sprosstrockengewichte der Schlussernte mit Literaturangaben für die maximale oberirdische Biomasse relevanter Pflanzengesellschaften (Tab. 35) zeigten sich relativ gute Übereinstimmungen zwischen den experimentellen Grasbeständen und den Freilandflächen. So entsprach die mittlere Sprosstrockenmasse der Monokulturen von *Arrhenatherum* bei maximaler NH_4^+ -Versorgung in etwa den Angaben von JANKOWSKA (1967, zit. in GLUCH 1973) und KOBLET (1966, zit. in ELLENBERG 1996) für das *ARRHENATHERETUM ELATORIS* als typische Pflanzengesellschaft des gut mit Nährstoffen versorgten Wirtschaftsgrünlandes. Die Werte für *Bromus* und *Brachypodium* stimmten relativ gut mit den Angaben von WERNER (1983), HAKES (1987), GIGON & MARTI (1994) und HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998) für *MESOBROMION*-Gesellschaften überein, lagen an der oberen Grenze der von BOBBINK et al. (1989) und WILLEMS et al. (1993) für die von ihnen untersuchten Flächen angegebenen Schwankungsbreiten, übertrafen jedoch die von GLUCH (1973), AL-MUFTI et al. (1977), WILLEMS (1980), WERGER (1983 a) und RYSER et al. (1995) ermittelten Werte. AL-MUFTI et al. (1977) beobachteten, dass *Brachypodium* auf tiefergründigen Standorten, die der Probefläche benachbart waren, mehr Biomasse bildete. WERGER (1983 a) gibt an, dass er die Proben in dem von ihm untersuchten holländischen Halbtrockenrasen Ende Juni entnommen hat und damit einige Wochen vor Erreichen der maximalen Biomasse, die etwa 20 % darüber liegen würde, was einer Biomasse von ca. 250 bzw. 300 g m⁻² entspräche.

Deutlich über den Werten der aktuellen Studie liegen jedoch die Angaben von COUPLAND (1979) für *Brachypodium*-dominierte Probeflächen in Polen. Zum Zeitpunkt des Biomasse-Maximums bestanden dort etwa 50 % des oberirdischen Sprosstrockengewichtes aus abgestorbenen Trieben. Vermutlich tragen dort die mit 654 bzw. 730 mm relativ geringen Jahresniederschläge zu einem langsamen Streuabbau bei.

WERNER (1983) stellte bei sieben über das Jahr verteilten Biomasseernten in einem *Brachypodium*-Bestand im südlichen Niedersachsen fest, dass am Freilandstandort der stärkste Abbau oberirdischer Streu im Zeitraum von Mai bis Juni stattfand. Am 13.6.1977 waren von ca. 700 g m⁻² oberirdischer Trockensubstanz ca. 400 g m⁻² (fast 60 %) Blattstreu. Einen Monat später, am 20.7., betrug die gesamte Sprosstrockenmasse nur noch ca. 450 g m⁻², die Blattstreu war um $\frac{3}{4}$ auf ca. 100 g m⁻² zurückgegangen. Der Autor betont aber, dass gerade die abgestorbene Biomasse einer sehr hohen kleinräumigen Streuung unterliegt. Zudem fand HAKES (1987) bei umfangreichen Probenahmen in nordhessischen Halbtrockenrasen im August 1984 mit durchschnittlich 60 % ähnlich hohe Anteile der Nekromasse an der oberirdischen Biomasse in von *Brachypodium* dominierten Flächen wie sie WERNER (1983) im Frühsommer ermittelt hatte.

Tab. 35: Vergleich der maximalen oberirdische Biomasse (Trockengewicht) an Freilandstandorten relevanter Pflanzengesellschaften mit Ergebnissen der Schlussernte dieser Studie (Tab. 35 a)

Pflanzengesellschaft	maximale oberirdische Spross-trockenmasse g m ⁻²	Schnitthöhe cm	Bemerkungen	Quelle
von <i>Arrhenatherum elatius</i> dominiertes Grasland	383	?		COUPLAND (1979)
ARRHENATHERETUM ELATIORIS	500	?		JANKOWSKA (1967) zit. in GLUCH (1973)
ARRHENATHERETUM ELATIORIS	575	6	NPK-gedüngt	KOBLET (1966) zit. in ELLENBERG (1996)
ARRHENATHERETUM ELATIORIS	700	?		MEDWECKA-KORNAS (1970) zit. in GLUCH (1973)
MESOBROMION	208	0	Kräuter dominieren	WERGER (1983 a)
MESOBROMETUM ERECTI	223,7 ± 21,6	2		RYSER et al. (1995)
MESOBROMETUM ERECTI	ca. 230 - 380	einige cm		WILLEMS et al. (1993)
MESOBROMETUM ERECTI	ca. 230		85-95 % der Gräser <i>Bromus erectus</i>	GLUCH (1973)
MESOBROMION	251	0	<i>Brachypodium pinnatum</i> u. <i>Poa pratensis</i> dominieren	WERGER (1983 a)
MESOBROMETUM ERECTI	ca. 300	0		WILLEMS (1980)
ARRHENATHERETUM ELATIORIS (<i>Bromus erectus</i> -Variante)	ca. 314	0	70- 85 % der Gräser <i>Bromus erectus</i> , <i>Arrhenatherum</i> < 1 %	GLUCH (1973)
Grasland, von <i>Brachypodium pinnatum</i> dominiert	ca. 330 (Juli) (160 lebende, 170 tote Biomasse)		relativ flachgründiger Standort, <i>Brachyp.</i> stellt 31 % der lebenden Biomasse	AL-MUFTI et al. (1977)
MESOBROMETUM ERECTI	ca. 340 - 380	0 cm	<i>Brachyp.</i> stellt 34 % der Gesamtbiomasse	BOBBINK et al. (1989)
MESOBROMETUM ERECTI	max. 350-400	?	„recht lockerer Trespen-Halbtrockenrasen“	GIGON & MARTI (1994)
TEUCRIO-MESOBROMETUM	399,1 ± 22,6 (233 lebende, 167 tote Biomasse)	0 cm	von <i>Bromus</i> dominiert, stellt 43 % der lebenden Biomasse	HUOVINEN-HUFSCHEID & KÖRNER (1998)
GENTIANO-KOELERIETUM	bis ca. 440 (davon bis ca. 250 <i>Brachypodium</i>)	0 cm	August, in verschiedenen Halbtrockenrasen in Nordhessen	HAKES (1987)
<i>Brachypodium</i> -Bestand	450 (davon 100 Blattstreu)	0 cm	Ernte am 20.7.1977	WERNER (1983)
Grasland, von <i>Brachypodium pinnatum</i> dominiert	526 (282 lebende, 244 tote Biomasse)	?		COUPLAND (1979)
Grasland, von <i>Brachypodium pinnatum</i> dominiert	932 (420 lebende und 512 tote Biomasse)	?		COUPLAND (1979)

Tab. 35 a:

Modellkulturen	oberirdische Sprosstrockenmasse g m^{-2}	Schnitthöhe cm	Bemerkungen	Quelle
<i>Arrhenatherum elatius</i>	356	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Arrhenatherum elatius</i>	596	0	NH_4^+ 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Bromus erectus</i>	386	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Brachypodium pinnatum</i>	389	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Arrhenatherum</i> und <i>Bromus</i>	386	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Arrhenatherum</i> und <i>Brachypodium</i>	378	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	362	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997
<i>Arrhenath.</i> , <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i>	409	0	Kontrollen ohne $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	diese Studie Schlussernte 1997

In der hier vorgestellten Studie betrug der prozentuale Anteil der Blattstreu an der oberirdischen Trockenmasse (> 7 cm Höhe) in den Reinkulturen von *Brachypodium* ca. 20 - 50 %, bei *Arrhenatherum* ca. 20 - 40 % und bei *Bromus* ca. 20 - 30 % (s. 3.2.1.12).

Damit unterschieden sich die Modellkulturen auch bezüglich des Anteils der Nekromasse/Streu weniger von Freilandbeständen als es aufgrund der „Künstlichkeit“ der experimentellen Bedingungen zu erwarten gewesen wäre. Allerdings wurde bei dieser Auswertung der Bereich unter 7 cm nicht berücksichtigt. Ein Vergleich der Höhenverteilung von *Brachypodium*, der Art bei der die meisten Literaturdaten vorhanden sind, mit der Situation an einem Freilandstandort (BOBBINK et al. 1988) zeigte, dass die Biomasse direkt an der Bodenoberfläche in der hier vorgestellten Studie deutlich größer war als im Freiland (s. 4.1.8, Tab. 43).

Neben den etwas vom Freiland differierenden Wuchsbedingungen in den Open Top -Kammern (niedrigere Luftfeuchtigkeit, höhere Lufttemperatur, s. 3.1) zählt zur „Künstlichkeit“ v.a. die Tatsache, dass während der Vegetationsperiode die Kammerfolien aufgezogen waren und die Bewässerung über die Tröpfchenbewässerungsanlage erfolgte, welche das demineralisierte Wasser nahe der Bodenoberfläche an drei Stellen pro Topf ein brachte. Daher wurde Pflanzenmaterial - ob tot oder lebend - nur sehr lokal befeuchtet, sodass die Bedingungen für einen Streuabbau wahrscheinlich schlechter waren als am Freilandstandort. Außerhalb der Vegetationsperiode, bei abgestellter Begasung waren die Kammern jedoch weitgehend abgedeckt und damit denselben Niederschlagsereignissen wie im Freiland ausgesetzt (s. 2.3: Abb. 9).

4.1.2 Entwicklungsgeschwindigkeit

Die Entwicklung einer Pflanze lässt sich als eine Aufeinanderfolge morphologischer Veränderungen beschreiben, die diese im Verlauf ihrer Lebenszeit durchläuft, z.B. den Wandel der äußeren Form während ihrer ontogenetischen und phänologischen Entwicklung. Diese Aufeinanderfolge ist genetisch festgelegt und umfasst u.a. die Keimung, das vegetative Wachstum von Blättern, Stängeln und Wurzeln, die Bildung von Blüten und Samen, sowie am Ende die Seneszenz. Zu den äußerlich sichtbaren Entwicklungsstadien, die mittels eines Schlüssels angesprochen werden können, gehören z.B. die Entfaltung von Blättern oder das Erscheinen der reproduktiven Organe (ROONEY 1994). Zahlreiche Studien, überwiegend an Nutzpflanzen wie Weizen oder Gerste, zeigten fördernde Einflüsse eines erhöhten Stickstoffangebotes auf verschiedene Entwicklungsparameter wie die Blattentfaltungsrates, die Zahl der Seitentriebe, die Sprossentwicklung und die Entwicklung der Reproduktionsorgane (ROONEY 1994). Die Veränderungen der Blattentfaltungsrates und der Triebbildung werden in gesonderten Abschnitten diskutiert (s. 4.1.3 und 4.1.4), ebenso die Zahl der reproduktiven Triebe (s. 4.1.5).

4.1.2.1 Phänologische Entwicklung der Versuchspflanzen

In der vorliegenden Studie konnten bei allen drei untersuchten Süßgräsern deutliche Effekte der $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung auf die phänologische Entwicklung nachgewiesen werden. In den ersten beiden Versuchsjahren traten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* positive Reaktionen auf, zu Beginn der dritten Vegetationsperiode wurden bei allen drei Arten negative Behandlungseffekte beobachtet. Keiner der beobachteten Effekte, ob positiv oder negativ, hielt jedoch über die gesamte Dauer einer Vegetationsperiode hinweg an.

Im Gegensatz zu den jährlichen Ernten der oberirdischen Biomasse, die zwar eine Fülle von Informationen lieferten, diese jedoch nur den Zustand der Kulturen zum Zeitpunkt des Schnitts wiedergeben konnten, bot die wiederholte nichtdestruktive Erfassung verschiedener Wuchsparameter die Möglichkeit, den Verlauf der Reaktionen über längere Zeiträume zu erfassen. Die dokumentierte Entwicklungszeit war im zweiten Versuchsjahr mit 133 Tagen am längsten, während die Beobachtungszeiträume im ersten und dritten Versuchsjahr bedingt durch die Etablierung der Kulturen bzw. die Schlussernte mit 42 bzw. 96 Tagen entsprechend kürzer waren.

Der verwendete Schlüssel von MOORE et al. (1991) ermöglichte eine genaue Ansprache des jeweiligen Entwicklungszustandes der bonitierten Triebe. Auf diese Weise konnten schon relativ kleine Abweichungen in der Entwicklungsgeschwindigkeit erfasst werden. Anders als etwa bei der Einteilung der Entwicklungsphasen nach DIERSCHKE (1972) war es jedoch mit dem Schlüssel von MOORE et al. (1991) nicht möglich, die weitere Entwicklung der Versuchspflanzen nach dem Erreichen des höchsten Entwicklungsstadiums in einer Vegetationsperiode (hier: Post-Anthese) festzuhalten. Die Beobachtung der phänologischen Entwicklung lieferte daher keine Daten über mögliche Einflüsse der Behandlungen auf die nach dem Erreichen des höchsten Entwicklungszustandes verstärkt einsetzende Seneszenz. Da in dem Schlüssel von MOORE et al. (1991) der Entwicklungszustand eines Triebes zudem immer nach seinem maximal erreichten Stadium beurteilt wird, kann nicht ausgeschlossen

sen werden, dass mögliche Behandlungseffekte auf andere bei der Bonitur erfasste Entwicklungsparameter verdeckt wurden. Dies betraf insbesondere *Bromus*, bei dem ab dem zweiten Versuchsjahr die Mehrzahl der kontrollierten Pflanzen bereits beim zweiten Boniturtermin im Mai trotz einer relativ geringen Höhe der Stängel bereits Rispen ausgebildet hatten. Als phänologische Entwicklungsphase wurde die Stängelerlongation bei *Bromus* daher nur ungenügend erfasst.

Die Wirkung des $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Geschwindigkeit der phänologischen Entwicklung von Süßgräsern wurde bisher nicht untersucht. Zu den Effekten der Nährstoffversorgung liegen vereinzelte Ergebnisse aus experimentellen Studien vor. So beobachteten PETIT et al. (1996) bei der auch in der aktuellen Studie verwandten (Unter-)Art *Arrhenatherum elatius* (ssp. *elatius*) unter NPK-Düngung (s. 4.1.5) einen um durchschnittlich etwa fünf Tage früheren Beginn der Blüte. In der aktuellen Studie führten NH_4^+ -Gaben im zweiten Versuchsjahr bei *Arrhenatherum* zu einer Entwicklungsbeschleunigung in der Elongationsphase und zur früheren Bildung von Rispen (s. 3.2.1.1). Auch *Phleum pratense*, wie *Arrhenatherum* eine typische Art des Wirtschaftsgrünlandes, reagierte auf ein verbessertes Stickstoffangebot mit einer Entwicklungsbeschleunigung. LANGER (1959) ließ auf einer Freifläche Pflanzen einzeln in mit Sand gefüllten Töpfen wachsen und versorgte sie mit einer kompletten Nährlösung, variierte jedoch die Nitratkonzentration. Bei Pflanzen, die 150 ppm erhielten, wurden die Ähren im Durchschnitt etwa 7 Tage früher sichtbar als bei solchen, die nur 30 ppm bekamen. Bei den tendenziellen Reaktionen zeigten sich keine Unterschiede zwischen den Haupt- und Seitentrieben. Untersuchungen der Apikal-Meristeme zeigten, dass fünf Wochen nach Beginn der Behandlungen unter einem hohen Stickstoffangebot etwa 20 % der untersuchten Triebe mit der Anlage von Reproduktionsorganen begonnen hatten, während es in der Vergleichsgruppe nur 14 % waren. Nach weiteren zwei Wochen hatten 85 % bzw. 68 % der untersuchten Apikal-Meristeme die vegetative Phase beendet.

4.1.2.2 Vergleich mit der phänologischen Entwicklung an natürlichen Standorten

Einige Studien ermöglichten zumindest ansatzweise einen Vergleich des Verhaltens der Versuchspflanzen mit der phänologischen Entwicklung an natürlichen Standorten im Freiland. Exemplarische Angaben zu *Bromus erectus* fanden sich bei POSCHLOD (1991), der in einem Kalkmagerrasen die vegetative und generative Entwicklung der Trespe im Jahreslauf beobachtete. Das Verhalten von *Brachypodium pinnatum* hielt DIERSCHKE (1974) in einem symphänologischen Diagramm eines TRIFOLIO-AGRIMONIETUM EUPATORIAE TH. MÜLLER 1961 (Klee-Odermennig-Saum) fest, einer weit verbreiteten Saumgesellschaft, die sich u.a. am Rande von Gebüsch in Halbtrockenrasen findet. DIERSCHKE (1974) fasste hierzu den jeweiligen mittleren Entwicklungszustand aus vier ausgewählten Beständen in Südniedersachsen zusammen, den er innerhalb einer Vegetationsperiode (1970) im wöchentlichen Abstand aufgenommen hatte. Bei POSCHLOD (1991) fanden sich leider keine Angaben zum methodischen Vorgehen. In Tab. 36 wurden die Angaben dieser Autoren mit der Entwicklung in den Modellkulturen verglichen. Hierzu wurde versucht, die zu bestimmten Zeitpunkten in den unbehandelten Monokulturen von *Bromus* und *Brachypodium* im Mittel erreichten Entwicklungsstadien von der Einteilung nach MOORE et al. (1991) in die nach DIERSCHKE (1972) zu „übersetzen“.

Da die phänologische Entwicklung der Arten im ersten Versuchsjahr von der Etablierung der Modellkulturen geprägt war, wurde es hier nicht berücksichtigt.

Die phänologische Entwicklung von *Bromus* in den Modellkulturen ähnelte in den Frühlingsmonaten sowohl im zweiten als auch im dritten Versuchsjahr dem exemplarischen Verlauf am natürlichen Standort. Der Beginn der Blüte war jedoch im zweiten Versuchsjahr (1996) gegenüber der Entwicklung bei POSCHLOD (1991) um etwa zwei Wochen verzögert, während der Austritt der Antheren im dritten Versuchsjahr (1997) etwa zwei Wochen früher begann. Dies deckt sich gut mit der differierenden Temperaturentwicklung in diesen Versuchsjahren. Während das Jahr 1996 überwiegend kühler als der langjährige Durchschnitt war - u.a. lagen in den Frühlingsmonaten März und Mai die mittleren Monatstemperaturen unter dem langjährigen Durchschnitt - war der Beginn des dritten Versuchsjahres nach besonders kalten Wintermonaten von überdurchschnittlich hohen Temperaturen geprägt: sowohl im Februar als auch im März lagen die Monatsmittel deutlich über den langjährigen Mitteln (vgl. 3.1).

Tab. 36: Vergleich der phänologischen Entwicklung von *Bromus* und *Brachypodium* in den unbehandelten Monokulturen mit der am natürlichen Standort nach Angaben von POSCHLOD (1991) und DIERSCHKE (1974)

	<i>Bromus erectus</i>			<i>Brachypodium pinnatum</i>		
	Modellkulturen 2. Versuchsjahr (1996)	Modellkulturen 3. Versuchsjahr (1997)	natürlicher Standort (POSCHLOD 1991)	Modellkulturen 2. Versuchsjahr (1996)	Modellkulturen 3. Versuchsjahr (1997)	natürlicher Standort (DIERSCHKE 1974)
Anfang April		2 Blätter entfaltet	2 - 3 Blätter entfaltet/begin- nende Halment- wicklung		2 Blätter entfaltet	ohne oberirdi- sche Triebe - 1. Blatt entfaltet
Anfang Mai	5 - 6 Blätter entfaltet/begin- nende Halment- wicklung	5 Blätter entfaltet/beginnende Halmentwicklung		3 Blätter entfaltet	3 - 4 Blätter entfaltet	2 - 3 Blätter entfaltet
ca. 2. Maiwoche	Halme teilweise ausgebildet	Halme teilweise ausgebildet	Halme teilweise ausgebildet	4 - 5 Blätter entfaltet	4 Blätter entfaltet	beginnende Halmentwick- lung/Halme teilweise aus- gebildet
Anfang Juni	Blütenstand teilweise sichtbar	Blütenstand entfaltet/Blüte	Pflanze voll entwickelt	beginnende Halmentwicklung	5 Blätter entfaltet	
Mitte Juni - Mitte Juli			Blüte			
ca. 3. Juniwoche					beginnende Halmentwicklung	
Anfang Juli	Blütenstand entfaltet/Blüte					Pflanze voll entwickelt
ca. 3. Juni - 3. Juli-Woche						Blüte
Mitte Juli			Halme und/oder erste Blätter vergilbend			
Anfang August						Halme und/oder erste Blätter vergilbend
Anfang Oktober			Vergilbung bis 50 %			Vergilbung bis 50 %
Anfang November						Vergilbung über 50 %
Anfang Dezember			Vergilbung über 50 %			

Bei der phänologischen Entwicklung von *Brachypodium* zeigten sich in beiden hier analysierten Versuchsjahren Abweichungen zu den Angaben von DIERSCHKE (1974). Während die vegetative Entwicklung der Modellkulturen in den Monaten April und Mai besonders im dritten Versuchsjahr dem Verlauf am natürlichen Standort etwas vorausseilte, kehrte sich dieses Bild bei der anschließenden Halmentwicklung um. Diese begann an den exemplarischen Freilandstandorten im Mittel bereits in der zweiten Maiwoche, während die Modellkulturen erst Anfang (1996) bzw. Ende Juni (1997) dieses Entwicklungsstadium erreichten. Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass eine der Ursachen für diese Diskrepanzen in unterschiedlichen Vorgehensweisen bei der Bonitur liegt, also methodischer Natur ist. So wurden in der aktuellen Studie bei jedem Boniturtermin pro Behandlung jeweils 16 zufällig ausgewählte Triebe erfasst, woraus das phänologische Stadium der Modellkulturen als Mittelwert rechnerisch ermittelt wurde (vgl. 2.6.1.1.1). DIERSCHKE (1974) versuchte dagegen bei jeder Bonitur den jeweiligen mittleren Entwicklungszustand des ganzen Bestandes einer Art innerhalb einer Aufnahme- fläche anzusprechen. Auch erfolgten die Bonituren in der aktuellen Studie in etwa monatlichen Abstand, wogegen DIERSCHKE (1974) angibt, im Abstand von einer Woche, im Hochsommer und Herbst auch teilweise in etwas längeren Abständen, seine Untersuchungsflächen aufgesucht zu haben.

MITCHLEY (1988) untersuchte im Rahmen einer umfassenden Studie zur relativen Häufigkeit ausge-



Abb. 110: Im zeitigen Frühjahr waren die Modellkulturen durch eine artspezifisch unterschiedliche Menge an unzersetzten Blättern des Vorjahres geprägt. Besonders in den Modellkulturen mit *Brachypodium pinnatum*, aber auch mit *Arrhenatherum elatius* fand sich eine starke Streuschicht, während sich *Bromus erectus* hierin deutlich von den anderen Arten unterschied (OTC Nr. 1, keine NH₃-Exposition, zu Beginn des 2. Versuchsjahres, 4.3.1996).
Beispiele für Monokultur-Töpfe:
Arrhenatherum: 2. Reihe von Rechts, 4. Topf von oben und 3. Reihe, 4. Topf
Brachypodium: 1. Reihe, 3. Topf und 2. Reihe, 5. Topf
Bromus: 1. Reihe, 4. Topf und 2. Reihe, 3. Topf

wählter Pflanzenarten eines Kalkhalbtrockenrasens in Südengland unter den häufigen Arten auch *Bromus* und *Brachypodium*. Zu den dort erfassten phänologischen Parametern gehörte u.a. die Entwicklung der Blattzahl pro Trieb im Verlauf eines Jahres. Beide Arten, besonders aber *Brachypodium* wiesen in den von MITCHLEY (1988) untersuchten Flächen zu Beginn der Vegetationsperiode sowohl im Vergleich zur hier vorgestellten Studie als auch zu den Arbeiten von DIERSCHKE (1974) und POSCHLOD (1991) höhere Blattzahlen auf. Im April hatte *Brachypodium* in Südengland im Durchschnitt pro Trieb bereits etwa 4,2 Blätter ausgebildet, in den Modellkulturen waren es zu dieser Zeit (zweite Aprilhälfte, 3. Versuchsjahr, Kontrollen) mit etwa 2,8 dagegen deutlich weniger. Geringere Differenzen zeigten sich bei *Bromus*. Hier registrierte MITCHLEY (1988) im April ca. 3,6 Blätter pro Trieb, während es in den Modellkulturen im Mittel ca. 3,1 waren (s. Tab. 9). Die Ursachen für diese Abweichungen liegen wahrscheinlich in unterschiedlichen Bestandesstrukturen der Modellkulturen und der Vegetation im Freiland. So war das Erscheinungsbild der Modellkulturen von *Brachypodium* ab dem zweiten Versuchsjahr zu Beginn der Vegetationsperiode bereits in den Kontrollen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot durch eine etwa 10 - 15 cm mächtige Schicht abgestorbener Biomasse (v.a. Blattspreiten) vom spätsommerlichen Regenerationswachstum des Vorjahres geprägt (s. Abb. 110). MITCHLEY (1988) gibt dagegen an, dass die von ihm untersuchten Halbtrockenrasen während der Wintermonate beweidet wurden, wodurch die Vegetationshöhe nur etwa 0 - 7 cm betrug. Während *Brachypodium* in den Modellkulturen beim Neuaustrieb im Frühjahr zunächst die Streuauflage durchwachsen musste, wurde das Wachstum am Freilandstandort nicht in dieser Weise behindert.

Die Bestandesstruktur in den Modellkulturen von *Bromus* war dagegen durch eine deutlich geringere und entsprechend lichtdurchlässigere Streuschicht gekennzeichnet, sodass dies wahrscheinlich keinen oder nur einen geringen Effekt auf den Neuaustrieb hatte. Die geringeren Differenzen zwischen den Freilandbeobachtungen und den Modellkulturen von *Bromus* decken sich auch gut mit der Tatsache, dass die Blätter dieser Art auch in den Modellkulturen den Winter über zumindest an den Blattbasen grün blieben, was den Neuaustrieb im Frühjahr zusätzlich erleichterte.

Arrhenatherum treibt an Freilandstandorten im März oder bereits früher neue Blätter aus, es benötigt hierfür nach PFITZENMEYER (1962) jedoch eine Mindesttemperatur von 5,6 °C. Im aktuellen Versuch wurden die ersten neuen Blatttriebe bei *Arrhenatherum* am 19. (2. Versuchsjahr) bzw. 13. März (3. Versuchsjahr) registriert, die mittlere Lufttemperatur lag zu diesen Zeitpunkten, an denen die Kammerfolien noch nicht aufgezogen waren, bei etwa 6,8 bzw. 7,8 °C (s. 3.1).

4.1.2.3 Negative Effekte der Behandlungen auf die phänologische Entwicklung

Zu Beginn der 3. Vegetationsperiode (1997) wurde mit einer Hemmung der Entwicklungsgeschwindigkeit bei allen drei Arten erstmals auch ein negativer Effekt der Behandlungen auf die phänologische Entwicklung beobachtet. *Brachypodium* hatte generell unter NH_3 -Exposition und *Bromus* bei maximalen NH_3 -Konzentrationen signifikant weniger Blätter pro Pflanze als in den Kontrollen.

Arrhenatherum konnte zwar von erhöhten NH_3 -Konzentrationen profitieren, bei ihm nahm die Zahl der Blätter jedoch bei maximaler NH_4^+ -Versorgung tendenziell wieder ab. Diese Behandlungseffekte führten auch dazu, dass sich für kurze Zeit die Rangordnung zwischen den Arten bezüglich der Blattent-

wicklung im Frühjahr verschob. Während *Bromus* beim ersten Boniturtermin in den Kontrollen ohne jede $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung durchschnittlich mehr Blätter pro Trieb ($2,25 \pm 0,89$) als *Arrhenatherum* und *Brachypodium* (jeweils $1,75 \pm 0,46$) hatte, wurde *Bromus* unter hohen NH_3 -Konzentrationen von den beiden anderen Arten überholt. Beim zweiten Boniturtermin lag *Bromus* trotz der im Vergleich zu den Kontrollen weiterhin zurückliegenden Entwicklung jedoch wieder vor *Arrhenatherum* und *Brachypodium*.

Eine Reihe von Faktoren ermöglichen es *Bromus*, im zeitigen Frühjahr über mehr Blätter zu verfügen als *Arrhenatherum* und *Brachypodium*:

- a.) Wurzeln von langsamwachsenden Arten wie *Bromus* erreichen eine längere Lebensdauer (s. 4.1.10) und sie sind unempfindlicher gegen tiefe Temperaturen als die von schnellwachsenden Arten wie *Arrhenatherum* (RORISON 1991). Beides ermöglicht langsamwachsenden Arten, wenn es die Witterungsbedingungen erlauben, auch während der Wintermonate weiterzuwachsen und bereits im zeitigen Frühjahr ihr Wurzelsystem deutlich auszudehnen. Der Jahreszyklus von schnellwachsenden Arten wie *Arrhenatherum* ist dagegen durch stärkere Schwankungen geprägt mit einer raschen Zunahme der Biomasse im Sommer und Verlusten während des Winters (RORISON 1987).
- b.) Pflanzenarten mit einem hohen DNA-Gehalt in den Zellkernen sind in der Lage, früher mit dem Wachstum zu beginnen als Arten mit einem niedrigen Gehalt (GRIME et al. 1985). Der DNA-Gehalt in den Zellkernen ist bei *Bromus* mit ca. 22,6 pg (GRIME et al. 1988) relativ hoch, während er bei *Brachypodium* deutlich niedriger ist (ca. 2,5 pg). *Brachypodium* erreicht dementsprechend den Höhepunkt des Wachstums auch erst im Sommer (GRIME et al. 1988). *Arrhenatherum* steht mit einem DNA-Gehalt des Zellkern von ca. 16,0 pg zwischen den beiden anderen Arten (GRIME et al. 1988).
- c.) Wie bereits erwähnt blieben die relativ langlebigen Blätter von *Bromus* auch im Winter teilweise grün.

Eine Verzögerung der Blattentwicklung, wie in den Modellkulturen beobachtet, könnte besonders für *Bromus* als früh austreibende Art einen Konkurrenznachteil darstellen.

Bei allen drei Arten glichen sich im weiteren Verlauf des dritten Versuchsjahres die Behandlungsvarianten aber wieder aneinander an, sodass bei einem erhöhten NH_3/NH_4 -Angebot keine Wachstumshemmungen in Form reduzierter Biomassen auftraten.

Die negativen NH_3 -Effekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit zu Beginn der 3. Vegetationsperiode können ihre Ursache haben in:

1. einer Hemmung des Neuaustriebs im Frühjahr durch erhöhte Streuakkumulation
2. einer Reduktion des Kohlenhydratgehaltes in den Speicherorganen
3. einem Mangel an anderen Nährstoffen als Stickstoff
4. einem Mangel an Kohlenhydratgerüsten für die NH_3 -Assimilation.

Zu 1 (Streuakkumulation):

Trug eine erhöhte Streuakkumulation als Folge der Wachsförderung unter NH_y - verstärkt auch durch die Förderung des Regenerationswachstums (nach dem Schnitt im 2. Versuchsjahr bei allen drei Arten nachgewiesen, s. 3.2.1.1) - zu einer Hemmung des Neuaustriebs im Frühjahr bei ?

Dafür spricht, dass sich bei allen drei Arten die beobachteten hemmenden Effekte bei der Blattbildung gut mit den deutlichen Zunahmen der Biomasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im Bereich zwischen 0 - 7 cm über der Bodenoberfläche deckten (Tab. 37).

Tab. 37: Zunahme der Biomasse zwischen 0 - 7 cm über der Bodenoberfläche bei erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot (in Klammern: Ergebnisse LSD-Test, **fett**: hier negative Effekte auf die Blattentwicklung im April 1997)

<i>Arrhenatherum</i>	NH_3 * (a ab b)	NH_4^+ tendenziell
<i>Bromus</i>	NH_3 ** (a b b)	NH_4^+ (a ab b)
<i>Brachypodium</i>	NH_3 *** (a b c)	NH_4^+ tendenziell

TILMAN & WEDIN (1991) beobachteten in einem fünfjährigen Experiment mit dem ausdauernden Gras *Agrostis scabra* zunächst eine massive Zunahme der oberirdischen Biomasse als Reaktion auf gute Stickstoffversorgung, nach dem dritten Jahr brachen diese Bestände aber komplett zusammen. In den folgenden Jahren erfolgte erneut ein starkes Anwachsen der Biomasse. Die Autoren führten diese Dynamik auf eine Hemmung des Wachstums durch die angesammelte Streu zurück, die *Agrostis* nicht durchwachsen konnte (Situation ohne Schnitt simuliert). In Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten, die über robustere Triebe verfügen und eine Streuschicht durchwachsen können, würde *Agrostis* verdrängt. Die in der aktuellen Studie untersuchten Süßgräser verfügen jedoch alle über ausreichend kräftige Triebe (AL-MUFTI et al. 1977, CAMPBELL et al. 1992, DIERSCHKE & ENGELS 1991). Dies schließt aber nicht aus, dass die unter erhöhter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung zunehmende Streuakkumulation eine Hemmung der Frühjahrsentwicklung (mit-)verursacht haben kann etwa durch eine Verzögerung der Bodenerwärmung (SCHIEFER 1981 zit. in DIERSCHKE 1985).

Gegen einen hemmenden Effekt durch eine Streuakkumulation spricht aber, dass das Höhenwachstum als zweiter nichtdestruktiver Wachstumsparameter bei allen drei Arten unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im Vergleich zum Vorjahr zwar schwächer zunahm, aber nur bei *Bromus* auch hier eine Hemmung unter maximalen NH_3 -Konzentrationen zu Beginn der 3. Vegetationsperiode auftrat (Höhenwachstum um etwa 10 % reduziert). Wie bereits erwähnt, wiesen jedoch die Modellkulturen von *Bromus* im Gegensatz zu den Beständen der beiden anderen Arten zu Beginn der Vegetationsperiode eine deutlich geringere Streuschicht auf.

Zu 2 (Kohlenhydratgehalt):

Führte der zunehmende Bedarf an Kohlenhydratgerüsten für die NH_3 -Assimilation bei wachsender

NH₃/NH₄⁺-Versorgung zu einer Reduktion von Kohlenhydratspeichern in den Wurzeln, Rhizomen (*Brachypodium*) oder Blattbasen (*Bromus*) ?

Zu den Kohlenhydratgehalten in den Speicherorganen liegen aus der hier vorgestellten Studie keine Daten vor. Eine Analyse der grünen Blattspreiten des ersten Versuchsjahres (1995) zeigte unter hohem NH₃/NH₄⁺-Angebot zum Schnittzeitpunkt bei allen drei Arten z.T. abnehmende Kohlenhydratgehalte (s. 3.3.2 und 4.1.12). Der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate nahm jedoch nur bei *Arrhenatherum* ab, nicht jedoch bei *Bromus* oder *Brachypodium*.

Decken sich die Behandlungseffekte auf die Kohlenhydratgehalte mit denen auf das Regenerationswachstum ?

Je größer der Verlust an Blattfläche durch den Schnitt ist, desto stärker ist die Pflanze auf gespeicherte Kohlenhydrate angewiesen, um die Assimilationskapazität möglichst rasch wiederzuerlangen. Studien an *Lolium spec.* zeigten, dass die gespeicherten Kohlenhydrate unmittelbar nach der Beweidung abnehmen, da sie zum Aufbau neuer Sprosse verwendet werden (FULKERSON & DONAGHY 2001). Eine Verkleinerung der Kohlenhydratspeicher unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot könnte daher zu einem abgeschwächten Regenerationswachstum führen. Aus der aktuellen Studie liegen Daten zum Wachstum der Versuchspflanzen nach dem Schnitt für das 2. Versuchsjahr vor. Bei keiner Art traten negative Effekte des NH_y-Angebotes auf die Entwicklungsgeschwindigkeit (s. 3.2.1.1) oder das Höhenwachstum (s. 3.2.1.2) während des Regenerationswachstums auf, im Gegenteil, *Arrhenatherum* regenerierte sich unter NH₄⁺-Gaben, *Brachypodium* unter NH₃-Exposition schneller, *Bromus* blieb unbeeinflusst. Noch deutlicher waren die Effekte beim Höhenwachstum, wo alle drei Arten gefördert wurden - *Arrhenatherum* und *Bromus* durch beide NH_y-Formen, *Brachypodium* nur durch NH₃.

Dass die Kohlenhydrat-Speicher in den Rhizomen besonders beim Anfangswachstum im Frühjahr eine Rolle spielen, vermuteten BOBBINK & WILLEMS (1991) für *Brachypodium*. Diese Art reagierte in einem Experiment sehr empfindlich auf eine Mahd während der Vegetationsperiode. Die beobachtete Abnahme des Gehaltes an nichtstrukturellen Kohlenhydraten in den Rhizomen von solcherart behandelten *Brachypodium*-Pflanzen könnte zu einer Hemmung des Neuaustriebes in der folgenden Vegetationsperiode beitragen. Geht man davon aus, dass Pflanzen, deren Wachstum durch erhöhte NH₃-Konzentrationen gefördert wurde, bei einem (Sommer-)Schnitt stärkere (Kohlenhydrat-)Verluste erleiden als in den Kontrollen, kann dieser Faktor auch in der aktuellen Studie den Neuaustrieb von *Brachypodium* negativ beeinflusst haben. Ebenso wie bei *Arrhenatherum* und *Bromus* verschwand die Entwicklungshemmung jedoch im weiteren Verlauf der 3. Vegetationsperiode wieder, eine Reduktion der Sprossbiomasse (s. 3.2.1.7) war damit ebenso wenig verbunden wie eine Schwächung der interspezifischen Konkurrenzkraft von *Brachypodium* (s. 4.2.2 und 4.2.3).

Zu 3 (Mangel an anderen Nährstoffen):

Bei allen drei Arten waren im 3. Versuchsjahr sowohl die Sprosstrockenmasse (s. 3.2.1.8) als auch die Blattfläche im Vergleich zum Vorjahr reduziert (s. 3.2.1.9). Während im Fall der Sprosstrockenmasse nur bei *Arrhenatherum* ein Zusammenhang mit dem NH_3 -Angebot zu erkennen war (Tab. 17), galt dies bei der Blattfläche für alle drei Arten (Tab. 18). Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* waren hier die Rückgänge gegenüber dem 2. Versuchsjahr umso stärker, je höher die angebotene NH_3 -Konzentration war. Der umgekehrte Fall trat bei *Brachypodium* auf, bei dem - in Kombination mit NH_4^+ -Gaben - die Reduktionen mit steigendem NH_3 -Angebot schwächer wurden.

Man kann davon ausgehen, dass bei allen drei Arten die Wachsförderung unter NH_3 -Exposition zu einer verstärkten Aufnahme auch anderer Nährstoffe als Stickstoff aus dem Substrat führte, die damit im Laufe der Expositionszeit als wachstumsbegrenzende Faktoren an Bedeutung gewannen. Verschiedene Studien zeigten, dass *Brachypodium* hiervon am wenigsten betroffen ist, solange ein ausreichendes Stickstoffangebot zur Verfügung steht (s. 4.1.1) - darauf deutet hier auch die geringere Reduktion der Blattfläche unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Exposition. Dagegen können bei *Arrhenatherum* und *Bromus* wachstumslimitierende Effekte, die von einem Mangel an anderen Nährstoffen als Stickstoff ausgehen, nicht ausgeschlossen werden. Zwar verschwanden die hemmenden Effekte der NH_3 -Exposition auf die Entwicklungsgeschwindigkeit im Laufe der 3. Vegetationsperiode wieder, es liegt jedoch nahe, sie als frühzeitige Signale einer unterschiedlich starken Reduktion des Sprosswachstums zu werten. Da die Versorgung mit anderen Nährstoffen als Stickstoff insbesondere für die Entwicklung in den Mischkulturen große Bedeutung hat, wird dieser Aspekt in Abschnitt 4.2. erneut aufgegriffen.

Zu 4 (Mangel an Kohlenhydratgerüsten für die NH_3 -Assimilation):

Die Möglichkeit, dass unter erhöhten Ammoniakkonzentrationen wachstumshemmende Effekte auftreten, wurde bereits im Zusammenhang mit der abgeschwächten Wachstumsförderung unter einem hohen NH_3 - und NH_4^+ -Angebot diskutiert (s. 4.1.1). Zwar führten bei Begasungsexperimenten mit verschiedenen Süßgrasarten NH_3 -Konzentrationen, die deutlich über denen der aktuellen Studie lagen, zu keinen Wachstumseinbußen oder Schädigungen. Ob NH_3 wachsfördernde oder hemmende bis toxische Effekte hat, hängt jedoch von der Fähigkeit der Pflanze ab, genügend Kohlenhydrate für die NH_3 -Assimilation zur Verfügung zu stellen. Aufgrund der Temperaturabhängigkeit der Photosynthese werden bei niedrigen Temperaturen keine oder nur wenige Kohlenhydrate produziert, NH_3 wird jedoch auch bei kühler Witterung aufgenommen (SHEPPARD 2002). Könnte sich die Fähigkeit von *Bromus*, bereits im zeitigen Frühjahr über größere Blattflächen zu verfügen als die anderen Arten zumindest während Phasen mit niedrigen Temperaturen als Nachteil erweisen? Äußerlich sichtbare toxische Effekte, wie ein Absterben der Blattspreiten oder eine nachhaltige Wachshemmung, wurden jedoch bei keiner Art beobachtet.

Das eine zeitweilige Erhöhung der NH_4^+ -Konzentration in den Zellen einer Pflanze in Folge eines Ungleichgewichtes zwischen Stickstoffaufnahme und -assimilation zwar zu einer Wachstums- hemmung, jedoch nicht notwendigerweise auch zu äußerlich sichtbaren toxischen Effekten führen muss, darauf

deuten die Reaktionen von *Sphagnum*-Pflanzen, die von LIMPENS & BERENDSE (2003) einem erhöhten Stickstoffangebot (in Form von NH_4NO_3) ausgesetzt wurden.

Insgesamt deuten sich in der hier vorgestellten Studie artspezifisch unterschiedliche Ursachen für die beobachtete Entwicklungshemmung an. Bei *Brachypodium* könnten erhöhte Kohlenhydratverluste den Neuaustrieb negativ beeinflusst haben, bei *Arrhenatherum* und *Bromus* besitzt der Mangel an anderen Nährstoffen als Stickstoff die größte Plausibilität. Bei *Bromus* kann zudem nicht ausgeschlossen werden, dass während der Frühjahrsentwicklung mehr NH_3 aufgenommen wurde, als aufgrund der relativ kühlen Witterung an Kohlenhydratgerüsten für die NH_3 -Assimilation zur Verfügung stand.

Im folgenden Abschnitt (4.1.3) werden die Faktoren, die die Blattentwicklung und damit auch die phänologische Entwicklung beeinflussen, ausführlicher diskutiert.

4.1.3 Blattentfaltungsrates (Phyllochron)

Ausführliche Darstellungen der Vorgänge bei der Blattentwicklung von Süßgräsern finden sich bei SILSBURY (1970), LANGER (1979) und DALE & MILTHORPE (1983). Während der vegetativen Phase eines Grastriebes bildet der direkt über dem obersten Knoten gelegene Vegetationskegel an seinen Flanken ständig neue Blattanlagen aus, die Primordialblätter. Anfangs in Gänze meristematisch, beschränkt sich die Zellteilungsaktivität bald auf ein interkalares Meristem an der Basis der Blattanlage. Dieses Meristem teilt sich in zwei Zonen auf, die zu einer getrennten Entwicklung innerhalb des wachsenden Blattes führen: der obere Teil des Meristems bildet die Blattspreite, der untere Teil führt zur Ausbildung der Blattscheide. An der Übergangsstelle findet sich bei vielen Arten ein Blatthütchen, die Ligula, eine Bildung der Epidermis.

Bei Untersuchungen des Blattwachstums an einem Grastrieb muss zwischen der Blattbildungsrate und der Blattentfaltungsrates unterschieden werden. Während die Blattbildungsrate (Plastochron, „leaf initiation rate“) die Zeitspanne zwischen der Anlage aufeinanderfolgender Primordialblätter angibt, ist die Blattentfaltungsrates (Phyllochron, „leaf appearance rate“) ein Maß für den zeitlichen Abstand, in dem aufeinanderfolgende Blätter äußerlich sichtbar werden und sich entfalten. In der vorliegenden Studie wurden solche Blätter als entfaltet eingestuft, deren Blatthütchen (Ligula) zu erkennen war (s. 2.6.1.1.2). Blattbildungs- und Blattentfaltungsrates müssen nicht notgedrungen identisch sein (LANGER 1979). Je nach Pflanzenart und Umweltbedingungen kann die Blattbildung schneller verlaufen als die Blattentfaltung, sodass es zeitweise zu einer Anhäufung von Primordialblättern am Vegetationskegel kommen kann.

Die Blattentfaltungsrates kann zwischen verschiedenen Arten, aber auch innerhalb einer Art variieren, im Freiland treten zudem ausgeprägte saisonale Unterschiede auf (LANGER 1979, SYDES 1984).

Ein interspezifischer Vergleich der Blattentfaltungsintervalle der hier untersuchten Arten ist nur eingeschränkt möglich, da die Erfassungszeiträume und damit auch eine Reihe externer Faktoren, die die Blattentfaltung beeinflussen, wie Temperatur, Lichtstärke und Tageslänge (ANSLOW 1966, LANGER 1979) aus methodischen Gründen nur z.T. identisch waren (s. 3.2.1.5). Die Ergebnisse deuten jedoch auf eine abnehmende Geschwindigkeit der Blattentfaltung in folgender Rangordnung: *Arrhenatherum* (je nach phänologischem Stadium bzw. Temperatur) = oder > *Bromus* > *Brachypodium*.

Die Verkürzung des Blattentfaltungsintervalls bei *Arrhenatherum* von etwa 10,5 Tagen im April (1997, schwache Datengrundlage) mit einem monatlichen Temperaturmittel von 7,8 °C auf etwa 6 Tage im Mai (1996) mit 11,8 °C deckt sich mit Angaben einer Beschleunigung der Blattentfaltung mit steigenden Temperaturen bis auf etwa 25°C bei ANSLOW (1966), SILSBURY (1970), LANGER (1979) und ROBSON et al. (1988, zit. in DURU & DUCROCQ 2000 a). Bei Experimenten mit *Lolium perenne* und *Dactylis glomerata* lag das Temperaturoptimum der Blattentfaltungsrate bei etwa 24°C (ANSLOW 1966), also noch deutlich über den Durchschnittstemperaturen, die in den Erfassungszeiträumen herrschten. Eine weitere Verkürzung des Blattentfaltungsintervalls bei *Arrhenatherum* ist daher nicht auszuschließen, jedoch lagen in einer Freilandstudie von PATEL & COOPER (1961, zit. in ANSLOW 1966) an *Festuca pratensis* und *Phleum pratense* - wie *Arrhenatherum* Süßgrasarten des gut nährstoffversorgten Wirtschaftsgrünlandes mit ähnlichen ökologischen Optima bezüglich verschiedener Standortfaktoren (ELLENBERG 2001) – die Blattentfaltungsintervalle abhängig von der Jahreszeit mit 6 – 8 bzw. 4 – 10 Tagen in ähnlichen Größenordnungen wie die in der vorliegenden Studie bei *Arrhenatherum* ermittelten Werte.

Eine weitere Ursache für die relativ niedrige Blattbildungsrate bei *Arrhenatherum* im April (1997) könnte aber auch im Wuchsverhalten dieser Art in den Modellkulturen liegen. Im Kontrast zu den beiden Halbtrockenrasenarten bildete *Arrhenatherum* im Frühjahr (Mitte April 1996, für das letzte Versuchsjahr keine Daten) zunächst eine große Zahl von Trieben mit meist nur zwei vollentfalteten Blättern. Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode konzentrierten die Pflanzen ihr Wachstum jedoch auf wenige Triebe: Ende Mai, zur Zeit der Stängelelongation und beginnenden Rispenbildung, hatte sich die Zahl der Triebe bei *Arrhenatherum* um etwa 2/3 reduziert (s. 3.2.1.3). Bezogen auf die gesamte Pflanze und nicht allein auf einzelne ausgewählte Triebe wäre die Blattbildungsrate zu Beginn der Vegetationsperiode daher deutlich höher ausgefallen. Auch ANSLOW (1966) weist darauf hin, dass eine verstärkte Bildung neuer Triebe zu einer Abnahme der Anzahl an Blättern pro Trieb führen kann, was besonders die Untersuchung von Effekten einer verbesserten Stickstoff-Versorgung auf einzelne Triebe erschwert.

Da für die Blattbildungsintervalle der beiden Halbtrockenrasenarten jeweils nur Daten aus einer Vegetationsperiode vorliegen, sind dort ähnliche Vergleichsmöglichkeit wie bei *Arrhenatherum* nicht möglich. Aufgrund der Phänologie dieser Arten kann jedoch zumindest für *Bromus* davon ausgegangen werden, dass die ermittelte Geschwindigkeit der Blattbildung mit etwa 9,5 Tagen weitgehend dem unter Freilandbedingungen maximal Möglichen entspricht. Bei *Festuca ovina* und *Koeleria pyramidata* (*crispata*) - langsamwachsenden Magerkeitszeigern wie *Bromus* (OBERDORFER 2001) - traten in

einem englischen Halbtrockenrasen im Mai mit etwa 11,1 bzw. 12,5 Tagen die kürzesten Blattbildungsintervalle im Jahreslauf auf (SYDES 1984).

Da bei *Brachypodium* hingegen der Höhepunkt des Wachstums erst im Sommer erreicht wird (GRIME et al. 1988), ist nicht auszuschließen, dass das beobachtete Intervall von 20 Tagen lediglich ein Zwischenstadium darstellt. *Brachypodium* bildete jedoch von allen drei Arten die Blätter mit der größten Fläche aus. Auf eine negative Korrelation zwischen der Blattentfaltungsrates und der Größe der einzelnen Blätter, sowohl innerhalb einer Art als auch zwischen verschiedenen Arten, weisen RYLE (1964) und ANSLOW (1966) hin. Vorteile, die sich für schnellwüchsige Arten aus einer hohen Blattentfaltungsrates und einer großen Zahl lebender Blätter ergeben könnten werden relativiert wenn langsam wachsende Arten mit einer niedrigen Blattentfaltungsrates längere Blattspreiten ausbilden und auf diese Weise über eine insgesamt ähnliche oder sogar größere Blattfläche verfügen (RYLE 1964, s. 4.1.7). COOPER & EDWARDS (1960 zit. in RYLE 1964) zeigten an Varietäten von *Lolium perenne*, dass eine Selektion in Hinblick auf eine hohe Blattentfaltungsrates stets verbunden war mit kleineren Blattspreiten.

Aus der aktuellen Studie liegen aus dem Frühjahr des dritten Versuchsjahres Daten zur durchschnittlichen Länge der Blattspreiten vor. Diese war im April (1997) zum Zeitpunkt der Blattentfaltung wider erwarten relativ ähnlich und lag bei *Arrhenatherum* zwischen ca. 13 und 19 cm, bei *Bromus* zwischen ca. 11 und 13 cm und bei *Brachypodium* zwischen ca. 11 und 15 cm. Einzelne Messungen zum Zeitpunkt der Ernte zeigten dagegen für *Bromus* Blattlängen von z.T. über 40 cm und auch bei *Brachypodium* waren Längen von ca. 20 cm keine Seltenheit. Die Entfaltung dieser Blätter wurde jedoch im April (1997) nicht erfasst. Während *Brachypodium* erst mit dem folgenden Monat seine eigentliche Wachstumsphase erreichte, wurden bei *Bromus* im Erfassungszeitraum v.a. solche Blattspreiten markiert, die zwar noch in der vegetativen Phase entfaltet wurden, deren Triebe jedoch kurz darauf mit der Stängel elongation begannen. Dieser bevorstehende Wechsel bewirkte vermutlich die Entfaltung relativ kurzer Blätter. Obwohl es sich also um für *Bromus* eher „untypische“ Blätter handelte, wird der Aussagewert der gewonnenen Daten zur Geschwindigkeit der Blattentfaltung nicht geschmälert, da dies alle Behandlungsvarianten gleichermaßen betraf.

Es wurde bereits bei der Diskussion der Behandlungseffekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit darauf hingewiesen, dass der differierende DNA-Gehalt im Zellkern als ein wichtiger, das Wachstum beeinflussender interner Faktor insbesondere zu Beginn einer Vegetationsperiode angesehen werden muss (s. 4.1.2). Unter den 40 von GRIME et al. (1985) untersuchten Arten einer Grünlandfläche zeichneten sich diejenigen mit einem relativ hohen DNA-Gehalt im Zellkern durch das höchste Blattflächenwachstum im zeitigen Frühjahr aus. GRIME & MOWFORTH (1982 zit. in GRIME et al. [1985]) vermuteten, dass die hohe Wachstumsgeschwindigkeit zu Beginn der Vegetationsperiode durch das Streckungswachstum von Zellen verursacht wird, die während vorrangegangener wärmerer Perioden gebildet wurden, sich aber zunächst nicht vergrößerten. In der aktuellen Studie zeigten die Differenzen zwischen den DNA-Gehalten der drei untersuchten Arten eine gute Übereinstimmung mit den beobachteten zeitlichen und quantitativen Unterschieden bei der Blattentfaltung. *Bromus* weist nach GRIME et al. (1988) mit ca. 22,6 pg den höchsten DNA -Gehalt der drei Arten auf - mit einem Blatt

entfaltungsintervall von 9,5 Tagen bereits im April erreichte diese Art zu Beginn der Vegetationsperiode sogar eine höhere Geschwindigkeit bei der Blattentfaltung als der als schnellwüchsig eingestufte *Arrhenatherum* mit einem DNA-Gehalt von ca. 16,0 pg. Dieses entfaltet im selben Zeitraum alle 10,5 Tage ein neues Blatt, erreichte im Mai jedoch mit einem Intervall von durchschnittlich 6 Tagen die höchste registrierte Geschwindigkeit. Den niedrigsten DNA -Gehalt geben GRIME et al. (1988) mit ca. 2,5 pg für *Brachypodium an*, der späte Beginn ebenso wie der langsame Verlauf der Blattentfaltung bei dieser Art deckt sich hiermit gut.

Für keine der hier untersuchten drei Arten fanden sich in der Literatur Angaben zu Blattbildungsraten an Standorten im Freiland oder unter experimentell veränderten Bedingungen. Die in den bisherigen Studien verwendeten Süßgräser waren überwiegend Arten des Wirtschaftsgrünlandes.

4.1.3.1 Einfluss der Nährstoffversorgung auf die Blattentfaltungsrate

Während fördernde Effekte von erhöhter Temperatur und Strahlungsintensität auf die Blattentfaltungsrate durch zahlreiche Experimente belegt sind (ANSLOW 1966, SILSBURY 1970, LANGER 1979, DURU & DUCROCCQ 2000 a), liegen bisher nur relativ wenige Studien zum Einfluss der Nährstoffversorgung vor, zudem sind deren Ergebnisse teilweise widersprüchlich. Die Wirkung eines veränderten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Geschwindigkeit der Blattentfaltung wurde bisher nicht untersucht.

Untersuchungen von PURVIS (1934), COOPER (1951), LANGER (1959), O`BRIEN (1960), BEAN (1961, alle: zit. in ANSLOW 1966) an *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Oryza sativa* und *Phleum pratense* zeigten keinen Einfluss des Stickstoffangebotes (in Form nitrathaltiger Verbindungen) auf die Blattentfaltungsrate (ermittelt aus der Veränderung der Blattzahl pro Trieb). FRANK & BAUER (1982) und BAUER et al. (1984, zit. in WILHELM & McMASTER 1995) beobachteten auch bei Weizenpflanzen nur geringe Effekte der Nährstoffverfügbarkeit auf das Blattbildungsintervall.

Einen positiven Effekt der Stickstoffversorgung auf das Blattentfaltungsintervall beobachtete erstmals RYLE (1964) an sechs verschiedenen Süßgrasarten, darunter *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* und *Phleum pratense*. In einem Kurzzeitexperiment über 87 Tage im Gewächshaus variierte er neben der Stickstoffversorgung (Nährlösungen mit 150 bzw. 15 ppm N) als zweiten Faktor die Temperatur (Erwärmung der Gewächshäuser auf eine Mindesttemperatur von 15 °C bzw. keine Erwärmung). Wurden die Temperaturvarianten zusammengefasst, zeigte sich bei einer erhöhten N-Versorgung eine Verkürzung des Blattentfaltungsintervalls am Haupttrieb um etwa 7 % von 9,8 auf 9,1 Tage (keine Angaben zur Statistik). Bei einer getrennten Betrachtung der Temperaturvarianten ließ sich eine deutliche Interaktion zwischen Temperatur und N-Versorgung erkennen: die Anzahl der Blätter pro Trieb nahm unter Stickstoffgaben signifikant nur bei einer erhöhten Temperatur zu, ohne Erwärmung zeigten sich dagegen keine oder nur schwache Effekte.

Eine signifikante Verkürzung des Blattentfaltungsintervalls durch eine Erhöhung der Stickstoffversorgung beobachteten auch SUPPLICK et al. (2002) bei einem Feldversuch mit *Panicum virgatum*.

ANSLOW (1966) und LANGER (1979) schlossen jedoch aus den überwiegend negativen Versuchs

ergebnissen bzw. dem Fehlen eines deutlichen Effektes der Stickstoffversorgung, dass die Nährstoffversorgung nur einen untergeordneten Effekt auf die Blattentfaltungsrates von Süßgräsern habe.

Statt dessen verwies ANSLOW (1966) auf die Einschätzung von MILTHORPE (1959, zit. in ANSLOW 1966) basierend auf Untersuchungen an *Cucumis spec.*, dass die Blattentfaltungsrates neben der Temperatur in erster Linie von der Assimilationsrate bereits entfalteter Blätter abhängt, da zu Beginn ihrer Entwicklung die Wachstumsgeschwindigkeit neuer Blätter stärker von der Versorgung mit Assimilaten begrenzt würde als von der Nährstoffverfügbarkeit. Selbst im Falle einer abnehmenden Verfügbarkeit von Assimilationsprodukten etwa bei einer reduzierten Lichtstärke würde sich die zunehmende Einschränkung des Wachstums einer Pflanze zuallerletzt in der Blattentfaltungsrates manifestieren.

Untersuchungen von BEGG & WRIGHT (1964) und FRIEND (1965, zit. in ANSLOW 1966) an Getreidepflanzen zeigten, dass die Bildung und Entwicklung von Blättern die höchste Priorität bei der Allokation verfügbarer Assimilate genießen. Erst wenn deren Versorgung sichergestellt ist, beginnt die Allokation in neue Triebe und Wurzeln (dies gilt zumindest in der vegetativen Wachstumsphase). ANSLOW (1966) schloss daraus, dass die Blattbildungsrate, mit Ausnahme der Temperatur, relativ unempfindlich sei gegenüber denjenigen Umweltfaktoren, wie der Nährstoffversorgung, die die Assimilation beeinflussen.

Ist der Kohlenhydrat-Status einer Pflanze jedoch ausreichend hoch, kann die Stickstoffversorgung die Blattentfaltungsrates deutlich beeinflussen. Diese Einschätzung legt eine von KHALIL (1956, zit. in ANSLOW 1966) in einer Untersuchung an Weizen über 42 Tage beobachtete Interaktion zwischen Stickstoffangebot und Lichtstärke nahe. Während in dieser Studie bei einer geringen Lichtstärke keine signifikanten Veränderungen der Blattentfaltungsrates durch Stickstoff auftraten, zeigten sich unter einer erhöhten Lichtstärke signifikante Effekte der N-Versorgung: das Blattentfaltungsintervall nahm von ca. 6,5 Tagen um fast 30 % auf ca. 4,6 Tage ab.

In einem unterschiedlichen Kohlenhydrat-Status der Versuchspflanzen könnte auch die Ursache der von RYLE (1964) (s.o.) ermittelten Diskrepanz der N-Effekte auf die Blattentfaltung bei unterschiedlichen Temperaturen liegen.

4.1.3.2 Einfluss des Wuchsverhaltens auf die Blattentfaltungsrates

Neben den wichtigen externen Faktoren Temperatur und Strahlungsangebot kann die Blattbildungsrate aber auch durch Veränderungen im Wuchsverhalten eines Grastriebes beeinflusst werden. Einflüsse können sowohl von einzelnen Blättern als auch von der Entwicklungsphase ausgehen.

Die Gestalt einzelner Blätter kann über eine zunehmende Länge der Blattscheiden einen negativen Effekt auf die Blattentfaltung ausüben. An Trieben von *Festuca arundinacea*, die unter kontrollierten Bedingungen aufgezogen wurden, beobachteten SKINNER & NELSON (1994) eine mit jedem neu entfalteten Blatt zunehmende Länge der zugehörigen Blattscheide. Da zu Beginn der Entwicklung der untersuchten Triebe die Geschwindigkeit der Blattelongation (LER: Leaf Elongation Rate) ebenfalls

stetig zunahm, hatte der Längenzuwachs der Blattscheiden zunächst keinen negativen Effekt auf die Blattentfaltungsrates. Nach 35 Tagen führte jedoch eine starke Abnahme der Blattelongationsrate zu einer deutlichen Verlängerung der Zeitspanne, die ein neues Blatt benötigte, um die Blattscheide des vorangegangenen Blattes zu durchwachsen. Entsprechend wurde auch das Blattentfaltungsintervall im Laufe der Entwicklung eines Triebes immer länger. Im Gegensatz dazu war die Blattentfaltungsrates bei *Lolium perenne* in einer Gewächshausstudie von SILSBURY (1970) vom 5. bis zum 18. Blatt am Haupttrieb einzelner Pflanzen sehr konstant.

Studien zum Einfluss der Stickstoff-Versorgung auf die Blattelongationsrate, die ebenfalls an *Festuca arundinacea* durchgeführt wurden, zeigten positive Effekte eines erhöhten Stickstoff-Angebotes auf die Blattelongationsrate durch eine Förderung der Zellteilung (*cell flux*) sowie der Rate und Dauer des Streckungswachstums der neugebildeten Zellen (*cell elongation*) (VOLENEC & NELSON 1983, Mac ADAM et al. 1989, beide zit. in BULTYNCK et al. 1999, RADEMACHER & NELSON 2001).

Bei einer mehrjährigen Untersuchung an Freilandkulturen von *Dactylis glomerata* im Südwesten Frankreichs fanden DURU & DUCROCQ (2000 a), dass die Zahl der Blätter pro Trieb und die Expansionsrate der Blattspreiten im Verlauf des Wachstums konstant blieben. Nahm die Länge der Blattspreiten, ihre Entwicklungszeit oder ihre Lebensspanne zu, führte dies zu einer Verlängerung des Blattentfaltungsintervalls. Verbunden waren diese Veränderungen mit einer Zunahme der Blattscheidenlänge, die sowohl die Entfaltungsrates der Blattspreiten als auch ihre Entwicklungszeit entscheidend beeinflusste. Ein erhöhtes Stickstoffangebot ($120 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) hatte einen schwach negativen Effekt auf die Blattentfaltungsrates von *Dactylis glomerata*, was DURU & DUCROCQ (2000 b) auf die Ausbildung längerer Blattscheiden zurückführten.

Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden, dass sich sowohl eine Beschleunigung der phänologischen Entwicklung als auch eine Steigerung des Höhenwachstums u.a. über eine Verlängerung der Blattscheiden negativ auf die Blattentfaltungsrates auswirken kann, wenn gleichzeitig die Geschwindigkeit der Blattelongation in geringerem Maße zunimmt.

Eine Hemmung der Blattentfaltungsrates kann aber auch durch eine verstärkte Allokation von Assimilaten in konkurrierende Senken ausgelöst werden. Ein besonders markanter Wechsel tritt in der Entwicklung eines Grastriebes ein, wenn dessen Vegetationskegel von der vegetativen in die reproduktive Entwicklungsphase wechselt (s. 4.1.5). In der Folge nimmt das Stängelwachstum deutlich zu, parallel dazu entwickeln sich in dieser Phase aber auch die verbleibenden, noch nicht entfaltenen Blätter sowie die reproduktiven Organe weiter. Da alle drei Organe um eine begrenzte Menge an Kohlenhydraten konkurrieren, führt dies zu deutlichen Veränderungen in der Allokation von Assimilaten. Experimente mit Bohnenpflanzen und Sonnenblumen ließen eine Rangordnung der Allokation erkennen, bei der das Wachstum von Samen generell vor dem vegetativer Organe stand (WARDLAW 1990). Die reproduktiven Triebe einer Pflanze hemmen auf diese Weise auch die Entwicklung der vegetativen Triebe und zwar sowohl die der bereits vorhandenen als auch die Bildung neuer. LANGER (1974, zit. in VINE 1983) ging dabei von einem zusätzlichen hormonellen „Feedback“ aus, beides zusammen führt zu einer Reduzierung der mittleren Blattbildungsrate eines Bestandes. Entsprechendes wurde bei verschiedenen Studien mit Süßgräsern in Parzellen beobachtet, die

durch einen hohen Anteil an reproduktiven Trieben gekennzeichnet waren (ANSLOW 1966, DAVIS 1969 [zit. in VINE 1983], VINE 1983). Auf eine Verlangsamung der Blattentfaltung bei *Arrhenatherum* während der Rispenbildung weist auch PFITZENMEYER (1962) hin.

Die Geschwindigkeit der Blattentfaltung kann somit durch weitere Faktoren beeinflusst werden:

- direkte Einflüsse auf der Ebene „Einzeltrieb“ durch
 - a. längere Blattscheiden
 - b. konkurrierende Senken für Assimilate zu denen v.a. die reproduktiven Organe zählen,
- ein indirekter Einfluss auf der Ebene „Bestand“ durch
 - c. einen geringeren Anteil vegetativer Triebe.

Im Gegensatz zu den oben genannten Arbeiten aus den 30er, 50er und 60er Jahren zeigten Experimente mit Süßgräsern von DAVIES (1971), VINE (1983) und BELANGER (1998) z.T. einen deutlichen Anstieg der Blattentfaltungsrate unter Stickstoffanreicherung und bestätigten damit die Ergebnisse von RYLE (1964). Alle Untersuchungen fanden mit Arten des Wirtschaftsgrünlands auf Versuchsflächen im Freiland statt, die Höhe der applizierten Stickstoffgaben lag in allen drei Studien erheblich über den in dem hier vorgestellten Experiment maximal verwendeten Mengen. Die Studien von VINE (1983) und BELANGER (1998) schlossen die Wachstumsphase im Frühjahr mit ein, DAVIES (1971) konzentrierte sich in seiner Untersuchung auf den Spätsommer.

Die stärksten quantitativen Veränderungen beobachtete BELANGER (1998) bei *Phleum pratense*, dessen Blattentfaltungsrate sowohl beim Erstaufwuchs im Mai als auch beim Regenerationswachstum nach dem Schnitt Ende Juli/Anfang August durch N-Gaben positiv beeinflusst wurde. Bei einer jährlichen Stickstoffdüngung von $130 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (in zwei Gaben) nahm die Blattentfaltungsrate im Frühjahr um ca. 40 % und im Sommer um ca. 35 % zu. Eine weitere Erhöhung der Stickstoffgaben bis auf $390 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ führte nur zu Beginn der Vegetationsperiode zu einer weiteren Steigerung der prozentualen Zuwachsraten bis auf ca. 80 %. *Phleum* bildete im Mai unter N-Mangel im Durchschnitt pro Trieb alle 12 Tage ein neues Blatt aus, unter mittlerer N-Anreicherung alle 8,5 Tage.

Bei einem Düngerversuch von VINE (1983) mit *Lolium perenne* erhielten alle Versuchspartzen im April eine Grunddüngung von 73 kg N ha^{-1} , im folgenden Monat wurde nochmals gedüngt, abgestuft in Gaben von 0 bis 202 kg N ha^{-1} . In der 5. und 7. Woche danach war das Blattbildungsintervall unter 67 kg N ha^{-1} um jeweils etwa 10 % kürzer als in den Kontrollen, unter maximaler N-Versorgung bis zu etwa 40 %.

In einer ähnlichen Größenordnung lagen die Veränderungen, die DAVIES (1971) im August und September ebenfalls an *Lolium perenne* beobachtete. In den Versuchspartzen, die ab Anfang Juli wöchentlich Stickstoffgaben zwischen 28 und 221 kg ha^{-1} erhalten hatten, waren die Blattbildungsintervalle im Durchschnitt um etwa 13 % verkürzt. Die Triebe in den ungedüngten Kontrollen entfalten im Mittel alle 12,9 Tage ein neues Blatt, in den gedüngten Partzen zeigten sich mit Intervallen

zwischen 11,0 und 11,3 Tagen kaum Unterschiede.

Bei einem Experiment mit Weizenpflanzen trat ebenfalls eine Beschleunigung der Blattentwicklung bei einer verbesserten Stickstoffversorgung auf (LONGNECKER et al. 1993).

4.1.3.3 NH₃-Effekte in der aktuellen Studie

In der hier vorgestellten Studie konnten bei allen drei untersuchten Arten Effekte erhöhter NH₃-Konzentrationen auf die Geschwindigkeit der Blattentfaltung nachgewiesen werden. Dabei wurden so wohl fördernde als auch hemmende Wirkungen beobachtet. Während bei *Brachypodium* eine signifikante Beschleunigung um etwa 30 % eintrat, wurde die Blattentfaltung bei *Bromus* signifikant um etwa 20 % langsamer. Eine Abhängigkeit der Reaktionen vom phänologischen Stadium deutete sich bei *Arrhenatherum* an (nur für diese Art lagen Daten aus zwei unterschiedlichen Entwicklungsphasen vor) - einer tendenziellen Beschleunigung um etwa 20 % in der vegetativen Phase (April 1997) stand eine ebenfalls tendenzielle Verlangsamung um etwa 10 % in der Elongationsphase (Mai 1996) gegenüber (s. 3.2.1.5).

Da für das Blattentfaltungsintervall in der vegetativen Phase jedoch aufgrund des Wuchsverhaltens von *Arrhenatherum* nur wenige Daten vorliegen (s. Tab. 12 a) und die auf einer breiten Datengrundlage beruhende Erfassung der phänologischen Entwicklung im selben Zeitraum eine geringfügig verlangsamte Blattentwicklung unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot belegte (s. Tab. 38 & 3.2.1.1), wird die Verkürzung des Blattentfaltungsintervalls bei *Arrhenatherum* als Artefakt gewertet. Für diese Einordnung spricht auch, dass bei *Bromus* und *Brachypodium* die Behandlungseffekte auf die phänologische Entwicklung und das Blattentfaltungsintervall stets übereinstimmen).

Tab. 38: Vergleich der mittels Bonitur bzw. Blattmarkierung ermittelten NH₃-Effekte auf die Blattentwicklung

Art	Erfassungszeit	Blattentwicklung (Bonitur der phänologischen Entwicklung)	Blattentfaltungsintervall (individuell markierte Blätter)
<i>Arrhenatherum elatius</i>	April, 3. Versuchsjahr (1997)	geringfügige Verlangsamung (breite Datengrundlage)	Beschleunigung (schwache Datengrundlage)
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Mai, 2. Versuchsjahr (1996)	Beschleunigung (breite Datengrundlage)	Beschleunigung (breite Datengrundlage)
<i>Bromus erectus</i>	April, 3. Versuchsjahr (1997)	Verlangsamung (breite Datengrundlage)	Verlangsamung (breite Datengrundlage)

Brachypodium

Die Beschleunigung der Blattentfaltung unter NH_3 -Exposition bei *Brachypodium* (Mai 1996, in der vegetativen Phase) spricht dafür, dass

- die Steigerung der Blattelongationsrate (nicht erfasst) den Zuwachs im Höhenwachstum übertraf, die auf ähnliche Effekte bei der Länge der zu durchwachsenden Blattscheiden deuten. Der Höhenzuwachs unter NH_3 -Exposition betrug in diesem Zeitraum bei *Brachypodium* etwa 25 %.
- der Kohlenhydrat-Status der Pflanzen im Erfassungszeitraum ausreichend hoch war, sodass die NH_3 -Versorgung die Blattentfaltungsrate deutlich positiv beeinflussen konnte (s. o.). Die untersuchten Triebe von *Brachypodium* befanden sich zu diesem Zeitpunkt noch überwiegend in der vegetativen Phase, hemmende Einflüsse auf die Blattentfaltungsrate durch die Allokation in konkurrierende Senken (Elongationswachstum, reproduktive Organe) spielten daher wahrscheinlich keine oder nur eine geringe Rolle.
- die Wasserversorgung zu diesem Zeitpunkt in allen Behandlungsvarianten ausreichend war. In einer experimentellen Studie von GRIME & CAMPBELL (1991) reagierte *Brachypodium* auf eine eingeschränkte Wasserversorgung mit einer deutlichen Verlangsamung des Blattwachstums, während bei *Bromus* sogar eine Beschleunigung auftrat. GRIME & CAMPBELL (1991) sahen die Ursache für diese Reaktionen in der unterschiedlichen Fähigkeit beider Arten, Zellteilung und Zellexpansion zeitlich zu trennen. Während *Bromus* zu diesem „gespeicherten Wachstum“ in der Lage ist, in dem während Wachstumsphasen mit günstigen Umweltbedingungen viele Zellen geteilt werden ohne dass sie sich jedoch sofort vergrößern – was auch ein schnelles Wachstum im Frühjahr ermöglicht (s.o. und 4.1.2) – kann *Brachypodium* dies nicht. Morphologische Veränderungen der Blattspreiten wie sie bei *Brachypodium* zum Zeitpunkt des Schnitts im 2. Versuchsjahr unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auftraten deuten jedoch auf eine suboptimale Wasserversorgung im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode (s. 4.1.6).

Hemmende Effekte des NH_3 -Angebotes auf die Blattentfaltung traten dagegen bei *Bromus* in der vegetativen Phase (April 1997) und bei *Arrhenatherum* in der Elongationsphase (Mai 1996) auf.

Nachfolgend soll versucht werden, auf Grundlage der in dieser Studie erhobenen Wirkungsparameter mögliche Ursachen dieser Effekte einzugrenzen:

- Wurde im selben Zeitraum eine Förderung des Höhenwachstums beobachtet, die durch längere Blattscheiden möglicherweise eine Verlängerung der Blattentfaltungsintervalle bewirkte (bei Annahme einer geringeren Förderung der Blattelongationsrate) ?
- War die Entwicklungsgeschwindigkeit unter NH_3 -Exposition beschleunigt, was über eine veränderte Allokation zu einer Reduzierung der Blattentfaltung beigetragen haben könnte ?
- Nahm der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe an der Gesamtzahl der Triebe eines Bestandes zu und wurde auf diese Weise die Entfaltung neuer Blätter seltener – verursacht durch den Weg

- fall blattbildender Triebe sowie die hemmenden Effekte auf die Entwicklung vorhandener und die Bildung neuer vegetativer Triebe ?

Arrhenatherum

Für *Arrhenatherum* trafen im Untersuchungszeitraum (Mai 1996) alle drei Behandlungseffekte zu: unter NH_3 -Exposition nahm die durchschnittliche Höhe der Triebe zu, diese entwickelten sich schneller, und in den Beständen fand sich ein höherer Anteil reproduktiver Triebe.

Die Zuwächse des Höhenwachstums betrug während der Elongationsphase im Mai 1996 ca. 40 % (etwa 20 cm) (s. 3.2.1.2). blieb die Steigerung der Blattelongationsrate dahinter zurück (nicht erfasst), könnten dadurch negative Effekte des NH_3 -Angebotes auf die Blattentfaltungsraten mitverursacht worden sein. BELANGER (1998) fand jedoch bei seinen Untersuchungen an *Phleum pratense* unter einem verbesserten Stickstoff-Angebot eine stärkere Zunahme der Blattelongations- als der Blattentfaltungsraten, was über eine gesteigerte Blattlänge, -breite und Gesamtblattlänge aller Blätter eines Triebes zu einer Veränderung der Bestandesstruktur führte.

Auch die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Arrhenatherum* war während der Elongationsphase im Mai 1996 signifikant beschleunigt und zwar sowohl unter NH_3 -Exposition als auch bei NH_4^+ -Gaben (s. 3.2.1.1). Ein zeitlich vorverlegtes „Umschalten“ der Aktivität des Stängelapex der untersuchten Triebe kann daher ebenfalls zu einer Verlängerung der Blattentfaltungsintervalle in den untersuchten Beständen beigetragen haben. Allerdings hatte die NH_4^+ -Versorgung zwar einen Einfluss auf die Geschwindigkeit der phänologischen Entwicklung, jedoch keinen auf die Blattentfaltung. Mögliche Einflüsse einer erhöhten Stickstoffversorgung auf die phänologische Entwicklung der untersuchten Süßgräser wurden bei den genannten Studien von RYLE (1964), DAVIES (1971), VINE (1983) und BELANGER (1998), die einen deutlichen Anstieg der Blattentfaltungsraten feststellten, nicht miteingefasst.

Auch der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe an der Gesamtzahl der Triebe nahm bei *Arrhenatherum* durch die Behandlungen zu (s. 3.2.1.4). Im Gegensatz zu den bei der Blattentfaltung beobachteten Effekten traten hierbei jedoch Interaktionen zwischen NH_3 - und NH_4^+ -Versorgung auf - deutliche Steigerungen des prozentualen Anteils der reproduktiven Triebe von 10 bis 19 Prozentpunkten im Vergleich zu den Kontrollen waren zum Zeitpunkt der Ernte dieser Triebe im Juli 1996 auf solche Kulturen beschränkt, die beide NH_y -Formen erhielten. Ein negativer Einfluss auf die Blattbildungsrate von *Arrhenatherum* während der Elongation erscheint nichtsdestotrotz möglich.

Dagegen konnte BELANGER (1998) an *Phleum pratense* keinen negativen Zusammenhang zwischen dem Anteil reproduktiver Triebe und der Blattbildungsrate feststellen. Unter Stickstoffanreicherung im Sommer nahm die Blattentfaltungsraten um ca. 35 % zu (s.o.), gleichzeitig wuchs der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe von 10 % in den Kontrollen auf 51 % in den N-gedüngten Varianten. BELANGER (1998) führt dies darauf zurück, dass unter N-Düngung die verstärkte Bildung von reproduktiven Trieben und die zunehmende (Selbst-) Beschattung eine deutliche Ausdünnung der *Phleum pratense*-Bestände bewirkte, während die Sprossdichte unter Stickstoffmangel über die Vegetationsperiode etwa konstant blieb. In der hier vorgestellten Studie schwankte die Sprossdichte bei

Arrhenatherum dagegen im Laufe der (zweiten) Vegetationsperiode in allen Behandlungsvarianten etwa gleich stark (s. 3.2.1.3).

Bromus

Unter den drei untersuchten Arten trat in der vegetativen Phase allein bei *Bromus* ein hemmender Effekt erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf die Blattentfaltung auf (April 1997).

Die bei *Arrhenatherum* umrissenen Ursachen können jedoch bei *Bromus* nicht oder nur eingeschränkt als Erklärung herangezogen werden. Weder war die Wuchshöhe oder der Anteil reproduktiver Triebe unter NH_3 -Exposition gesteigert, noch wurde die Entwicklungsgeschwindigkeit beschleunigt. Die Wuchshöhe von *Bromus* war im Erfassungszeitraum (April 1997) unter NH_3 -Exposition zunächst um etwa 10 % (etwa 1 cm) reduziert, später wurde gerade die Größe der Kontrollen erreicht (s. 3.2.1.2). Der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe wurde bei der Schlussernte im Juli 1997 zwar nicht erfasst, im Vorjahr war dieser jedoch bei *Bromus* trotz einer Zunahme der Gesamtzahl an rispenträgenden Trieben unter NH_3 -Exposition nicht entscheidend verändert worden (s. 3.2.1.4).

Auch die phänologische Entwicklung von *Bromus* war im April 1997 im Gegensatz zu *Arrhenatherum* nicht beschleunigt. Im Gegenteil spiegelte sich die Verlangsamung der Blattentfaltung während der vegetativen Phase unter einem erhöhten NH_3 -Angebot auch in signifikant negativen Effekten auf die Entwicklungsgeschwindigkeit wider, manifestiert in einer geringeren Anzahl an Blättern pro untersuchter Pflanze an zwei Boniturterminen im April (s. 4.1.2.3). Deutlich früher als die anderen Arten begann *Bromus* ab dem zweiten Versuchsjahr bereits im Mai noch bei einer geringen Höhe der Stängel mit der Ausbildung von Rispen. Eine zeitliche Vorverlegung dieses Prozesses unter höheren NH_3 -Konzentrationen, was zu den negativen Effekten auf die Blattentwicklung beigetragen haben könnte, wurde bei *Bromus* jedoch nicht beobachtet.

Damit lassen sich sowohl negative Einflüsse der Wuchshöhe, der Geschwindigkeit der phänologischen Entwicklung wie des Anteils reproduktiver Triebe auf die Blattentfaltungsrates weitgehend ausschließen.

Während der vegetativen Phase kommt der Bildung und Entwicklung von Blättern die höchste Priorität bei der Allokation verfügbarer Assimilate zu (ANSLOW 1966). Ein negativer Effekt erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf die Blattentfaltung während der vegetativen Phase würde darauf hindeuten, dass der Kohlenhydrat-Status der untersuchten *Bromus*-Pflanzen unter diesen Bedingungen nicht ausreichte, um zugleich die NH_3 -Assimilation wie auch die Entwicklung der jungen Blätter ausreichend mit Kohlenhydraten zu versorgen.

Ein Einfluss des Kohlenhydrat-Haushaltes der Pflanzen wurde bereits im Zusammenhang mit negativen Effekten erhöhter NH_3 -Konzentrationen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit diskutiert, wie sie ebenfalls bei *Bromus*, aber auch bei *Brachypodium* zu Beginn der dritten Vegetationsperiode (April 1997) beobachtet wurden (s. 4.1.2).

Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten begann *Bromus* deutlich früher als die beiden anderen

Arten mit der Anlage von Rispen, sodass davon ausgegangen werden kann, dass sich die Prioritäten für die Allokation von Kohlenhydraten schon während der als vegetativ eingestuften Entwicklungsphase änderten. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass sich anhand der vorhandenen Daten zwar keine erhöhten Investitionen von *Bromus* in die Reproduktionsorgane belegen ließen, möglich ist jedoch, dass auch die bei *Bromus* unter NH_3 -Exposition deutlich erhöhte Anzahl der Triebe pro Pflanze (s. 3.2.1.3) zu einem Mangel an Kohlenhydraten für die Blattentwicklung und in der Folge zu einer geringeren Anzahl an Blättern (s. 4.1.2) und längeren Blattentfaltungintervallen als in den Kontrollen führte.

Sollte die Frühjahrsentwicklung von *Bromus* unter NH_3 -Exposition tatsächlich durch einen Mangel an Kohlenhydraten gehemmt worden sein, so sprechen eine Reihe von Tatsachen jedoch dafür, dass dies nur ein vorübergehender Effekt war und die Kohlenhydratversorgung von *Bromus* i.d.R. ausreichend war. Bei *Bromus* war unter NH_3 -Exposition

auf der „Quellen-Seite“

- die Nettoassimilation zwischen 60 und 90 % höher (s. 3.3.1)
- die assimilierende Blattfläche bis zum 2-fachen der Kontrollen erhöht (s. 3.2.1.9)
- zum Zeitpunkt des Schnitts (1. Versuchsjahr) in den Blattspreiten nur der Gehalt an reduzierenden Zuckern vermindert, der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate blieb dagegen unverändert (s. 3.3.2.5)

auf der „Senken-Seite“

- auch bei deutlichen Zuwächsen des Sprosstrockengewichtes das Wurzel-/Spross-Verhältnisses konstant (s. 3.2.1.14).

Sehr unwahrscheinlich ist dagegen, dass eine reduzierte Lichtstärke in den Beständen von *Bromus* unter NH_3 -Exposition zu einer Hemmung der Blattentfaltungsrates beigetragen hat, wie sie aus Experimenten mit anderen Süßgrasarten bekannt ist (LANGER 1979). Eine zunehmende Streuakkumulation unter erhöhter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung die zu einer Beschattung hätte führen können, wurde in den Modellkulturen von *Bromus* im Gegensatz zu den Beständen der beiden anderen Arten zu Beginn der Vegetationsperiode nicht beobachtet (s. 4.1.1, Abb. 110).

Die Ermittlung des Blattentfaltungintervalls basiert bei den meisten der bisher durchgeführten Untersuchungen auf der wiederholten Erfassung der Blattzahl an markierten Trieben im Abstand mehrerer Tage. Schon ANSLOW (1966) wies jedoch darauf hin, dass die Anzahl grüner Blätter an einem Trieb auch durch die Geschwindigkeit beeinflusst wird, in der diese Blätter seneszent bzw. abgebaut werden, daher seien genaue Kenntnisse der Lebensdauer dieser Blätter notwendig. Die hier verwendete Methode der individuellen Markierung von Blattspreiten zum Zeitpunkt ihrer Entfaltung (s. 2.6.1.1.2) ist zwar vergleichsweise zeitaufwendiger, Seneszenz oder Abbau von Blättern scheiden jedoch als Störgrößen aus. Von den genannten Autoren verwendete jedoch nur VINE (1983) mit *Lolium perenne* ein ähnliches Verfahren, in dem er bei neu entfalteteten Blättern das Datum registrierte und einen

Markierungsring am Blatt darunter anbrachte.

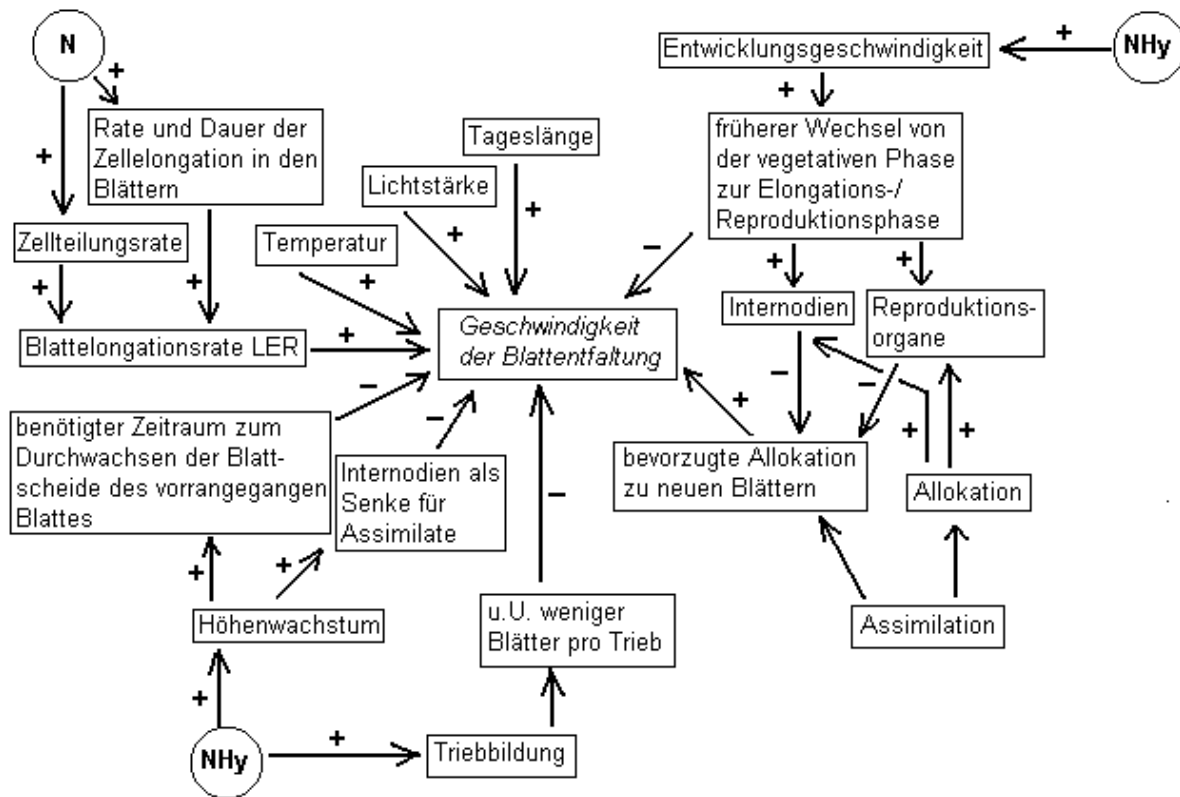


Abb. 111: schematische Darstellung einiger wichtiger externer und interner Faktoren, die die Geschwindigkeit der Blattentfaltung (Blattentfaltungsintervall, Phyllochron) beeinflussen können - zugunsten einer besseren Übersicht wurden Interaktionen zwischen diesen Faktoren nur z.T. berücksichtigt (+: Förderung/positiver Effekt, -: Hemmung/negativer Effekt)

4.1.4 Anzahl der Triebe

Gräser bestehen aus einem Haupttrieb und einer unterschiedlich großen Zahl an Seitentrieben. Diese entwickeln sich aus Seitenknospen, die im Verlauf der frühen Entwicklung eines Grastriebes in den Achseln der Primordialblätter angelegt werden. Aufgrund der Dominanz des Haupttriebes entwickeln sich die Seitenknospen bei vielen Arten zunächst nur sehr langsam weiter (WARDLAW 1990). Im Laufe der Zeit kann sich die apikale Dominanz abschwächen. Aus den Seitenknospen wachsen dann weitere Triebe hervor, zunächst als Parasiten des Haupttriebes - bis der Bedarf an Nährstoffen aus den eigenen Adventivwurzeln und der an Kohlenhydraten aus den entfalteten Blattspreiten gedeckt werden kann (LANGER 1979).

Zwar wird die Triebbildung sehr stark durch die jeweiligen Umweltbedingungen beeinflusst, es bestehen jedoch auch starke artspezifische Unterschiede. Einige Arten bilden mehr oder weniger uneinge

schränkt neue Triebe, während andere dies nur sehr sparsam tun. Da sich aus den Achselknospen jedes neugebildeten Triebes weitere Triebe entwickeln können, entsteht im Laufe der Zeit ein kompliziertes System miteinander verbundener Triebe unterschiedlicher Generationen ("Triebrangfolge" oder "Triebfamilien") an ein und derselben Graspflanze (BRISKE 1991, LANGER 1979). Die Anzahl der Generationen innerhalb eines solchen Systems ist abhängig von der Neubildungsrate und der Lebensdauer der Triebe, beides wird sowohl vom Genotyp als auch von den jeweiligen Umweltbedingungen beeinflusst. Die Zahl der Triebe je Rangstufe und die Anzahl der Rangstufen je Pflanze bestimmen die Größe und den Bau der Graspflanze (BRISKE 1991).

Deutliche artspezifische Unterschiede ließen sich auch bei den drei in der aktuellen Studie untersuchten Arten erkennen. Vergleicht man die Zahl der gebildeten Triebe in den Kontrollen (keine $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Anreicherung) zum Zeitpunkt der Ernte, so waren im ersten Versuchsjahr die Differenzen zwar noch relativ gering, im zweiten Versuchsjahr waren sie dagegen deutlich ausgeprägt. In beiden Vegetationsperioden ließ sich jeweils die gleiche Rangordnung ausmachen: *Bromus* hatte mit durchschnittlich 7 (1995) bzw. 14 (1996) die meisten Triebe pro Pflanze gebildet (100 %), gefolgt von *Brachypodium* mit 6 bzw. 12 Trieben (entspricht jeweils ca. 86 %) und *Arrhenatherum* mit 5 (71 %) bzw. 9 (64 %). Unter den Bedingungen einer eingeschränkten Nährstoffverfügbarkeit erwiesen sich damit die langsamwachsenden Halbtrockenrasenarten, allen voran *Bromus*, bezüglich der gebildeten Triebe im Vergleich zum schnellwachsenden aber nährstoffbedürftigeren *Arrhenatherum* in beiden erfassten Versuchsjahren als erfolgreicher.

4.1.4.1 Entwicklung der Triebanzahl im Jahreslauf

Auch bei der Entwicklung der Triebanzahl im Jahreslauf zeigte sich ein deutlicher Kontrast zwischen *Arrhenatherum* auf der einen und den beiden Halbtrockenrasenarten auf der anderen Seite. Während im ersten Versuchsjahr innerhalb des mit ca. 1 ½ Monaten relativ kurzen Erfassungszeitraumes bei allen drei Arten die Zahl der Triebe pro Pflanze noch kontinuierlich zugenommen hatte, war die Entwicklung im zweiten Versuchsjahr geprägt von einer starken Dynamik bei *Arrhenatherum* und einer großen Kontinuität bei *Brachypodium* und *Bromus*. Mitte April, zu Beginn des etwa dreimonatigen Beobachtungszeitraumes, verfügten alle drei Arten über eine ähnliche Zahl an Trieben. Mit dem Beginn der Stängelerogation und der beginnenden Rispenbildung reduzierte *Arrhenatherum* jedoch die Zahl der Triebe bis Ende Mai um etwa 2/3. Danach nahm die Zahl der Triebe bis zum Erntezeitpunkt Mitte Juli wieder zu (s. 3.2.1.3, Abb. 36). Die Schwankungen der Triebdichte bei *Arrhenatherum* entsprachen weitgehend dem auch bei anderen Arten des Wirtschaftsgrünlandes wie *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* oder *Phleum pratense* beobachteten typischen Verlauf (LANGER 1958, JEWISS 1972, WHITE 1980 zit. in BRISKE 1991). Bei JEWISS (1972) finden sich Angaben zur Entwicklung eines Bestandes von *Phleum pratense* im zweiten Versuchsjahr (cv. S 48, zweimal jährlich geschnitten: Heu und Grummet), die in Abb. 112 wiedergegeben werden. Analog zum Verhalten von *Arrhenatherum* in der aktuellen Studie entwickelten sich auch bei *Phleum pratense* während der Frühjahrsmonate zahlreiche neue Triebe, bis in der ersten Aprilhälfte ein Maximalwert erreicht wurde. Danach nahm mit dem Einsetzen der Elongationsphase die Triebdichte wieder deutlich ab, bis Mitte

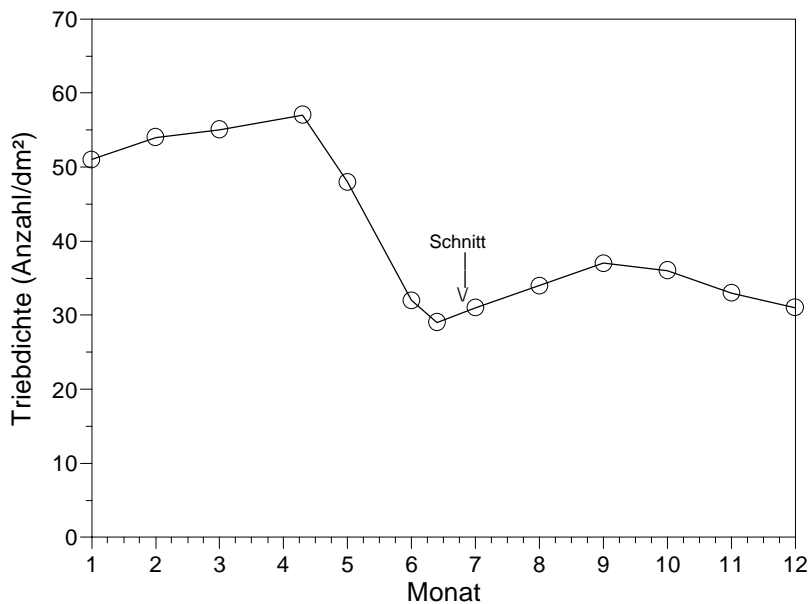


Abb. 112: Veränderung der Triebdichte eines zweijährigen Bestandes von *Phleum pratense* im Jahreslauf (nach Angaben bei JEWISS [1972])

Juni um etwa 50 %. Das Absterben vegetativer Triebe in Verbindung mit der Blüte benachbarter Triebe kann als Folge einer verstärkten Allokation in die sich entwickelnden reproduktiven Triebe und einer zunehmenden Beschattung niedriger Triebe eingestuft werden (BRISKE 1991). Ergebnisse einer Studie von BAUSENWEIN et al. (2001) mit *Festuca rubra* und *Agrostis capillaris* deuten darauf hin, dass es während des Frühjahrswachstums auch zu einer Verlagerung von Stickstoff innerhalb der Pflanzen kommt, wobei die vegetativen Triebe als Quellen und die reproduktiven Triebe als Senken fungieren. Im weiteren Verlauf der Entwicklung von *Phleum pratense* nahm ohne erkennbare Einflüsse durch den Schnitt Ende Juni in der Folge auch bei die Anzahl der Triebe wieder zu - bis zu einem zweiten Maximum Anfang September um etwa 30% (JEWISS 1972).

In einem typischen Jahreslauf schnellwachsender, nährstoffbedürftiger Süßgrasarten kann damit zwischen drei Hauptphasen unterschieden werden, die sich auch in der Entwicklung von *Arrhenatherum* im aktuellen Versuch abgrenzen lassen: nach einer (1.) Triebbildungsphase im Frühjahr kommt es (2.) durch die Entwicklung reproduktiver Triebe zu einer Unterbrechung der Neubildungen und zu einem Anstieg der Mortalitätsrate, bis nach dem Austreiben der Infloreszenzen (3.) eine erneute Triebbildungsphase einsetzt (LANGER 1979, BRISKE 1991).

Die Anlage vieler Triebe zu Beginn der Vegetationsperiode, die jedoch zum großen Teil als reine Blatttriebe nicht in das Stadium der Stängelelongation übergingen, bot *Arrhenatherum* die Möglichkeit, im Frühjahr relativ schnell seine assimilierende Blattfläche zu vergrößern, ohne zuvor mit dem zeit- und kostenintensiveren Aufbau von Stängeln beginnen zu müssen. Da *Arrhenatherum* als schnellwachsende Art relativ wenig in die Blattspreiten investierte (s. 4.1.6.3), was zu einer kurzen Lebensspanne führte (s. 4.1.6.4), war die sehr dynamische Veränderung der Triebanzahl im Verlauf der Vegetationsperiode nicht notwendigerweise mit starken Verlusten für die Pflanzen verbunden.

Zwar traten die Schwankungen der Triebanzahl in der aktuellen Studie bei *Arrhenatherum* in allen Behandlungsvarianten auf, unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot waren sie jedoch etwas abgeschwächt - die Zahl der Triebe nahm hier mit Beginn der Elongationsphase nur um etwa 50 % ab und blieb anschließend bis zur Ernte auf hohem Niveau konstant (s. 3.2.1.3). Dies könnte auf positive Einflüsse des hohen Stickstoffangebotes hindeuten, wie sie auch ASPINALL (1961 zit. in LANGER 1979) in einer Studie mit Gerste beobachtete, wo bei sehr hohen Nährstoffgaben die Triebbildung auch in der Elongationsphase anhielt.

Wie schon erwähnt traten in der Entwicklung der Triebanzahl bei den beiden Halbtrockenrasenarten nur geringe Schwankungen auf. Bei *Bromus* nahm die Anzahl der Triebe von Mitte April bis Mitte Juli 1996 um 10 bis 30 % ab. Zwar liegen für den zweiten Boniturtermin im Mai für *Bromus* keine Daten vor, starke Schwankungen der Triebanzahl können jedoch aufgrund des Wuchsverhaltens dieser Art ausgeschlossen werden. Dies wird auch durch die Beobachtung von MITCHLEY (1988) gestützt, der bei *Bromus* in einem Halbtrockenrasen in England eine vergleichsweise geringe Umsatzrate feststellte: von 20 individuell markierten Trieben von *Bromus* waren nach neun Monaten (Februar - November) lediglich zwei abgestorben - nachdem sie geblüht hatten.

Unter den drei in der aktuellen Studie verwendeten Arten war die Entwicklung bei *Brachypodium* von der größten Kontinuität geprägt - in den einzelnen Behandlungsvarianten traten im zweiten Versuchsjahr über den gesamten Erfassungszeitraum kaum Veränderungen der Triebanzahl auf. In der Freilandstudie von MITCHLEY (1988) wies *Brachypodium* jedoch eine deutlich höhere Umsatzrate als *Bromus* auf. Von anfangs ebenfalls zwanzig markierten Trieben starben in neun Monaten 12 ab - davon hatten nur zwei geblüht, der Großteil der Triebe war auch am Ende seiner Lebensspanne noch im vegetativen Stadium. Für die aktuelle Studie können keine Aussagen zur Lebensdauer bzw. Umsatzrate von Trieben gemacht werden. Auch wenn sich wie bei *Brachypodium* zwischen zwei aufeinanderfolgenden Erfassungen die Zahl der Triebe nicht oder nur geringfügig verändert hat, so fand in diesem Zeitraum doch eine interne Umschichtung statt, indem einige Triebe abgestorben und andere ausgetrieben sind (LANGER 1979). Die Beobachtungen von MITCHLEY (1988) deuten darauf hin, dass das Ausmaß dieser Umschichtung jedoch artspezifisch sehr unterschiedlich sein kann - auch zwischen zwei Halbtrockenrasenarten wie *Bromus* und *Brachypodium*, deren Entwicklung im Jahreslauf sich in der hier vorgestellten Studie deutlich von derjenigen bei *Arrhenatherum* absetzte. Im Gegensatz zu *Arrhenatherum* hielten *Brachypodium* und - in geringerem Maße - auch *Bromus* über den dreimonatigen Erfassungszeitraum das Gleichgewicht zwischen der Anzahl der Neubildungen und der Mortalitätsrate. Bei *Arrhenatherum* wechselten sich dagegen Phasen, in denen die Zahl der Triebneubildungen die Anzahl abgestorbener Triebe übertraf, mit solchen, in denen der umgekehrte Fall eintrat. Jede Einzelpflanze und erst recht ein ganzer Bestand ist in einem sich ständig verändernden, dynamischen Zustand, in dem der Bestand an Trieben nie statisch ist (LANGER 1979). Die Gesamtzahl lebender Triebe pro Pflanze oder pro Flächeneinheit wird bestimmt von der Geschwindigkeit und jahreszeitlichen Varianz der Triebneubildung und der Lebensdauer der Triebe (BRISKE 1991).

Als einzige der in dieser Studie verwendeten Arten ist *Brachypodium* in der Lage, längere unterirdi-

sche Rhizome zu bilden, aus denen sich in einiger Entfernung von der „Mutter pflanze“ neue oberirdische Triebe entwickeln können. Zwar können sich auch die typischen Horstgräser *Arrhenatherum* und *Bromus* vegetativ verbreiten, dies spielt für diese Arten jedoch nur eine untergeordnete Rolle. So bleiben die von *Arrhenatherum* gebildeten Rhizome sehr kurz (PFITZENMEYER 1962, GRIME et al. 1988), bei *Bromus* entwickeln sich nur selten Ausläufer (DÜLL & KUTZELNIGG 1994), Rhizome werden von *Bromus* nicht gebildet (GRIME et al. 1988). *Brachypodium* kann sich jedoch als aggressives rhizombildendes Gras (GRIME et al. 1988) schneller als andere Arten vegetativ ausbreiten und Lücken im Bestand nutzen. Ohne dass dies quantifiziert wurde viel bei den regelmäßigen Bonituren zudem auf, dass die Triebe, die sich aus Rhizomen entwickelten, häufig größer und kräftiger waren als die Mutterpflanzen. *Brachypodium* kann auf diese Weise Bestandeslücken besser ausnutzen als *Arrhenatherum* und *Bromus*. Die durch eine hohe Zahl an Trieben ohnehin dichten Bestände von *Brachypodium* werden so noch dichter. Da eine Zuordnung solcher Triebe, die aus Rhizomen emporgewachsen sind, zu einer bestimmten „Mutterpflanze“ jedoch schwierig ist - und hier deshalb bei der Erfassung der Triebanzahl ausgewählter Pflanzen auch nicht versucht wurde - fehlen diese neugebildeten Triebe jedoch in der Gesamtbilanz der Mutterpflanze. Die Triebneubildung bei *Brachypodium* wurde daher wahrscheinlich etwas unterschätzt. Hätte man diese mitberücksichtigen können, wäre möglicherweise auch bei *Brachypodium* zumindest zeitweise eine, in diesem Fall positive, Veränderung der Triebanzahl im Jahreslauf aufgetreten.

Dessen ungeachtet kann davon ausgegangen werden, dass auch in Bezug auf die Bestandesdichte in den Modellkulturen relativ freilandnahe Verhältnisse herrschten. So stimmte die Triebdichte in den Kulturen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot gut mit Angaben aus Halbtrockenrasen in den Niederlanden überein, die von *Brachypodium* dominiert werden. Im zweiten Versuchsjahr der aktuellen Studie hatte *Brachypodium* hochgerechnet auf 1 m^{-2} im Mittel 2400 Triebe gebildet, BOBBINK et al. (1988) ermittelten in Freilandflächen Triebdichten von 2366 bzw. 3041 m^{-2} , bei DE KROON & BOBBINK (1997) schwankte dieser Wert zwischen 1750 und 4250 m^{-2} (s. Tab. 39). *Bromus* war in einem artenreichen Halbtrockenrasen in der Schweiz mit durchschnittlich 1788 von insgesamt 5865 Trieben m^{-2} die häufigste Art, erreichte jedoch nicht eine ähnliche Dominanz wie *Brachypodium* in den holländischen Flächen (HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER 1998). Dies ist vermutlich auf die interspezifische Konkurrenz durch andere Süß- und Sauergräser zurückzuführen, die in der Summe 4754 Triebe m^{-2} bildeten. In der aktuellen Studie lag die Triebdichte von *Bromus* im zweiten Versuchsjahr im Mittel bei ca. 2600 m^{-2} (Reinkultur ohne erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot).

4.1.4.2 Einflüsse der Stickstoffversorgung auf die Triebbildung

Zu den Umweltfaktoren, deren deutlicher Einfluss auf die Triebbildung gut belegt sind, gehört neben Temperatur und Lichtstärke (JEWISS 1972) auch die Nährstoffversorgung und hier insbesondere das Stickstoffangebot (LANGER 1979). Die Förderung der Triebbildung erfolgt zum einen direkt, indem bei einer verbesserten Stickstoffversorgung verstärkt Seitenknospen austreiben und sich zu neuen Trieben entwickeln, aber auch indirekt über eine Hemmung der Dominanz des Haupttriebes (s. Abb. 113). Ein hohes Strahlungsangebot und - damit verbunden - steigende Kohlenhydratgehalte in den

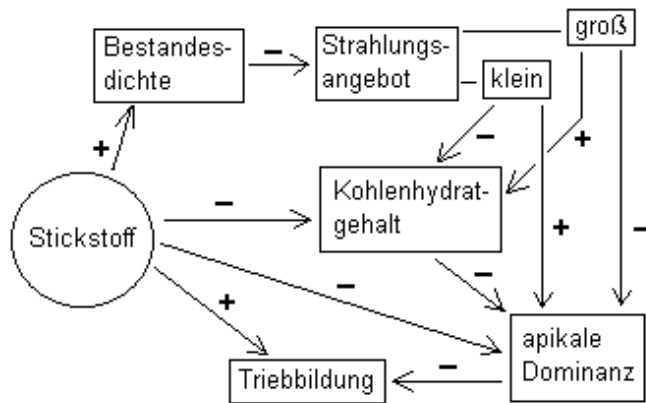


Abb. 113: schematische Darstellung einiger wichtiger externer und interner Faktoren, die die Triebbildung beeinflussen können
 +: Förderung/positiver Effekt
 -: Hemmung/negativer Effekt
 (nach JEWISS 1972)

pflanzlichen Geweben hemmen ebenfalls die apikale Dominanz und fördern damit die Triebbildung. Eine verbesserte Stickstoffversorgung kann aber über entgegengesetzte Faktoren auch zu einer Hemmung der Triebbildung führen. So kann eine Einschränkung des Strahlungsangebotes innerhalb dichter werdender Pflanzenbestände ebenso wie eine Abnahme der Kohlenhydratgehalte zu einem Anwachsen der apikalen Dominanz führen und damit die positiven Effekte einer verbesserten Stickstoffversorgung u.U. überdecken (JEWISS 1972). Dies stellt jedoch zugleich einen wichtigen Kontrollmechanismus dar, welcher der Pflanze helfen kann, nicht unbegrenzt neue Triebe zu bilden, die in bereits sehr dichten Beständen kaum produktiv sein könnten und daher schnell wieder absterben würden (ZARROUGH et al. 1983).

DAVIES & THOMAS (1983) schlossen aus Untersuchungen an *Lolium perenne*, dass die Rate der Triebbildung von der Blattentfaltungsrates kontrolliert wird. Da die Zahl der Triebe pro Pflanze sich mit jedem Phyllochron potenziell vervielfacht, muss die Graspflanze in der Lage sein, die Triebbildung zu begrenzen und die Produktion überflüssiger Triebe zu verhindern. Eine möglichst frühzeitige Reaktion der Pflanze auf einen sich schließenden Bestand vermeidet den Verlust wertvoller Kohlenhydrate und anderer Nährstoffe durch das Absterben von Trieben und erlaubt eine höchstmögliche Effizienz bei der Blattflächenentwicklung (SKINNER & NELSON 1994).

Zwar wurde eine Zunahme der Triebanzahl bei erhöhten Nährstoffgaben in vielen Studien beobachtet, die Triebbildung wird jedoch nicht einfach vom Grad der Nährstoffverfügbarkeit kontrolliert. Der hemmende Effekt, der von der Stängel elongation auf die Entwicklung neuer Triebe ausgeht, ist z. B. kein Effekt der Nährstoffversorgung allein, da er auch bei Vorliegen eines ausreichenden Nährstoffangebotes auftritt. Nur durch anhaltend hohe Nährstoffgaben kann diese negative Wirkung verhindert werden. Dies deutet darauf hin, dass die interne Allokation von Nährstoffen bei der Triebbildung ein ebenso wichtiger Faktor ist wie die (externe) Versorgung mit diesen. Studien an *Triticum aestivum* zeigten z. B., dass die sich entwickelnden Körner eine starke Konkurrenz für andere Senken darstellen, was sich auch auf die Knospenentwicklung in den Blattachsen nachteilig auswirkt. Analog zur Unterbrechung der Triebbildung in der Elongationsphase (s.o.) gilt auch in diesem Fall, dass diesem hemmenden Effekt nur durch sehr hohe Nährstoffgaben entgegengesteuert werden kann. Weitere interne Faktoren, die die Triebbildung kontrollieren, sind hormoneller Natur (LANGER 1979).

Bei Dünge­studien mit *Phleum pratense* zeigte sich, dass von den Haupt­nähre­le­men­ten Stickstoff bei der Trieb­bil­dung die wichtigste Rolle spielt. *Phleum* bildete in einem Zeit­raum von drei Wochen unter 150 ppm Stickstoff doppelt so viele Triebe wie bei 6 ppm, erst nach weiteren drei Wochen trat der selbe Effekt jedoch bei einer Variation der Phosphor-Versorgung ein. Nicht erreichen ließ sich eine Verdoppelung der Triebzahl durch erhöhte Kaliumgaben. Daneben traten auch Interaktionen von Stickstoff mit den anderen Nährelementen auf: unter niedrigen Stickstoffkonzentrationen reagierten die Pflanzen weder auf Phosphor noch auf Kalium (LANGER 1979).

Bei Experimenten von RYLE (1964), DAVIES (1971), BELANGER (1998) und DURU & DUCROCQ (2000 b) mit Süßgräsern zeigten sich sowohl fördernde als auch hemmende Effekte eines erhöhten Stickstoffangebotes auf die Triebdichte. RYLE (1964) beobachtete in einem dreimonatigen Gewächshausversuch mit sechs verschiedenen Süßgrasarten (s. 4.1.3) als Reaktion auf eine verbesserte Stickstoffversorgung (Nährlösungen mit 15 bzw. 150 ppm N) eine Zunahme der Triebanzahl um durchschnittlich 11 %. Die Untersuchungen von DAVIES (1971), BELANGER (1998) und DURU & DUCROCQ (2000 b) an *Lolium perenne*, *Phleum pratense* bzw. *Dactylis glomerata* fanden auf Versuchsflächen im Freiland statt. Die Höhe der applizierten Stickstoffgaben lag in beiden Studien erheblich über den in dem hier vorgestellten Experiment maximal verwendeten Mengen.

BELANGER (1998) registrierte von Mitte Mai bis Mitte August im wöchentlichen Abstand die Triebdichte in *Phleum pratense*-Beständen und stellte im Verlauf des Erfassungszeitraums eine Umkehrung der Stickstoffeffekte fest. Bei einem Angebot von $130 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ nahm zu Beginn der Studie die Anzahl der Triebe zwischen ca. 20 und 40 % zu. Ab der zweiten Junihälfte schwächte sich die Förderung jedoch ab und ging Ende Juli in negative Effekte über, die Mitte August mit ca. 40 % weniger Trieben ihr Maximum erreichten. BELANGER (1998) sah die Ursachen für diesen hemmenden Effekt in einer zunehmenden Beschattung in Folge der erhöhten Triebdichte und im Beginn der reproduktiven Phase. Bei *Phleum pratense* nahm der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe an der Gesamtzahl der Triebe eines Bestandes von 10 % in den Kontrollen auf 51 % unter einem erhöhtem Stickstoffangebot zu. Ohne Stickstoffgaben blieb die Triebdichte bei *Phleum* dagegen bis zum Ende der Vegetationsperiode auf einem hohen Niveau (BELANGER 1998).

DAVIES (1971) registrierte in einem Experiment mit *Lolium perenne*, das sich auf den Spätsommer konzentrierte, auch zu dieser Zeit noch deutliche Effekte erhöhter Stickstoffgaben auf die Triebdichte. Die Stickstoffversorgung lag jedoch mit wöchentlichen (!) Gaben von 28 bzw. 111 kg N ha^{-1} noch erheblich über dem von BELANGER (1998) verwendeten Niveau. Die Triebdichte von *Lolium* erreichte Ende August ihr Maximum mit Steigerungen von ca. 50 % bzw. 90 % gegenüber den Kontrollen ohne Stickstoffgaben. Bis Mitte September hatten sich jedoch beide Düngevarianten wieder auf einem niedrigeren Niveau einander angeglichen und lagen nur mehr etwa 30 % über den Kontrollen. Wie BELANGER (1998) vermutete auch DAVIES (1971) die Hauptursache für die Abnahme der Triebdichte in der zunehmenden Beschattung an der Basis der Pflanzen. Bemerkenswert ist, dass sich die Düngevarianten von *Lolium* trotz der zeitweilig deutlichen Differenzen in der Triebdichte bezüglich ihrer mittels Zwischenernten ermittelten Biomasse kaum unterschieden (DAVIES 1971). Düngegaben über $28 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ w}^{-1}$ führten demnach bei *Lolium* zu einer Verteilung der gleichen Bio-

masse auf eine größere Zahl an Trieben. Dies deutet darauf hin, dass es eine „optimale Triebdichte“ gibt, die unter hohen Stickstoffgaben zwar überschritten werden kann, es jedoch aufgrund anderer begrenzender Ressourcen wie dem Strahlungsangebot im Bestand nicht zu einer weiteren Steigerung der Bestandsbiomasse kommt, sondern die gleiche Biomasse nur auf eine z.T. noch steigende Zahl von Trieben verteilt wird.

In einer mehrjährigen Freilandstudie von DURU & DUCROCQ (2000 b) nahm die Triebdichte in Beständen von *Dactylis glomerata* unter Stickstoffgaben von $120 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ durchschnittlich um etwa 30 % zu, die Stärke der Behandlungseffekte schwankte jedoch sehr stark zwischen den einzelnen Versuchsjahren.

4.1.4.3 $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Effekte in der aktuellen Studie

In der hier vorgestellten Studie ließen sich bei allen untersuchten Arten Effekte der Behandlungen auf die Triebbildung nachweisen. Dabei traten sowohl fördernde als auch hemmende Wirkungen auf. *Brachypodium* konnte in beiden Versuchsjahren, für die Daten vorliegen, signifikant von den Behandlungen profitieren - in der ersten Vegetationsperiode führten NH_4^+ -Gaben zu einem Anwachsen der Zahl der Triebe um bis zu 40 %, im zweiten Versuchsjahr bewirkte die NH_3 -Exposition Steigerungen von bis zu 70 %, die konstant über den dreimonatigen Beobachtungszeitraum anhielten.

Die größte in der aktuellen Studie bei *Brachypodium* erfasste Triebanzahl betrug ca. 25 Triebe Pflanze⁻¹ (beim Schnitt im 2. Versuchsjahr) (hochgerechnet ca. 300 Triebe Topf⁻¹ bzw. ca. 4900 Triebe m⁻²). Da dieser Wert bereits unterhalb des höchsten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes erreicht wurde (s. Abb. 36), schien diese Triebdichte unter den hier herrschenden Wuchsbedingungen ein Maximalwert zu sein. Ein ähnlicher Behandlungseffekt trat auch bei der Blattfläche auf, wo ein Wert von ca. 4000 cm² Blattfläche Topf⁻¹ in der aktuellen Studie nicht überschritten wurde (s. 4.1.7).

Auch bei *Arrhenatherum* und *Bromus* nahm zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode die Zahl der Triebe um bis zu 70 % zu, diese Effekte waren jedoch tendenziell und schwächten sich bis zur Ernte ab. Bei *Bromus* führte ein maximales $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in beiden Versuchsjahren tendenziell zu einer Reduktion der Triebanzahl (s. 3.2.1.3).

Die Abschwächung der Behandlungseffekte bei *Arrhenatherum* und *Bromus* ähnelte den Reaktionen, die BELANGER (1998) von *Phleum pratense* beschrieb (s.o.) und als deren wichtigste Ursachen er hemmende Effekte ausmachte, die ausgingen von

- a) einer mit wachsender Triebdichte zunehmenden Beschattung
- b) einem höheren prozentualen Anteil reproduktiver Triebe an allen Trieben.

Zu a (Beschattung): Daten zum Einfluss der Behandlungen auf das Strahlungsangebot in den Modellkulturen liegen für das dritte Versuchsjahr vor und zeigten bei allen drei Arten mit steigender $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung eine deutliche Abnahme des Angebotes an photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) in den Beständen, besonders im Bereich zwischen einer Höhe von 17 cm und der Bodenoberfläche (s. 3.2.1.10 & 4.1.8).

Obwohl in den Beständen von *Brachypodium* bereits in den Kontrollen nur etwa 9 % des Strahlungsangebotes über der Vegetationsschicht bis zum Boden vordrang und dies unter einem kombinierten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bis auf 1 % weiter reduziert wurde (s. 3.2.1.11), scheint das geringe PAR-Angebot bei *Brachypodium* keinen negativen Einfluss auf die Triebdichte gehabt zu haben, die Anzahl der Triebe blieb im zweiten Versuchsjahr in allen Behandlungsvarianten über den gesamten Erfassungszeitraum ebenso wie die Stärke der Behandlungseffekte konstant. Von OBERDORFER (2001) wird *Brachypodium* als „Licht-Halbschattpflanze“ charakterisiert, nach ELLENBERG (2001) hat die Art im Gefälle des Umweltfaktors „Strahlung“ den Schwerpunkt ihres Vorkommens zwischen „Halblicht-“ und „Halbschattenpflanzen“, kommt auch bei weniger als 20 % relativer Beleuchtungsstärke (r.B.) vor, jedoch nur selten (Lichtzahl 6). In diesem Zusammenhang ist auch die Beobachtung von HAKES (1987) interessant, der bei Untersuchungen in nordhessischen Halbtrockenrasen die größten oberirdischen Biomassen von *Brachypodium* nicht an den voll beleuchteten Wuchsorten fand, sondern in Parzellen mit mittelstarker Beleuchtung (30 - 60 % r.B.). Im Gegensatz dazu werden sowohl *Arrhenatherum* als auch *Bromus* als „Lichtpflanze“ eingestuft, die nur ausnahmsweise bei weniger als 40 % r. B. vorkommen (ELLENBERG 2001) (s. 4.1.6).

Eine verminderte PAR-Durchdringung der Vegetation wird von zahlreichen Untersuchungsflächen im Freiland beschrieben, in denen *Brachypodium* zur Dominanz gelangte (BOBBINK et al. 1988, BOBBINK 1991). Andere, häufig kleinwüchsige Halbtrockenrasenarten werden durch die Beschattung verdrängt. Zusätzlich zum verminderten Strahlungsangebot nahe der Bodenoberfläche kann eine Verkleinerung des Hellrot/Dunkelrot-Verhältnisses auch die Keimung vieler kurzlebiger Arten hemmen (SCHENKEVELD & VERKAAR 1984 zit. in BOBBINK et al. 1988). Mit zunehmender Dominanz von *Brachypodium* nimmt daher die Artenvielfalt dieser Flächen ab (BOBBINK et al. 1988).

Bei *Arrhenatherum* und *Bromus* hingegen kann das geringere Strahlungsangebot in den aufgrund der NH_3 -Versorgung dichteren Beständen zu der beobachteten Abschwächung der Behandlungseffekte im Jahreslauf beigetragen haben. Das PAR-Angebot am Boden der *Arrhenatherum*-Bestände verkleinerte sich von etwa 40 % in den Kontrollen auf nur noch etwa 4 % unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot. In den Beständen von *Bromus* war zwar das Strahlungsangebot bereits in den Kontrollen mit etwa 7 % sehr gering, in 17 cm Höhe bewirkten die Behandlungen jedoch auch bei dieser Art eine Verringerung des Angebotes bis auf etwa 1/3 des für die Kontrollen ermittelten Durchschnittwertes (s. 3.2.1.11).

Die abgeschwächte Zunahme der Triebdichte geht einher mit einer Steigerung der Wuchshöhe, relativ stark bei *Arrhenatherum*, nur gering bei *Bromus* (s. 3.2.1.2). Die Förderung der apikalen Dominanz, die i.d.R. die Ausbildung neuer Seitentriebe hemmt, kann als Reaktion der Pflanzen auf eine zunehmende Einschränkung des Strahlungsangebotes im Bestand gewertet werden (s. 4.1.8). Während *Arrhenatherum* auf diese Weise negativen Effekten auf die Triebdichte entgegenwirken konnte, führte bei *Bromus* ein maximales $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in beiden erfassten Versuchsjahren (1. und 2.) tendenziell zu einer Reduktion der Triebanzahl (s. 3.2.1.3). Dies deutet darauf hin, dass *Bromus* auf eine Einschränkung des Strahlungsangebotes eher mit einer Reduktion der Triebdichte reagierte als mit einer Steigerung der Wuchshöhe. Anders als *Arrhenatherum* und *Brachypodium* nutzte *Bromus*

seine Halmtriebe jedoch fast ausschließlich für die Reproduktion (s. 3.2.1.10.3) und nur in geringem Maße für eine gleichmäßigere vertikale Verteilung der Blattspreiten. Geringe Veränderungen der Wuchshöhe waren bei dieser Art daher nicht notwendigerweise mit ausbleibenden Reaktionen auf ein eingeschränktes Strahlungsangebot verbunden. So war auch *Bromus* in der Lage, die vertikale Verteilung seiner Blattfläche zu verändern (s. 4.1.8), die Reaktionen blieben aber im gesamten Versuchszeitraum deutlich schwächer als bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum*. Dagegen zeigt die Tatsache, dass bei *Brachypodium* die Zunahme der Wuchshöhe nicht mit einer abgeschwächten Steigerung der Triebdichte verbunden war, dass diese Art sich sehr gut veränderten Wuchsbedingungen anpassen kann und auf diese Weise in der Lage ist, in doppelter Weise von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu profitieren.

Zu b (reproduktive Triebe): Neben einem reduzierten Strahlungsangebot könnte auch eine verstärkte Bildung reproduktiver Triebe zur Hemmung der Triebbildung und damit zu der bei *Arrhenatherum* und *Bromus* beobachteten Abschwächung der positiven Behandlungseffekte beigetragen haben. Zwar nahm bei *Arrhenatherum* sowohl die absolute Zahl rispentragender Triebe als auch ihr prozentualer Anteil an allen Trieben unter einem kombinierten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot signifikant zu (s. 3.2.1.4), dies hatte jedoch keinen oder nur einen untergeordneten Effekt auf die Triebdichte. So wurde der höchste Anteil reproduktiver Triebe in den *Arrhenatherum*-Kulturen beobachtet, die einer Kombination von maximalen NH_4^+ -Gaben und niedrigen NH_3 -Konzentrationen ausgesetzt waren. Die Triebdichte war jedoch im Vergleich zu den anderen Varianten auf diesem Niveau der NH_y -Exposition nicht reduziert. Bei *Bromus* traten zusätzlich zur Reaktionsabschwächung im Verlauf der zweiten Vegetationsperiode sowohl im ersten als auch im zweiten Versuchsjahr unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot negative Effekte auf die Triebdichte auf. Obwohl *Bromus* mit einem prozentualen Anteil von etwa 30 % noch stärker als *Arrhenatherum* in die Ausbildung reproduktiver Triebe investierte, erscheint auch bei dieser Art ein deutlich hemmender Einfluss der reproduktiven Triebe auf die Triebbildung aus folgenden Gründen als unwahrscheinlich:

1. Der prozentuale Anteil der rispentragenden Triebe blieb bei *Bromus* im Gegensatz zu *Arrhenatherum* weitgehend unbeeinflusst vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot (s. 3.2.1.4).
2. Die absolute Zahl der Rispen pro Pflanze nahm unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im Vergleich zu den Kontrollen z.T. sogar ab.
3. Mit fast 40 % fand sich der höchste prozentuale Anteil reproduktiver Triebe erneut bei einer suboptimalen Behandlungsvariante ($50 \text{ kg NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ & $20 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$) - die Zahl der Triebe war unter diesem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot jedoch nicht niedriger als in den anderen Varianten.
4. Bei der Anzahl reproduktiver Triebe und der Zahl aller Triebe traten häufig ähnliche Behandlungseffekte auf. So waren unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot beide erniedrigt.

Brachypodium bildete als einzige der drei untersuchten Arten auch im zweiten Versuchsjahr nur in sehr geringem Maße reproduktive Triebe, entsprechend wurden die positiven Behandlungseffekte bei dieser Art auch durch diesen potenziell hemmenden Faktor nicht nennenswert eingeschränkt.

Die artspezifischen Unterschiede in den Reaktionen auf die Behandlungen werden auch deutlich, wenn man die Zahl der gebildeten Triebe unter maximaler $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung zum Zeitpunkt der Ernte vergleicht. Hatte in den Kontrollen noch *Bromus* die meisten Triebe gebildet und damit die Rangfolge angeführt, so verdrängte bei einem hohen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot *Brachypodium* in beiden Versuchsjahren *Bromus* aus dieser Position: bei *Brachypodium* fanden sich durchschnittlich 10 (1995) bzw. 26 (1996) Triebe pro Pflanze (100 %), bei *Arrhenatherum* waren es 8 bzw. 16 (entspricht 80 bzw. 62 %) und bei *Bromus* nur 4 (40%) bzw. ebenfalls 16 (62%). Im Vergleich zu den Kontrollen konnte *Brachypodium* damit unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Zahl seiner Triebe mehr als verdoppeln ($\times 2,2$), *Arrhenatherum* erreichte dies nicht ganz ($\times 1,8$), *Bromus* zeigte die schwächste Reaktion ($\times 1,1$).

Unter den Bedingungen einer erhöhten Nährstoffverfügbarkeit entwickelten sich damit in beiden erfassten Versuchsjahren die zwei langsamwachsenden Halbtrockenrasenarten unterschiedlich: während *Brachypodium* von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot stark profitierten konnte, blieben die Reaktionen von *Bromus* schwach und uneinheitlich. *Arrhenatherum* nahm als schnellwachsende und nährstoffbedürftigere Art eine Mittelstellung ein.

4.1.4.4 Vergleich mit den Ergebnissen anderer Studien

Die Wirkung eines veränderten NH_3 -Angebotes auf die Anzahl der Triebe eines Süßgrases wurde bisher nur von VAN DER EERDEN et al. (1990) an *Agrostis capillaris* untersucht, eines Säure- und - wie *Bromus* und *Brachypodium* - Magerkeitszeigers (OBERDORFER 2001). Pflanzen von *Agrostis*, die einzeln in Töpfen wuchsen, wurden in geschlossenen Begasungskammern über einen Zeitraum von 12 Wochen sechs verschiedenen NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft ausgesetzt: 5, 15, 30, 60, 120 und $240 \mu\text{g m}^{-3}$. Während die niedrigen NH_3 -Konzentrationen nur zu relativ schwachen Steigerungen von etwa 30 bzw. 40 % führten, nahm die Triebanzahl im Vergleich zu den Kontrollen bei $60 \mu\text{g m}^{-3}$ um den Faktor 2,3 zu. *Agrostis capillaris* reagierte damit in dem Experiment von VAN DER EERDEN et al. (1990) bei einem NH_3 -Angebot, das der maximalen NH_3 -Konzentration in der aktuellen Studie ähnelte, deutlich stärker als die hier untersuchten Arten. Deren Triebanzahl lag bei der Ernte im zweiten Versuchsjahr in den Varianten, die $50 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$ in der Umgebungsluft ausgesetzt waren, nur um das 1,7- (*Brachypodium*), 1,5- (*Arrhenatherum*) bzw. 1,4-fache (*Bromus*) über den Kontrollen. Dies ist vermutlich auf den Ausschluss der intraspezifischen Konkurrenz in der Studie von VAN DER EERDEN et al. (1990) zurückzuführen, während die Reaktionsmöglichkeiten in den aktuellen Modellbeständen hierdurch eingeschränkt wurden. Bei *Agrostis* führte eine weitere Erhöhung der NH_3 -Konzentration zunächst zu keiner weiteren Steigerung der Triebanzahl, erst unter dem Maximalwert von $240 \mu\text{g m}^{-3}$ nahm die Triebanzahl erneut zu - auf das 2,8-fache der Kontrollen (VAN DER EERDEN et al. 1990).

Einflüsse eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Triebbildung wurden bei den hier verwendeten Arten bisher nicht untersucht, aus experimentellen Studien mit erhöhten Stickstoffgaben liegen jedoch für *Brachypodium* eine Reihe von Ergebnissen vor. Bei dieser Art zeigten sich sowohl in mehr-jährigen Düngeversuchen von BOBBINK et al. (1988) und DE KROON & BOBBINK (1997) in holländischen Halbtrockenrasen als auch in einem Gewächshausversuch von DE KROON & KNOPS (1990) deutliche Förderungseffekte.

In den beiden Freilandstudien erhielt ein Teil der Versuchspartzellen drei Jahre lang Stickstoffgaben von 120 im ersten und 50 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ in den Folgejahren (BOBBINK et al. 1988) bzw. 100 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (DE KROON & BOBBINK 1997). In beiden Untersuchungen nahm die Triebdichte jedoch trotz der höheren Stickstoffgaben nur um durchschnittlich etwa 10 % zu und damit deutlich schwächer als in der hier vorgestellten Studie. Zudem traten bei BOBBINK et al. (1988) und DE KROON & BOBBINK (1997) starke Schwankungen zwischen den verschiedenen Versuchspartzellen von -10 bis +20 % bzw. -10 bis +70 % auf. Diese sind vermutlich methodischer Natur, da in beiden Studien die Anzahl der Triebe nicht auf Probeflächen gezählt, sondern aus dem Gewicht von 20 zufällig ausgewählten Trieben auf 1 m^2 hochgerechnet wurde.

DE KROON & KNOPS (1990) verfolgten in einer Gewächshausstudie über ein halbes Jahr die morphologischen Reaktionen von *Brachypodium* auf unterschiedliche Nährstoff- und Strahlungsangebote. Neun Wochen, nachdem im Freiland gesammelte und vereinzelt Pflanzen in große, mit einer Höhe von nur 5 cm relativ flache Behälter übertragen wurden, begann *Brachypodium* unter einem hohen Nährstoffangebot (140 kg N , 80 kg P und 80 $\text{kg K ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) mehr Triebe zu bilden als in der Kontrolle, die nur den zehnten Teil dieser Mengen erhielt. Diese Differenz nahm immer mehr zu, am Ende des Experimentes hatten die Pflanzen bei einem hohen Nährstoffangebot hochsignifikant etwa 3,5 mal mehr Triebe pro Pflanze als in der Kontrolle gebildet. Im Gegensatz zu der aktuellen Studie ernteten DE KROON & KNOPS (1990) jedoch ihre Versuchspflanzen, bevor nach ihren Angaben eine hohe Triebdichte das Wachstum einzelner Triebe negativ beeinflussen konnte.

Effekte in einer ähnlichen Größenordnung beobachteten LEITH et al. (1999) in einer OTC-Studie mit *Nardus stricta*, einer Art, die in Magerrasen und -weiden der Silikatgebirge häufig ist, bei Düngung jedoch von Fettrasen-Arten verdrängt wird (OBERDORFER 2001) und nach ELLENBERG (2001) mit einer Stickstoffzahl von 2 noch stärker als *Brachypodium* (N-Zahl 4) und *Bromus* (3) an stickstoffarme Standorte gebunden ist. Wie DE KROON & KNOPS (1990) vereinzelt auch LEITH et al. (1999) ihre Versuchspflanzen aus am natürlichen Standort gesammeltem Pflanzenmaterial. Diese wurden in Töpfe gepflanzt und 14 Monate täglich zweimal einem simulierter Nebel ausgesetzt, der mit NH_4NO_3 angereichert wurde, was Stickstoffgaben von 3 bzw. 60 $\text{kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ entsprach. Bei der Ernte der Versuchspflanzen war die durchschnittliche Anzahl der Triebe pro Pflanze unter Stickstoffdeposition hochsignifikant um das 2,9-fache erhöht. Dies trug bei *Nardus* entscheidend zur signifikanten Zunahme der oberirdischen Biomasse bei, die sich etwa verdoppelte ($\times 1,9$).

Bei den Studien von DE KROON & KNOPS (1990), VAN DER EERDEN et al. (1990) und LEITH et al. (1999) fällt auf, dass die Versuchspflanzen schon in den Kontrollen deutlich mehr Triebe gebildet hatten als die Pflanzen in der aktuellen Studie (Tab. 39). Auch die erreichten Steigerungsfaktoren

unter einer verbesserten Stickstoffversorgung lagen deutlich über den in anderen Versuchen ermittelten Werten. Beides muss auf den weitgehenden Ausschluss jeder Konkurrenz in diesen Experimenten zurückgeführt werden. Dass die Wuchsbedingungen in der hier vorgestellten Studie dagegen trotz der künstlichen Verhältnisse der Situation im Freiland in Bezug auf die Dichte der Bestände relativ gut entsprachen, zeigt sich bei einem Vergleich der durchschnittlichen Triebdichten in den Modellkulturen (hochgerechnet auf 1 m²) mit den Daten von BOBBINK et al. (1988) und DE KROON & BOBBINK (1997). Auch wenn diese Werte mit starken Schwankungen behaftet sind, zeigen doch sowohl die Absolutwerte als auch die Steigerungsfaktoren eine gute Übereinstimmung zwischen Modellkulturen und Freilandflächen.

Innerhalb der Grenzen, die durch das Ressourcenangebot gesetzt werden, bestimmt die Dichte der lebenden Triebe das Potential zur Produktion von Biomasse, da von der Triebdichte auch die Zahl von interkalaren Meristemen, Apikal-Meristemen und Achselknospen abhängt, die für das Wachstum zur Verfügung stehen (OLSON & RICHARDS 1988, zit. in BRISKE 1991). In der Mehrzahl der Studien, in denen der Einfluss eines erhöhten Stickstoffangebotes sowohl auf die Triebbildung als auch auf die Sprossbiomasse untersucht wurde, nahm die Sprossbiomasse stärker zu (s. Tab. 39). Es wurden somit nicht nur zusätzliche Triebe angelegt, auch die einzelnen Triebe selbst erfuhren eine Wachstumsförderung, wurden höher, bildeten mehr Blätter mit einer größeren Blattfläche etc. Von den hier untersuchten Arten traf dies auf *Brachypodium* und *Arrhenatherum* zu. In den Versuchspartikeln von BOBBINK et al. (1988) und DE KROON & BOBBINK (1997) steigerte *Brachypodium* seine Sprossbiomasse selbst dann, wenn die ermittelte Triebdichte abnahm. Auch relativ geringe Steigerungen der Triebdichte von 10 oder 20 % waren dort z.T. verbunden mit Zunahmen der Sprossbiomasse um das 2,4- bis 3,6-fache. Die Reaktionen von *Brachypodium* auf ein erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot erreichten im aktuellen Versuch ähnliche Größenordnungen, wie sie auch bei den Düngeexperimenten im Freiland auftraten.

Für *Arrhenatherum* liegen zwar keine entsprechenden Vergleichsdaten vor, Studien mit *Phleum pratense* und *Lolium perenne* - wie *Arrhenatherum* typische Arten des gut mit Nährstoffen versorgten Wirtschaftsgrünlandes - zeigten jedoch ähnliche Steigerungsraten bei deutlich höheren Stickstoffgaben (BELANGER 1998, DAVIES 1971). Die Triebdichte in den Versuchspartikeln mit *Phleum* ähnelte zudem der in den *Arrhenatherum*-Kulturen unter NH₃-Exposition (BELANGER 1998), was darauf hindeutet, dass in den *Arrhenatherum*-Varianten unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot ebenfalls freilandrelevante Triebdichten erreicht wurden.

Bei *Bromus* war die Triebdichte wie bereits dargestellt schon in den Kontrollen sehr hoch, von den Behandlungen konnte diese Art deutlich weniger als *Brachypodium* und *Arrhenatherum* profitieren. Dies galt auch für die Sprossbiomasse, deren Steigerung entsprach bei dieser Art der Förderung der Triebdichte. Somit war die Zunahme der Sprossbiomasse bei *Bromus* in erster Linie auf die gestiegene Zahl an Trieben zurückzuführen, jedoch nicht oder kaum auf ein stärkeres Wachstum der einzelnen Triebe selbst.

Tab. 39: Anzahl der Triebe pro Pflanze bzw. pro m² von verschiedenen Süßgrasarten des Wirtschaftsgrünlandes und der Magerrasen unter veränderter Stickstoffversorgung

Art	Experiment in ⁽¹⁾	N-Varianten	Anzahl Triebe O ⁽²⁾		Anzahl Triebe N ⁽³⁾		N-Steigerungsfaktor		Relation ⁽⁴⁾	Quelle
			Pfl. ⁻¹	m ⁻²	Pfl. ⁻¹	m ⁻²	Triebe	Sprossbiomasse		
<u>Arten des Wirtschaftsgrünlandes</u>										
<i>Arrhenatherum elatius</i>	OTC	0/50 µg NH ₃ m ⁻³	9,1	1800	13,7	2700	1,5	2,3	>	diese Studie (zweites Versuchsjahr)
<i>Phleum pratense</i>	FL	130 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	k.A.	2203 ⁽⁵⁾	k.A.	2943 ⁽⁵⁾	1,3 ⁽⁵⁾	k.A.	k.A.	BELANGER (1998)
<i>Lolium perenne</i>		0/20/111 kg N ha ⁻¹ Woche ⁻¹	k.A.	6000	k.A.	8850/11500	1,5/1,9	1,6/1,7	>/<	DAVIES (1971)
sechs Poaceen	GW	15/150 ppm N	5,6	k.A.	6,3	k.A.	1,1	k.A.	k.A.	RYLE (1964)
<u>Arten der Magerrasen</u>										
<i>Bromus erectus</i>	OTC	0/50 µg NH ₃ m ⁻³	13,5	2600	19,3	3800	1,4	1,4	=	diese Studie (zweites Versuchsjahr)
<i>Brachypodium pinnatum</i>		0/50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹	6,1	1195	9,6	1877	1,6	1,5	<	diese Studie (erstes Versuchsjahr)
		0/50 µg NH ₃ m ⁻³	12,1	2400	20,3	4000	1,7	2,8	>	diese Studie (zweites Versuchsjahr)
	0/120-50-50 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ (3 a)	k.A.	3041	k.A.	2747	0,9	1,5	>	BOBBINK et al. (1988)	
		k.A.	2366	k.A.	2854	1,2	1,5	>		
		k.A.	1750	k.A.	2100	1,2	3,6	>	DE KROON & BOBBINK (1997)	
		k.A.	4250	k.A.	3750	0,9	2,3	>		
k.A.		1750	k.A.	3000	1,7	3	>			
k.A.	4050	k.A.	4500	1,1	1,6	>				
k.A.	3000	k.A.	3300	1,1	2,4	>				
	GW	14/140 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ ⁽⁶⁾	28	k.A.	100	k.A.	3,5	k.A.	k.A.	DE KROON & KNOPS (1990)
<i>Agrostis tenuis</i>	BK	5/60 µg NH ₃ m ⁻³	28	k.A.	64	k.A.	2,3	2,2	<	VAN DER EERDEN et al. (1990)
<i>Nardus stricta</i>	OTC	3/60 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹	85	k.A.	243	k.A.	2,9	1,9	<	LEITH et al. (1999)

⁽¹⁾ BK: Begasungskammer, FL: Freiland, GW: Gewächshaus, OTC: Open Top-Kammer, ⁽²⁾ O: Kontrollen, ⁽³⁾ N: mit N-Anreicherung, ⁽⁴⁾ Steigerung der Sprossbiomasse größer oder kleiner als die Steigerung der Triebanzahl, ⁽⁵⁾ Mittelwert aus sechs Erfassungen im Mai und Juni, ⁽⁶⁾ zusätzlich 8/80 kg P ha⁻¹ a⁻¹ und 8/80 kg K ha⁻¹ a⁻¹
k.A.: keine Angaben

4.1.5 Reproduktion

Ausdauernde Süßgräser lassen sich anhand ihrer Reproduktionsstrategie in zwei Gruppen aufteilen: zum einen in solche Arten, die sich v.a. durch Samen reproduzieren und bei denen die vegetative Ausbreitung nur eine geringe oder keine Rolle spielt, zum anderen in Arten, die in der Lage sind, sich mit Hilfe von Ausläufern oder Rhizomen auf vegetativem Wege effektiv auszubreiten, jedoch häufig nur relativ wenig in die Reproduktion investieren. Wie viele Triebe einer Pflanze bzw. eines Bestandes in die reproduktive Phase eintreten und wie hoch deren Anteil an allen Trieben ist, wird somit auch durch artspezifische Unterschiede bestimmt.

Pflanzenarten, die typischerweise an Standorten mit einem guten Ressourcenangebot wachsen, investieren nach BAZZAZ et al. (1987) mehr in ihre Reproduktionsorgane als Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt an Wuchsorten mit einem eingeschränkten Angebot haben. Analoges gilt für die Beziehung zwischen der relativen Wachstumsrate und der Allokation in die Reproduktionsorgane. REEKIE & BAZZAZ (1987) sahen im „Reproduktiven Output“ einer Pflanze eher ein Maß für ihre Leistungsfähigkeit („Fitness“) als eine Größe für deren tatsächliche reproduktive Leistung.

In der hier vorgestellten Studie bildeten ab dem zweiten Versuchsjahr besonders *Bromus* und *Arrhenatherum* reproduktive Triebe, während *Brachypodium* weitgehend vegetativ blieb. In den Kontrollen investierte *Bromus* von allen drei Arten am stärksten in die Reproduktion. In der zweiten Vegetationsperiode fanden sich im Durchschnitt etwa fünf Rispen pro Pflanze, was einem Anteil von etwa 35 % aller Triebe entsprach. *Arrhenatherum* bildete unter diesen Bedingungen im Mittel lediglich einen reproduktiven Trieb pro Pflanze und erreichte nur einen Anteil von etwa 10 % (s. 3.2.1.4). Art-spezifische Unterschiede der Investitionen in die Reproduktion spiegelten sich auch im prozentualen Anteil der generativen Organe (ohne Karyopsen) am Sprosstrockengewicht, dessen Höhe im zweiten und dritten Versuchsjahr ermittelt wurde (s. 3.2.1.12). Bei *Bromus* betrug er zum Erntezeitpunkt in den Kontrollen etwa 2,7 bzw. 2,2 %, gefolgt von *Arrhenatherum* mit jeweils etwa 0,5 %. *Brachypodium* hatte in der zweiten Vegetationsperiode fast keine reproduktiven Triebe gebildet, im dritten Versuchsjahr nahm ihr prozentualer Anteil am Sprosstrockengewicht auf etwa 0,4 % zu.

Nach GRIME et al. (1988) reproduzieren sich sowohl *Bromus* als auch *Arrhenatherum* durch Samen, aus denen sich bereits im Herbst neue Pflanzen entwickeln können. Beide Arten sind nur begrenzt in der Lage, sich vegetativ auszubreiten (s. 2.1 und 4.1.4). Dagegen vermehrt sich *Brachypodium* fast ausschließlich vegetativ mit Hilfe von Rhizomen. Ähnlich anderen Gräsern wie *Elymus repens* oder *Glyceria maxima*, die ebenfalls in der Lage sind, auf diesem Wege große Bestände zu bilden, produziert *Brachypodium* aber nur relativ wenige keimfähige Samen. Diese treiben im Frühjahr aus (GRIME et al. 1988).

Arrhenatherum investierte als typische Art nährstoffreicherer Standorte in den Kontrollen relativ wenig in die Reproduktion. Nach REEKIE & BAZZAZ (1987) kann dies als ein Maß für die eingeschränkte Leistungsfähigkeit von *Arrhenatherum* unter diesen Bedingungen angesehen werden. Im Gegensatz dazu bildete *Bromus* als charakteristische Art nährstoffärmerer Standorte viele Rispen aus und besaß damit unter diesen Wachstumsbedingungen eine größere Leistungsfähigkeit als *Arrhenatherum*. Da

sich *Brachypodium* vor allem vegetativ ausbreitet, können die relativ geringen Investitionen in die Reproduktion bei dieser Art nicht als Hinweis auf eine reduzierte Leistungsfähigkeit unter Nährstoffmangel gewertet werden.

REICHHOLF (1993) interpretierte den Blütenreichtum auf nährstoffarmen Flächen als einen Versuch der dort wachsenden Pflanzen, sich im Wortsinn „Fort-zu-pflanzen“, um für künftige Generationen günstigere Wuchsorte zu erreichen. *Brachypodium* ist jedoch ein Beispiel dafür, dass an Standorten mit einer eingeschränkten Nährstoffversorgung auch betont vegetative Strategien erfolgreich sein können. Die geringe Produktion keimfähiger Samen bei *Brachypodium* erschwert aber die Besiedlung neuer Flächen, dies scheint nach GRIME et al. (1988) die Ursache dafür zu sein, dass sich die Verbreitung von *Brachypodium* in Großbritannien weitgehend auf bestimmte Landesteile beschränkt.

Die tatsächlichen Investitionen einer Pflanze in die Reproduktion zu erfassen, ist oftmals schwierig, da Pflanzenorgane z.T. unterschiedliche Aufgaben haben. So können reproduktive Strukturen auch vegetative Funktionen übernehmen, was zu einer Überschätzung der Allokation in die Reproduktionsorgane führt, z.B. wenn ein Teil der Assimilate für die Entwicklung der Karyopsen aus photosynthetisch aktiven Hüllspelzen stammt. Andererseits kann die Allokation auch unterschätzt werden, wenn Pflanzenteile, die zur vegetativen Biomasse gerechnet werden, auch eine Funktion in der Reproduktion haben (BAZZAZ et al. 1987). Dabei können starke interspezifische Unterschiede auftreten, wie ein Vergleich der reproduktiven Funktion der Stängel in der aktuellen Studie zeigt. Bei *Bromus* trugen alle Halmtriebe Rispen, jedoch nur relativ wenige Blattspreiten (s. 3.2.1.10.3), womit sie nur wenig zur Kohlenstoff-Assimilation der Gesamtpflanze beitragen konnten. Damit hatten die Stängel bei *Bromus* in erster Linie eine reproduktive Funktion. Dagegen fanden sich bei *Arrhenatherum* auch an den rispentragenden Stängeln zahlreiche Blattspreiten, zusätzlich bildete *Arrhenatherum* auch lange Halmtriebe, die rein vegetativ blieben. Die Stängel ermöglichten damit *Arrhenatherum* neben ihrer Aufgabe in der Reproduktion auch, die vertikale Verteilung der assimilierenden Blattfläche zu optimieren. Bei *Brachypodium* hatten die Stängel fast ausschließlich diese letztere Funktion, ährentragende Stängel wurden nur relativ wenige gebildet.

Der Übergang von der vegetativen in die generative Phase ist verbunden mit starken Veränderungen im Wachstum einer Pflanze. Bei Grastrrieben verlängert sich zunächst der Stängel-Apex, wobei in rascher Folge weitere Primordialblätter gebildet werden. Anders als in der vegetativen Phase entwickeln sich diese jedoch nicht zu Blättern weiter, stattdessen wachsen aus den Achselknospen dieser Primordien die künftigen Reproduktionsorgane hervor - bei Ährengräsern (hier: *Brachypodium*) die Anlagen der Ährchen, bei Rispengräsern (hier: *Arrhenatherum* und *Bromus*) zunächst die ersten Verzweigungen der Rispe (LANGER 1979). Mit der Elongation der Internodien, die den sich entwickelnden Blütenstand nach oben tragen, wird der Beginn der generativen Phase auch äußerlich sichtbar. Sowohl die Entwicklung der Reproduktionsorgane als auch die Elongation beeinflussen z.B. über veränderte Allokationsverhältnisse u.a. die Bildung neuer Blätter (s. 4.1.3) und Triebe (s. 4.1.4). Vor der Blütenbildung müssen die meisten Gräser eine Zeit lang im vegetativen Stadium bleiben. Diese Zeit-

spanne variiert in den gemäßigten Zonen je nach Art zwischen einigen Wochen und mehreren Monaten (LANGER 1979).

Zu den wichtigsten Signalen, die die Blütenbildung auslösen, gehören die Temperatur und die Lichtdauer (KAUSMANN & SCHIEWER 1989, STRASBURGER 2002). Bei *Arrhenatherum* wird die Rispenbildung zwar von der Temperatur beeinflusst, die entsprechende Differenzierung im Stängel-Apex kann jedoch nur erfolgen, wenn die Photoperiode länger als 12 Stunden beträgt (PFITZENMEYER 1962). Zwar ist die Photoperiode der Hauptfaktor, viele Gräser der gemäßigten Zonen reagieren darauf jedoch erst nach Durchlaufen einer Kälteperiode (Vernalisation) (LANGER 1979). Bei *Lolium perenne* werden z.B. die Blüten im Winter angelegt, die reproduktiven Triebe entwickeln sich aber erst im Frühjahr unter Langtagsbedingungen (> 12 h) weiter. Daher sind neu gebildete Ausläufer erst nach einer Vernalisation blühfähig (STRASBURGER 2002). Alle drei hier untersuchten Arten blieben im ersten Versuchsjahr rein vegetativ und bildeten erst in der zweiten Vegetationsperiode reproduktive Triebe aus (s. 3.2.1.1 und 3.2.1.4). Nach PFITZENMEYER (1962) ist *Arrhenatherum* jedoch bereits ab dem Jahr des Auskeimens in der Lage, Samen zu bilden.

Über Veränderungen im C/N-Verhältnis der Pflanze zählt nach KAUSMANN & SCHIEWER (1989) auch ein geringes Stickstoffangebot zu den blühinduzierenden Signalen.

Mit Beginn der Reproduktionsphase wird die Allokation von Kohlenhydraten in die Wurzeln reduziert, was zu einer Verlangsamung des Wurzelwachstums und zu einer raschen Abnahme der Nährstoffaufnahme über die Wurzeln führt. Da eine Pflanze zusätzlich für die Reproduktion einen Teil ihrer Nährstoffe remobilisiert, nimmt im Verlauf der Reproduktion der Nährstoffgehalt in den vegetativen Organen häufig deutlich ab (MARSCHNER 1986).

4.1.5.1 Einflüsse der Nährstoffversorgung auf die Reproduktion

Eine starke Einschränkung der Nährstoffversorgung führt zu negativen Effekten auf die Reproduktion, nach CHAPIN (1980) gilt dies sowohl für typische Pflanzenarten nährstoffarmer wie -reicher Standorte. Erstere sind aufgrund einer relativ niedrigen Wachstumsrate meist langlebig und benötigen i.d.R. längere Zeitspannen, um genügend Reservestoffe für die Reproduktion anzusammeln. Viele Arten bilden daher nur im Abstand mehrerer Jahre im größeren Maße Blüten aus. Nährstoffgaben können die Akkumulation von Reservestoffen beschleunigen und so die Reproduktion fördern. Bei ausdauernden Arten nährstoffreicher Standorte führt ein Mangel an Nährstoffen ebenfalls zu geringeren Investitionen in die Reproduktionsorgane, zusätzlich wird jedoch auch das Wachstum der vegetativen Pflanzenteile eingeschränkt (CHAPIN 1980). Geraten ausdauernde Pflanzen unter Stress, verzögert dies häufig die Ausbildung von Blüten (NEITZKE 1999). Unter extremen, für die Pflanze lebensbedrohlichen Bedingungen kann Stress jedoch auch fördernd auf die Reproduktion wirken, indem die Pflanze versucht, vor ihrem Absterben noch ein letztes mal Samen zu bilden (BAZZAZ et al. 1987).

Vegetative und generative Teile einer Pflanze können in ihren Reaktionen auf ein erhöhtes Stickstoffangebot differieren. Untersuchungen an Gerste zeigten unter einem zunehmenden Stickstoffangebot

bei der vegetativen Biomasse eine kaum abgeschwächte Steigerung, während die reproduktive Biomasse oberhalb eines Schwellenwertes nur mehr gering zunahm. Die Ursachen hierfür können in einem begrenzten Angebot an Senken (z.B. eine geringe Zahl an Karyopsen pro Blütenstand), wachsender Konkurrenz zwischen verschiedenen Senken (z.B. bei zunehmender Triebbildung) oder einer Limitation der Quellen (z.B. durch Beschattung von Blättern) liegen (MARSCHNER 1986). Eine Limitation der Senken kann während kritischer Perioden der Entwicklung einer Pflanze, wie der Blütenbildung oder der Befruchtung durch eine Unter- oder Überversorgung mit Nährstoffen verursacht werden. Diese Effekte können direkte (z.B. bei einem Nährstoffdefizit) oder indirekte Ursachen haben (z.B. der Gehalt an Assimilationsprodukten oder Phytohormonen, MARSCHNER 1986).

4.1.5.2 Die Behandlungseffekte in der aktuellen Studie im Vergleich zu anderen Untersuchungen

In der hier vorgestellten Studie investierte *Bromus* zwar in den Kontrollen am stärksten in die Reproduktion, von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot konnte *Arrhenatherum* diesbezüglich jedoch stärker profitieren. Im zweiten Versuchsjahr nahm sowohl die durchschnittliche Zahl reproduktiver Triebe pro Pflanze (auf ca. 3) als auch ihr prozentualer Anteil an allen Trieben (auf ca. 30 %) unter NH_4^+ -Gaben signifikant zu. Dagegen blieb bei *Bromus* der prozentuale Anteil der Rispen weitgehend unbeeinflusst vom Grad der $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung, die absolute Zahl reproduktiver Triebe fiel bei alleinigen NH_4^+ -Gaben ohne NH_3 -Exposition sogar hinter die Kontrollen zurück. Keine Veränderungen waren bei *Brachypodium* zu erkennen (s. 3.2.1.4).

Ähnliche Behandlungseffekte traten auch beim prozentualen Anteil der generativen Organe (ohne Karyopsen) an der Sprossrockenmasse auf, einem Parameter, der in der zweiten und dritten Vegetationsperiode erfasst wurde. Erwartungsgemäß nahm bei *Arrhenatherum* der prozentuale Anteil der Rispen unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in beiden Versuchsjahren parallel zum Anteil der Stängel leicht zu. Bei *Bromus* waren in beiden Jahren, in denen diese Art zum Blühen kam, keine Behandlungseffekte zu erkennen. Dagegen wuchs im dritten Versuchsjahr bei *Brachypodium* der prozentuale Anteil der Ähren(spindeln) am Sprossrockengewicht im Vergleich zu den Vorjahren etwas an und übertraf unter NH_4^+ -Gaben mit bis zu 3,5 % sogar den Anteil der Rispen bei *Bromus*. Mit zunehmenden $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot sank der prozentuale Anteil der Ähren bei *Brachypodium* jedoch wieder ab, auch waren die Reaktionen insgesamt sehr uneinheitlich (s. 3.2.1.12, Abb. 69).

Effekte eines erhöhten NH_3 -Angebotes auf die Reproduktion von Süßgrasarten wurden bisher nur bei *Agrostis capillaris* untersucht, wie *Bromus* und *Brachypodium* ein Magerkeitszeiger, der jedoch als Pionierart auch Rohböden besiedeln kann (OBERDORFER 2001). Bei Pflanzen von *Agrostis*, die acht Monate lang in OTCs einer NH_3 -Konzentration in der Umgebungsluft von $53 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt waren, wurde nicht nur das Wachstum von Sprossen und Wurzeln stimuliert, auch die Zahl der Blüten nahm signifikant um etwa 60 % zu (VAN DER EERDEN et al. 1990, DUECK & ELDERSON 1992). Dagegen waren in einer experimentellen Studie mit *Antennaria dioica*, einer kleinwüchsigen Asteraceae, die als Magerkeitszeiger zerstreut in Silikat-Magerrasen vorkommt und durch Düngung konkurrenzgeschwächt wird (OBERDORFER 2001), die Behandlungseffekte auf die reproduktiven Organe und die gesamte Sprossbiomasse entkoppelt: während erhöhte NH_3 -Konzentrationen auf das

Trockengewicht der Blüten negative Wirkungen hatte, nahm zugleich die gesamte oberirdische Biomasse zu (VAN DER EERDEN 1992, s. 4.1.9).

Effekte einer erhöhten Stickstoffverfügbarkeit auf die Reproduktion wurden in einer Reihe von Studien mit Süßgräsern untersucht.

So nahm in Beständen von *Phleum pratense*, wie *Arrhenatherum* eine typische Art des Wirtschaftsgrünlands, der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe an der Zahl aller Triebe von 10 % unter Stickstoffgaben auf 51 % zu (BELANGER 1998, s. 4.1.4).

Im zweiten Versuchsjahr einer Studie von DE JONG et al. (1996), in der bereits die hier untersuchten Arten verwendet worden waren und dessen Versuchsbedingungen denen des aktuellen Experimentes ähnelten, nahm sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* die durchschnittliche Zahl der Karyopsen pro Pflanze und das Gesamtgewicht aller Karyopsen pro Pflanze unter erhöhten Stickstoffgaben um mehr als das Doppelte zu. Das mittlere Gewicht einer Karyopse zeigte jedoch nur bei *Arrhenatherum* einen ähnlichen Zuwachs, während es bei *Bromus* mit einer Steigerung von nur etwa 10 % relativ konstant blieb. Wie in der aktuellen Studie investierte auch bei DE JONG et al. (1996) *Bromus* von allen Arten am meisten in die Reproduktion, mit deutlichem Abstand gefolgt von *Arrhenatherum*, das auch unter erhöhten Stickstoffgaben bezüglich der Anzahl und dem Gewicht seiner Karyopsen hinter *Bromus* zurückblieb, während das ebenfalls untersuchte *Brachypodium* in dieser Studie rein vegetativ blieb.

Eine größere Zahl von Karyopsen mit einem leicht erhöhten Einzelgewicht bedeuten besonders für Arten wie *Bromus* und *Arrhenatherum*, die sich durch Samen regenerieren und nur eingeschränkt in der Lage sind, sich vegetativ auszubreiten (GRIME et al. 1988), einen zusätzlichen Konkurrenzvorteil für kommende Generationen. Dies gilt auch für den Stickstoffgehalt der Samen, der in einer Studie bei *Abutilon* mit dem Nährstoffgehalt des Bodens zunahm, was die Pflanzen, die sich aus diesen Samen entwickelten, konkurrenzkräftiger machte (PARRISH & BAZZAZ 1985, zit. in BAZZAZ 1997). In einem Feldversuch mit *Achillea millefolium* nahm die Anzahl der Samen und deren Keimfähigkeit bei einer verbesserten Nährstoffversorgung ebenfalls zu (ALLISON 2002).

Positive Effekte einer verbesserten Nährstoffversorgung auf die Reproduktion bei *Arrhenatherum* beobachteten auch PETIT et al. (1996). In einer Vergleichsstudie mit den drei Unterarten von *Arrhenatherum elatius* (ssp. *bulbosum*, *elatius*, *sardoum*) wurden Pflanzen in 1 l-Töpfen in einem Versuchsgarten gehalten und erhielten über einen Zeitraum von vier Monaten Düngergaben von 0 bzw. 360 kg N, P und K ha⁻¹ a⁻¹. Das erhöhte Nährstoffangebot führte bei der auch in der hier vorgestellten Untersuchung verwendeten Unterart *elatius* zu einer Steigerung der Blütenbiomasse um das 4,3-fache, während die vegetative Biomasse derselben Pflanzen unter NPK-Gaben nur um den Faktor 2,6 zunahm. Der Anteil der reproduktiven an der gesamten Biomasse nahm von etwa 11 auf ca. 17 % zu.

Bei *Lolium perenne* führte eine verbesserte Stickstoffversorgung u.a. zu einer Steigerung der Ährenzahl pro Ähre und des 1000-Korn-Gewichtes (WAGNER et al. 2001).

Die Reaktionen der in der aktuellen Studie untersuchten Arten auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot deckten sich nur zum Teil mit den allgemeinen Angaben von CHAPIN (1980) und BAZZAZ et al. (1987). Während bei *Arrhenatherum* den Erwartungen entsprechend die Reproduktion deutlich gefördert wurde, zeigte sich bei *Bromus* eine starke Kontinuität in Bezug auf die hier erfassten Reproduktionsparameter. Das Verhalten dieser Arten bei der Reproduktion ähnelte damit den Reaktionen in Bezug auf ihr Sprosswachstum. Auch beim Sprosstrockengewicht lag *Bromus* in den Kontrollen in der zweiten Vegetationsperiode mit durchschnittlich ca. 1,7 g Pflanze⁻¹ vor *Arrhenatherum*, der etwa 1,1 g Pflanze⁻¹ bildete. Von einer erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung konnte jedoch auch beim Sprosstrockengewicht *Arrhenatherum* stärker profitieren (s. 3.2.1.7).

Die Ursachen für die voneinander abweichenden Reaktionen von *Bromus* und *Arrhenatherum* sind vermutlich in den unterschiedlichen Wuchsstrategien der beiden Arten zu suchen. Allgemein variieren Pflanzenarten in der Geschwindigkeit, mit der sie sich auf neue Umweltbedingungen einstellen können. Arten mit einem relativ hohen Anteil nichtstruktureller Bestandteile sind flexibler als solche Arten, deren Biomasse viele strukturelle Bestandteile enthält. Auch sind Arten, die charakteristisch sind für Wuchsorte mit sehr variablen Umweltbedingungen (z.B. Ruderalstandorte), flexibler bezüglich ihres Allokationsverhaltens als Arten, deren typische Wuchsorte eher durch gleichbleibende Bedingungen gekennzeichnet sind (BAZZAZ 1997). So reagierte in einer Studie mit zwei *Plantago*-Arten die typische Ruderalart *P. major* stärker auf Nährstoffgaben als *P. rugelii*, der an weniger oft gestörten Wuchsorten vorkommt (MIAO et al. 1991 zit. in BAZZAZ 1997). Bei *Plantago major* nahm unter einer erhöhten Nährstoffversorgung die Allokation in die Reproduktionsorgane deutlich auf Kosten der vegetativen Biomasse zu, während sich bei *Plantago rugelii* nur geringe Veränderungen zeigten. Allerdings investierte *Plantago rugelii* unabhängig von der Nährstoffversorgung weniger in die Reproduktion als *Plantago major* (REEKIE & BAZZAZ 1992, zit. in BAZZAZ 1997).

Zwar sind sowohl *Arrhenatherum* als auch *Bromus* typische Grünlandarten, *Arrhenatherum* kann sich jedoch u.a. mit einer maximalen Relativen Wachstumsrate (RGR), die unabhängig vom Nährstoffangebot über der von *Bromus* liegt (RYSER & NOTZ 1996), einer kürzeren Lebensdauer der Blattspreiten (s. 3.2.1.6), einer niedrigeren Gewebedichte (s. 3.2.1.13 und z.B. RYSER & NOTZ 1996) flexibler auf neue Umweltbedingungen einstellen und hat eine größere Ähnlichkeit mit den Eigenschaften typischer Ruderalarten als *Bromus*. Dass zu den ursprünglichen Wuchsorten von *Arrhenatherum* neben Laubwäldern v.a. Schuttfluren und kiesige Meeresstrände gehören (ZOLLER 1954, zit. in KÖRBERGROHNE 1990), deutet zusätzlich auf eine größere Toleranz dieser Art gegenüber Störungen hin.

Bei der Magerrasenart *Nardus stricta* beobachteten LEITH et al. (1999, s. 4.1.4) nur eine relativ schwache Förderung der Reproduktion durch eine erhöhte Stickstoffversorgung. Die Zahl ährentragender Triebe pro Pflanze nahm von durchschnittlich 20,4 in den Kontrollen nur um 9,8 % auf 22,4 zu. Da sich die Gesamtzahl der Triebe jedoch im selben Zeitraum fast verdreifachte, verkleinerte sich der prozentuale Anteil der ährentragenden Triebe von etwa 24 % auf nur noch 9 %. Dies hat aber vermutlich nur geringe Auswirkungen auf die Entwicklung eines Bestandes von *Nardus stricta*, weil ähnlich wie im Fall von *Brachypodium* die vegetative Ausbreitung bei dieser Art eine größere Rolle spielt als die generative.

Unterschiedliche Reaktionen je nach artspezifischer Wuchsstrategie beobachtete auch NEITZKE (1999) im Rahmen einer experimentellen Studie mit *Prunella vulgaris*, einer nährstoffbedürftigeren Art des Wirtschaftsgrünlandes und *Prunella grandiflora*, einer typischen Halbtrockenrasenart. Während *P. vulgaris* auf eine verbesserte Stickstoffversorgung v.a. mit der verstärkten Bildung von Ausläufern reagierte, wurde bei *P. grandiflora* die Blütenbildung gefördert. Die generative Reproduktion über Samen ist jedoch auf Lücken in der Vegetation angewiesen, die jungen Pflanzen müssen zudem die schwierige Keimlingsphase überstehen. Da die Vegetationsdichte jedoch bei einer erhöhten Nährstoffversorgung zunimmt, verschlechtern sich die Reproduktionsbedingungen für Arten wie *P. grandiflora*. Arten die v.a. in die vegetative Vermehrung investieren wie *P. vulgaris* können dagegen durch eine schnellere Ausbreitung unter Vermeidung der Keimlingsphase von diesen Bedingungen profitieren (NEITZKE 1999).

In der aktuellen Studie konnte von einer erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung in erster Linie *Brachypodium* als „vegetative Art“ profitieren – was sich u.a. in der deutlichen Steigerung der Triebdichte wieder spiegelte (s. 4.1.4) – während *Bromus* als die andere hier untersuchte typische Halbtrockenrasenart und „generative Art“ seine allerdings schon in den Kontrollen hohen Investitionen in die Reproduktion (zumindest bei den erfassten Parametern) nicht weiter steigerte.

BAZZAZ et al. (1987) beobachteten bei *Agropyron repens*, das sich wie *Brachypodium* als Wurzelkriech-Pionier (OBERDORFER 2001) sehr effektiv vegetativ auszubreiten vermag eine leichte Zunahme des Kohlenstoffanteils, der bei einer verbesserten Stickstoffversorgung in Blüten und Samen verlagert wurde. In drei untersuchten Genotypen von *Agropyron* nahm dieser Anteil um jeweils etwa 2 Prozentpunkte zu (von 0 auf 2, von 2 auf 5 und von 8 auf 10 %). Eine leichte Steigerung der Investitionen von *Brachypodium* in die generative Reproduktion deutete sich unter NH_4^+ -Gaben auch im 3. Versuchsjahr der aktuellen Studie an.

4.1.6 Blattlebensdauer, spezifische Blattfläche, Gewebedichte der Blattspreiten

Bei einer eingeschränkten Nährstoffverfügbarkeit ist es für Pflanzen besonders wichtig, Strategien zu entwickeln, mit denen sie ihren Nährstoffbedarf reduzieren können. Typische Pflanzenarten nährstoffarmer Standorte sind häufig durch eine niedrige Relative Wachstumsrate (RGR), eine lange Blattlebensdauer und niedrige Umsatzraten gekennzeichnet. Blätter von schnellwachsenden Arten haben dagegen meist eine kürzere Lebensspanne und entsprechend eine höhere Umsatzrate (CHAPIN 1980, CHABOT & HICKS 1982, POORTER 1989, DIEMER et al. 1992, LAMBERS & POORTER 1992, RYSER & URBAS 2000).

4.1.6.1 Blattlebensdauer

Zu den Gründen, warum Blätter sterben, gehören: 1. sie werden von Herbivoren oder Pathogenen konsumiert, 2. sie werden mechanisch etwa durch Wind entfernt, 3. die zelluläre Aktivität wird durch

Stressfaktoren wie niedrige Temperaturen oder Wassermangel gestört, was die vorzeitige Seneszenz auslöst und 4. nach Erreichen der genetisch festgelegten Lebensdauer wird ein hormonell gesteuerter Seneszenzprozess eingeleitet (CHABOT & HICKS 1982).

Die Blattlebensdauer ist besonders eng mit dem Assimilationsgewinn für die Pflanze verzahnt. Eine verlängerte Lebensdauer vergrößert den Zeitraum, in dem ein Blatt Photosynthese betreiben kann. Dies kann zur Kompensation niedriger Assimilationsraten beitragen, wie sie, bedingt durch relativ niedrige Stickstoffgehalte, für Pflanzen nährstoffarmer Standorte typisch sind (CHABOT & HICKS 1982), und ermöglicht es diesen Pflanzen, auch dann Assimilate zu gewinnen, wenn die Reserven für die Bildung neuer Blätter nicht ausreichen (CHAPIN 1980). Auf diese Weise können Pflanzenarten auch bei relativ niedrigen physiologischen Kapazitäten hohe Assimilationsgewinne aus einzelnen Blättern erzielen. Bleiben zumindest Teile eines Blattes auch den Winter über grün, kann zudem bereits im zeitigen Frühjahr mit der Photosynthese begonnen werden, noch bevor neue Blattflächen gebildet wurden (CHABOT & HICKS 1982). Von den in der aktuellen Studie untersuchten Arten blieb nur bei *Bromus* ein Teil der Blätter auch im Winter grün (s. 2.1.1).

Aus Studien an tropischen *Piper*-Arten schlossen WILLIAMS et al. (1989), dass, vergleicht man Arten mit unterschiedlicher Ökologie, das Verhältnis von Kohlenstoffinvestitionen zu Kohlenstoffgewinn der entscheidende Faktor sei, der die Blattlebensdauer bestimmt. Die Lebensspanne der Blätter ist umso länger, je größer die Trockengewichtsinvestitionen pro Einheit an Assimilationskapazität sind. Betrachtet man das Blatt in erster Linie als kohlenstofflieferndes Organ, so wird einer Pflanze diejenige Blattlebensdauer die größten Vorteile verschaffen, welche es ihr ermöglicht, an einem bestimmten Standort der Gesamtpflanze die meisten Assimilate zur Verfügung zu stellen. Da besonders Blätter mit einer hohen Lebensdauer auch als Speicher für Nährstoffe und Kohlenhydrate dienen können, wird die Blattlebensdauer aber nicht allein von der Photosynthesekapazität bestimmt (CHABOT & HICKS 1982).

Durch die verlängerte Assimilationsmöglichkeit verfügen langlebige Blätter über eine hohe Stickstoffnutzungseffizienz (NUE), ausgedrückt in Assimilaten pro mg Stickstoff. Aber auch die Kohlenhydrate, die die Pflanze in den Aufbau der Blattstrukturen investiert hat, werden so besser genutzt. Beides ermöglicht es der Pflanze, die hohen Investitionen in die Bildung langlebiger Blätter auszugleichen (CHABOT & HICKS 1982).

Die Blattlebensdauer trägt stärker als die Reallokation von Nährstoffen aus seneszenten Blättern zu interspezifischen Differenzen in der Verweildauer von Nährstoffen in einer Pflanze bei (ECKSTEIN et al. 1999). Die Bedeutung der Lebensdauer von Blättern für die Effizienz der Nährstoffnutzung kann als Ursache für die enge Verbindung von Blattlebensdauer und Nährstoffbedarf einer Pflanzenart angesehen werden (RYSER & URBAS 2000).

Zu den Nachteilen einer längeren Blattlebensdauer gehört jedoch eine mit zunehmendem Alter abnehmende Photosyntheserate (CHAPIN 1980), die v.a. auf eine verstärkte Stickstoffverlagerung zurückzuführen ist. Dieses physiologische Altern hängt jedoch auch von den jeweiligen Umweltbedingungen ab. Wo diese die Photosyntheserate limitieren, kann eine hohe Photosynthesekapazität nicht voll ausgenutzt werden. Die Abnahme der Assimilationskapazität mit dem Blattalter ist daher häufig auf die

Reallokation von Stickstoff innerhalb der Pflanze zurückzuführen. Pflanzen mit einem niedrigen Stickstoffgehalt können vor dem Absterben eines Blattes bis zu 70 % des darin enthaltenen Stickstoffs remobilisieren (TERRY et al. 1983). Bezogen auf das gesamte Sprosstrockengewicht fanden BOBBINK et al. (1989) bei *Brachypodium* im Freiland Rückzugsraten von durchschnittlich etwa 55 % bei Stickstoff und 60 % bei Phosphor. Da die höchsten Assimilationsgewinne in den oberen Bereichen eines Pflanzenbestandes möglich sind, wo das größte Strahlungsangebot zur Verfügung steht, wird mit wachsender Bestandeshöhe der Stickstoff aus tiefliegenden Blättern in höher gelegene verlagert. Allgemein beeinflusst die Konkurrenz um Nährstoffe zwischen einzelnen Teilen einer Pflanze den Verlauf der Seneszenz einzelner Blätter und ist damit ein wichtiger Faktor für die Blattlebensdauer (CHABOT & HICKS 1982, s. 4.1.9.3).

CRAINE et al. (1999) stuften die Blattlebensdauer als eine Schlüsseleigenschaft ein, die die Ökophysiologie der Pflanze, ihr gesamtes Wachstum und den Kreislauf von Ressourcen innerhalb eines Ökosystems miteinander verbindet.

Bei einer Freilandstudie an 29 krautigen, ausdauernden Pflanzenarten offener Habitats suchten DIEMER et al. (1992) nach signifikanten Korrelationen zwischen der Blattlebensdauer und verschiedenen Eigenschaften der markierten Einzelblätter. Dabei zeigte sich ein negativer Zusammenhang zwischen der Lebensdauer der Blätter und ihrem prozentualen Stickstoffgehalt. Positiv war die Lebensspanne der Blätter mit dem Verhältnis von Biomasseinvestitionen pro Blattflächeneinheit und Photosynthesekapazität (LWA/A_{cap}) (Verhältnis Kosten/Gewinn) korreliert. Arten mit einer relativ langen Blattlebensdauer investieren somit meist mehr Kohlenstoff pro aufgenommener Menge CO_2 und weniger Stickstoff pro Einheit Kohlenstoff. Keine Verbindung konnten DIEMER et al. (1992) zwischen dem Blattalter und dem spezifischen Blattgewicht (LWA) oder der Assimilationskapazität (A_{cap}) allein feststellen. Aus der Korrelation von Blattlebensdauer und dem Stickstoffgehalt pro Trockengewichtseinheit, nicht jedoch pro Blattfläche oder der Photosynthesekapazität, schlossen DIEMER et al. (1992), dass die Blattlebensdauer bei den von ihnen untersuchten ausdauernden, krautigen Arten offener Habitats mit Gewebeeigenschaften assoziiert sein könnte, die nicht direkt mit der Effizienz der Lichtnutzung in Verbindung stehen, wie z.B. der mechanischen Festigkeit, dem Widerstand gegen Herbivorie oder Pathogene.

In einer umfassenden Studie verglichen REICH et al. (1992) Literaturangaben zur Blattlebensdauer zahlreicher Arten aus unterschiedlichsten Ökosystemen mit anderen Eigenschaften dieser Pflanzen. Dabei zeigte sich, dass Arten mit langlebigen Blättern generell eine geringere maximale Nettphotosyntheserate aufwiesen als Arten mit kurzlebigen Blättern (sowohl in Bezug auf die Blattmasse [A_{mass}] wie auf die Blattfläche [A_{area}]). Der Stickstoffgehalt pro Blattmasseneinheit (N_{mass}) war bei den langlebigen Blättern ebenfalls niedriger, ebenso die spezifische Blattfläche (SLA), beides trug zu der geringeren A_{mass} bei. Die bei einer großen Zahl unterschiedlicher Arten wiederkehrenden Verbindungen zwischen der Blattlebensdauer und anderen Eigenschaften der Pflanzen (SLA, N_{mass} , A_{mass}) lässt vermuten, dass sie als universell angesehen werden können. Untersuchungen an Keimlingen zeigten zudem, dass die Relative Wachstumsrate (RGR) und das Blattflächenverhältnis (LAR) mit zunehmender Blattlebensdauer abnahm. Die RGR wird wahrscheinlich von einer ganzen Palette unterschiedlicher Eigenschaften beeinflusst. So kann eine kurze Blattlebensdauer in Verbindung mit einem hohen

Stickstoffgehalt der Blätter, einer hohen spezifischen Blattfläche, einem hohen Blattflächenverhältnis und einer hohen Nettophotosyntheserate zu einer hohen RGR beitragen. Die umgekehrten Eigenschaften ermöglichen einer Pflanze dagegen nur ein langsames Wachstum.

Zwar weisen schnellwachsende Arten mit einer kurzen Blattlebensdauer auch an nährstoffarmen Standorten zu Beginn ihrer Entwicklung oft höhere Wachstums- und Photosyntheseraten auf als langsamwachsende Arten mit einer langen Blattlebensdauer, über längere Zeiträume sind jedoch die Arten, die mehr in ihre Blätter investieren, aufgrund der niedrigeren Umsatzraten und des daraus resultierenden geringeren Nährstoffbedarfs an solchen Standorten im Vorteil (BERENDSE & AERTS 1987, REICH et al. 1992, RYSER & LAMBERS 1995).

Einen signifikanten Zusammenhang zwischen Blattlebensdauer und verschiedenen Zeigerwerten für die Produktivität eines Standortes konnten RYSER & URBAS (2000) bei den von ihnen untersuchten Poaceen feststellen. Dies jedoch erst, nachdem sie annuelle Arten, die auch an nährstoffarmen Standorten kurzlebige Blätter bilden, und Arten nährstoffreicher, jedoch relativ ungestörter Überschwemmungsflächen, die langlebige Blätter bilden (z.B. *Deschampsia caespitosa*), ausgeschlossen hatten.

4.1.6.2 Spezifische Blattfläche und Gewebedichte der Blattspreiten

Wichtige Gradmesser für die Investitionen einer Pflanze in ihre Blattspreiten sind die Spezifische Blattfläche (SLA) und die Gewebedichte.

Anatomische Studien von GARNIER & LAURENT (1994) an 14 verschiedenen Süßgrasarten zeigten, dass der Wassergehalt der Blattspreiten mit zunehmender Gewebedichte abnimmt, sodass das Verhältnis aus Trockengewicht zu Frischgewicht als Maß für die Blattgewebedichte genutzt werden kann. Da sich in einer Blattspreite der Großteil des Wassers im Cytoplasma und den Vakuolen befindet, der Rest in Zellwänden und Gefäßen, haben Veränderungen des Blattvolumens, die auf eine Zu- oder Abnahme der interzellularen Räume zurückgehen, keine starken Auswirkungen auf den Wassergehalt des Blattgewebes. Für das Blattvolumen (Blattmasse pro Einheit Blattvolumen) ergibt der Wassergehalt daher nur einen Annäherungswert, während er für die Dichte des Blattgewebes (Blattmasse pro Einheit Blattgewebvolumen) ein gutes Maß ist (MEZIANE & SHIPLEY 1999).

POORTER & BERGKOTTE (1992) und POORTER (1994) schlossen aus den Ergebnissen von Gewächshausstudien, dass sich die Produktionskosten für eine Trockengewichtseinheit (Glucosemenge, die benötigt wird um 1 g Biomasse zu bilden) zwischen schnell- und langsamwachsenden Arten nur wenig unterscheiden, da in beiden Gruppen sowohl Bestandteile mit hohen Produktionskosten als auch solche mit niedrigen Kosten in hohen Konzentrationen vorliegen. So ist die Blattbiomasse bei typischen Arten nährstoffreicher Standorte durch hohe Anteile der relativ „teuren“ Lipide (Produktionskosten $3,03 \text{ g g}^{-1}$) und Proteine (Produktionskosten mit NO_3 : $2,48 \text{ g g}^{-1}$, mit NH_4 : $1,62 \text{ g g}^{-1}$) aber auch der relativ „billigen“ organischen Säuren ($0,91 \text{ g g}^{-1}$) und Mineralien (0 g g^{-1}) gekennzeichnet. Bei den charakteristischen Arten nährstoffarmer Standorte ist neben dem „teuren“ Lignin ($2,12 \text{ g g}^{-1}$) der Anteil der „billigen“ Kohlenhydrate hoch (strukturelle: $1,22 \text{ g g}^{-1}$ und nicht-strukturelle: $1,09 \text{ g g}^{-1}$) (POORTER & DE JONG 1999, Produktionskosten g Glucose/g Bestandteil nach PENNING DE

VRIES et al. 1974, 1983 zit. in POORTER 1994). POORTER (1994) weist jedoch auch auf eine Reihe von Aspekten hin, die die Aussagekraft der Konstruktionskosten einschränken. So beziehen sich diese auf den Zeitpunkt der Ernte, berücksichtigen aber nicht, wie sich die Verlagerung und Wiedernutzung von Inhaltsstoffen auf die Produktionskosten auswirken.

Im Gegensatz zu POORTER (1994) ermittelten TSIALTAS et al. (2002) bei den Produktionskosten der Blattspreiten verschiedener Süßgrasarten deutliche Differenzen. Grundlage ihrer Kalkulationen waren Inhaltsanalysen der im Freiland entnommenen Sprossbiomasse einer Grünlandgesellschaft in Nordgriechenland. Die langsamwachsende Art *Festuca valida* war dort im Vergleich zur schnellwachsenden Art *Lolium perenne* durch höhere Produktionskosten gekennzeichnet.

Generell sind hohe Investitionen in Zellwandbestandteile typisch für langsamwachsende Arten während schnellwachsende Arten durch einen hohen Anteil cytoplasmatischer Verbindungen gekennzeichnet sind (NIEMANN et al. 1992).

Bezogen auf eine Gewichts- oder Volumeneinheit frischer Biomasse sind die Kosten bei einer geringen Gewebedichte jedoch niedriger als bei einer hohen Gewebedichte. Eine niedrige Gewebedichte scheint eine verbreitete Eigenschaft schnellwachsender Arten zu sein, das Mesophyll hat bei ihnen einen höheren Anteil am Blattgewebe als bei langsamwachsenden Arten, die meist eine hohe Gewebedichte ihrer Organe aufweisen (POORTER & REMKES 1990, GARNIER 1992, GARNIER & LAURENT 1994, RYSER 1996). Da eine niedrige Gewebedichte mit höheren Umsatzraten verbunden ist, besteht auch ein Zusammenhang zwischen der Blattlebensdauer und der Gewebedichte (RYSER 1996). Die Gewebedichte kann ebenso wie die damit korrelierte Spezifische Blattfläche (SLA) als Indikator für die Investitionen in Festigungselemente gewertet werden, also für den Grad der Skleromorphie eines Gewebes (GARNIER & LAURENT 1994). Ein hohes Trocken/Frischgewichtsverhältnis (d.h. ein niedriger Wassergehalt) und eine niedrige SLA sind in der Regel verbunden mit einem hohen Anteil stützender Gewebe (PAMMENTER et al. 1986).

Negative Korrelationen der Blattlebensdauer mit der SLA und der RGR sowie einen positiven Zusammenhang mit der Blattgewebedichte beobachteten auch RYSER & URBAS (2000) in einer Studie mit 32 mitteleuropäischen Süßgrasarten, die sie als Mischkulturen auf einer gut mit Nährstoffen versorgten Gartenfläche hielten.

Bei einer Analyse von Daten, die von KÖRNER & DIEMER im Freiland gewonnen wurden, fanden GARNIER & FREIJSEN (1994) einen signifikanten Zusammenhang zwischen der SLA einer Pflanzenart und ihrem Stickstoffzeigerwert nach ELLENBERG (2001). Charakteristische Pflanzenarten magerer Standorte mit einem N-Zeigerwert von 1 wiesen eine SLA von etwa 10 bis 15 mm² mg⁻¹ TG auf. Mit zunehmender N-Zahl nahm auch die SLA zu und stieg bei Arten, die an stickstoffreichen Standorten häufiger vorkommen als an stickstoffarmen (N-Zahl 7) bis auf 30 mm² mg⁻¹ TG an.

Vereinfacht lassen sich zwei Strategietypen einander gegenüberstellen:

1. Schnellwachsende Pflanzenarten, die in der Lage sind, bei ausreichender Nährstoffversorgung in kurzer Zeit eine große Biomasse zu bilden. Sie investieren meist nur relativ wenig in ihre Organe (in

Form von Kohlenstoff und Energie), die Spezifische Blattfläche ist daher relativ hoch, die Gewebedichte gering. Blätter, Stängel oder Wurzeln dieser Arten erreichen i.d.R. nur eine kurze Lebensdauer, was zu hohen Umsatzraten führt. Die Blätter weisen pro Blattmasseneinheit hohe Stickstoffgehalte und eine starke physiologische Aktivität auf (Photosynthese, Atmung) (POORTER & BERGKOTTE 1992). Das schnelle Wachstum auch der Wurzeln ermöglicht eine rasche Aufnahme großer Nährstoffmengen (RYSER & LAMBERS 1995). Die Effizienz der Nährstoffnutzung ist kurzfristig zwar hoch, langfristig nimmt sie aufgrund von Nährstoffverlusten durch die hohen Umsatzraten jedoch ab, der Nährstoffbedarf ist daher hoch.

2. Pflanzenarten, die an Nährstoffmangel angepasst sind, langsamer wachsen und entsprechend länger brauchen, um Sprosse und Wurzeln zu bilden. Sie investieren mehr in ihre Organe, die SLA ist somit vergleichsweise niedrig, die Gewebedichte hoch. Die Organe dieser Arten können eine längere Lebensdauer erreichen. Die Umsatzraten sind bei diesen Arten niedriger. Der Gehalt an Stickstoff und die physiologische Aktivität der Blätter sind geringer. Durch das langsame Wachstum ist jedoch auch die Nährstoffaufnahme geringer. Die Effizienz der Nährstoffnutzung ist kurzfristig vergleichsweise niedrig, auf längere Sicht durch niedrige Umsatzraten dagegen hoch, somit ist der Nährstoffbedarf relativ gering.

Zugleich viele Nährstoffe aufzunehmen und diese dann über einen langen Zeitraum in der Pflanze zu nutzen, scheint sich gegenseitig auszuschließen (RYSER & URBAS 2000).

4.1.6.3 Differenzen zwischen den untersuchten Arten

Wie verhielten sich die in der aktuellen Studie verwendeten Arten bezüglich der genannten Parameter? Für den interspezifischen Vergleich wurden die Werte aus den Kulturen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verwendet (Kontrollen).

Von den drei untersuchten Arten wiesen die Blattspreiten von *Arrhenatherum* im Durchschnitt

- die kürzeste Lebensdauer (t_{50} : 30 Tage, s. 3.2.1.6)
- die höchste spezifische Blattfläche (30 bis 40 $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ TG, s. 3.2.1.9)
- die niedrigste Gewebedichte (0,24 bis 0,30, s. 3.2.1.13)
- die höchsten Nettoassimilationsraten (6,5 bzw. 8,2 $[\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$, s. 3.3.1)
- den höchsten Gesamt-Stickstoffgehalt (2,7 % TG) (JÄGER et al. 1998) auf.

Die Blattspreiten von *Bromus* und *Brachypodium* waren dagegen gekennzeichnet durch

- eine höhere Lebensdauer (t_{50} : 45 bzw. 42 Tage)
- eine niedrigere spezifische Blattfläche (15 bis 20 bzw. 25 bis 30 $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ TG)
- eine höhere Gewebedichte (0,28 bis 0,38 bzw. 0,31 bis 0,41)
- niedrigere Nettoassimilationsraten (20 bis 60 % unter den Werten von *Arrhenatherum*)
- niedrigere Gesamt-Stickstoffgehalte (2,5 bzw. 2,3 % TG, JÄGER et al. 1998).

Die genannten Parameter von *Arrhenatherum* als schnellwachsende, nährstoffbedürftigere Art auf der einen und *Bromus* als langsamwachsende, weniger nährstoffbedürftige Arten auf der anderen Seite entsprachen weitgehend den Erwartungen. Die relativ geringen Unterschiede beim Gesamt-Stickstoffgehalt (Daten aus dem ersten Versuchsjahr) deuten auf eine ähnlich effektive Stickstoffaufnahme bei beiden Arten, zumindest während der Initialphase der Studie (s. 4.1.1, 4.1.10). *Brachypodium* schien, obwohl wie *Bromus* zu den typischen Halbtrockenrasenarten zählend, eine Sonderposition einzunehmen. So ist bemerkenswert, dass es *Brachypodium* offensichtlich gelang, trotz geringerer Investitionen in die Blattspreiten (SLA zwischen *Arrhenatherum* und *Bromus*) eine ähnliche Blattlebensdauer zu erreichen wie *Bromus*. Ermöglicht wird dies durch eine annähernd gleiche Gewebedichte. Bei einer lichtmikroskopischen Untersuchung von Blattquerschnitten aller drei Arten hatte *Brachypodium* deutlich dünnere Blätter als *Arrhenatherum* und *Bromus* (nicht quantifiziert, daher nicht wiedergegeben). Ein Nachteil scheint für *Brachypodium* jedoch eine im Vergleich zu *Bromus* geringere Austrocknungsresistenz der Blattspreiten zu sein (s.u.).

Die relativ hohe SLA von *Brachypodium* liefert auch eine mögliche Erklärung für die größere Schattenverträglichkeit dieser Art (s. 4.1.4). So sind auch die typischen Schattenblätter etwa bei Laubbäumen oder Kräutern schattiger Standorte im Vergleich zu Starklichtblättern durch eine größere Blattflächenausdehnung und eine geringere Dicke von Mesophyll und Palisadenschicht gekennzeichnet. Da das Verhältnis von assimilierenden zu nicht-assimilierenden Geweben in Schattenblättern größer ist, atmen sie weniger, der Lichtkompensationspunkt wird bei einer niedrigeren Strahlungsintensität erreicht (LARCHER 2001). Auch bezogen auf die Gesamtpflanze weist *Brachypodium* mit einem deutlich höheren Blattgewichtsverhältnis (LWR) als bei *Bromus* und *Arrhenatherum* (s. 4.1.9) ein günstigeres Verhältnis von assimilierenden zu nicht-assimilierenden Anteilen auf.

4.1.6.4 Blattlebensdauer bei Süßgräsern

Zwar wurden bereits an zahlreichen Pflanzenarten Untersuchungen zur Blattlebensdauer durchgeführt (CHABOT & HICKS 1982, REICH et al. 1992), darunter sind jedoch nur relativ wenige Studien mit Süßgräsern. Das Fehlen einer einheitlichen Methode erschwert zudem die Vergleichbarkeit der Angaben. Dies betrifft besonders die Definitionen von Anfang und Ende der Blattlebensdauer. MITCHLEY (1988), der in einem englischen Halbtrockenrasen verschiedene Pflanzenarten untersuchte, darunter auch *Brachypodium* und *Bromus*, zählte zur Lebensspanne eines Blattes die Zeit von dessen erstem Erscheinen bis zum Absterben von 90 % der Blattspreite. Die Periode zwischen dem Beginn des Absterbens eines Blattes und dem kompletten Tod ist jedoch sehr variabel und witterungsabhängig. Die Einbeziehung dieses Entwicklungsabschnittes in die Lebensspanne eines Blattes kann das arttypische Verhalten überdecken (DIEMER et al. 1992). Gegenüber der engeren Fassung der Lebensspanne nach DIEMER et al. (1992) vom Sichtbarwerden der Ligula bis zum Ende der funktionalen Lebensdauer (10 % nekrotisch oder 25 % chlorotisch), an der sich die vorliegende Studie orientierte, muss die Vorgehensweise von MITCHLEY (1988) daher zu deutlichen Abweichungen führen. Entsprechend lagen die von ihm ermittelten Werte für die durchschnittliche Blattlebensdauer (t_{50}) sowohl bei *Bromus* mit 80 Tagen als auch bei *Brachypodium* mit 70 Tagen um fast das Doppelte über den Wer-

ten der aktuellen Studie. Da in den von MITCHLEY (1988) untersuchten Flächen keine nährstoffbedürftigeren Grasarten wie *Arrhenatherum* vorkamen, ist auch ein relativer Vergleich zwischen den verschiedenen Strategietypen nicht möglich.

Angaben zur Blattlebensdauer von fünf Süßgrasarten einer extensiv genutzten und mit Magerkeitszeigern durchsetzten Glatthaferwiese in England finden sich bei WILLIAMSON (1976). Dieser markierte voll entfaltete Blattspreiten individuell und schätzte den prozentualen Anteil der abgestorbenen Teile eines Gesamtpools. Der Zeitpunkt t_{50} war erreicht, wenn 50 % der gesamten Blattfläche eines Pools abgestorben waren. Bei Durchschnittstemperaturen von 10 bzw. 15 °C, die etwa den Monatsmittelwerten während des Untersuchungszeitraums im dritten Versuchsjahr der hier vorgestellten Studie entsprachen (April 8,2°C, Mai 14,1 °C, s. 3.1) ermittelte WILLIAMSON (1976) für die Blattspreiten von *Arrhenatherum* mit einer mittleren Lebensdauer (t_{50}) von 28,1 bzw. 23,9 Tagen sehr ähnliche Werte wie in der aktuellen Studie mit 30 Tagen. Dies galt auch für die von WILLIAMSON (1976) untersuchte Halbtrockenrasenart *Helictotrichon pratense*, deren Blattspreiten im Durchschnitt 51,1 bzw. 38,9 Tage alt wurden und damit eine ähnliche Größenordnung wie die für *Bromus* und *Brachypodium* ermittelten t_{50} -Werte (45 bzw. 42 Tage) erreichten, jedoch deutlich unter dem Wert von MITCHLEY (1988) lagen, der für *Helictotrichon* eine t_{50} von 114 Tagen angibt. MITCHLEY (1988) vermutete als Ursache für diese Diskrepanz eine bessere Nährstoffverfügbarkeit und damit verbunden größere Umsatzraten der Blätter in den von WILLIAMSON (1976) untersuchten Glatthaferwiesen, lässt jedoch den Einfluss unterschiedlicher Untersuchungsmethoden außer acht. Die Übereinstimmung mit den Ergebnissen von WILLIAMSON (1976) deutet darauf hin, dass auch in Bezug auf die Lebensdauer der Blattspreiten der drei untersuchten Arten in den Modellkulturen relativ freilandähnliche Verhältnisse herrschten.

Eine Zunahme der Blattlebensdauer im Laufe einer Vegetationsperiode beobachtete SYDES (1984) bei sechs Süßgrasarten eines englischen Halbtrockenrasens. In Blattpopulationen, die im Frühjahr gebildet wurden, lag das Durchschnittsalter (t_{50}) bei etwa 70 Tagen, im Frühherbst waren es ca. 180 Tage. Da auch von SYDES (1984) Blattspreiten bis zu ihrem völligen Absterben als „lebend“ eingestuft wurden, sind diese Angaben jedoch mit den Ergebnissen der aktuellen Studie ebenfalls nicht vergleichbar.

CORNELISSEN & THOMPSON (1997) untersuchten die Blattlebensdauer von 18 Süßgrasarten, darunter auch die drei hier verwendeten Arten, an aus dem Freiland in Töpfe mit Standorterde umgesetzten Pflanzen, geben jedoch nur einen Mittelwert für alle Arten an. Dieser liegt mit 132 Tagen deutlich über den Ergebnissen dieser Studie und kann z.T. auf die Dominanz von Magerkeitszeigern (11 Arten) innerhalb der Artenauswahl zurückgeführt werden. Mit 10 Blättern pro Art ist die Datengrundlage für eine einzelne Art jedoch relativ schmal.

In den künstlichen Mischkulturen von RYSER & URBAS (2000) lag die durchschnittliche Blattlebensdauer von *Arrhenatherum* bei 40 Tagen, von *Bromus* bei 41 und von *Brachypodium* bei 72 Tagen. Die Abweichungen gegenüber der aktuellen Studie (30, 45, 42 Tage) sind vermutlich wie bei SYDES (1984) und MITCHLEY (1988) auf eine weitere Fassung der Lebensspanne zurückzuführen, da auch RYSER & URBAS (2000) die markierten Blattspreiten bis zu ihrem kompletten Absterben verfolgten.

Dass sich die Blattlebensdauer von *Arrhenatherum* und *Bromus* kaum unterschieden, ist wahrscheinlich auf die relativ geringen Investitionen von *Bromus* in seine Blattspreiten unter dem guten Nährstoffangebot der Versuchsflächen von RYSER & URBAS (2000) zurückzuführen. Die Gewebedichte lag mit $0,21 \text{ g g}^{-1}$ gleichauf mit *Arrhenatherum* und deutlich unter der Spanne der aktuellen Studie ($0,28 - 0,38 \text{ g g}^{-1}$). Ähnliches galt auch für die SLA von *Bromus*, die mit $24,5 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$ bei RYSER & URBAS (2000) zwar unter der von *Arrhenatherum* ($37,5 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$) und *Brachypodium* ($25,5 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$) lag, im Gegensatz zu diesen Arten jedoch die Werte der aktuellen Studie deutlich übertraf ($15 - 20 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$).

4.1.6.5 Die spezifische Blattfläche (SLA) bei Süßgräsern

Im Gegensatz zur Blattlebensdauer liegt für die spezifische Blattfläche der hier untersuchten Arten eine ganze Reihe weiterer Literaturangaben vor, der Großteil wurde jedoch bei Studien im Gewächshaus oder in Klimakammern gewonnen, Daten von Pflanzenmaterial aus dem Freiland sind relativ selten. Analoges gilt auch für die Gewebedichte, hier ist die Anzahl der Untersuchungen jedoch insgesamt noch relativ klein.

Dass Ergebnisse aus Laborexperimenten nur sehr eingeschränkt auf die Verhältnisse im Freiland übertragen werden können, zeigten GARNIER & FREIJSEN (1994) bei einem Vergleich von Daten aus zahlreichen Labor- und Freilanduntersuchungen. Dabei zeigte sich u.a., dass die SLA von Laborpflanzen meist deutlich höher ist als die von Pflanzen aus dem Freiland (ca. 75 %), während die Gewebedichte, bedingt durch den größeren Wassergehalt, i.d.R. niedriger ist.

In der hier vorgestellten Studie bildete *Bromus* die dicksten bzw. dichtesten Blattspreiten mit einer spezifischen Blattfläche (SLA) zwischen 15 und $20 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$, gefolgt von *Brachypodium* mit 25 bis $30 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$. Die dünnsten Blattspreiten bzw. die mit der geringsten Dichte, fanden sich bei *Arrhenatherum* mit 30 bis $40 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$.

Bei Untersuchungen eines Schweizer MESOBROMETUMS ermittelten HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998) bei *Bromus* eine SLA von $13 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$. Damit investierte *Bromus* auch in dieser Freilandfläche relativ viel und in einer ähnlichen Größenordnung wie in der aktuellen Studie in ihre Blattspreiten. Unter den von HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998) untersuchten Arten wies lediglich *Festuca ovina* mit $8 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$ eine noch niedrigere SLA auf. GARNIER et al. (1997) untersuchten Blattmaterial von *Bromus*, das sie in Brachflächen in Südfrankreich gesammelt hatten und unterschieden dabei zwischen Blattspreiten von vegetativen und reproduktiven Trieben. Erstere hatten mit $17,0 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$ eine niedrigere SLA als letztere mit $20,2 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$.

Zwar kam *Arrhenatherum* in der Untersuchungsfläche von HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998) nicht vor, jedoch *Dactylis glomerata*, wie *Arrhenatherum* eine schnellwachsende und nährstoffbedürftigere Art. Dessen SLA von $31,5 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1} \text{ TG}$ ähnelt den Werten, die in den Kontrollkulturen der aktuellen Studie bei *Arrhenatherum* gemessen wurden. Auch *Brachypodium* wurde von HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998) untersucht, sie legen jedoch keine Daten zur SLA vor. Diese finden sich jedoch in experimentellen Arbeiten von RYSER & LAMBERS (1995) und VAN DER

WERF et al. (1993). Bei einem niedrigen Stickstoffangebot unterschied sich dabei die Spezifische Blattfläche von etwa drei Monate alten Pflanzen, die in Töpfen im Freiland wuchsen ($24,2 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$, RYSER & LAMBERS 1995) im Gegensatz zu den Ergebnissen von GARNIER & FREIJSEN (1994) (s.o.) kaum von der SLA bei Exemplaren, die etwa einen Monat lang in einer stickstoffarmen Nährlösung gehalten wurden ($24,5 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$, VAN DER WERF et al. 1993). In der aktuellen Untersuchung lag die SLA von *Brachypodium* etwas höher.

Im Gegensatz zu den Angaben zur Blattlebensdauer stimmt der von CORNELISSEN & THOMPSON (1997) ermittelte Durchschnittswert für die SLA der von ihnen untersuchten Süßgrasarten mit $24,4 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ TG und einer Schwankungsbreite von 11,9 bis 41,6 besser mit den Ergebnissen aus der aktuellen Studie überein.

Auch innerhalb einer Population können jedoch zwischen verschiedenen Genotypen Abweichungen der spezifischen Blattfläche auftreten. So schwankte die SLA bei Pflanzen von *Bromus* und *Dactylis*, die ROUMET et al. (1999) aus einem Halbtrockenrasen entnahmen und als Topfkulturen unter Konkurrenzbedingungen in Gewächshäusern hielten, in Abhängigkeit vom Genotyp zwischen ca. 20 und 25 bzw. 23 und $30 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ TG.

4.1.6.6 Gewebedichte bei Süßgräsern

Angaben zur Gewebedichte von Graspflanzen, die mit einem niedrigen Stickstoffangebot in Töpfen im Freiland wuchsen, fanden sich in experimentellen Arbeiten von RYSER & LAMBERS (1995) und RYSER (1996). Das Trocken-/Frischgewichtsverhältnis der Blattspreiten von *Arrhenatherum* und *Bromus* betrug bei RYSER (1996) in der zweiten Vegetationsperiode etwa $0,28$ bzw. $0,35 \text{ g g}^{-1}$ und stimmte damit gut mit den Ergebnissen der aktuellen Studie überein ($0,24$ bis $0,30$ bzw. $0,28$ bis $0,38 \text{ g g}^{-1}$). Angaben für *Brachypodium* lagen nur aus einem etwa zweimonatigen Kurzzeitexperiment von RYSER & LAMBERS (1995) vor, mit einer Gewebedichte der Blattspreiten von $0,30 \text{ g g}^{-1}$ deckte sich jedoch auch dies gut mit den aktuellen Ergebnissen ($0,31$ bis $0,41 \text{ g g}^{-1}$).

Die Übereinstimmung der Werte für die spezifische Blattfläche und die Gewebedichte der Blattspreiten mit den Ergebnissen anderer Autoren stützt die Einschätzung, dass in den hier untersuchten Modellkulturen relativ freilandnahe Bedingungen herrschten.

4.1.6.7 Effekte eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes

Bisher lagen keine Beobachtungen zu den Wirkungen einer veränderten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung auf die Parameter Spezifische Blattfläche, Gewebedichte der Blattspreiten und Blattlebensdauer vor. Für eine vergleichende Bewertung der aktuellen Ergebnisse konnten jedoch experimentelle Studien herangezogen werden, in denen ebenfalls das Nährstoffangebot variiert wurde.

So stellten HIROSE et al. (1988), RYSER & LAMBERS (1995) und VAN ARENDONK et al. (1997) bei einer verbesserten Nährstoffversorgung eine Zunahme der Spezifischen Blattfläche fest, VAN DER WERF et al. (1993) fanden dagegen keine Veränderungen. Während die SLA meist zunahm, wurde

die Gewebedichte der Blattspreiten i.d.R. geringer (DIJKSTRA 1989, SCHLÄPFER & RYSER 1996).

Neben dem Nährstoffangebot wird die SLA jedoch auch vom Strahlungsangebot beeinflusst (DIJKSTRA 1989). In einem Versuch mit 22 krautigen Pflanzenarten, die in Nährlösungen gehalten wurden, darunter auch sieben Süßgräser, vergrößerte sich die SLA im Mittel sowohl bei steigendem Nährstoffangebot als auch bei abnehmendem Strahlungsangebot, es zeigten sich jedoch auch deutliche Interaktionen zwischen beiden Faktoren. So hatte unter einem hohen Strahlungsangebot die Nährstoffversorgung nur einen geringen Einfluss auf die SLA, da sich die Änderungen von Blattdicke und Dichte des Blattgewebes gegenseitig weitgehend kompensierten. Bei einem niedrigen Strahlungsangebot nahm die SLA unter verbesserter Nährstoffversorgung jedoch deutlich zu (MEZIANE & SHIPLEY 1999). Aufgrund der Versuchsbedingungen sind diese Ergebnisse jedoch nicht ohne weiteres auf die Situation im Freiland zu übertragen. So wird die Wasserversorgung der Pflanzen in Nährlösungskulturen auch mit zunehmender Biomasse nicht schwieriger, ein Faktor, der jedoch die Effekte in der aktuellen Studie beeinflusst haben könnte (s.u.).

In der hier vorgestellten Untersuchung traten die deutlichsten Veränderungen der spezifischen Blattfläche bei *Arrhenatherum* auf. Unter NH_3 -Exposition nahm die SLA in allen drei Versuchsjahren zwischen 5 und 20 % ab, signifikant in der zweiten und dritten Vegetationsperiode (s. Tab. 40 und 3.2.1.9). Bei den beiden Halbtrockenrasenarten traten nur in der zweiten Vegetationsperiode tendenzielle Veränderungen der SLA auf. Diese nahm bei *Brachypodium* ebenfalls ab, um etwa 20 %. Allein bei *Bromus* zeigte sich unter NH_3 -Exposition eine Zunahme der SLA, um etwa 15 %.

Anders als in aktuellen Studie reagierte *Brachypodium* in einem Kurzzeitexperiment mit Topfpflanzen unter Freilandbedingungen auf ein erhöhtes Stickstoffangebot mit einer Zunahme der SLA um etwa 15 %, die vor allem auf eine Abnahme der Gewebedichte der Blattspreiten zurückzuführen war. Dies

Tab. 40: Übersicht der Behandlungseffekte auf die spezifische Blattfläche, die Gewebedichte und die Lebensdauer der Blattspreiten (+: Zunahme, -: Abnahme, =: keine Veränderungen, tendenzielle Veränderungen in Klammern, alle Prozentangaben ca.-Werte)

		spezifische Blattfläche (SLA)			Gewebedichte Blattspreiten (Trocken-/Frischgewicht)			Lebensdauer 1997
		1995	1996	1997	1995	1996	1997	
<i>Arrhenatherum</i>	NH_3	(-) 10 %	- 20 %	- 5 %	(+) 10 %	(+) 20 %	=	(-)
	NH_4^+	(-) 10 %	=	=	=	=	=	(+)
<i>Bromus</i>	NH_3	=	(+) 15 %	=	=	=	=	=
	NH_4^+	=	=	=	=	=	=	=
<i>Brachypodium</i>	NH_3	=	(-) 20 %	=	=	+ 20 %	=	(-)
	NH_4^+	=	(-) 20 %	=	=	=	=	(-)

galt auch für *Dactylis glomerata* als nährstoffbedürftigerer Art, dessen SLA bis zu 40% wuchs (RYSER & LAMBERS 1995).

Die Blattspreiten von *Brachypodium* wiesen in allen drei Versuchsjahren die höchste Gewebedichte auf, gefolgt von *Bromus*. Am niedrigsten war die Dichte der Blattspreiten von *Arrhenatherum*, diese lag 20 bis 60 % unter den Werten der beiden Halbtrockenrasenarten (s. 3.2.1.13).

Die Behandlungseffekte auf die Gewebedichte der Blattspreiten entsprachen in ihrer Stärke und ihrem zeitlichen Auftreten weitgehend den Reaktionen der spezifischen Blattfläche. Eine Ausnahme stellte nur *Bromus* dar, bei dem in keinem Versuchsjahr eine Veränderung der Gewebedichte auftrat, was dafür spricht, dass die Zunahme der SLA in der zweiten Vegetationsperiode eine Verringerung der Blattdicke widerspiegelt, nicht jedoch der Blattdichte. Bei *Arrhenatherum* nahm die Gewebedichte der Blattspreiten im ersten und zweiten Versuchsjahr unter NH₃-Exposition tendenziell um ca. 10 bzw. 20 % zu, während bei *Brachypodium* in der zweiten Vegetationsperiode eine signifikante Steigerung um etwa 20 % zu beobachten war. Die Übereinstimmung mit den Reaktionen der SLA bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* macht deutlich, dass die Abnahme der SLA bei diesen Arten in erster Linie durch ein Anwachsen der Blattdichte und weniger der Blattdicke verursacht wurde.

Damit reduzierte in der vorliegenden Studie allein *Bromus* unter NH₃-Exposition die Investitionen in seine Blattspreiten und bildete im Vergleich zu den Kontrollkulturen etwas dünnere Blätter. SCHIEVING & POORTER (1999) sahen in einem Anstieg der SLA eine Möglichkeit für die Pflanze, sowohl die Strahlungsaufnahme als auch die Effizienz der Stickstoffnutzung in der Photosynthese (PNUE) zu erhöhen.

Differenzen in ähnlicher Größenordnung, allerdings bei der Gewebedichte, fanden auch SCHLÄPFER & RYSER (1996), die Pflanzen aus Bereichen eines Halbtrockenrasens mit unterschiedlicher Nährstoffversorgung verglichen. Blattspreiten von *Bromus* aus einem ungedüngten Bereich hatten im Mittel eine Gewebedichte von 0,22, in der regelmäßig gedüngten Zone nahm diese um etwa 10 % auf 0,19 ab. Dagegen unterschied sich die Gewebedichte bei *Arrhenatherum* mit 0,15 bzw. 0,14 zwischen den beiden Flächen kaum. SCHLÄPFER & RYSER (1996) machten jedoch keine Angaben dazu, ob ihre Ergebnisse möglicherweise auch durch Differenzen der Wasserversorgung zwischen den von ihnen untersuchten Flächen beeinflusst wurden. Ausgeschlossen werden kann dies jedoch für eine Laborstudie von MULLER & GARNIER (1990), in der *Bromus* in einer Nährlösung gehalten wurde. Zwar war, der Einschätzung von GARNIER & FREIJSEN (1994) entsprechend, im Vergleich zu Freilandpflanzen die SLA höher und die Blattgewebedichte niedriger, wie in der Vergleichsuntersuchung von SCHLÄPFER & RYSER (1996) nahm die Gewebedichte jedoch unter einem erhöhten Stickstoffangebot (in Form von Nitrat) signifikant um etwa 15 % ab. Die SLA blieb bei den etwa 30 Tage alten Pflanzen von MULLER & GARNIER (1990) dagegen unverändert.

In der aktuellen Studie entsprachen damit die blattmorphologischen Reaktionen von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* nicht den Erwartungen.

4.1.6.7.1 Akkumulation nichtstruktureller Kohlenhydrate ?

Spiegelten die in der aktuellen Studie beobachteten Behandlungseffekte tatsächlich eine Veränderung der Blattmorphologie in Richtung auf dichtere Gewebe wieder oder bewirkte eine Akkumulation von nichtstrukturellen Kohlenhydraten in den Blattspreiten die Zunahme der Gewebedichte (DIJKSTRA 1989, ROUMET et al. 1999) ? Wurden auf diese Weise möglicherweise geringere Investitionen in die Blattspreiten unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verdeckt ?

Zwar nimmt der Kohlenhydratgehalt in Blättern bei einer verbesserten Stickstoffversorgung i.d.R. ab (DIJKSTRA 1989, CONROY 1992), dieser Effekt kann jedoch auch erst nach Überschreiten eines Maximums auftreten (MARSCHNER 1986). Dies wurde in der vorliegenden Studie bei *Arrhenatherum* beobachtet, in dessen Blattspreiten der Kohlenhydratgehalt mit steigendem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zunächst größer wurde, unter einem hohen NH_3 -Angebot jedoch aufgrund des steigenden Bedarfes an Kohlenhydratgerüsten für die Ammoniumassimilation wieder reduziert wurde (s. 3.3.2.5 und 4.1.12).

Die Kohlenhydratkonzentrationen (Gesamtkohlenhydratgehalt + Stärkegehalt) der Blattspreiten, die für den Erntezeitpunkt des ersten Versuchsjahres vorliegen, waren jedoch bei allen drei Arten relativ gering. In den Kontrollkulturen ohne verbessertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot lag der Kohlenhydratgehalt von *Arrhenatherum* etwa bei 2,9 % des Trockengewichtes, der von *Bromus* bei 2,6 % und bei *Brachypodium* wurden im Durchschnitt 1,5 % gemessen. Unter einem erhöhten Angebot stieg der Gehalt auf maximal 7 % bei *Arrhenatherum* an. Als einzige Art zeigte *Arrhenatherum* bereits im ersten Versuchsjahr eine Abnahme der SLA und eine Zunahme der Gewebedichte um etwa 10 % bei erhöhten NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft. Dieser Effekt bleibt jedoch auch erhalten, wenn die Spezifische Blattfläche auf das Strukturgewicht ohne den Kohlenhydratanteil bezogen wird. Auch die $\text{SLA}_{\text{Struktur}}$ verkleinert sich bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition um ca. 10 %, die negativen Effekte eines erhöhten NH_4^+ -Angebots schwächen sich von etwa 10 auf 5 % ab. Als Ursache für die beobachteten Veränderungen von SLA und Gewebedichte scheidet eine Akkumulation von Kohlenhydraten damit aus. Hätte dies einen Einfluss gehabt, wäre zudem zu erwarten gewesen, dass sich die Behandlungseffekte auf den Kohlenhydratgehalt auch in den blattmorphologischen Parametern widerspiegeln.

Auch POORTER & DE JONG (1999) kamen bei der Analyse von Arten aus unterschiedlichen Habitaten zu dem Schluss, dass eine eingeschränkte Nährstoffverfügbarkeit zwar oft die Akkumulation nicht-struktureller Kohlenhydrate induziert, jedoch höchstens 20 % der SLA-Differenzen zwischen nährstoffreichen und -armen Standorten auf Unterschiede im Kohlenhydratgehalt der Blattspreiten zurückgeführt werden können. Berücksichtigt man zusätzlich die niedrigeren Proteinkonzentrationen von Pflanzen nährstoffarmer Standorte wird dieser Anteil noch geringer.

4.1.6.7.2 Nährstoffmangel ?

Wurden die höheren Investitionen in die Blattspreiten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* durch Mangel an einem anderen Nährstoff als Stickstoff verursacht, etwa Phosphor ? Da dieser im Gegensatz zu Stickstoff nicht ergänzt wurde, könnte die starke Wachsförderung unter einem erhöhten

$\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu einer allmählichen Abnahme der Nährstoffreserven im Substrat geführt haben. Dies war wahrscheinlich die Ursache für die Abnahme der Sprossbiomasse im dritten Versuchsjahr (s. 3.2.1.8 und 4.1.1), verschiedene Aspekte sprechen jedoch gegen einen deutlichen Einfluss dieses Faktors auf die Blattmorphologie. So ist zwar der mittlere N- und P-Gehalt der Blattspreiten (%) bei *Arrhenatherum* etwa doppelt so hoch wie bei *Brachypodium* und *Bromus* (THOMPSON et al. 1997), d.h. *Arrhenatherum* benötigt zum Aufbau der gleichen Trockenmasse etwa doppelt soviel dieser Nährelemente wie die beiden Halbtrockenrasenarten. Gegen einen Einfluss allmählich abnehmender Nährstoffreserven spricht aber die Entwicklung der Reaktionen über den dreijährigen Versuchszeitraum. So traten die blattmorphologischen Veränderungen bei *Arrhenatherum* bereits zu Beginn des Experimentes auf, waren am deutlichsten im zweiten Versuchsjahr, dem Jahr, in dem bei allen drei Arten die stärksten Effekte eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Biomasseproduktion zu beobachten waren und schwächten sich in der dritten Vegetationsperiode deutlich ab (s. Tab. 40). Gegen einen Phosphor-Mangel als Ursache spricht zudem, dass im zweiten Versuchsjahr auch *Brachypodium* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot deutlich mehr in seine Blattspreiten investierte. Im Gegensatz zu *Arrhenatherum*, der auf die Nachlieferung genügender Mengen aus dem Boden angewiesen ist, ist *Brachypodium* auch bei eingeschränkter Phosphatversorgung zu starken Steigerungen der Biomasse unter N-Anreicherung in der Lage (BOBBINK 1991).

4.1.6.7.3 Einflüsse der Wasserversorgung ?

Wahrscheinlicher als Einflüsse einer Kohlenhydratakkumulation oder eines Nährstoffmangels erscheint, dass die Abnahme der spezifischen Blattfläche und die Zunahme der Gewebedichte Reaktionen auf eine mit wachsender Bestandesdichte schwieriger werdende Wasserversorgung waren.

In der aktuellen Studie erhielten alle Töpfe in den OTCs unabhängig von der Behandlungsvariante die gleiche Wassermenge. Diese war zwar ausreichend - in den Modellkulturen sollten keine Trockenschäden entstehen - aber nicht überschüssig (s. 2.3.3). In den Kulturen, die als Reaktion auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot mehr Biomasse, eine größere Blattfläche und mehr Triebe bildeten, stand somit pro Trieb, pro Flächen- oder Gewichtseinheit weniger Wasser zur Verfügung. Zusätzlich nimmt mit der Pflanzenmasse auch die Evapotranspiration eines Ökosystems zu und damit der Wasserverbrauch (STRASBURGER 2002). Die Gaswechsellmessungen in der zweiten und dritten Vegetationsperiode ließen bei keiner der untersuchten Arten ein Gegensteuern in Form einer geringeren stomatären Leitfähigkeit oder Transpiration pro Blattflächeneinheit erkennen, im Gegenteil, unter NH_3 -Exposition waren diese ebenfalls deutlich erhöht (s. 3.3.1). Trotzdem könnten die beobachteten Veränderungen der Blattmorphologie bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* darauf hin deuten, dass die Pflanzen versuchen, ihre Wasserverluste zu reduzieren. Damit würden ähnliche Regulationsmechanismen wirksam, wie sie vorliegen, wenn Pflanzen in Trockenperioden stärker xeromorphe Blätter mit einem höherem Sklerenchymanteil bilden (STRASBURGER 2002).

Dass bei *Bromus* als einziger der untersuchten Arten kaum Veränderungen der Blattmorphologie auftraten, die Blattspreiten im zweiten Versuchsjahr sogar etwa dünner wurden, deutet darauf hin, dass die relativ dicken Blattspreiten dieser Art eine besonders gute Anpassung an eine eingeschränkte

Wasserversorgung darstellen. Dass die Wirksamkeit des Transpirationsschutzes bei *Bromus* noch über der von *Brachypodium* liegt, zeigte BORNKAMM (1958), in dem er an Pflanzen eines GENTIANO-KOELERIETUMS die Austrocknungsdauer abgeschnittener Blattspreiten bestimmte. Während bei *Brachypodium* im Mittel bereits nach 2,4 Stunden 10 % der Blattfläche geschädigt waren, erreichte *Bromus* dieses subletale Defizit erst nach 8,5 Stunden. Ausgesprochene Dürreperioden kann jedoch *Brachypodium* nach BARTH (1978, zit. in ELLENBERG 1996) auch aufgrund seiner Rhizome besser überstehen als *Bromus*.

4.1.6.8 Entwicklung von SLA und Gewebedichte über mehrere Versuchsjahre

Ein Vergleich der Entwicklung von SLA und Gewebedichte über den dreijährigen Versuchszeitraum lässt die unterschiedlichen Wuchsstrategien der untersuchten Arten deutlich werden. Während die SLA bei den beiden Halbtrockenrasenarten über die Expositionszeit unabhängig von den Behandlungen eine leicht abnehmende Tendenz zeigte, traten bei *Arrhenatherum* deutliche Schwankungen auf, einem Anwachsen im zweiten Versuchsjahr folgte in der dritten Vegetationsperiode eine Abnahme auf das Niveau des ersten Jahres (s. Abb. 54 & 57). Setzt man diese Entwicklung in Beziehung zu den Veränderungen der Gewebedichte, so fällt bei *Arrhenatherum* auf, dass die Gewebedichte der Blattspreiten in den ersten beiden Versuchsjahren nahezu unverändert war und erst im dritten Jahr zunahm (s. Abb. 70). Das deutliche Anwachsen der SLA im zweiten Versuchsjahr ist bei *Arrhenatherum* somit auf die Bildung dünnerer Blattspreiten zurückzuführen, deren Dichte jedoch gegenüber dem Vorjahr kaum verändert wurde. Die Zunahme der Gewebedichte bei gleichzeitiger Abnahme der SLA im dritten Versuchsjahr kann als eine verzögerte Anpassungsleistung von *Arrhenatherum* an die sich mit der Entwicklung der Modellkulturen verändernden Wuchsbedingungen interpretiert werden. Obwohl die Gewebedichte immer noch deutlich hinter *Brachypodium* und *Bromus* zurückblieb, investierte *Arrhenatherum* im dritten Versuchsjahr deutlich mehr in seine Blattspreiten als in den beiden Jahren zuvor. Dass *Bromus* und *Brachypodium* jedoch bereits im zweiten Versuchsjahr eine gegenüber der ersten Vegetationsperiode deutlich höhere Blattgewebedichte aufwiesen, auch die SLA kleiner wurde, deutet darauf hin, dass *Bromus* und *Brachypodium* schneller und besser als *Arrhenatherum* in der Lage waren, sich verändernden Umweltbedingungen anzupassen. Eine größere Modifikationsfähigkeit ist besonders bei einer Verschlechterung der Nährstoffversorgung durch eine zunehmende (hier: intraspezifische) Konkurrenz von Vorteil - ein Faktor, dessen Bedeutung durch das Wachstum der Versuchspflanzen im Verlauf der Expositionszeit zunahm.

4.1.6.9 Auswirkungen der Nährstoffversorgung auf das Blattalter

Aufgrund der engen Verbindungen der Lebensdauer eines Blattes mit den Investitionen in seine Strukturen war zu erwarten, dass eine veränderte Nährstoffverfügbarkeit auch Effekte auf das Blattalter hat.

Einer Verkürzung der Blattlebensdauer als Reaktion auf Düngergaben wurde in verschiedenen Studien u.a. mit Gehölzen (z.B. KOIKE 1988 zit. in DIEMER et al. 1992), aber auch mit Süßgräsern beo-

bachtet. So nahm in einem Feldversuch von VINE (1983, s. 4.1.3) die durchschnittliche Lebensdauer der Blattspreiten bei *Lolium perenne* unter einem erhöhten Stickstoffangebot zwischen 10 und 20 % ab. DURU & DUCROCQ (2000 b) stellten in einer mehrjährigen Untersuchung an *Dactylis glomerata* eine Verkürzung des Blattalters unter jährlichen Düngergaben von 120 kg ha⁻¹ um durchschnittlich 20 % fest. Auch CRAINE & REICH (2001) beobachteten in experimentellen Reinkulturen von acht Süßgrasarten eine Abnahme der Blattlebensdauer bei Stickstoffgaben von 40 kg ha⁻¹ a⁻¹.

Umgekehrt reagieren Süßgräser auf eine eingeschränkte Nährstoffversorgung mit einer Zunahme der Blattlebensdauer und einer Reduzierung der Blattbildungsrate (CHAPIN 1980).

Mögliche Zusammenhänge zwischen der Blattlebensdauer und der Stickstoffverfügbarkeit im Boden analysierten REICH et al. (1992) in der bereits erwähnten Vergleichsstudie. Aus den widersprüchlichen Ergebnissen verschiedener Untersuchungen schlossen sie, dass das Verhältnis zwischen Blattlebensdauer und Stickstoffverfügbarkeit in erster Linie dadurch bestimmt wird, dass variable Lebensspannen die Möglichkeiten einer Pflanze verbessern, auf Böden unterschiedlicher Stickstoffverfügbarkeit zu wachsen. Direkte Einflüsse der Blattlebensdauer auf die Stickstoffverfügbarkeit spielen nach REICH et al. (1992) dagegen nur eine untergeordnete Rolle.

Zu den direkten Einflüssen einer längeren Blattlebensspanne zählt die Reduktion der Nährstoffverluste, die bei hohen Umsatzraten auftreten, da die Remobilisierung von Nährstoffen aus seneszenten Blättern nicht vollständig ist (CHAPIN 1980). Zum anderen verkleinern sich jedoch auch die Nährstoffmengen, die beim Abbau toter Blattbiomasse freigesetzt werden und damit den Pflanzen erneut zur Verfügung stehen (CHABOT & HICKS 1982).

Die Nährstoffversorgung kann die Blattlebensdauer auch indirekt über Veränderungen der Bestandesstruktur und einer damit einhergehenden Zunahme der Blattumsatzraten beeinflussen (HIROSE & WERGER 1987). Eine verbesserte Stickstoffverfügbarkeit für einzelne Individuen einer Art führt bei diesen zu einer größeren N_{mass} in den Blättern, mit der Folge, dass auch die A_{mass} ansteigt. Häufig wächst der oberirdische Bestand dieser Pflanzen stärker als ihre Wurzeln (s. 3.2.1.15), was in Verbindung mit der höheren A_{mass} zu einem Anstieg des Gesamtkohlenstoffgewinns führt, ebenso wie zu hohen Wachstumsraten des Bestandes. Durch die zunehmende Dichte des Bestandes und die Förderung des Höhenwachstums nimmt die Lichtkonkurrenz zu. Die verstärkte Ressourcenverlagerung, insbesondere von Stickstoff, aus beschatteten in neue, besonnte Blätter, die höher am Stängel inserieren, löst eine verfrühte Blattseneszenz aus (nach der Optimierungstheorie der Kohlenstoffassimilation eines Bestandes, HIROSE & WERGER 1987) und führt dadurch zu schnelleren Umsatzraten einzelner Blätter, d.h. die durchschnittliche Blattlebensspanne wird kürzer (REICH et al. 1992).

Auch die Blattlebensdauer und die Blattentfaltungsrate beeinflussen sich gegenseitig. Kurze Lebensspannen führen zu hohen Umsatzraten und zur beschleunigten Bildung neuer Blätter (REICH et al. 1992). Umgekehrt beobachtete DAVIES (1969, zit. in VINE 1983) an *Lolium perenne*, dass Blätter, die sich als Folge von Stickstoffgaben schneller entfaltet hatten, eine kürzere Lebensdauer hatten. Dies legt nahe, dass die Bedingungen, unter denen sich ein Blatt entfaltet, auch seine weitere Entwicklung beeinflusst.

In der aktuellen Studie traten die deutlichsten Behandlungseffekte auf die Blattlebensdauer bei *Arrhenatherum* auf, erhöhte NH_4^+ -Gaben führten zu einem Anstieg des Durchschnittsalters von 30 auf 45 Tage. Bei einer zusätzlichen NH_3 -Exposition wurde dieser Effekt jedoch wieder aufgehoben. Eine verlässliche Bewertung dieser Veränderungen ist aufgrund der schwachen Datengrundlage nicht möglich, da bei *Arrhenatherum* aufgrund der Verluste durch den Spinnmilbenbefall (s. 2.5) in keiner Behandlungsvariante mehr als 10 Blattspreiten tatsächlich bis zum Ende ihrer natürlichen Lebensdauer beobachtet werden konnten.

Bei *Brachypodium* blieb das Durchschnittsalter unverändert bei etwa 40 Tagen, mit zunehmenden $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verringerte sich jedoch die Zahl der Blätter, die eine überdurchschnittliche Lebensdauer erreichten. Keine Effekte der Behandlungen auf die Blattlebensdauer waren bei *Bromus* zu erkennen, das durchschnittliche Alter der Blattspreiten blieb bei 45 Tagen.

In der aktuellen Studie waren damit die Veränderungen der Blattentfaltungsrates (s. 3.2.1.5) stärker als die Reaktionen der Blattlebensdauer. Dies stützt die Einschätzung von DIEMER et al. (1992), dass die Blattentfaltungsrates empfindlicher auf Umweltveränderungen reagiert als die Blattlebensdauer. Diese Autoren hatten beobachtet, dass Pflanzen von *Ranunculus acris* und *Geum rivale*, die aus ihren relativ nährstoffarmen Freilandstandorten als Einzelpflanzen in Gartenerde gesetzt wurden, daraufhin etwa 70 % mehr Blätter entfalteten, die Lebensdauer dieser Blätter aber nur um etwa 10 % abnahm.

4.1.6.9.1 Ansatzhöhe der Blattspreiten oder Zeitpunkt der Blattentfaltung ?

Wurde die Lebensdauer der Blattspreiten durch die Ansatzhöhe oder der Zeitpunkt der Blattentfaltung beeinflusst ? Bei allen drei Arten inserierten die markierten Blattspreiten unter verbesserter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung höher am Stängel als in den Kontrollen, bei *Bromus* zeigten sich jedoch bei maximalen NH_3 -Konzentrationen negative Effekte. Ein Zusammenhang zwischen der Ansatzhöhe und der Lebensdauer der Blattspreiten ließ sich jedoch nicht feststellen (s. 3.2.1.6.1). Auch Blattspreiten, die unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot höher am Stängel inserierten, erreichten kein höheres Alter als Vergleichsblätter in den Kontrollen. Die ausbleibende positive Wirkung der Steigerung des Höhenwachstums auf die Blattlebensdauer spricht dafür, dass hierdurch die Effekte der größeren Dichte der Bestände nicht ausgeglichen werden konnten.

Im Gegensatz zur Ansatzhöhe beeinflusste das phänologische Stadium eines Triebes zum Zeitpunkt der Markierung einer Blattspreite deren Lebensdauer. Bei *Bromus* erreichten in einem frühen Stadium entfaltete Blätter eine längere Lebensdauer als später gebildete. Dagegen befanden sich bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* die langlebigeren Blattspreiten an Trieben, die zum Zeitpunkt der Markierung bereits mehr Blätter gebildet hatten als der Durchschnitt eines Blattpools. Auch hierin spiegelt sich die größere Dichte der Bestände von *Arrhenatherum* und *Brachypodium* im Vergleich zu *Bromus* wieder. Um den Einfluss des Faktors „Lichtkonkurrenz“ auf das Blattalter besser beurteilen zu können, wäre es notwendig gewesen, Blattspreiten mit der gleichen Ansatzhöhe zu vergleichen, dies lässt sich in der Praxis jedoch nur schwer umsetzen.

Es wurde bereits bei der Diskussion der Behandlungseffekte auf die Blattentfaltungsintervalle (s.

4.1.3) darauf hingewiesen, dass die bei *Bromus* markierten Blattspreiten, bedingt durch den Entwicklungszustand der Pflanzen, zunächst zu Blatttrieben gehörten, innerhalb des Beobachtungszeitraumes jedoch zu Blättern an Halmtrieben wurden. Da die deutlich längeren Blattspreiten rein vegetativer Triebe von *Bromus* wahrscheinlich eine längere Lebensdauer erreichten, ist dies unter autökologischen Gesichtspunkten zu bedauern, für den interspezifischen Vergleich ist es hier jedoch von Vorteil, da die bei *Arrhenatherum* und *Bromus* markierten Blattspreiten ebenfalls Teile von Halmtrieben waren.

Ein Zusammenhang zwischen einer veränderten Blattmorphologie und der Blattlebensdauer war in der vorliegenden Studie bei keiner der drei Arten sicher nachzuweisen. Die zeitweise geringeren Investitionen in die Blattspreiten bei *Bromus* führten nicht zu einer Verkürzung von deren Lebensdauer. Schwach negative Effekte der Behandlungen auf das Blattalter bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* ließen sich nicht durch morphologische Veränderungen erklären. Während bei *Arrhenatherum* schon aufgrund der geringen Poolgrößen keine sicheren Aussagen möglich waren, lag die Ursache für den abnehmenden Anteil älterer Blätter unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei *Brachypodium*, den zeitweise (2. Versuchsjahr) stärkeren Investitionen in die Blattspreiten zum Trotz, sehr wahrscheinlich in einer vorzeitigen Höhenverlagerung von Blättern bei zunehmender Bestandesdichte (mehr Seitentriebe - s. 3.2.1.3, größere Sprossbiomasse - s. 3.2.1.7) und dem damit verbundenen geringeren Strahlungsangebot im Bestand (vertikale Strahlungsverteilung - s. 3.2.1.11). Für die Pflanze „lohnt“ es sich nicht, ein stark beschattetes Blatt länger am Leben zu halten, die im Blatt vorhandenen Nährstoffe werden vorzeitig abgezogen, es tritt eine verfrühte Seneszenz ein (s.o.). Eine Verkleinerung der Blattfläche in der untersten Höhenstufe, verbunden mit deutlichen Zuwächsen in den darüber gelegenen Stufen, wurde bei *Brachypodium* unter einem erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot im zweiten und dritten Versuchsjahr nachgewiesen (s. 3.2.1.10.3).

Dass *Brachypodium* in der Lage war, mit geringeren Investitionen in die Blattspreiten (größere SLA) eine ähnliche Blattlebensdauer wie *Bromus* zu erreichen, könnte unter Nährstoffmangel einen Konkurrenzvorteil bedeuten.

4.1.7 Blattfläche, Blatttrockengewicht

Vorrausgesetzt eine Pflanze investiert ausreichend in ihren Photosyntheseapparat pro Blattflächeneinheit, bestimmt die insgesamt vorhandene Blattfläche, wie viele Photonen von einer Pflanze in jedem Augenblick aufgenommen werden können und wie hoch der mögliche Energiegewinn ausfällt (MEZIANE & SHIPLEY 1999). Letzterer wird auch vom Gehalt an Pigmenten und Enzymen des Photosyntheseapparates pro Einheit Mesophyllbiomasse, von der Dicke des Mesophylls (NIINEMETS & TENHUNEN 1997 zit. in MEZIANE & SHIPLEY 1999) sowie durch die Ausrichtung und vertikale Verteilung der Blattfläche beeinflusst (SILSBURY 1970). Daher kommt möglichen Effekten eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Blattfläche und das Blatttrockengewicht besondere Bedeutung zu.

Einflüsse auf die vertikale Verteilung der Blattfläche im Bestand werden in Abschnitt 4.1.8, Veränderungen der Investitionen in die Blattflächen im Verhältnis zu anderen Pflanzenorganen in Abschnitt 4.1.9. diskutiert.

4.1.7.1 Allgemeine Stickstoff-Effekte auf Blattfläche und Blatttrockengewicht bei Süßgräsern

In Studien mit verschiedenen Süßgrasarten wurde beobachtet, dass das Wachstum der Blätter besonders empfindlich auf ein erhöhtes Stickstoffangebot reagiert (TERRY et al. 1983).

Eine deutliche Zunahme der Blattfläche unter einer verbesserten Stickstoffversorgung beobachtete LANGER (1958) bei *Phleum pratense*, das in Töpfen im Freiland gehalten wurde. Ein von 30 ppm auf 150 ppm erhöhtes Stickstoffangebot führte nach einer Behandlungsdauer von 22 Wochen zu einer Steigerung der Blattfläche um etwa das 16-fache. Dabei nahm neben der Anzahl der Blätter pro Trieb auch die Größe der einzelnen Blattspreiten zu. Die deutliche Verbindung der Blattfläche einer Pflanze mit der Menge vegetativer Triebe spiegelte sich in starken Schwankungen der Blattfläche im Verlauf der Vegetationsperiode wider. So führte etwa ab Ende Mai der Wechsel zahlreicher Triebe in die reproduktive Phase zu einer verringerten Blattneubildung (s. 4.1.3) und in der Folge zu einer Abnahme der Blattfläche. Mit der Neubildung von Seitentrieben am Ende der Reproduktionsphase wuchs die Blattfläche dann wieder an.

Einen positiven Effekt der Stickstoffversorgung fand auch RYLE (1964) bei sechs verschiedenen Süßgrasarten, die über drei Monate im Gewächshaus gehalten wurden, darunter *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* und *Phleum pratense*. Erhöhte Stickstoffgaben (150 statt 15 ppm) bewirkten pro Haupttrieb die Ausbildung einer im Mittel etwa 30 % größeren Blattfläche.

In einem Experiment mit *Lolium perenne* wurde das Längenwachstum der Blätter durch Stickstoffgaben beschleunigt, die Blätter wurden länger und hatten eine größere Fläche (ROBSON & DEACON 1978).

Arrhenatherum-Pflanzen, die in 1 l-Töpfen in einem Versuchsgarten gehalten und über einen Zeitraum von vier Monaten Düngergaben von 360 kg N, P und K ha⁻¹ a⁻¹ erhielten, bildeten eine mit etwa 6 % nur geringfügig größere Blattfläche aus als die Kontrollpflanzen (PETIT et al. 1996). In dieser Studie wurde jedoch als Substrat für beide Behandlungsvarianten ein Gemisch aus Humus, Sand und Gartenerde verwendet, sodass zu vermuten ist, dass die Nährstoffversorgung auch ohne die zusätzlichen Düngergaben innerhalb der kurzen Untersuchungszeit ausreichend war.

4.1.7.2 NH₃/NH₄⁺-Effekte auf Blattfläche und -trockengewicht

Die Wirkung eines erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebotes auf die Blattfläche ist bisher nicht untersucht worden. Eine Zunahme des Blatttrockengewichtes unter NH₃-Exposition beobachteten VAN DER EERDEN et al. (1990) bei *Deschampsia (Avenella) flexuosa* und *Molinia caerulea*, zwei Süßgrasarten, die wie *Bromus* und *Brachypodium* für stickstoffarme Standorte typisch sind (ELLENBERG 2001, OBERDORFER 2001). Während *Deschampsia* unter NH₃-Konzentrationen von 100 µg m⁻³ ihre Blatt-

trockenmasse im Verlauf der neunmonatigen Expositionszeit gegenüber den Kontrollen kontinuierlich bis auf das Dreifache steigerte, waren die Reaktionen bei *Molinia* mit einer maximalen Zunahme von 75 % schwächer und nahmen zudem zum Ende der Expositionszeit wieder ab.

In der hier vorgestellten Studie führte ein erhöhtes NH_y -Angebot bei allen drei Arten zu einem Anwachsen der Blattfläche und meist damit gekoppelt auch des Blatttrockengewichtes (s. 3.2.1.9). Nachdem im ersten Versuchsjahr NH_4^+ -Gaben deutliche Steigerungen bewirkt hatten, vergrößerten sich im zweiten Versuchsjahr unter NH_3 -Exposition Blattfläche und -trockengewicht bei allen drei Arten. Fördernde Effekte der NH_4^+ -Versorgung zeigten sich nur bei *Bromus* und *Brachypodium*. *Brachypodium* vergrößerte seine Blattfläche unter NH_3 -Exposition mit Steigerungsraten bis 2,4 am stärksten, aber auch *Arrhenatherum* und *Bromus* verdoppelten ihre Blattfläche. Bei einem hohen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot traten jedoch besonders bei *Brachypodium* aber auch bei *Bromus* deutliche Sättigungseffekte auf. Im dritten Versuchsjahr profitierte *Arrhenatherum* analog der Entwicklung bei der Sprosstrockenmasse auch bei Blattfläche und -trockengewicht wieder stärker von erhöhten NH_4^+ -Gaben, die Reaktionen auf die NH_3 -Exposition waren dagegen abgeschwächt. Deutliche Steigerungen unter beiden NH_y -Formen zeigten sich erneut bei *Brachypodium*, die NH_3 -Effekte waren im dritten Versuchsjahr linear. Ein Auseinanderlaufen der Reaktionen von Sprosstrockengewicht und Blattfläche/-trockengewicht zeigte sich dagegen bei *Bromus*. Bei dieser Art setzten sich die im Vergleich zu den Vorjahren positiveren Behandlungseffekte auf die Sprosstrockenmasse bei der Blattfläche und dem Blatttrockengewicht nicht fort, hier reagierte die Art sogar schwächer als im Vorjahr.

Es wurde bereits in Kapitel 4.1.2 darauf hingewiesen, dass bei allen drei Arten die Blattfläche im 3. Versuchsjahr häufig gegenüber dem Vorjahr verkleinert war. Die artspezifisch unterschiedliche Ausbildung dieser Reduktionen (s. 3.2.1.9, Tab. 18) spricht für einen mit der Dauer der Expositionszeit zunehmenden Mangel an einem anderen Nährelement als Stickstoff als Ursache.

4.1.7.3 Einflüsse der Triebdichte und der Blattfläche pro Trieb auf die Blattfläche der Modellbestände
Sowohl die Blattfläche einer Pflanze als auch die eines Bestandes sind abhängig von der Blattfläche pro Trieb - bestimmt durch die Fläche und der Zahl der einzelnen Blätter - sowie der Anzahl an Trieben (RYLE 1964). Beides sind dynamische Größen, sie sind zu jedem Augenblick das Ergebnis aus Prozessen, die zum Aufbau der Blattfläche beitragen wie Blattneubildung, -entfaltung und -flächenwachstum und der Seneszenz von Blättern, die zum Abbau der Blattfläche führt (MONTEITH & ELSTON 1983).

In der aktuellen Studie nahm unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Triebdichte bei allen drei Arten zu (s. 3.2.1.3). Wurde das Anwachsen der Blattfläche in den Modellbeständen vor allem durch die Triebdichte verursacht oder nahm auch die Blattfläche pro Trieb zu ?

Bei einem Vergleich der entsprechenden Daten für den Schnitzeitpunkt des zweiten Versuchsjahres ließen sich sowohl Übereinstimmungen als auch deutliche Unterschiede zwischen den Arten erkennen (s. Tab. 41 und Abb. 114). Fast durchgängig galt, dass starke Steigerungen der Blattfläche pro Topf sowohl auf eine erhöhte Triebdichte als auch auf eine vergrößerte Blattfläche pro Trieb zurück-

gingen. Während hierzu jedoch bei *Arrhenatherum* beide Faktoren etwa gleichviel beitrugen, wurden bei *Brachypodium* etwa 2/3 der Blattflächenzuwächse pro Topf durch die erhöhte Triebdichte verursacht und nur 1/3 durch eine Zunahme der Blattfläche pro Trieb. Genau das Umgekehrte war bei *Bromus* der Fall, bei dieser Art waren die Steigerungen bei der Bestandesblattfläche großteils auf eine größere Blattfläche pro Trieb zurückzuführen. Schwach negative Reaktionen oder geringe Zuwächse gingen bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* auf eine Kombination aus Verkleinerung der Blattfläche pro Trieb und relativ schwachem Zuwachs in der Triebdichte zurück.

Nur bei *Bromus* trat dagegen sowohl unter maximalem NH_4^+ -Angebot als auch bei höchsten NH_3 -Konzentrationen der Fall auf, dass negative Effekte bei der Triebdichte durch besonders starke Zuwächse der Blattfläche pro Trieb ausgeglichen wurden, sodass die Bestandesblattfläche trotzdem zunahm. Dies ist auch daher bemerkenswert, da bei der Analyse der Triebdichte festgestellt wurde, dass bei *Bromus* im Gegensatz zu *Brachypodium* und *Arrhenatherum* die Sprossbiomasse der einzelnen Triebe unter NH_3 -Exposition nicht zunahm (s. 4.1.4). Dass es *Bromus* gelang, die Blattfläche pro Trieb stärker als die beiden anderen Arten zu erhöhen, deutet darauf hin, dass die Investitionen in die Blattspreiten reduziert wurden. Als einzige der untersuchten Arten nahm bei *Bromus* im 2. Ver-

Tab. 41: Vergleich der durchschnittlichen prozentualen Veränderungen (Maximalversorgung vs. Kontrolle) von Blattfläche Topf^{-1} , Trieben Pflanze^{-1} und Blattfläche Trieb^{-1} unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung zum Zeitpunkt des Schnitts im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)

Art	Behandlung		Blattfläche pro Topf	Triebe/Pflanze (Juli)	Blattfläche/Trieb
<i>Arrhenatherum</i>	NH_3	NH_4^+ 0 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 115	+ 51	+ 50
		NH_4^+ 20 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 95	+ 44	+ 35
		NH_4^+ 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 134	+ 59	+52
	NH_4^+	NH_3 0 $\mu\text{g m}^{-3}$	- 7	+ 9	- 18
		NH_3 20 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 16	+ 8	+ 14
		NH_3 50 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 2	+ 15	- 16
<i>Brachypodium</i>	NH_3	NH_4^+ 0 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 136	+ 68	+ 32
		NH_4^+ 20 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 18	+ 30	- 2
		NH_4^+ 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 6	+ 28	- 19
	NH_4^+	NH_3 0 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 108	+ 68	+ 27
		NH_3 20 $\mu\text{g m}^{-3}$	- 6	+ 33	- 32
		NH_3 50 $\mu\text{g m}^{-3}$	- 6	+ 27	- 23
<i>Bromus</i>	NH_3	NH_4^+ 0 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 127	+ 42	+ 68
		NH_4^+ 20 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 115	+ 33	+ 64
		NH_4^+ 50 $\text{kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$	+ 82	- 5	+ 109
	NH_4^+	NH_3 0 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 73	+ 25	+ 45
		NH_3 20 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 23	+ 9	+ 25
		NH_3 50 $\mu\text{g m}^{-3}$	+ 38	- 17	+ 79

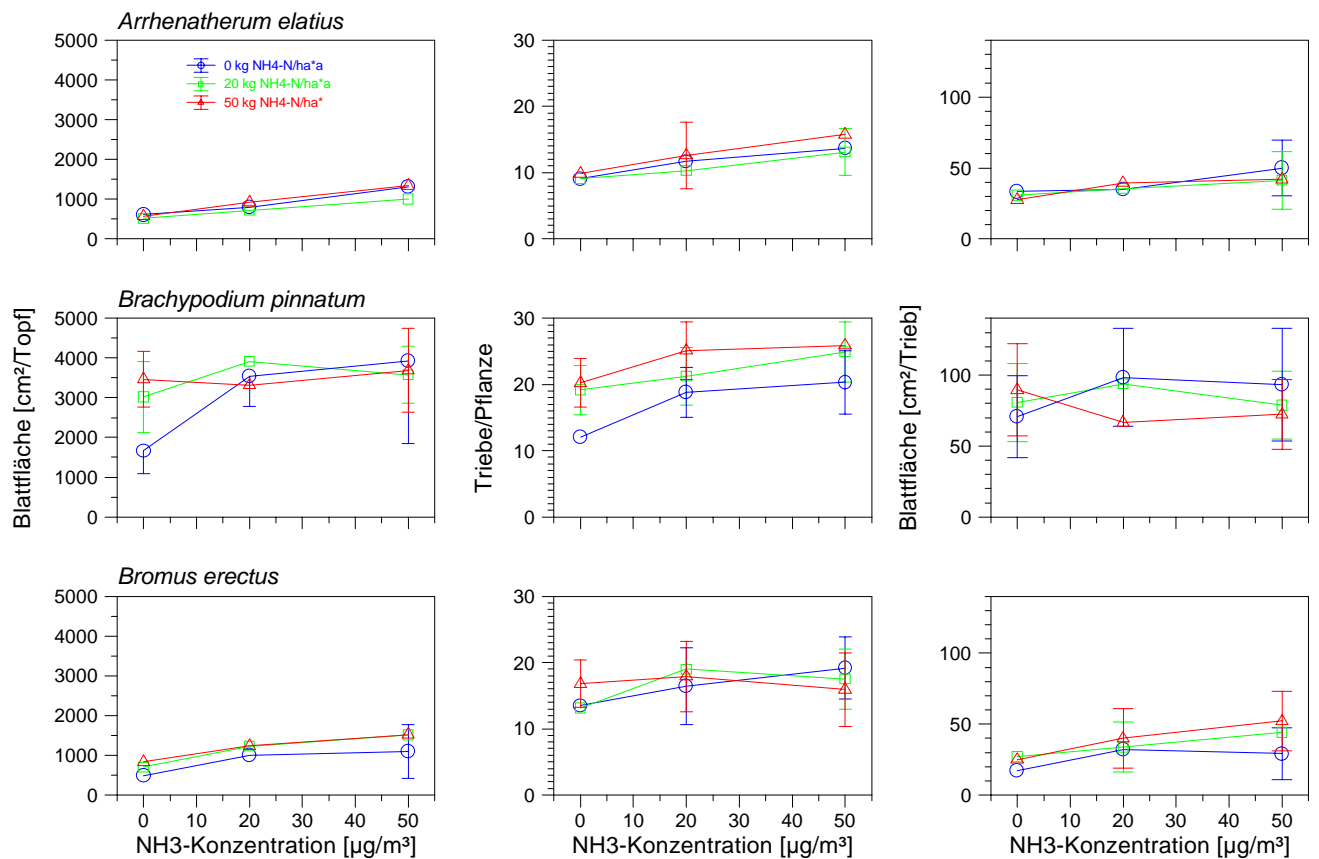


Abb. 114: Blattfläche Topf^{-1} (oberhalb 7 cm Schnitthöhe), Anzahl Triebe Pflanze^{-1} und Blattfläche Trieb^{-1} unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Ernte im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)

suchsjahr die spezifische Blattfläche unter NH_3 -Exposition (tendenziell) um ca. 15 % zu, während die SLA bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* um etwa 20 % abnahm (s. 4.1.6).

In einer Gewächshausstudie von DE KROON & KNOPS (1990, zu Einzelheiten s. 4.1.4) reagierte *Brachypodium* auf ein erhöhtes Nährstoffangebot neben einer Steigerung der Triebdichte bis auf das 3,5-fache der Kontrollen auch mit einer Zunahme der durchschnittlichen Blattfläche pro Trieb. Diese war am Ende des etwa sechsmonatigen Experimentes um etwa das 1,4-fache erhöht, also deutlich stärker als in der aktuellen Studie. DE KROON & KNOPS (1990) ernteten jedoch ihre Versuchspflanzen bevor nach ihren Angaben eine hohe Triebdichte das Wachstum einzelner Triebe beeinflussen konnte.

4.1.7.4 Differierende Strategien der untersuchten Arten

In der hier vorgestellten Untersuchung war *Brachypodium* in der Lage, die möglichen Nachteile, die sich aus einem mit etwa 20 Tagen sehr langen Blattentfaltungsintervall (s. 3.2.1.5) für die Bestandesentwicklung dieser Art ergeben könnten, v.a. durch eine große Zahl an Trieben auszugleichen. Auch die mit durchschnittlich 42 Tagen (t_{50}) relativ lange Blattlebensdauer (s. 3.2.1.6) trug dazu bei, dass *Brachypodium* bereits in den Kontrollkulturen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot mit durchschnittlich etwa 1850 cm^2 pro Topf (Ernte 3. Versuchsjahr, alle Höhenstufen) die mit Abstand größte Blattfläche aller drei Arten ausbilden konnte - 3,8 mal größer als die zu diesem Zeitpunkt von *Arrhenatherum*

im Mittel gebildete Fläche und 2,1 mal über dem von *Bromus* erreichten. Zwar lag *Bromus* zumindest in den Kontrollen bezüglich der Triebdichte mit *Brachypodium* gleichauf, die Blattfläche pro Trieb war jedoch bei *Brachypodium* mehr als viermal so groß wie bei *Bromus* und doppelt so groß wie bei *Arrhenatherum*. *Bromus* konnte dies offensichtlich auch durch ein im Erfassungszeitraum mit etwa 9,5 Tagen relativ kurzes Blattentfaltungsintervall in Verbindung mit einer hohen Blattlebensdauer (t_{50} : 45) nicht ausgleichen. Bei *Arrhenatherum* wurde zwar mit nur 6 Tagen das kürzeste Blattentfaltungsintervall festgestellt, die Triebdichte blieb jedoch bereits in den Kontrollen hinter *Bromus* und *Brachypodium* zurück (s. 3.2.1.3), so dass auch durch eine Blattfläche pro Trieb, die etwa das Doppelte von *Bromus* betrug, der deutliche Abstand der Bestandesblattfläche zu *Bromus* nicht aufgeholt werden konnte. Dabei spielte als Negativfaktor bei *Arrhenatherum* auch die mit 30 Tagen (t_{50}) relativ kurze Lebensdauer der Blattspreiten eine Rolle. Obwohl *Arrhenatherum* als schnellwüchsige Art über eine hohe Blattentfaltungsrate und eine große Zahl lebender Blätter verfügt, können langsam wachsende Arten wie *Brachypodium* und *Bromus* trotz einer niedrigen Blattentfaltungsrate durch längere Blattspreiten (s. 4.1.3), eine größere Zahl von Trieben und eine längere Blattlebensdauer über eine ähnliche oder sogar größere Blattfläche verfügen.

Durch die Ausbildung einer möglichst großen Blattfläche wirken *Brachypodium* und *Bromus* auch den Nachteilen entgegen, die sich aus einem relativ niedrigen Stickstoffgehalt der Blattspreiten (s. 4.1.6) und damit verbunden relativ niedrigen Photosyntheseraten ergeben (s. 3.3.1 & 4.1.11). Die Größe der Blattfläche kann somit als wichtige Variable angesehen werden, die den Kohlenstoffgewinn einer Pflanze beeinflusst. Unabhängig davon, ob eine Pflanze eine bestimmte Stickstoffmenge in einer kleinen Blattfläche konzentriert oder die gleiche Menge in einer viel größeren Fläche verteilt, kann der Kohlenstoffgewinn der gleiche sein, da im letzteren Fall die niedrigen Photosyntheseraten durch eine größere Blattfläche zum Auffangen photosynthetisch aktiver Strahlung ausgeglichen werden können (CHABOT & HICKS 1982).

Dass die Blattfläche jedoch mit steigendem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nicht unbegrenzt zunehmen kann, zeigte das Auftreten von Sättigungseffekten bei allen drei Arten, am häufigsten, nämlich im 2. und 3. Versuchsjahr, bei *Bromus*. Hierin spiegelte sich auch die unterschiedliche Fähigkeit der Arten wider, ihren Sprossaufbau zu verändern, um somit die vertikale Verteilung ihrer Blattfläche zu verbessern. Besonders bei *Bromus*, der die starke Konzentration der Blattfläche in den unteren Höhenstufen auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot weitgehend beibehält (s. 3.2.1.10.4 & 4.1.8) aber auch bei *Brachypodium* ist die Beschattung von Blättern im Bestand ein Faktor der eine Zunahme der Kohlenstoffgewinne durch eine vergrößerte Blattfläche begrenzt und damit auch zu einer Abschwächung der positiven Behandlungseffekte auf die Blattfläche beitragen kann. Zwar ist *Brachypodium* besser als andere Halbtrockenrasenarten in der Lage, auch unter einem eingeschränkten Strahlungsangebot große Biomassen zu bilden (s. 4.1.1 & 4.1.4), zudem optimierte *Brachypodium* die vertikale Höhenverteilung der Blattfläche stärker als *Arrhenatherum* und *Bromus* (s. 4.1.8), in der aktuellen Arbeit wurde aber ein Wert von ca. 4000 cm² Blattfläche pro Topf (entspricht ca. 6,5 m² pro m²) nicht überschritten. Die deutlichen Sättigungseffekte nach Erreichen dieses Wertes im zweiten Versuchsjahr (s. Abb. 53) sprechen dafür, dass zumindest unter den hier herrschenden Wuchsbedingungen dies ein

Maximalwert für *Brachypodium* darstellt (die maximale Triebdichte betrug . ca. 4900 Triebe m² , s. 4.1.4).

4.1.7.5 Blattflächenindex (LAI) der Kulturen im Vergleich zu Freilandbeständen

Im 3. Versuchsjahr erreichte *Brachypodium* in den Kontrollen mit ca. 3,0 den höchsten Blattflächenindex (LAI, Blattfläche des Bestandes pro Grundflächeneinheit) aller drei Arten, gefolgt von *Bromus*, dessen LAI bei ca. 1,4 lag. Am niedrigsten war der LAI zum Zeitpunkt der Schlussernte bei *Arrhenatherum* mit nur ca. 0,8. Unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot stieg der Blattflächenindex bis auf etwa 6,2 bei *Brachypodium*, 2,2 bei *Bromus* und 1,6 bei *Arrhenatherum* an.

Die Blattflächenindizes der beiden Halbtrockenrasenarten stimmen gut mit Befunden von HEIL (1988) überein, der in einem MESOBROMETUM im Süden Hollands LAI-Werte zwischen 2,2 und 3,2 ermittelte. Für ein artenreiches Schweizer MESOBROMETUM ermittelten HUOVINEN-HUFSCHEID & KÖRNER (1998) einen durchschnittlichen LAI von 3,2. Hieran hatten Süß- und Sauergräser mit 2,3 den größten Anteil, *Bromus* als häufigste Art kam alleine auf einen LAI von 1,3. In einem holländischen Halbtrockenrasen fand WERGER (1983 a) jedoch deutlich höhere Blattflächenindizes. In einem offenen, von Kräutern dominierten MESOBROMION lag dieser im Mittel bei 4,8, in einem von *Brachypodium* dominierten dichteren Bestand sogar bei 8,0. Ebenfalls deutlich über den Werten der aktuellen Studie lag der Blattflächenindex, den HEIL (1988) in einem ARRHENATHERETUM ermittelte und der im Laufe des Sommers von 1,7 bis auf maximal 5,8 zunahm.

Nach RABOTNOV (1977) nimmt der LAI im Wirtschaftsgrünland bei einer verbesserten Nährstoffversorgung um das 1,3- bis 2-fache zu.

Untersuchungen von HEIL (1988) und HEIL et al. (1989) in verschiedenen Grünlandgesellschaften zeigten, dass die Menge des aus der Atmosphäre eingetragenen Ammoniums durch die Rauigkeit der Oberfläche beeinflusst wird. In Vegetationsbeständen wird dies durch die Bestandesstruktur, also die Höhe und Dichte der Vegetation bestimmt. Je größer die Rauigkeit ist, um so stärker unterscheidet sich die Deposition im Pflanzenbestand von der im Freiland. HEIL et al. (1989) fand einen engen Zusammenhang zwischen dem Blattflächenindex und der eingetragenen Ammoniummenge. Diese nahm jedoch erst ab einem LAI von über 2 zu, was darauf hindeutet, dass Grünlandbestände mit einer LAI unter 2 nicht oder nur in geringem Masse als Filter wirken. Andere Struktureigenschaften der Pflanzenbestände wie die Vielfalt an Blattformen, die Blattstellung u.a. scheinen dagegen nur eine geringe Rolle zu spielen. Obwohl sich die untersuchten *Molinia*-, die ARRHENATHERETUM- und MESOBROMETUM-Bestände in ihrer Feinstruktur deutlich unterschieden, waren die eingetragenen Ammoniummengen jedoch gut mit den Blattflächenindizes korreliert.

4.1.8 Wuchshöhe, vertikale Verteilung von Biomasse, Blattfläche und Strahlung, Gewebedichte der Stängel

Das Höhenwachstum aller drei Arten wurde in mindestens einem der drei Versuchsjahre durch die $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Behandlungen gefördert, am stärksten bei *Arrhenatherum*, gefolgt von *Brachypodium*, am geringsten bei *Bromus* (s. 3.2.1.2). Ein hemmender Effekt auf die Wuchshöhe trat nur bei *Bromus* zu Beginn der dritten Vegetationsperiode unter NH_3 -Exposition auf, wurde aber im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode wieder ausgeglichen.

Die Zunahme der Wuchshöhe unter einem erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot kann als Teil der Wachsförderung bei einem verbesserten Nährstoffangebot gewertet werden. Zugleich werden die Pflanzen jedoch auch durch die bei einer verbesserten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung zunehmende Dichte der Bestände (Zunahme der Triebzahl, s. 3.2.1.3, Anwachsen der Blattfläche, s. 3.2.1.9), die zu einem reduzierten Strahlungsangebot führt (s. 3.2.1.11), zu einem verstärkten Höhenwachstum angeregt. Eine Verlängerung der Internodien ist ebenso wie eine Hemmung der Verzweigung (bzw. bei Gräsern der Bildung von Seitentrieben, s. 4.1.4) eine typische Reaktion der Pflanze auf ein geringes Strahlungsangebot (DE KROON & HUTCHINGS 1995). Dies wurde bereits im Zusammenhang mit der Triebdichte diskutiert (s. 4.1.4).

Im Rahmen mehrjähriger Untersuchungen verschiedener Grünlandgesellschaften registrierte KRATOCHWIL (1989) die Veränderungen der Bestandesstruktur, die bei einer Überführung von Halbtrockenrasen (MESOBROMETEN) in Glatthaferwiesen (ARRHENATHERETEN) durch Düngung eintreten. Neben einem Anwachsen der Vegetationsdichte nahm auch die Vegetationshöhe stark zu: von vormals ca. 60 cm in den MESOBROMETEN auf ca. 90 cm in den ARRHENATHERETEN (im Juni). Während im aktuellen Experiment die artspezifischen Unterschiede zwischen *Bromus* und *Arrhenatherum* in den ungedüngten Kontrollkulturen nur gering waren – *Bromus* erreichte mit einer durchschnittlichen Wuchshöhe von $82,38 \pm 6,55$ cm fast die Höhe von *Arrhenatherum* mit $88,50 \pm 21,88$ cm - entsprach die Differenz unter einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot mit ca. 25 cm (s. Tab. 42) etwa den Freilandbeobachtungen von KRATOCHWIL (1989).

Im Düngexperiment von VOGEL (1978, s. 4.1.1) führten sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* erhöhte Stickstoffgaben noch in Mengen, die das übliche Freilandangebot deutlich übertrafen, zu einem Anwachsen der Wuchshöhe. Die Sprosshöhe von *Arrhenatherum* nahm bis zu Stickstoffgaben von $400 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ zu und blieb auch bei einem bis auf maximal $6400 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ erhöhtem Angebot bei etwa 100 cm. Auch *Brachypodium* steigerte bis $400 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ sein Höhenwachstum deutlich. Lag das Angebot jedoch über $1600 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, nahm die Sprosslänge wieder ab. *Bromus* wurde zwar von VOGEL (1978) auch untersucht, es finden sich jedoch keine Angaben zum Höhenwachstum.

Eine deutliche Förderung des Höhenwachstums von *Brachypodium* unter einem erhöhten Stickstoffangebot beobachteten auch DE KROON & BOBBINK (1997) im Rahmen einer experimentellen Stu-

die in verschiedenen holländischen Halbtrockenrasen. In Parzellen, die drei Jahre lang 100 kg N ha^{-1} erhalten hatten, nahm die Sprosshöhe von *Brachypodium* im Durchschnitt um das 2,8-fache zu, von ca. 25 auf ca. 70 cm. In der aktuellen Studie betrug die stärksten Zuwächse bei *Brachypodium* unter NH_3 -Exposition 25 bis 30 % (zweites Versuchsjahr), bei erhöhter NH_4^+ -Versorgung ca. 50 - 60 % (drittes Versuchsjahr).

Ein Vergleich der von den Versuchspflanzen im Juni (Maximum) der dritten Vegetationsperiode durchschnittlich erreichten Wuchshöhe mit den Angaben verschiedener Autoren für die Verhältnisse an natürlichen Standorten (Tab. 42) zeigt insgesamt eine gute, wenn auch artspezifisch etwas abweichende Übereinstimmung. Während die Wuchshöhe der *Arrhenatherum*-Triebe sowohl in den Kammern als auch in den Freilandkulturen innerhalb des (weiten) Rahmens aller Literaturangaben lag, wichen die beiden Halbtrockenrasenarten leicht davon ab. Die von *Bromus* in den Versuchskammern erreichte Wuchshöhe deckte sich mit den Angaben von GRIME et al. (1988), ROTHMALER (2001) und DIERSCHKE & ENGELS (1991). Letztere erfassten die Wuchshöhe von 30 Trieben auf einer einmal jährlich gemähten Versuchsfläche innerhalb eines Halbtrockenrasens. Die Werte von KALTOFEN & SCHRADER (1991) und OBERDORFER (2001) wurden um etwa 10 bzw. 20 cm übertroffen. Die Höhe der Freilandkulturen stimmte mit diesen Angaben dagegen besser überein. Bei *Brachypodium* bedingte die im Vergleich zu den beiden anderen Arten auch in der dritten Vegetationsperiode geringe Ausbildung von ährentragenden Stängeln, dass die durchschnittliche Wuchshöhe in den Modellkulturen meist unter den Literaturangaben blieb.

Tab. 42: Vergleich der im Juni des dritten Versuchsjahres (1997) von den Modellkulturen durchschnittlich erreichten Wuchshöhe mit Angaben aus der Literatur

	<i>Arrhenatherum</i>	<i>Bromus</i>	<i>Brachypodium</i>
Modellkulturen OTC, Kontrollen	88,50 ± 21,88 cm	82,38 ± 6,55 cm	27,13 ± 4,85 cm
Modellkulturen OTC, maximales $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	108,88 ± 20,89 cm	84,31 ± 7,06 cm	42,38 ± 7,23 cm
Modellkulturen Freiland, Kontrollen	76,25 ± 14,96 cm	25,25 ± 17,56 cm	18,50 ± 2,0 cm
Modellkulturen Freiland, maximales $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot	74,0 ± 12,78 cm	72,75 ± 19,75 cm	23,5 ± 3,25 cm
KALTOFEN & SCHRADER (1991)	50 – 180 cm	30 – 70 cm („mitunter auch höher“)	keine Angaben
DE KROON & BOBBINK (1997)			ca. 15 – 45 cm
OBERDORFER (2001)	40 – 150 cm	30 – 60 cm	50 – 60 cm
ROTHMALER (2001)	60 – 120 cm	30 – 90 cm	60 – 100 cm
DIERSCHKE & ENGELS (1991)		85,2	
GRIME et al. (1988)	Blatttriebe und blüten-tragende Triebe bis 120 cm	Blatttriebe bis 30 cm, blüten-tragende Triebe bis 100 cm	Blatttriebe i.d.R. unter 30 cm, blüten-tragende Triebe bis 60 cm

Für eine möglichst optimale Nutzung des Sonnenlichts ist nicht allein eine große Blattfläche ausschlaggebend, sondern auch die Form ihrer vertikalen Verteilung im Bestand (ELBERSE & BERENDSE 1993). Um in einem dichten Pflanzenbestand das nutzbare Strahlungsangebot zu verbessern und die Selbstbeschattung zu reduzieren, müssen die Pflanzen versuchen, die vertikale Verteilung ihrer Blätter diesbezüglich zu optimieren (WERGER & HIROSE 1991).

Bei *Arrhenatherum* war die Blattfläche über einen relativ großen Höhenbereich verteilt, es war daher in Bezug auf die Strahlungsnutzung deutlich im Vorteil gegenüber den niedrigerwüchsigen Arten *Bromus* oder *Brachypodium*, von denen letzteres wiederum unter diesem Aspekt eine bessere vertikale Verteilung erreichte (s. 3.2.1.10.4).

Dieser Konkurrenzvorteil verstärkte sich sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* bereits zu Beginn der Studie durch NH_4^+ -Gaben, in den folgenden Jahren zusätzlich unter NH_3 -Exposition. Beide Arten verlagerten einen Teil ihrer Blattfläche innerhalb der bestehenden Blattebenen nach oben, die Förderung der Wuchshöhe ermöglichte ihnen aber auch die Anlage neuer, höher gelegener Blattebenen. Bei *Bromus* traten erst im dritten Versuchsjahr unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung ähnliche Veränderungen der vertikalen Verteilung der Blattfläche auf, ihre Stärke blieb jedoch hinter den anderen Arten zurück (zu den Vorteilen dieses Wuchsverhaltens für *Bromus* s. 4.2.1).

Auch bei einem maximalen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot behielt *Arrhenatherum* jedoch unter den hier untersuchten Arten die für eine optimale Nutzung des Sonnenlichts günstigste Form der Blattflächenverteilung, mit deutlichem Abstand gefolgt von *Brachypodium* und *Bromus*. So fand sich in den Kontrollkulturen von *Bromus* im Mittel 35 % der Blattfläche in der erst mit der Schlussernte erfassten untersten Fraktion (0 bis 7 cm über dem Boden), während es bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* jeweils unter 5 % waren. Im Bereich bis 17 cm befand sich bei *Bromus* sogar annähernd 90 % der Blattfläche, bei *Brachypodium* waren es 65 % und nur 33 % bei *Arrhenatherum*. *Brachypodium* überschritt die 90 %-Grenze im Bereich bis 27 cm, *Arrhenatherum* erst im Bereich bis 57 cm über dem Boden.

Aufgrund des hohen Anteils der untersten Fraktion an der Blattfläche von *Bromus* wurde die Gesamtblattfläche dieser Art in den ersten beiden Vegetationsperioden unterschätzt. Ähnliches muss auch für die vertikale Verteilung der Blattfläche dieser Art angenommen werden, da die Blätter an den rispen-tragenden Stängeln zum Zeitpunkt der jährlichen Ernten bereits wieder weitgehend seneszent waren und somit nur als solche erfasst wurden - dies waren zwar im Vergleich zu den anderen Arten nur wenige und relativ kleine Blätter, sie konnten jedoch aufgrund ihrer Position die photosynthetisch aktive Strahlung besser nutzen als die Masse der Blätter im Bereich unter 30 cm Höhe.

In der Literatur finden sich nur wenige quantitative Angaben zur vertikalen Verteilung der Sprosstrokenmasse oder der Blattfläche bei den hier untersuchten Arten. Bisher am besten untersucht wurde diesbezüglich *Brachypodium*, für diese Art liegen aus Düngerversuchen in holländischen Halbtrockenrasen auch Angaben zu Änderungen in der Verteilung der Trockenmasse unter Stickstoff-Anreicherung vor (BOBBINK et al. 1988, Tab. 43). Bei ELBERSE & BERENDSE (1993) finden sich Daten zur vertikalen Verteilung der Blattfläche von *Arrhenatherum*, KOBLET (1972) untersuchte entsprechend des in der nach dem Glatthafer als vorherrschender Art benannten Pflanzengesellschaft, dem

ARRHENATHERETUM ELATIORIS (Tab. 44).

In Tab. 43 sind Daten zur vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmaße von *Brachypodium* aus der aktuellen Studie und Angaben von BOBBINK et al. (1988) aus Versuchsflächen im Freiland nebeneinandergestellt. Dabei zeigten die Untersuchungsflächen von BOBBINK et al. (1988) in einem MESOBROMETUM ERECTI im Gebiet „Gerendal“ eine bessere Übereinstimmung mit den hier ermittelten Werten als die Flächen im Gebiet „Wrakelberg“. Gerendal wurde bis zur Unterschutzstellung 1967 als Wirtschaftsgrünland regelmäßig gedüngt, während Wrakelberg schon seit Anfang der 1960er Jahre geschützt ist. Die höheren Biomassen in Gerendal sind wahrscheinlich eine Nachwirkung der Düngung vor dem Jahr 1967 (BOBBINK et al. 1988). Beide Flächen werden seit Jahrzehnten im späten Herbst gemäht. Die Biomasse direkt an der Bodenoberfläche ist in der hier vorgestellten Studie deutlich größer als auf den Freilandflächen, vermutlich eine Folge der etwas schlechteren Streuabbaubedingungen in den Open top-Kammern (s. 4.1.1). Durch die geringere Höhe der untersten Fraktion (7 cm statt 10 cm bei BOBBINK et al. 1988) liegt die tatsächliche Differenz noch darüber. Dagegen stimmen die ermittelten Werte in den Fraktionen 7-17 und 17-27 cm relativ gut überein (entspricht etwa den Fraktionen 10-20 und 20-30 von BOBBINK et al. 1988), dies gilt auch für die starke Abnahme der Sprosstrockenmasse in den Höhenstufen darüber, wenn auch in den Freilandflächen deutlich größere Biomassen gefunden wurden, dies wahrscheinlich aufgrund einer höheren Zahl ährentragender Stängel. Auch beim Vergleich der Behandlungseffekte stimmen die Versuchspartien in Gerendal besser mit der aktuellen Studie überein als die Flächen in Wrakelberg. Die stärksten Zuwächse traten dort wie in den hier untersuchten Modellkulturen von *Brachypodium* im Höhenbereich zwischen 30 und 50 cm auf, was darauf hindeutet, dass es *Brachypodium* gelang, unter verbesserter Stickstoffversorgung in diesem Bereich seine Blattfläche deutlich zu vergrößern.

Vergleicht man die prozentuale Verteilung der Sprosstrockenmasse von *Brachypodium* auf die einzelnen Höhenfraktionen, so wird deutlich, dass sowohl in dieser Studie wie in den Freilandpartien zusätzlich zu den absoluten Zuwächsen in allen Fraktionen unter verbesserter NH_y bzw. NH_4NO_3 -Versorgung eine teilweise Verlagerung der Biomasse nach oben stattfand, die stärksten Reduktionen traten jeweils in der untersten Höhenstufe auf. Die in dieser Studie erfassten Veränderungen der vertikalen Bestandesstruktur bei *Brachypodium* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot entsprachen damit weitgehend den bei Stickstoffanreicherungsexperimenten im Freiland gemachten Beobachtungen (BOBBINK et al. 1988, BOBBINK 1991). Insgesamt belegt dieser Vergleich den freilandähnlichen Aufbau der Modellkulturen von *Brachypodium*.

ELBERSE & BERENDSE (1993) verglichen die Sprossmorphologie von acht Süßgrasarten aus Habitaten unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeit. Nach 16 Wochen im Gewächshaus wurde u.a. die vertikale Verteilung der Blattfläche analysiert. Die Arten aus nährstoffarmen Standorten (*Festuca ovina*, *Festuca rubra* und *Anthoxanthum odoratum*) zeichneten sich durch eine starke Konzentration der Blattfläche im Bereich bis 15 cm über der Bodenoberfläche aus - im Gegensatz zu den Arten nährstoffreicherer Standorte, darunter *Arrhenatherum elatius*, die höher wuchsen und eine gleichmäßigere vertikale Verteilung der Assimilationsflächen aufwiesen. Diese Ergebnisse entsprachen weitgehend den Beobachtungen in der aktuellen Studie, wobei *Brachypodium* bezüglich der Sprossmorphologie

Tab. 43: Änderungen der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse (g TG m⁻² bzw. % des Sprosstrockengewichtes von *Brachypodium* unter Einfluss von NH₃ und NH₄⁺ (diese Studie) bzw. NH₄NO₃ (Experiment von BOBBINK et al. 1988)

NH ₃ NH ₄ ⁺ HF	diese Studie (auf m ² hochgerechnete MW)					BOBBINK et al. (1988)						
	1	3	1	NH ₃ -SR	NH ₄ ⁺ -SR	N	0	N	N-SR	0	N	N-SR
	1	1	3			HF	Gerendal			Wrakelberg		
	g TG m ⁻²	g TG m ⁻²	g TG m ⁻²			g TG m ⁻²	g TG m ⁻²		g TG m ⁻²	g TG m ⁻²		
87-97	0,00	0,00	0,85			90-100	0	0		0	0	
77-87	0,00	0,44	2,88			80-90	0	1		2	1	0,50
67-77	0,00	1,31	3,60			70-80	1	2	2,00	4	5	1,25
57-67	0,37	0,69	2,38	1,89	6,52	60-70	1	4	4,00	5	4	0,80
47-57	0,24	1,00	1,90	4,10	7,82	50-60	2	5	2,50	6	6	1,00
37-47	0,16	2,00	2,18	12,33	13,45	40-50	3	20	6,67	7	8	1,14
27-37	3,86	17,95	14,66	4,65	3,80	30-40	12	65	5,42	8	20	2,50
17-27	46,16	143,60	87,05	3,11	1,89	20-30	55	120	2,18	20	70	3,50
7-17	88,59	161,14	123,91	1,82	1,40	10-20	90	150	1,67	75	130	1,73
0-7	249,41	468,81	331,32	1,88	1,33	0-10	105	140	1,33	125	160	1,28
HF	%	%	%	+/- %.	+/- %.	HF	%	%	+/- %	%	%	+/- %
87-97	0,00	0,00	0,16±0,32			90-100				0	0	
77-87	0,00	0,06±0,12	0,52±0,63	0,06	0,52	80-90	0	0,2	0,2	0,8	0,2	-0,6
67-77	0,00	0,16±0,19	0,63±0,26	0,16	0,63	70-80	0,4	0,4	0	1,6	1,2	-0,4
57-67	0,09±0,19	0,09±0,17	0,41±0,28	0	0,32	60-70	0,4	0,8	0,4	2,0	1,0	-1,0
47-57	0,06±0,07	0,12±0,14	0,33±0,22	0,06	0,27	50-60	0,7	1,0	0,3	2,4	1,5	-0,9
37-47	0,04±0,06	0,24±0,18	0,39±0,22	0,20	0,35	40-50	1,1	3,9	2,8	2,8	2,0	-0,8
27-37	0,99±0,65	2,19±0,53	2,54±0,55	1,20	1,55	30-40	4,5	12,8	8,3	3,2	5,0	1,8
17-27	11,83±2,02	17,86±1,89	15,16±2,41	6,03	3,33	20-30	20,4	23,7	3,3	7,9	17,3	9,4
7-17	22,81±2,01	20,26±2,11	21,75±1,48	-2,55	-1,06	10-20	33,5	29,6	-3,9	29,8	32,2	2,4
0-7	64,18±2,31	59,02±3,36	58,11±2,36	-5,16	-6,07	0-10	39	27,6	-11,4	49,6	39,6	-10,0
NH ₃ 1: 0 µg m ⁻³ , 2: 20, 3: 50; NH ₄ ⁺ 1: 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹ , 2: 20, 3: 50 HF: Höhenfraktion von - bis (cm) SR: Steigerungsrate: TG unter Maximalversorgung/TG Kontrolle						N O: keine Düngung, N: 1. Jahr: 150 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ , 2. und 3. Jahr: 50 kg N ha ⁻¹ a ⁻¹ ; N-SR: Steigerungsrate: mittleres TG unter N-Düngung/mittleres TG Kontrolle						

eine Mittelstellung zwischen den von ELBERSE & BERENDSE (1993) unterschiedenen Gruppen einnimmt. Die unterste Höhenfraktion hatte bei *Brachypodium* mit nur etwa 5 % wie bei *Arrhenatherum* einen geringen Anteil an der gesamten Blattfläche. In den Kontrollvarianten von *Brachypodium* fand sich in der nächsthöheren Fraktion im Mittel jedoch über 60 % der Blattfläche, bei *Arrhenatherum* dagegen nur etwa 30 %.

Relativ gute Übereinstimmungen mit der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse in den Modellkulturen von *Arrhenatherum* zeigten sich auch beim einem Vergleich mit der von KOBLET (1972) analysierten Situation in einer typischen Glatthaferwiese im Freiland (ARRHENATHERETUM ELATIORIS) (Tab. 44). Aufgrund der größeren Biomassen bei der üblicherweise guten Nährstoffversorgung dieser Pflanzengesellschaft stimmten diese Daten besser mit den Behandlungsvarianten überein, die NH_4^+ -Gaben erhielten als mit den Kontrollen ohne jede Anreicherung. Beim Vergleich der Daten muss berücksichtigt werden, dass zu den Höhenfraktionen der Freilandfläche auch andere Gräser und Wiesenkräuter beitragen.

Ähnlich detaillierte Literaturangaben wie für *Brachypodium* und *Arrhenatherum* fanden sich für *Bromus* nicht. KLIMES & KLIMESOVA (2002) gaben jedoch an, dass in einem tschechischen Untersuchungsgebiet *Bromus* bei einer Schnitthöhe von 10 cm etwa 70 % seiner oberirdischen Biomasse bei der Mahd verliert. Ähnlich wie in der aktuellen Studie waren diese Verluste auch dort geringer als bei höherwüchsigen Arten.

Tab. 44: Vertikale Verteilung der Sprosstrockenmasse (g TG m^{-2}) von *Arrhenatherum* (diese Studie) und eines ARRHENATHERETUM ELATIORIS am 2.6.1965 vor dem ersten Schnitt (KOBLET 1972) (dort leicht verschobene Höhenfraktionierung durch unterste Schnitthöhe von 6 statt 7 cm)

Quelle	Höhenfraktion von - bis (cm)	0-7	7-17	17-27	27-37	37-47	47-57	57-67	67-77	77-87	87-97	97-107	107-117	117-127	127-137	137-147	147-157
Diese Studie	Kontrolle	204	61,8	33,1	20,9	14,7	8,4	5,1	3,6	1,5	1,0	0,8	0,6	0,4	0,07	0,1	0,0
	$\text{NH}_4^{+(1)}$	288,4	100,0	65,2	48,0	32,8	23,1	15,7	9,5	6,1	2,9	1,9	1,5	0,7	0,4	0,2	0,1
KOBLET (1972)		xxxxx	150	110	90	70	50	45	30	20	10	5	2	0	0	0	0

1: 50 kg $\text{NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$

Die vertikale Verteilung der Blattspreiten beeinflusst in entscheidender Weise das Lichtklima in einem Pflanzenbestand. Die Zunahme der Biomasse und die Verschiebungen in deren vertikaler Verteilung unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot führten bei allen drei Arten zu deutlichen Veränderungen des Strahlungsprofils (s. 3.2.1.11).

Experimentelle Studien von Wilson & Tilman (1991) mit Süßgräsern der nordamerikanischen Prärie und von GRUBB et al. (1997) mit mitteleuropäischen Halbtrockenrasenarten zeigten, dass bei einem geringen Nährstoffangebot das Strahlungsangebot, bedingt durch die niedrige Wuchshöhe, als be-

grenzender Faktor nur eine untergeordnete Rolle spielt, das Wachstum der Pflanzen wird v.a. durch die Wurzelkonkurrenz bestimmt. Erhöht sich jedoch die Nährstoffverfügbarkeit, gewinnt in Folge der Förderung des Sprosswuchses das Strahlungsangebot an Bedeutung. GRUBB et al. (1997) beobachteten, das ab einer Wuchshöhe von ca. 20 cm die Sprosskonkurrenz zur bestimmenden Größe wird. Eine limitierende Wirkung des Strahlungsangebotes bei einer erhöhten Nährstoffversorgung zeigte sich auch bei experimentellen Untersuchungen von EEK & ZOBEL (1997, 2001) und URBAS & ZOBEL (2000, s. 4.1.1) in artenreichen Mähwiesen Estlands. Wurde durch die Installation südexp. nierter Spiegel neben den Versuchsflächen ein zusätzliches Strahlungsangebot geschaffen, so führte dies zu einer deutlich erhöhten Bestandesdichte. Parallel dazu bewirkte das erhöhte Strahlungsangebot bei den hochwüchsigen Süßgräsern eine Reduktion der Wuchshöhe, während sich bei den niedrigeren Kräutern keine Veränderungen zeigten (LIIRA & ZOBEL 2000).

Auch für die Strahlungsverteilung im Bestand ist die Datenlage dank der Arbeiten von BOBBINK et al. (1988) für *Brachypodium* am besten. In der offeneren Vegetation des MESOBROMETUM am Wrakelberg wurde die Höhe im Pflanzenbestand in der noch 50 % der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) über dem Bestand ankommt („50 % light transmission point“) von ca. 9 cm in den Kontrollen unter Stickstoff-Anreicherung auf mehr als 20 cm angehoben. Dies deckt sich gut mit der in dieser Studie ermittelten PAR-Verteilung (s. Tab. 45). In den Versuchspartellen am Wrakelberg, die keine Stickstoffdüngung erhielten, war allerdings die direkt am Boden gemessene Strahlung deutlich größer als in den Modellkulturen, unter Stickstoffeinfluss trat in beiden Fällen eine starke Reduktion ein. GRUBB et al. (1997) ermittelten in einem von *Bromus erectus* dominierten Halbtrockenrasen

Tab. 45: Übersicht zu den Behandlungseffekten auf die PAR-Verteilung im Bestand Anfang Juni 1997 (3. Versuchsjahr) - Vergleich mit Angaben von BOBBINK et al. (1988) für *Brachypodium*

Quelle	diese Studie												BOBBINK et al. (1988)	
	<i>Arrhenatherum</i>				<i>Bromus</i>				<i>Brachypodium</i>				<i>Brachypod.</i>	
	Kontr.	NH ₃	NH ₄ ⁺	NH ₃ / NH ₄ ⁺	Kontr.	NH ₃	NH ₄ ⁺	NH ₃ / NH ₄ ⁺	Kontr.	NH ₃	NH ₄ ⁺	NH ₃ / NH ₄ ⁺	Kontr.	N
„50 % light transmission point“ (cm über dem Boden, ca.)	4	34	28	55	13	26	21	30	9	18	16	22	9	> 20
PAR an Bodenoberfläche in % der PAR über dem Bestand, ca.	44	6	12	4	7	3	8	7	9	1	4	1	32	4

in England dagegen mit ca. 8 % der PAR über dem Bestand einen ähnlichen Wert an der Bodenoberfläche wie in der aktuellen Studie – dies obwohl die dort untersuchte Vegetation mit einer durchschnittlichen Höhe von nur 10 cm deutlich niedriger war. Die geringen PAR-Anteile, die in den Kontrollen von *Brachypodium* und *Bromus* bis zur Bodenoberfläche durchdringen konnten, zeigen, dass in der aktuellen Studie die untersten Höhenfraktionen auch ohne NH₃/NH₄⁺-Anreicherung sehr gut

entwickelt waren. Deutlich höhere PAR-Werte am Boden wurden nur in den Kontrollen von *Arrhenatherum* gemessen.

Mögliche Effekte eines veränderten Strahlungsangebotes in den Modellkulturen werden im Zusammenhang mit dem Sprosstrockengewicht (s. 4.1.1), der Triebdichte (s. 4.1.4) und den interspezifischen Konkurrenzbeziehungen (s. 4.2) diskutiert.

Tabelle 46 liefert einen Überblick der Veränderungen verschiedener Parameter der vertikalen Verteilung unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Schlussernte im dritten Versuchsjahr.

Tab. 46: Veränderungen der vertikalen Verteilung von Sprosstrockenmasse und Blattfläche unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997):
+!: deutliche Optimierung der vertikalen Verteilung in Bezug auf die Strahlungsausnutzung
+: Optimierung
(+): nur schwache Optimierung

	<i>Arrhenatherum</i>		<i>Bromus</i>		<i>Brachypodium</i>	
	NH_3	NH_4^+	NH_3	NH_4^+	NH_3	NH_4^+
Sprosstrockenmasse	+	+	(+)	(+)	+	+
prozentuale Anteile	+ !	+ !	+	+	+ !	+ !
Blattfläche	+	+	+	+	+	+
prozentuale Anteile	+ !	+ !	+	+	+ !	+

Bei allen drei hier untersuchten Arten spiegelten sich die Veränderungen des Sprossaufbaus unter erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot auch in einer Zunahme des prozentualen Anteils der Stängel am Sprosstrockengewicht wieder (s. 3.2.1.12 und 4.1.9). Daneben trat bei allen drei Arten im Verlauf der Expositionszeit eine signifikante Erhöhung der Gewebedichte der Stängel auf, bei *Brachypodium* im zweiten Versuchsjahr, bei *Arrhenatherum* und *Bromus* in der dritten Vegetationsperiode (s. 3.2.1.13).

Es liegt nahe, hierin eine Anpassungsleistung der Versuchspflanzen an die Veränderungen des Sprossaufbaus zu sehen. Vergleicht man jedoch die Effekte eines erhöhten NH_3 -Angebotes auf die Gewebedichte der Stängel mit den Veränderungen der Wuchshöhe (s. 3.2.1.2) und der durchschnittlichen Blattfläche pro Trieb (s. 4.1.7), so zeigte sich bei den drei untersuchten Arten keine durchgehende Übereinstimmung (s. Tab. 47). Im zweiten Versuchsjahr nahm bei *Arrhenatherum* sowohl die Wuchshöhe als auch die Blattfläche pro Trieb zu, eine Steigerung der Gewebedichte in einer ähnlichen Größenordnung wie die Wuchshöhe zeigte sich jedoch erst im dritten Versuchsjahr (Daten für die Blattfläche pro Trieb lagen für die dritte Vegetationsperiode nicht vor). *Bromus* nutzte seine Stängel wie bereits erwähnt nur im relativ geringen Umfang als Träger von Blattspreiten (s. 3.2.1.10.3), die deutliche Zunahme der rechnerisch ermittelten Blattfläche pro Trieb ging daher v.a. auf eine Förderung der Blattspreiten vegetativer Triebe zurück (alle Halmtriebe wurden bei *Bromus* zur Reproduktion genutzt). Die leichte Erhöhung der Gewebedichte der Stängel in der dritten Vegetationsperiode könnte jedoch auch bei dieser Art mit der durch die Behandlungen geförderten Anlage neuer Blatt-

ebenen in Verbindung stehen. Die deutlichsten Zusammenhänge zeigten sich bei *Brachypodium*, bei dem im zweiten Versuchsjahr die signifikante Zunahme der Stängelgewebedichte mit Steigerungen sowohl der Wuchshöhe als auch der Blattfläche pro Trieb korrespondierte. Im dritten Versuchsjahr wurden die Effekte auf die Wuchshöhe uneinheitlicher, die Gewebedichte der Stängel blieb konstant. Dies deutet darauf hin, dass *Brachypodium* besser als die beiden anderen Arten in der Lage war, seine Sprossmorphologie veränderten Gegebenheiten anzupassen.

Tab. 47: Effekte eines erhöhten NH₃-Angebotes auf die Gewebedichte der Stängel, die Wuchshöhe und die durchschnittliche Blattfläche pro Trieb

	2. Versuchsjahr (1996)			3. Versuchsjahr (1997)	
	TG/FG Stängel	Wuchshöhe	Blattfläche/Trieb	TG/FG Stängel	Wuchshöhe
<i>Arrhenatherum</i>	=	ca. + 30 %	ca. + 50 %	ca. + 30 %	ca. + 30 %
<i>Brachypodium</i>	ca. + 25 %	ca. + 30 %	ca. + 30 %	=	uneinheitlich (+ 20 - 60%)
<i>Bromus</i>	=	uneinheitlich	ca. + 70 %	ca. + 5 %	=

4.1.9 Blattflächen- und Blattgewichtsverhältnis, prozentualer Anteil der Organe an der Spross-trockenmasse

Vergleichsstudien mit verschiedenen Süßgrasarten zeigten, dass schnell wachsende Arten i.d.R. mehr Biomasse in die Stängel und weniger in die Blätter investieren als langsam wachsende Arten. Schnellwachsende Arten sind daher durch ein relativ niedriges Blattgewichtsverhältnis (LWR) und eine hohe spezifische Blattfläche (SLA) gekennzeichnet, während für langsam wachsende Arten ein relativ hohes Blattgewichtsverhältnis und eine niedrige spezifische Blattfläche typisch sind (BOOT & MENSINK 1991, ELBERSE & BERENDSE 1993, TAUB 2002).

Sowohl die spezifische Blattfläche als Morphologieparameter (qualitative Subkomponente) als auch das Blattgewichtsverhältnis als Allokationsparameter (quantitative Subkomponente) beeinflussen das Blattflächenverhältnis (LAR) (HUNT & CORNELISSEN 1997). Bei schnellwachsenden Arten ist - trotz des relativ niedrigen Anteils der Blattbiomasse an der Gesamtbio-masse - das Blattflächenverhältnis aufgrund geringerer Investitionen in den Aufbau der Blattspreiten (hohe SLA, s. 4.1.6) i.d.R. höher als bei langsamwachsenden Arten (BOOT & MENSINK 1991, POORTER et al. 1995).

In den Kontrollkulturen der aktuellen Studie war das Blattgewichtsverhältnis bei *Brachypodium* mit ca. 0,4 mg mg⁻¹ am größten, gefolgt von *Bromus* mit ca. 0,2 und *Arrhenatherum* mit ca. 0,1. Auch beim Blattflächenverhältnis lag *Brachypodium* mit ca. 12,0 mm² mg⁻¹ deutlich an der Spitze, aufgrund der hohen SLA stand hier *Arrhenatherum* mit ca. 4,4 an zweiter Stelle, bei *Bromus* betrug die LAR etwa

2,5 (alle Werte aus dem 2. Versuchsjahr, s. 3.2.1.9).

Da im 3. Versuchsjahr bei allen drei Arten - bei einer insgesamt reduzierten Sprosstrockenmasse (s. 4.1.1) - der Anteil der Blattspreiten am Sprosstrockengewicht zum Schnittzeitpunkt auf Kosten von seneszenten Blättern (*Arrhenatherum*, *Brachypodium*) bzw. Stängeln (*Bromus*) zunahm (s.u.), lagen die LWR- und LAR-Werte über denen des Vorjahres: LWR von *Brachypodium* ca. 0,8 / *Bromus* ca. 0,4 / *Arrhenatherum* ca. 0,2. *Arrhenatherum* bildete in der 3. Vegetationsperiode Blattspreiten mit einem etwas niedrigeren SLA, dies reduzierte auch die Differenz der LAR gegenüber *Bromus*: LAR von *Brachypodium*: ca. 20,6 / *Arrhenatherum* ca. 5,7 / *Bromus*: ca. 6,3.

Von den drei untersuchten Arten war bei *Brachypodium* der Anteil der Blattspreiten in allen drei Versuchsjahren mit Abstand am größten, während bei *Arrhenatherum* und *Bromus* die Stängel den größten Anteil an der Sprosstrockenmasse stellten (s. 3.2.1.12).

Die überwiegende Anzahl der bisher publizierten LWR- und LAR-Daten von Süßgrasarten wurde bei Kurzzeitstudien im Gewächshaus gewonnen und ist daher nur eingeschränkt mit den hier ermittelten Werten zu vergleichen (s. 4.1.6). So untersuchten POORTER & REMKES (1990) 11 Süßgrasarten, die in Klimakammern gehalten wurden. Die am schnellsten wachsende Art (*Poa annua*) hatte eine 60 % höhere LAR als die Art mit der geringsten Wachstumsgeschwindigkeit (*Corynephorus canescens*). Zu dieser Differenz trug die spezifische Blattfläche stärker bei als das Blattgewichtsverhältnis. Während die SLA von *Poa* 40 % über der von *Corynephorus* lag, betrug der Unterschied bei der LWR nur 20 %.

An Freilandpflanzen ermittelte Werte fanden sich bei HUOVINEN -HUFSCHEID & KÖRNER (1998), die in einem Schweizer MESOBROMETUM zum Zeitpunkt der maximalen Biomasseentwicklung Ende Mai Proben entnahmen. Für neun Süßgrasarten gaben diese Autoren Daten zur Biomasse und Blattfläche pro Grundfläche an. Das daraus berechnete Blattflächenverhältnis LAR ($LAI [m^2 m^{-2}] / TG [g m^{-2}]$) ist, den Angaben von BOOT & MENSINK (1991) und ELBERSE & BERENDSE (1993) entsprechend, bei relativ schnellwachsenden Arten wie *Dactylis glomerata* größer als bei langsamwachsenden Halbtrockenrasenarten wie *Bromus erectus*.

Die LAR- und LWR-Werte aus der aktuellen Studie waren sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* deutlich niedriger als die Angaben anderer Autoren – wobei in Tab. 48 Werte für weitere schnell- und langsamwachsende Arten herangezogen wurden.

Bei *Arrhenatherum* trug wahrscheinlich der relativ späte Schnittzeitpunkt, bei dem ein Teil der Blätter bereits seneszent war, zu den niedrigen Werten bei. Auch im Fall von *Bromus* wurden die LWR- und LAR-Werte vermutlich etwas unterschätzt, da in der aktuellen Studie etwa 35 % der Blattfläche dieser Art unter der Schnitthöhe von 7 cm lagen (s. 3.2.1.10.4). Eine Berücksichtigung dieser erst bei der Schlussernte erfassten Höhenstufe führte aber aufgrund der großen Mengen an Streu bei allen drei Arten zu einer Abnahme der Werte (nicht dargestellt).

HUOVINEN-HUFSCHEID & KÖRNER (1998) ermittelten bei der Ernte von Probeflächen in einem Halbtrockenrasen die oberirdische Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) und den Blattflächen-

Tab. 48: bei verschiedenen Süßgrasarten ermittelte Blattflächen- (LAR) und Blattgewichtsverhältnisse (LWR)

Art	LAR (mm ² mg ⁻¹)	LWR (mg mg ⁻¹)	Wuchsbedingungen	Quelle
<u>schnellwachsende Arten:</u>				
<i>Arrhenatherum elatius</i>	ca. 4,4 / 5,7	ca. 0,1 / 0,2	Kontrollkulturen 2. / 3. Versuchsjahr	diese Studie
<i>Dactylis glomerata</i>	ca. 31,6	n.b.	Freiland, Halbtrockenrasen, Schnitt Ende Mai an der Bodenoberfläche	HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998)
	ca. 22,4	ca. 0,5	Klimakammer, wenige Wochen alt	POORTER & REMKES (1990)
<i>Festuca pratensis</i>	ca. 21,9	n.b.	Freiland, Halbtrockenrasen, Schnitt Ende Mai an der Bodenoberfläche	HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998)
<i>Holcus lanatus</i>	ca. 19,4	ca. 0,4	Klimakammer, wenige Wochen alt	POORTER & REMKES (1990)
	ca. 20,0	ca. 0,4	Gewächshaus, 10 Wochen alt	BOOT & MENSINK 1991
<u>langsamwachsende Arten:</u>				
<i>Bromus erectus</i>	ca. 2,5 / 6,3	ca. 0,2 / 0,4	Kontrollkulturen 2. / 3. Versuchsjahr	diese Studie
	ca. 13,0	n.b.	Freiland, Halbtrockenrasen, Schnitt Ende Mai an der Bodenoberfläche	HUOVINEN-HUFSCHMID & KÖRNER (1998)
<i>Brachypodium pinnatum</i>	ca. 12,0 / 20,6	ca. 0,4 / 0,8	Kontrollkulturen 2. / 3. Versuchsjahr	diese Studie
	ca. 19,8	ca. 0,5	Klimakammer, wenige Wochen alt	POORTER & REMKES (1990)
<i>Festuca ovina</i>	ca. 10,2	ca. 0,5	Gewächshaus, 10 Wochen alt	BOOT & MENSINK (1991)
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ca. 10,2	ca. 0,5	Gewächshaus, 10 Wochen alt	BOOT & MENSINK (1991)

index einer großen Zahl an Arten. Die daraus berechneten LAR-Werte (LAI/TG) lagen deutlich über denen von *Arrhenatherum* und *Bromus* in der aktuellen Studie.

Dagegen deckten sich die Werte von *Brachypodium* eher mit den Angaben anderer Autoren. Bei dieser Art spiegelt sich der hohe Anteil der Blätter am Sprossaufbau in einem hohen Blattgewichtsverhältnis wieder, zugleich ist jedoch auch das Blattflächenverhältnis relativ groß, liegt deutlich über den Werten anderer langsamwachsender Arten. Verursacht wird dies v.a. durch im Vergleich zu anderen Halbtrockenrasenarten etwas geringeren Investitionen in die Blattspreiten. So lag die SLA von *Brachypodium* in der vorliegenden Studie mit 25 bis 30 mm² mg⁻¹ TG (s. 3.2.1.9) zwischen *Bromus* (15 bis 20) und *Arrhenatherum* (30 bis 40 mm² mg⁻¹) (die Bedeutung der spezifischen Blattfläche

wurde bereits in Kap. 4.1.6 diskutiert).

4.1.9.1 Effekte einer erhöhten Stickstoffverfügbarkeit auf LWR und LAR

Bisher liegen keine Beobachtungen zu den Wirkungen einer veränderten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung auf die Parameter Blattgewichts- und Blattflächenverhältnis vor. Für eine vergleichende Bewertung der aktuellen Ergebnisse können jedoch experimentelle Studien herangezogen werden, in denen das Angebot anderer Stickstoffverbindungen oder einer Kombination von Nährstoffen variiert wurde.

BOOT & MENSINK (1991) untersuchten in einem Gewächshausexperiment die Reaktionen von fünf Süßgrasarten aus Habitaten mit unterschiedlicher Stickstoffverfügbarkeit auf ein um das 50-fache variiertes Angebot von NH_4NO_3 . Nach 10 Wochen war bei allen Arten, unabhängig davon ob es sich um schnell- oder langsamwachsende Arten handelte, unter einem erhöhten Stickstoffangebot das Blattgewichtsverhältnis zwischen 12 und 15 % und das Blattflächenverhältnis zwischen 7 und 24 % erhöht, d.h. alle Arten steigerten unter einem erhöhten Stickstoffangebot die Investitionen in die Blattspreiten stärker als die in die Biomasse des gesamten Sprosses.

Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch ELBERSE & BERENDSE (1993), die ebenfalls im Gewächshaus über 16 Wochen acht verschiedene Süßgrasarten untersuchten, darunter neben langsamwachsenden Arten wie *Festuca ovina* auch *Arrhenatherum elatius*. Alle Arten verlagerten unter einem erhöhten Nährstoffangebot einen signifikant höheren Anteil an Trockenmasse in die Blattspreiten.

In einer Kurzzeitstudie unter Gewächshausbedingungen von POORTER et al. (1995) mit *Holcus lanatus* als schnellwachsender und *Deschampsia flexuosa* als langsamwachsender Art veränderten sich fast alle Wuchsparameter unter einem veränderten Stickstoffangebot bei beiden Arten in ähnlicher Weise. So wuchs *Holcus* auch bei einem eingeschränkten Stickstoffangebot schneller als *Deschampsia*, waren LAR wie SLA bei *Holcus* höher, LWR kleiner. Allein bei der Nettoassimilationsrate (NAR, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) zeigten sich deutliche Unterschiede in der Reaktion der Arten: während *Holcus* die NAR bei einem niedrigen Stickstoffangebot um ca. 40 % reduzierte, waren es bei *Deschampsia* nur etwa 20 %. Unter einem hohen Stickstoffangebot wies damit *Holcus* eine höhere NAR auf, bei einer niedrigen Versorgung war dies *Deschampsia*. Dies deckt sich auch mit der allgemeinen Beobachtung, dass typische Arten nährstoffreicher Standorte i.d.R. stärker auf eine veränderte Nährstoffversorgung reagieren als Arten nährstoffarmer Standorte (CHAPIN 1980, TAUB 2002), was sich auch mit den differierenden Reaktionen von *Arrhenatherum* und *Bromus* in der aktuellen Studie deckt (s. 4.1.1). Dass auch *Brachypodium* als langsamwachsende Art sehr stark auf ein erhöhtes Stickstoffangebot reagieren kann, hängt sicherlich mit dessen Fähigkeit zusammen, eine sehr große Blattfläche zu bilden (s. 4.1.7).

Auch in einer Kurzzeitstudie von TAUB (2002) mit 17 C_3 -Süßgrasarten, bei der die LWR unter einer erhöhten Stickstoffverfügbarkeit durchschnittlich um 37 % zunahm, waren die artspezifischen Unterschiede in der Wachstumsstimulation in erster Linie auf Differenzen in der Gewichtszunahme pro Blattfläche zurückzuführen (URL „unit leaf rate“, synonym zu NAR) und weniger auf die Veränderungen von LWR oder SLA unter Stickstoffdüngung.

4.1.9.2 Effekte eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf LAR, LWR und die prozentuale Zusammensetzung der Sprosstrockenmasse

Anders als in den genannten Kurzzeitstudien wurden in der hier vorgestellten Untersuchung LAR und LWR durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot i.d.R. kleiner. So nahm bei *Arrhenatherum* die LAR bereits im 1. Versuchsjahr unter NH_4^+ -Gaben leicht ab, im zweiten und dritten Versuchsjahr wurden sowohl die LAR als auch die LWR um etwa 1/3 reduziert, zunächst nur durch NH_4^+ -Gaben, im letzten Versuchsjahr auch unter NH_3 -Exposition.

Die Reaktionen der beiden Halbtrockenrasenarten waren im Gegensatz zu *Arrhenatherum* von deutlichen Veränderungen während der Expositionszeit geprägt. So führte bei *Brachypodium* im 2. Versuchsjahr die NH_3 -Exposition in niedriger Konzentration zunächst zu einem Anstieg von LAR und LWR um etwa 10 %, höhere Angebote, besonders in der Kombination $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ bewirkten jedoch eine Abnahme der LAR um etwa 40 % und der LWR um etwa 30 %. Im dritten Versuchsjahr traten ausschließlich negative Effekte der NH_3 -Exposition auf, LAR und LWR nahmen signifikant um 20 % ab.

Deutliche Steigerungen durch beide NH_y -Formen traten jedoch im 2. Versuchsjahr bei *Bromus* auf, wo die LAR um etwa 50 % und die LWR um etwa 30 % zunahm. Die unterschiedlichen Steigerungsraten können auf die um etwa 15 % erhöhte SLA zurückgeführt werden. Im 3. Versuchsjahr traten jedoch auch bei *Bromus* Reduktionen auf - unter NH_3 -Exposition verringerten sich LAR und LWR jeweils um ca. 15 % (s. 3.2.1.9).

Die getrennte Erfassung verschiedener Sprosskompartimente bei den jährlichen Ernten zeigte, dass die häufige Verkleinerung des Anteils der grünen Blattspreiten verbunden war mit einer verstärkten Allokation in die Stängel, deren Anteil vergrößerte sich unter einem erhöhten NH_y -Angebot meist. Am ausgeprägtesten waren diese Veränderungen im 2. und 3. Versuchsjahr bei *Brachypodium*. In beiden Jahren wuchs der Stängelanteil um ca. 10 Prozentpunkte, im 3. Versuchsjahr auch der Anteil der seneszenten Blätter (+ 10 %), während der Anteil der grünen Blattspreiten um ca. 5 bzw. 20 Prozentpunkte abnahm (s. 3.2.1.12). Die grünen Blattspreiten blieben jedoch bei *Brachypodium* die mit Abstand größte Einzelcharge, in den Kontrollkulturen stellten sie ca. 80 % der Sprosstrockenmasse, ca. 15 % waren seneszente Blätter und nur ca. 5 % Stängel (Daten für den Erntezeitpunkt im 3. Versuchsjahr).

Der Anteil seneszenter Blätter bei *Brachypodium* in der aktuellen Studie deckt sich gut mit Werten von BOBBINK et al. 1989 (s. 4.1.1), die in holländische n Halbtrockenrasen ermittelt wurden. Im August waren dort etwa 10 – 20 % der im selben Jahr gebildeten Sprossbiomasse von *Brachypodium* abgestorben. Im Gegensatz zu den hier untersuchten Modellkulturen von *Brachypodium* im 3. Versuchsjahr nahm auf keiner der von BOBBINK et al. (1989) mit Stickstoff gedüngten Versuchsfelder der Anteil der seneszenten Sprosstrockenmasse zu.

Die Zunahme des prozentualen Anteils seneszenter Blätter bei *Brachypodium* könnte eine Folge der

starken Förderung des Blattflächenwachstums sein (s. 3.2.1.9), mit zunehmenden $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot verringerte sich bei *Brachypodium* jedoch auch die Zahl der Blätter, die eine überdurchschnittliche Lebensdauer erreichten, das Durchschnittsalter blieb aber unverändert (s.3.2.1.6).

Eine Zunahme des Trockengewichtes toter Sprosse um das 9-fache, während das gesamte Spross-trockengewicht nur um etwa das 1,5-fache wuchs, beobachtete VAN DER EERDEN (1992) in einer experimentellen Studie mit Pflanzen von *Antennaria dioica*, die 10 Monate lang in Open-top-Kammern NH_3 -Konzentrationen von bis zu $100 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt waren (s. 4.1.5). Ob die starke Zunahme der abgestorbenen Sprosse durch direkte toxische Effekte von NH_3 oder aufgrund eines beschleunigten Wachstums, verfrühter Seneszenz und damit erhöhter Umsatzraten verursacht wurde, konnte VAN DER EERDEN (1992) in seiner Studie nicht eingrenzen.

Auch bei *Arrhenatherum* wuchs der Anteil der Stängel bei einem verbesserten NH_y -Angebot in der 2. und 3. Vegetationsperiode an, jedoch geringer als bei *Brachypodium*. Schon in den Kontrollkulturen betrug der Stängelanteil bei *Arrhenatherum* etwa 50 %, der der seneszenten Blätter ca. 30 %, die grünen Blattspreiten erreichten ca. 20 % (3. Versuchsjahr).

Bromus zeigte von allen drei Arten die größte Kontinuität der Gewichtsanteile. Nach den geringen Veränderungen zugunsten der Blattspreiten in der zweiten Vegetationsperiode waren im 3. Versuchsjahr keine Verschiebungen der prozentualen Anteile zu beobachten. Bei *Bromus* waren die Chargen „grüne Blattspreiten“ und „Stängel“ mit ca. 40 % etwa gleich groß, die seneszenten Blätter erreichten etwa 20 %.

Damit führte in der aktuellen Studie ein erhöhtes NH_y -Angebot in erster Linie zu einer Zunahme des Stängelanteils, während sich die Anteile der anderen Kompartimente eher verkleinerten.

Die Veränderungen der prozentualen Zusammensetzung der Biomasse von fünf Arten, darunter *Arrhenatherum elatius*, unter erhöhter Stickstoffversorgung untersuchten ARP et al. (1998) in einer neunmonatigen Gewächshausstudie. Bei *Arrhenatherum* wurde der relative Anteil der seneszenten Blätter durch die Stickstoffgaben reduziert, während derjenige der grünen Blattspreiten und der Blüten zunahm. Der Anteil der Stängel blieb im Gegensatz zur aktuellen Studie dagegen unverändert.

Eine deutliche Zunahme der Allokation in die Stängel mit steigendem Nährstoffangebot beobachteten dagegen SCHLÄPFER & RYSER (1996), die im Sommer die Zusammensetzung der Gesamtbiomasse von *Arrhenatherum*- und *Bromus*-Pflanzen analysierten. Diese waren im Herbst des Vorjahres experimentell in Bereiche eines Halbtrockenrasens mit unterschiedlicher Nährstoffversorgung eingebracht worden. Bei *Bromus* stieg der Anteil der Stängeln von etwa 30 % am nährstoffarmen Standort auf etwa 45 % unter besserem Nährstoffangebot. *Arrhenatherum* hatte unter Nährstoffmangel einen Stängelanteil von etwa 50 % und steigerte diesen noch auf ca. 60 %. Dagegen veränderte sich der Anteil der Blattspreiten bei diesen Freilandpflanzen kaum, der prozentuale Zuwachs der Stängel fand allein zu Lasten der unterirdischen Biomasse statt (s. 4.1.10).

4.1.9.3 Mögliche Ursachen für die Veränderungen von LAR, LWR und der prozentualen Anteile

Als wichtigster Faktor müssen die Anpassungsleistungen der untersuchten Pflanzen an die mit dem Alter der Modellkulturen und dem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zunehmende Dichte der Bestände und die damit verbundene Selbstbeschattung angesehen werden (s. 4.1.1 und 4.1.8).

Bei den Studien im Gewächshaus wurden meist nur wenige Pflanzen pro Topf über einen kurzen Zeitraum gehalten. So wuchsen bei ARP et al. (1998) über maximal neun Monate nur drei Pflanzen pro 8 l-Topf. Die Differenzen zur hier vorgestellten Untersuchung sind daher vermutlich v.a. auf Unterschiede der intraspezifischen Konkurrenz zurückzuführen.

Im Gegensatz dazu waren die Pflanzen in den mehrjährigen Kulturen der aktuellen Untersuchung gezwungen, sich den durch das erhöhte $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot veränderten Wuchsbedingungen im Bestand anzupassen - durch ein verstärktes Höhenwachstum (s. 3.2.1.2) und einer teilweisen Höhenverlagerung der Blattfläche (s. 3.2.1.10.3). Beides ist nur möglich, wenn zur Erhöhung ihrer Stabilität mehr Biomasse in die Stängel investiert wird (s. 4.1.8). Damit wurde das Wachstum des gesamten Sprosses durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot proportional stärker gefördert als das der Blätter.

Die unterschiedliche Entwicklung der Reaktionen bei den drei Arten im Verlauf des Experimentes deutet auf artspezifische Schwellenwerte der Bestandesdichte hin, bei deren Überschreiten die Pflanzen verstärkt in die Bildung von Stängeln investieren müssen, da durch eine weitere bevorzugte Förderung des Blattwachstums die Bestände sonst zu dicht würden (s. 4.1.8). Besonders auffällig waren hierbei die Reaktionen von *Brachypodium* im 2. Versuchsjahr. Vergleicht man die Veränderungen von LAR und LWR mit der durchschnittlichen Anzahl der Triebe pro Pflanze als Maß für die Bestandesdichte (s. 3.2.1.3), so zeigt sich, dass unter schwacher NH_3 -Exposition zunächst die Zunahme der Triebdichte um etwa 25 % mit der Steigerung von LAR und LWR um jeweils etwa 10 % korrespondierte. Eine weitere Erhöhung der NH_3 -Konzentrationen führte zu einer fortgesetzten Zunahme der Triebanzahl um weitere ca. 25%, nunmehr nahmen LAR und LWR jedoch um ca. 40 bzw. 30 % ab. Dies deutet darauf hin, dass bei *Brachypodium* oberhalb einer Triebdichte von etwa 18 Trieben pro Pflanze (entspricht etwa 3500 Trieben m^{-2}) ein Schwellenwert erreicht ist, der zu einem veränderten Allokationsverhalten führt (der Maximalwert lag mit ca. 4900 Trieben m^{-2} noch deutlich höher, s. 4.1.4). Für die beiden anderen Arten lässt sich ein ähnlicher Wert nicht eingrenzen, da bei *Arrhenatherum* schon ab Beginn des Experimentes bei LAR und LWR negative Behandlungseffekte auftraten und für *Bromus* wie für die anderen Arten aus dem letzten Versuchsjahr keine Daten für die Triebdichte vorlagen (s. 2.6.1.1.1). Zu vermuten ist jedoch, dass auch der deutliche Wechsel bei *Bromus* von den LAR- und LWR-Steigerungen im zweiten Versuchsjahr zu den Reduktionen in der dritten Vegetationsperiode auf eine zunehmende Bestandesdichte zurückzuführen ist.

4.1.9.4 Einflüsse der Entwicklungsgeschwindigkeit auf LAR und LWR

In den ersten beiden Versuchsjahren führte ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* v.a. in der Elongationsphase zu einer Entwicklungsbeschleunigung (s. 3.2.1.1 und 4.1.2). Die Verschiebungen bei LAR und LWR könnten somit weniger durch Veränderungen des

Sprossaufbau oder der Morphologie der Blattspreiten verursacht worden sein, sondern gingen vielmehr auf eine zeitlich vorgezogene Seneszenz der Blattspreiten zurück. RYSER & LAMBERS (1995) begegnetem dem Problem der mit dem Nährstoffangebot variierenden Entwicklungsgeschwindigkeit, in dem sie in einem Kurzzeitversuch mit *Brachypodium* und *Dactylis glomerata* die Pflanzen, die unterschiedliche Nährstoffgaben erhielten, nicht zum selben Zeitpunkt, sondern im gleichen Entwicklungsstadium ernteten.

Sollte ein Zusammenhang zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit und den Blattparametern bestehen, müsste jedoch zu erwarten sein, dass der Anteil seneszenten Blätter an der oberirdischen Biomasse ebenfalls ansteigt. Der prozentuale Anteil der seneszenten Blätter wurde zusammen mit anderen, getrennt erfassten Chargen (zum Erntezeitpunkt grüne Blattspreiten, Stängel, Rispen) bei den jährlichen Ernten ermittelt (s.o.). Auf diese Weise ließen sich mögliche Effekte auf die verschiedenen Organe besser differenzieren. Vergleicht man die Behandlungseffekte auf LAR und LWR, auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und den prozentualen Anteil seneszenten Blätter, zeigt sich jedoch bei keiner Art in keinem der drei Versuchsjahre ein derartiger Zusammenhang (s. Tab. 49). Bei *Arrhenatherum* führte ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zwar in allen drei Vegetationsperioden zu einer Verkleinerung der Blattparameter LAR und LWR, auch wurde die Entwicklungsgeschwindigkeit im ersten und zweiten Versuchsjahr gefördert, der prozentuale Anteil seneszenten Blätter blieb jedoch gleich oder nahm sogar etwas ab. Auch bei den beiden Halbtrockenrasenarten blieb der Anteil seneszenten Blätter meist unverändert oder er ging leicht zurück, lediglich bei *Brachypodium* im dritten Versuchsjahr traten zugleich negative Effekte auf die Blattparameter und eine Zunahme des Anteils seneszenten Blätter auf, jedoch war die Entwicklungsgeschwindigkeit zu diesem Zeitpunkt unbeeinflusst.

Tab. 49: Vergleich der Behandlungseffekte auf LAR und LWR, auf Entwicklungsgeschwindigkeit und den prozentualen Anteil seneszenten Blätter (oberhalb 7 cm Schnitthöhe)

	1. Versuchsjahr			2. Versuchsjahr			3. Versuchsjahr		
	BP	EG	Sen.BI.	BP	EG	Sen.BI.	BP	EG	Sen.BI.
<i>Arrhenatherum</i>	-	+	=	-	+	- 5	-	=	- 5
<i>Bromus</i>	=	=	=	+	=	- 5	-	-/=	=
<i>Brachypodium</i>	=	+	=	+/-	+	- 5	-	=	+ 10

BP: Blattparameter LAR und LWR, EG: Entwicklungsgeschwindigkeit, Sen.BI.: Veränderungen des prozentualer Anteils seneszenten Blätter (ca., in Prozentpunkten)

4.1.10 Wurzeltrockengewicht, Wurzel/Sprossverhältnis

Typische Magerrasenpflanzen besitzen in Anpassung an die oft eingeschränkte Wasserverfügbarkeit und den Nährstoffmangel an ihren Standorten meist ein sehr ausgedehntes Wurzelwerk, dessen Gewicht das der Sprossbiomasse deutlich übertrifft (ELLENBERG 1996). In Pflanzengesellschaften an

nährstoffarmen Standorten spielen Gräser häufig eine dominierende Rolle, da sie meist über ein sehr feinverzweigtes Wurzelwerk verfügen, mit dem sie Nährstoffe sehr effektiv aufnehmen können (DIETL 1983).

Untersuchungen von PILAT (1969, zit. in ELLENBERG 1996) zur unterirdischen Biomasse verschiedener Grünlandgesellschaften bei Prag zeigten, dass der unterirdische jährliche Biomassezuwachs in einem Halbtrockenrasen (hier: MESOBROMETUM STIPETOSUM) fast dreimal so groß sein kann wie der in einer Glatthaferwiese (hier: ARRHENATHERETUM ALOPECURETOSUM). ELLENBERG (1996) nahm daher an, dass die Produktivität von Magerrasen kaum geringer sei als die von Düngewiesen oder Wäldern an gleichen Standorten, die Magerrasenpflanzen jedoch den Großteil ihrer Assimilate in den Boden verlagern würden.

In der aktuellen Studie betrug der Anteil der unterirdischen Biomasse an der Gesamttrockenmasse zum Zeitpunkt der Schlussernte in den Kontrollen etwa 60 % bei *Arrhenatherum* und *Bromus* sowie etwa 50 % bei *Brachypodium* (s. 3.2.1.15, Abb. 72).

Da Nährstoffe, vor allem der Minimalfaktor Stickstoff, überwiegend in der Phytomasse gebunden sind und durch Abbauprozesse frei werden, ist das Wurzelwerk in vielen Pflanzengesellschaften besonders nahe der Bodenoberfläche sehr dicht. MARTI (1994) fand bei Untersuchungen in zwei Schweizer Halbtrockenrasen etwa $\frac{3}{4}$ der gesamten Wurzelbiomasse in den obersten 5 cm, in einer Tiefe von mehr als 15 cm befanden sich dagegen weniger als 5 %. Eine ähnliche Verteilung ermittelten SCHULZE & MUES (1961) in einer Glatthaferwiese (ARRHENATHERETUM), wo sich ebenfalls etwa 75 % in einer Bodentiefe zwischen 0 und 6 cm befanden, unterhalb von 30 bis 42 cm waren weniger als 5 %.

Da Untersuchungen des Wurzelsystems im Vergleich zu den oberirdischen Organen einer Pflanze schwieriger durchzuführen sind, stehen weniger Literaturangaben zur Verfügung, deren Vergleichbarkeit wird zudem häufig durch Unterschiede bei den verwendeten Methoden eingeschränkt (NORBY & JACKSON 2000).

4.1.10.1 Vergleich der unterirdischen Biomasse in den Modellkulturen mit Daten aus Freilandflächen

Stellt man die in der aktuellen Studie ermittelten Wurzelbiomassen neben die Angaben anderer Autoren für verschiedene Freilandflächen (s. Tab. 50), so zeigt sich, dass die in der aktuellen Studie ermittelten Werte meist deutlich niedriger waren, sowohl im Falle des von *Arrhenatherum* dominierten Wirtschaftsgrünlands als auch bei den durch *Bromus* oder *Brachypodium* geprägten Halbtrockenrasen.

Damit zeigte die Sprosstrockenmasse der Modellkulturen eine bessere Übereinstimmung mit im Freiland gewonnenen Vergleichswerten (s. 4.1.1) als die unterirdische Biomasse. Dass die oberirdische Biomasse der Situation am Freilandstandort nahe kam (s. 4.1.1, Tab. 35), spricht jedoch gegen eine starke Wachstumsbegrenzung infolge der Einschränkung des durchwurzelbaren Raumes. Dieser war mit etwa 18 l Topf¹ (s. 2.3.3) relativ groß.

Tab. 50: Übersicht: Vergleich der unterirdischen Biomasse (Trockengewicht) der Arten bzw. relevanter Pflanzengesellschaften mit Ergebnissen der Schlussernte dieser Studie (Behandlungsvarianten ohne ein erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot)

Art/Pflanzengesellschaft	unterirdische Biomasse g m ⁻² (TG)	Wurzel/Spross-Verhältnis	Wuchsort/Wuchsbedingungen	Quelle
<i>Arrhenatherum</i>	551,2 (± 110,3)	1,61 (± 0,51)	Kontrollen ohne erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot	diese Studie
ARRHENATHERETUM ALOPECURETOSUM	677 - 1050	1,5 - 6,0 (Juli/August: 1,5)	bei Prag, jahreszeitliche Schwankungen	PILAT (1969, zit. in ELLENBERG 1996)
<i>Arrhenatheretum</i>	1640	6,7	ungedüngt, zum Zeitpunkt des 2. Schnitts im September	SCHULZE & MUES (1961)
<i>Arrhenatherum</i> -dominiertes Grünland	1660	k.A.	Polen	COUPLAND (1979)
<i>Arrhenatheretum</i>	2000	11,2	ungedüngt, zum Zeitpunkt des 1. Schnitts im Juni	SCHULZE & MUES (1961)
Gemäßigtes Grassland, frisch	k.A.	1,5	Niederlande	WERGER (1983 b)
MESOBROMETUM ERECTI	470 (± 9)	3,6	Schutzgebiet Wrakelberg, Niederlande, Oktober	BOBBINK (1991)
<i>Brachypodium</i>	579,6 (± 96,5)	1,50 (± 0,28)	Kontrollen ohne erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot	diese Studie
MESOBROMETUM ERECTI	714 (± 42)	2,7	Schutzgebiet Gerendal, Niederlande, Oktober	BOBBINK (1991)
<i>Brachypodium</i>	1800 ¹	4,00	Freiland, 20.7.77	WERNER (1983)
<i>Brachypodium</i> -dominiertes Grünland	3200	3,40	Polen	COUPLAND (1979)
<i>Bromus</i>	611,6 (± 111,9)	1,59 (± 0,29)	Kontrollen ohne erhöhtes NH₃/NH₄⁺-Angebot	diese Studie
MESOBROMETUM	638 ± 243	1,83	Schweiz, gering gedüngt, Juli	MARTI (1994)
MESOBROMETUM	730 (± 70)	2,60	Halbtrockenrasen / Gewächshaus ²	STÖCKLIN et al. (1998)
MESOBROMETUM	1259 ± 294	3,07	Schweiz, nährstoffarm, Juli	MARTI (1994)
MESOBROMETUM STIPETOSUM	1582 - 2592	4,0 – 19,0 (Juli/August: 7)	bei Prag, jahreszeitliche Schwankungen	PILAT (1969, zit. in ELLENBERG 1996)
<i>Bromus</i> in Halbtrockenrasen	1591 (davon 694 Feinwurzeln)	1,26	bei Göttingen, Sommer	WAGNER (1972, zit. in ELLENBERG 1996)
Gemäßigtes Grassland, trocken	k.A.	3,0 - 6,0	Niederlande	WERGER (1983 b)
1: davon 1 kg Feinwurzeln und 0,2 kg Rhizome, k.A.: keine Angaben, 2: Monolithe in Halbtrockenrasen entnommen, 2 Jahre in Töpfen im Gewächshaus gehalten, nicht gedüngte Variante, Ernte im Oktober				

Die Ursachen für die Diskrepanzen bei der Wurzelbiomasse sind wahrscheinlich zumindest teilweise methodischer Natur, besonders der Erfassungsgrad der Fein(st)wurzeln spielt hierbei eine wichtige Rolle. So nutzte WAGNER (1972 zit. in ELLENBERG 1996) für die Bestimmung der Wurzelbiomasse von *Bromus* ein sehr aufwendiges Verfahren, bei dem durch die Nutzung von Absetzbecken, Überlaufrohren und sehr feinen Sieben etwa 80 % der Feinwurzelfraktion erfasst werden konnte. Untersuchungen in einem Halbtrockenrasen bei Göttingen zeigten, dass zwischen 40 und 50 % der unterirdischen Biomasse von *Bromus* aus diesen meist nur relativ kurzlebigen Feinwurzeln bestehen. Ähnliche Größenordnungen gelten auch für *Brachypodium* und andere Halbtrockenrasenarten (ELLENBERG 1996). Auch WERNER (1983) nutzte bei seinen Untersuchungen der unterirdischen Biomasse das Verfahren von WAGNER und fand bei *Brachypodium* ebenfalls einen Anteil von über 50 % Feinwurzeln.

Es muss davon ausgegangen werden, dass mit dem in der aktuellen Studie aus technischen Gründen notwendigen relativ einfachen Verfahren bei der Bestimmung der unterirdischen Biomasse ein Großteil der Feinwurzeln nicht erfasst wurde. Dies würde einen Teil der Differenz zwischen den in der aktuellen Studie bei allen drei Arten ermittelten relativ niedrigen Wurzelbiomassen und den Ergebnissen von WAGNER (1972) und WERNER (1983) erklären.

STÖCKLIN et al. (1998), bei denen sich keine näheren Angaben zur Bestimmungsmethode fanden und die vermutlich ebenfalls ein weniger aufwendiges Verfahren nutzten, ermittelten in intakten Bodenmonolithen, die in Halbtrockenrasen entnommen und zwei Jahre im Gewächshaus gehalten wurden, mit $730 \text{ g m}^{-2} (\pm 70)$ eine unterirdische Biomasse, die nur relativ wenig über den aktuellen Durchschnittswerten in den Kontrollkulturen von *Bromus* und *Brachypodium* lag (s. Tab. 50). MARTI (1994), der für die Bestimmung der Wurzeltrockenmasse in zwei von ihm untersuchten Halbtrockenrasen eine ähnliche Methode wie in der aktuellen Studie nutzte, betonte, dass es sich aufgrund des geringen Erfassungsgrades der Feinwurzeln um Minimalwerte handeln würde. In einer schwach gedüngten und einmal jährlich gemähten Fläche ermittelte er mit $638 \text{ g m}^{-2} (\pm 243)$ ebenfalls eine ähnliche unterirdische Biomasse wie in den Kontrollkulturen von *Bromus* und *Brachypodium*.

Ein weiteres methodisches Problem für eine möglichst realistische Beurteilung der Wurzelbiomasse lag hier wie bei der oberirdischen Biomasse in der fehlenden zeitlichen Auflösung der Ergebnisse. Die Ermittlung der Biomasse zu einem Zeitpunkt liefert nur eine Momentaufnahme und lässt keine Aussagen über mögliche jahreszeitliche Schwankungen, Minima und Maxima zu. So stellte WERNER (1983) bei sieben über das Jahr verteilten Biomasseernten in einem *Brachypodium*-Bestand im südlichen Niedersachsen einen zweigipfeligen Verlauf der unterirdischen Biomasse fest. Am Freilandstandort folgte auf ein langanhaltendes Maximum von Mai bis Juli das Jahresminimum im September und ein zweites Maximum im November. BOBBINK et al. (1989), die in zwei niederländischen Halbtrockenrasen die Entwicklung der unterirdischen Biomasse von April bis November verfolgten, ermittelten Maxima im Frühjahr und Herbst, während der Sommermonate nahm die Wurzelbiomasse dagegen meist ab. Auch SPEIDEL & WEIß (1972) fanden bei Untersuchungen zur ober- und unterirdischen Stoffproduktion einer Goldhaferwiese im Solling das Jahresminimum der unterirdischen Biomasse im Frühsommer, zur Zeit des größten oberirdischen Zuwachses. Danach nahm die unterirdi-

sche Biomasse wieder allmählich zu bis zu einem Maximum, dass meist im Spätherbst oder sehr zeitigen Frühjahr erreicht wurde. Einen ähnlichen Verlauf beobachteten auch PARSONS & ROBSON (1981), die in einem Bestand von *Lolium perenne* die Verlagerung von Kohlenhydraten in die Wurzeln mittels ¹⁴C-markierter Assimilate verfolgten. Einer geringen Allokation im Winter folgte ein deutlicher Anstieg im zeitigen Frühjahr. Mit Beginn der Stängelongation und dem Übergang in die reproduktive Phase verringerte sich die Allokation in die Wurzeln jedoch sehr stark und nahm erst im Herbst wieder zu.

In der aktuellen Studie entsprach der Zeitpunkt der jährlichen Ernte der oberirdischen Biomasse den Nutzungsverhältnissen einer einschürigen Grünlandgesellschaft an einem nährstoffarmen Standort. Hierdurch wurde die Maximalentwicklung der Halbtrockenrasenarten erfasst. Es kann davon ausgegangen werden, dass die zu diesem Zeitpunkt vorhandene Wurzelbiomasse dagegen nicht dem Maximum der drei Arten entsprach, was zusätzlich zu den relativ niedrigen Werten beigetragen haben kann.

Wie die oberirdischen haben auch die unterirdischen Organe eine begrenzte Lebenszeit, sodass auch innerhalb eines Wurzelsystems ein ständiger Austausch stattfindet, der Seneszenz, Tod, Abbau und Neubildung von Wurzeln einschließt (LANGER 1979). Untersuchungen an Graswurzeln ermittelten eine funktionelle Lebenszeit von etwa fünf Monaten. Die Umsatzraten sind aufgrund des höheren Gehaltes an Lignin und anderen Hemmstoffen niedriger als etwa bei Blattspreiten (KLEPPER 1991). Innerhalb des Wurzelsystems haben die Feinwurzeln die höchsten Umsatzraten (BOOT 1989). Da trotz der insgesamt niedrigeren Umsatzraten die in die unterirdischen Organe verlagerte Kohlenhydratmenge meist deutlich größer ist als die daraus gebildete Biomasse, liegt der Schluss nahe, dass Verluste durch Atmung, Abgabe von Exudaten oder Herbivorie bei Wurzeln größer sind als bei oberirdischen Organen (FITTER 1991 a).

Aufgrund des bei den Wurzeln von ausdauernden Gräsern weitgehend fehlenden sekundären Wachstums, wodurch alte, nicht mehr funktionstüchtige Wurzelteile oder Speichergewebe selten sind, besteht bei ihnen ein engerer Zusammenhang zwischen dem Trockengewicht und der potentiellen Aufnahmefähigkeit als bei Dikotylen (KLEPPER 1991). Die Heterogenität des Bodens als natürliches Wurzelmedium kann die Effektivität der Wurzeln jedoch stark einschränken. So schätzten ROBINSON et al. (1991 zit. in GARNIER & FREIJSEN 1994), dass der für eine Nährstoffaufnahme notwendige direkte Kontakt mit der Bodenlösung häufig nur bei 10 % der Wurzeloberfläche tatsächlich gegeben ist. Diese geringe Effektivität würde somit die Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln deutlich begrenzen. Reine Wurzelbiomassedaten, wie sie in der aktuellen Studie erhoben wurden, lassen noch keine Rückschlüsse zu, wie viel davon auch tatsächlich zur Nährstoffaufnahme nutzbar ist.

Die Wurzeln schnellwachsender Arten sind ähnlich wie die Blattspreiten (s. 4.1.6) durch eine relativ geringere Gewebedichte gekennzeichnet, damit verbunden haben sie eine kürzere Lebenszeit und werden häufig schneller abgebaut als die Wurzeln langsamwachsender Arten (s. u., RYSER & LAMBERS 1995, SCHLÄPFER & RYSER 1996, WAHL & RYSER 2000, FRANSEN & DE KROON 2001). Daher ist nicht auszuschließen, dass die Werte für die unterirdische Biomasse von

Arrhenatherum im Vergleich zu *Brachypodium* und *Bromus* eher etwas höher liegen. Bei *Brachypodium* kommt noch hinzu, dass mit den Rhizomen das wichtigste Speicherorgan dieser Art ein Teil der unterirdischen Biomasse ist, während bei *Bromus* die Blattbasen (ELLENBERG 1996) und bei *Arrhenatherum* etwa zu gleichen Teilen der Wurzelstock und die Stoppeln diese Funktion übernehmen (SPEIDEL & WEIß 1972).

4.1.10.2 Das Wurzel/Spross-Verhältnis (RSR)

Spross und Wurzeln einer Pflanze sind voneinander abhängig: der Spross erhält Wasser und Nährstoffe von den Wurzeln, die Wurzeln Kohlenhydrate vom Spross. Die artspezifische Verteilungsrate der von der Pflanze gebildeten Assimilate ist zum großen Teil genetisch fixiert (BROUWER 1962 a, KLEPPER 1991), dies „funktionelle Gleichgewicht“ (BROUWER 1962 b) kann jedoch innerhalb einer bestimmten Schwankungsbreite durch verschiedene Umweltfaktoren wie der Wasserversorgung oder dem Strahlungsangebot verändert werden (TROUGHTON 1977, ENNIK & BAAN HOFMANN 1983, STEINECK 1983, KLEPPER 1991). Der dynamische Ausgleich zwischen Spross und Wurzel wird durch das Zusammenspiel verschiedener Phytohormone gesteuert, v.a. Auxin [IAA] aus dem Spross und Cytokinin aus der Wurzelspitze, aber auch Kohlenhydrate können als Signalmoleküle eine wichtige Rolle spielen (s.u., MARSCHNER 1986, LARCHER 2001, LAMBERS et al. 1998, ROITSCH 1999).

Ein häufig genutzter Parameter für die Verteilungsrate der Biomasse ist das Wurzel/Spross-Verhältnis (root/shoot-ratio RSR). In Zeiträumen ausgeglichenen Wachstums ist das $RSR = 1$, wird der Spross bevorzugt, ist es < 1 , besitzt das Wurzelwachstum Priorität ist es > 1 .

Um sowohl die ober- als auch die unterirdische Biomasse besser in produktive (z.B. Assimilation, Nährstoffaufnahme) und nicht-produktive Pflanzenteile (z.B. Stabilität, Transport, Speicherung) aufteilen zu können, schlug KÖRNER (1994) eine Trennung in mindestens drei Komponenten vor: a. Blätter, b. Feinwurzeln und c. alle weiteren Organe. HUNT & CORNELISSEN (1997) betonten jedoch, dass auch die Zwei-Komponenten-Analyse nach wie vor interessante Ergebnisse liefert und durch die Anzahl vorliegender Studien gute Vergleichsmöglichkeiten bestehen.

Bei einem Wechsel der Standortfaktoren kann sich das RSR relativ schnell ändern, bis ein neuer Konstantwert erreicht ist (WERGER 1983 b). Die Einschränkung eines Wachstumsfaktors führt somit zu einem Anstieg der Allokation von Assimilaten zugunsten der Pflanzenteile, deren Förderung am ehesten zu einer verbesserten Versorgung mit eben diesem Faktor führt (HUNT & LLOYD 1987, LAMBERS et al. 1998). So verlagern Pflanzen bei einer eingeschränkten Verfügbarkeit von Stickstoff, Phosphor oder Wasser mehr in die Wurzeln, während ein niedriges Angebot an photosynthetisch nutzbarer Strahlung zu einer verstärkten Allokation in die Blätter bzw. die Sprossachse führt, die Stärke dieser Reaktion ist jedoch artspezifisch unterschiedlich (TROUGHTON 1960 b, BROUWER 1962 b, CHAPIN 1980, BOOT 1989, BOOT & MENSINK 1991, INGESTAD & AGREN 1991, LAMBERS & POORTER 1992, MARSCHNER et al. 1996, MORGAN et al. 2001).

Beeinflusst wird die Allokation in erster Linie durch Nährstoffe mit einer hohen Beweglichkeit im

Phloem wie Stickstoff und Phosphor, die zwischen Spross und Wurzel verlagert werden, nicht jedoch von Elementen mit einer geringen Mobilität wie Calcium oder Bor. Ein Mangel an diesen führt nicht zu einem verstärkten Wurzelwachstum (MARSCHNER et al. 1996).

Die interne Nährstoff-, insbesondere die Stickstoffkonzentration beeinflusst auch die Photosyntheserate und damit die Fähigkeit des Sprosses, Assimilate zu produzieren (s. 4.1.11). Nur bei einer ausreichenden Nährstoffversorgung ist der Spross in der Lage, einen Großteil dieser Assimilate für das eigene Wachstum zu nutzen (BROUWER et al. 1961 zit. in: KLEPPER 1991, LEVIN et al. 1989, INGESTAD & AGREN 1991, GARNIER 1998).

Bei einem geringen Nährstoffangebot - besonders gilt dies bei Stickstoffmangel - wird die Bildung von Cytokininen in der Wurzelspitze reduziert, mit der Folge, dass weniger in die Blätter exportiert wird. Dies führt zu einer Abschwächung des Blattwachstums, da Cytokinine u.a. die Teilung und das Wachstum der Blattzellen fördern sowie die Photosynthesekapazität erhöhen. Umgekehrt hat wahrscheinlich der Gehalt an Kohlenhydraten, die über das Phloem von den Blättern in die Wurzeln transportiert werden auch eine Signalfunktion für die Wurzeln. Trotz der Abschwächung der Photosynthese kommt es aufgrund des reduzierten Wachstums der Blattzellen zu einer Akkumulation von Photosyntheseprodukten, von denen somit mehr für eine Förderung des Wurzelwachstums zur Verfügung stehen (LAMBERS et al. 1998).

Die Förderung des Wurzelsystems verbessert die Möglichkeiten der Pflanze, größere Bodenbereiche nach Nährstoffen abzusuchen. Durch ein verstärktes Längenwachstum und die vermehrte Bildung von Wurzelhaaren erhöht sich die Oberfläche des Wurzelsystems und damit seine Aufnahmefähigkeit (BOOT 1989). Unter Nährstoffmangel, besonders bei Mangel an Stickstoff, vergrößert sich daher i.d.R. das RSR (BROUWER 1962 b, CHAPIN 1980, ROONEY 1994).

Erhöht sich die Stickstoffverfügbarkeit, verlagert sich der Schwerpunkt der Allokation wieder in die Sprossachse, deren Trockengewicht dann schneller zunimmt als das der Wurzeln, was zu einer Verkleinerung des RSR führt (LEVIN et al. 1989 zit. in ROONEY 1994, KLEPPER 1991). Dann muss u.U. ein umfangreicher Spross von einem relativ kleinen Wurzelsystem mit Wasser und Nährelementen versorgt werden (MARSCHNER 1986). Das Nährstoffangebot ist somit einer der wichtigsten äußeren Faktoren, die das von komplexen Interaktionen geprägte Verhältnis von Wurzel- und Sprosswachstum beeinflussen (TROUGHTON 1977, MARSCHNER 1986).

Zwar führt eine erhöhte Stickstoffversorgung i.d.R. zu einer Allokationsverschiebung zugunsten des Sprosses, häufig bewirken niedrige Düngergaben zunächst aber auch ein Anwachsen der Wurzelbiomasse. Bei einer hohen Stickstoffverfügbarkeit nimmt diese jedoch wieder ab (ENNIK & BAAN HOFMANN 1983, KLEPPER 1991). Dies wurde in zahlreichen Studien mit krautigen Arten beobachtet, ebenso wie die stärkeren Zuwächse der Sprossbiomasse mit der Folge einer Verkleinerung des RSR (u.a. VOGEL 1978, SHARIFI 1983 b, WERNER 1983, MARSCHNER 1986, OLFF et al. 1990, ROONEY 1994, BENNING & SEASTEDT 1997, BOBBINK 1998, SCHIPPERS & OLFF 2000).

Bei welchem Stickstoffangebot die maximale Wurzelbiomasse gebildet wird, hängt in erster Linie vom Strahlungsangebot ab. Ist dies Angebot hoch, stehen genügend Kohlenhydrate zum Aufbau des

Wurzelsystems zur Verfügung und eine Pflanze kann auch bei einer guten Stickstoffversorgung noch relativ viel in die Wurzeln investieren. Werden die oberirdischen Pflanzenteile dagegen beschattet, etwa in einer Konkurrenzsituation, wird das Wurzelwachstum zugunsten des Sprosswachstums reduziert (BROUWER 1962 b, OLFF 1992, LAMBERS et al. 1998). In einer Studie von DIRVEN & WIND (1982, zit. in ENNIK & BAAN HOFMANN 1983) mit verschiedenen Süßgrasarten nahm bei einem niedrigen Stickstoffangebot parallel zur Wurzelbiomasse auch der Kohlenhydratgehalt zu – und zwar in den Wurzeln und im Spross. Unter einem hohen Stickstoffangebot nahmen Wurzelbiomasse und Kohlenhydratgehalte jedoch ab. Neben dem internen Nährstoffstatus ist somit auch das Kohlenhydratangebot in der Pflanze ein wichtiger Faktor, der die Allokation beeinflusst (s. 4.1.12). Aber auch die unterschiedliche Fähigkeit einer Pflanze, Kohlenhydrate und Nährstoffe zu nutzen (z.B. die Größe entsprechender Senken wie Anzahl und Kapazität von Meristemen) beeinflusst die Allokationsmuster (INGESTAD & AGREN 1991).

Die Effekte eines veränderten Nährstoffangebotes auf die Relationen Wurzel/Blatt, Wurzel/Spross und Spross/Blatt untersuchten MÜLLER et al. (2000) bei 27 krautigen Pflanzenarten, die vier Monate in großen Versuchsgefäßen im Freiland angezogen wurden. Unter erhöhter Nährstoffversorgung war das Wurzel/Blatt-Verhältnis bei 13 Arten signifikant verändert, meist zugunsten der Blattbiomasse, so auch bei *Brachypodium*. Insgesamt veränderten weniger spezialisierte Arten („Opportunisten“) wie die Süßgräser *Lolium perenne* oder *Trisetum flavescens* die Allokation meist stärker als andere Arten, darunter z.B. *Carex flacca* oder *Luzula campestris*. Hier zeigte sich eine Parallele zu den unterschiedlichen Effekten eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf das RSR in der aktuellen Studie - *Arrhenatherum* als „dynamische“ Art auf der einen, *Bromus* und *Brachypodium* als eher „konservative“ Arten auf der anderen Seite (s. u.).

Bei zusätzlichen allometrischen Analysen durch MÜLLER et al. (2000) wurde nur bei sechs Arten eine veränderte Allokation zwischen Blättern und Wurzeln unter einem erhöhten Nährstoffangebot ermittelt - u.a. bei den Süßgräsern *Agrostis capillaris* und *Poa pratensis*. Bei allen anderen Arten hatte die Nährstoffversorgung keinen Einfluss auf die Biomasseallokation, darunter war auch *Brachypodium*. MÜLLER et al. (2000) schlossen aus ihren Ergebnissen, dass viele Pflanzenarten anscheinend sehr „form-konservativ“ sind, unabhängig vom aktuellen Nährstoffangebot. Nach MÜLLER et al. (2000) hat sich das allometrische Verhalten einer Pflanzenart als Antwort auf zahlreiche Selektionsfaktoren evolutiv entwickelt und kann somit als wichtiger Teil der typischen „Wachstumsstrategie“ einer Art oder eines Genotyps gewertet werden.

4.1.10.3 Unterschiedliche Reaktionen bei schnell- und langsamwachsenden Arten

Entgegen der Erwartung, dass Arten nährstoffarmer Standorte mehr in ihr Wurzelsystem, Arten nährstoffreicher Standorte dagegen mehr in ihre Sprosse investieren (CHAPIN 1980), zeichneten sich in Kurzzeitexperimenten von OLFF et al. (1990), BOOT & MENSINK (1991), ELBERSE & BERENDSE (1993) und HUNT & CORNELISSEN (1997) im Gewächshaus Grasarten aus nährstoffreichen Habitaten durch ein stärkeres Wurzelwachstum aus, besonders zu Beginn ihrer Entwicklung. Diese Differenzen traten sowohl unter Nährstoffmangel als auch bei Nährstoffanreicherung auf. Da sich das RSR

jedoch im Verlauf der Entwicklung einer Pflanze verändert - i.d.R. nimmt es mit zunehmendem Alter ab (TROUGHTON 1977, WERGER 1983 b, BAZZAZ 1997) - lassen sich aus den Ergebnissen von Kurzzeitstudien unter kontrollierten Bedingungen nur sehr eingeschränkt Rückschlüsse auf die Verhältnisse bei voll entwickelten Pflanzen oder gar ganzen Pflanzengesellschaften, noch dazu im Freiland ziehen (GARNIER & FREIJSEN 1994).

Nach CHAPIN (1980) und BOOT (1989) sind schnellwachsende Arten i.d.R. durch eine größere phänotypische Plastizität gekennzeichnet als langsamwachsende Arten. Dies versetzt sie in die Lage, das RSR flexibler den jeweiligen Umweltbedingungen anzupassen. So haben schnellwachsende Arten bei geringem Nährstoffangebot meist ein höheres und bei guter Nährstoffversorgung ein niedrigeres RSR als langsamwachsende Arten (CHAPIN 1980 und Literaturzitate dort). Keine signifikanten Differenzen der Plastizität des RSR zwischen schnell- und langsamwachsenden Arten konnte GARNIER (1998) bei der Auswertung anderer Untersuchungen feststellen, diese waren jedoch ausschließlich Kurzzeitstudien. REYNOLDS & D'ANTONIO (1996) fanden bei einer Analyse von 129 Arten zwar ebenfalls keinen Zusammenhang zwischen der Plastizität und dem Nährstoffangebot im typischen Habitat der Arten, sie ermittelten jedoch einen direkten Zusammenhang mit dem RSR: Arten mit einem hohen RSR ($> 1,0$) hatten eine signifikant höhere Plastizität als Arten mit einem niedrigen RSR ($< 1,0$).

Dies bestätigte sich auch bei einer Auswertung von Freilandexperimenten im Wirtschaftsgrünland. Dort wies *Lolium perenne* das höchste RSR auf (1,7), verbunden mit einer starken Plastizität in der Allokation von Kohlenstoff und Stickstoff. Andere Gräser wie *Poa trivialis* oder *Agrostis stolonifera* mit einem niedrigen RSR (0,3 - 0,7) waren dagegen durch eine stärkere Kontinuität der Allokation geprägt. Dies ermöglichte es ihnen jedoch, unter moderatem Stickstoffmangel eine größere oberirdische Biomasse zu bilden als *Lolium perenne* (BAILEY 2000).

Während in einer zweijährigen Studie von VOGEL (1978) das RSR von *Brachypodium* unabhängig vom Stickstoffangebot stets über dem von *Arrhenatherum* lag, war in der hier vorgestellten Studie *Arrhenatherum* als schnellwachsende Art den Aussagen von CHAPIN (1980) und BOOT (1989) entsprechend durch eine größere Plastizität des RSR gekennzeichnet als die beiden Halbtrockenrasenarten. So lag das RSR von *Arrhenatherum* in den Kontrollen ohne erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot (1,61) leicht über dem vom *Brachypodium* (1,50) (gleich jedoch dem Wert bei *Bromus* [1,59], s. Abb. 72). NH_4^+ -Gaben führten bei *Arrhenatherum* zu einer Verkleinerung des RSR um etwa 25 %, während es bei *Bromus* und *Brachypodium* relativ stabil blieb und maximal sogar um etwa 20 bzw. 30 % zunahm (s.u.).

Zwar sind sowohl schnell- als auch langsamwachsende Arten in der Lage, auf ein reduziertes Nährstoffangebot oder dessen heterogene Verteilung mit Veränderungen der Wurzelmorphologie zu reagieren, die Effektivität dieser Anpassungen und damit auch die Folgen für das Wachstum können jedoch stark differieren. Dies zeigte sich in einem Experiment mit den schnellwachsenden Arten *Lolium perenne* und *Holcus lanatus* sowie der langsamwachsenden Art *Deschampsia flexuosa*, in dem ROBINSON & RORISON (1983) nach einer Anfangsphase das Stickstoffangebot (NH_4NO_3) in der Nährlösung mittels einer „split-root“-Apparatur auf nur mehr 10 % des Wurzelsystems beschränkten. Wie erwartet, reagierten alle Arten mit der verstärkten Bildung von Feinwurzeln und Wurzelhaaren,

Deschampsia beschränkte dies jedoch auf die Wurzeln, die noch Stickstoff erhielten, während bei *Lolium* und *Holcus* das gesamte Wurzelsystem reagierte. Dies war jedoch mit relativ hohen Kosten in Form von Stickstoff und Photosyntheseprodukten verbunden, die innerhalb der Pflanze transportiert werden mussten, ohne dass dies bei 90 % des Wurzelsystems zu einer verbesserten Stickstoffaufnahme führte. *Deschampsia* investierte dagegen seine Ressourcen nicht nur gezielter, sondern erhöhte auch seine Spezifische Wurzelaktivität (SRA, Maß für die Stickstoffaufnahme $\text{mg N g Wurzel}^{-1} \text{Tag}^{-1}$) stärker als die beiden schnellwachsenden Arten. Da dies ausreichte, um den aufgrund des langsamen Wachstums relativ geringen Stickstoffbedarf zu decken, führte die deutliche Einschränkung des Stickstoffangebots bei *Deschampsia* im Gegensatz zu *Lolium* und *Holcus* nicht zu einer Abnahme des Gesamttrockengewichtes oder des Stickstoffgehaltes. Die effektivere Stickstoffaufnahme bei *Deschampsia* ermöglichte den Transport ausreichender Mengen in die Sprossachse und stabilisierte so das RSR. Eine unterschiedliche Sensitivität zwischen schnell- und langsamwachsenden Arten zeigte sich auch in einer Studie von RORISON (1991). Keimlinge von *Arrhenatherum elatius* oder *Lolium perenne* erreichten bei einem eingeschränkten Stickstoffangebot nur etwa 1/3 des Trockengewichtes der Vergleichspflanzen, während die langsamwachsenden Arten *Deschampsia flexuosa* etwa 60 %, *Bromus erectus* 80 % und *Koeleria macrantha* sogar 100 % erreichten.

4.1.10.4 Die Bedeutung der Wurzelmorphologie

Nach Ansicht von ELBERSE & BERENDSE (1993) scheinen weniger die Allokationsmuster eine gute Anpassung an die Bedingungen des typischen Standortes einer Art zu begründen als vielmehr die Morphologie von Blättern und Wurzeln. Typische Arten nährstoffreicher Standorte haben i.d.R. eine hohe spezifische Blattfläche (s. 4.1.6), Arten nährstoffarmer Habitats dagegen meist eine hohe spezifische Wurzellänge (SRL, Verhältnis von Wurzellänge zu Wurzeltrockengewicht, m g^{-1} , BERENDSE & ELBERSE 1989, BOOT 1989). In einer Vergleichsstudie von ROSE (1987 zit. in RORISON 1991) lag die SRL von Keimlingen bei der langsamwachsenden Art *Festuca ovina* zwischen 2 bis 4 mal über der von *Arrhenatherum elatius*. Da viele Funktionen der Wurzeln wie die Aufnahme von Wasser und Ionen eng mit der Wurzellänge als mit dem Wurzelvolumen verbunden sind, deuten hohe SRL-Werte - damit ein hoher Anteil von Feinwurzeln - auf eine größere Aufnahmefähigkeit hin (BOOT 1989). So hatte in einer Studie von KACHI & RORISON (1991) *Festuca ovina* unter einem geringem Stickstoffangebot eine höhere Spezifische Wurzelaktivität (SRA) als die schnellwachsende Art *Holcus lanatus*. Eine hohe SRL als Folge einer Reduzierung des Wurzeldurchmessers ist typisch für junge Wurzelsysteme und für solche, die in nährstoffarmen Substraten wachsen (FITTER 1991 b).

Auch auf zellulärer Ebene unterscheiden sich die Reaktionen der an unterschiedliche Nährstoffangebote angepassten Arten. So reagierten in einer Studie von BOOT (1989) nur die langsamwachsenden Arten *Festuca ovina* und *Deschampsia flexuosa* auf ein eingeschränktes Stickstoffangebot mit einer signifikanten Zunahme der Wurzelhaarlänge, während sich bei den schnellwachsenden Arten *Holcus lanatus* und *Festuca rubra* nur geringe Veränderungen zeigten.

In einer Vergleichsstudie der Wurzelmorphologie von 19 ausdauernden Süßgrasarten (WAHL &

RYSER 2000) zeigte sich eine enge Verbindung zwischen der Gewebestruktur der unterirdischen und der oberirdischen Pflanzenorgane sowie dem Wachstumsverhalten der Arten. So war die Relative Wachstumsgeschwindigkeit (RGR) der Keimlinge negativ mit der Gewebedichte der Wurzeln korreliert. Eine positive Verbindung zeigte sich zwischen der Gewebedichte der Wurzeln und der Dichte der Blattspreiten (s. 4.1.6). Wie zu erwarten, waren die Wurzeln von *Arrhenatherum* durch eine relativ niedrige Gewebedichte gekennzeichnet (ca. $0,14 \text{ mg mm}^{-3}$) während *Brachypodium* mit ca. $0,24 \text{ mg mm}^{-3}$ eine deutlich höhere Dichte aufwies. Im Kontrast zur Gewebedichte der Blattspreiten in der aktuellen Studie, die bei *Brachypodium* und *Bromus* sehr ähnlich war (s. 4.1.6) nahm *Bromus* mit einer durchschnittlichen Wurzelgewebedichte von ca. $0,17 \text{ mg mm}^{-3}$ in der Studie von WAHL & RYSER (2000) eine Mittelstellung zwischen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* ein. Es wurde bereits in 4.1.6 darauf hingewiesen, dass Arten mit einer niedrigen Blattgewebedichte pro Volumeneinheit weniger investieren müssen als Arten mit einer hohen Gewebedichte. Analoges gilt auch für die Wurzeln. Eine niedrige Gewebedichte ermöglicht so den gleichzeitigen Aufbau einer großen Blattfläche und eines ausladenden Wurzelsystems (WAHL & RYSER 2000).

Analog zu den artspezifisch unterschiedlichen Investitionen in die Blattspreiten, wo eine Mittelstellung von *Brachypodium* bei der spezifischen Blattfläche auf eine abweichende Strategie dieser Art bei der Bildung einer möglichst großen Blattfläche hindeutete (s. 4.1.6), könnte die geringere Wurzelgewebedichte von *Bromus* in der Studie von WAHL & RYSER (2000) auf ein ähnliches Verhalten dieser Art bei der möglichst effektiven Erschließung der Nährstoffe im Substrat hinweisen. Auf eine sehr effektive Nährstoffaufnahme durch diese Art in der aktuellen Studie deutet, dass

- a. *Bromus* in den Kontrollen im 2. Versuchsjahr das größte Sprosstrockengewicht aller drei Arten bildete (s. 3.2.1.8, Tab. 17)
- b. *Bromus* in den Mischkulturen mit *Brachypodium* ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zur dominanten Art wurde (s. 3.2.2.4, 4.2.3 und 4.2.4).

Die Bedeutung der Organmorphologie untermauern auch die Ergebnisse einer Kurzzeitstudie von RYSER & LAMBERS (1995), in der zwischen *Dactylis glomerata* und *Brachypodium pinnatum* keine artspezifischen Unterschiede in der Biomasseallokation zu den Wurzeln auftraten, dies jedoch bei der Dichte der ober- und unterirdischen Biomasse der Fall war. RYSER & LAMBERS (1995) schlossen daraus, dass die relativ niedrige Biomassendichte von *Dactylis* entscheidend ist für ein schnelleres Wachstum unabhängig von der Nährstoffverfügbarkeit, zugleich die gute Erschließung von Nährstoffen im Boden durch die Wurzeln wie hohe Assimilationsleistungen durch die Blätter ermöglichend. Die im Vergleich dazu relativ hohe Dichte der Biomasse von *Brachypodium* erweist sich dagegen zunächst als beschränkende Größe, die nur eine schwächere Nutzung der Ressourcen erlaubt. Speziell an nährstoffarmen Standorten sind die größeren Investitionen in die Pflanzenorgane auf lange Sicht jedoch vorteilhaft, da sie aufgrund niedrigerer Umsatzraten mit geringeren Nährstoffverlusten verbunden sind (RYSER 1996). SCHLÄPFER & RYSER (1996) schlossen aus ähnlichen Ergebnissen eines Experimentes mit *Arrhenatherum*, *Bromus* und *Dactylis*, dass die Nährstoffverluste in Folge hoher Umsatzraten ihrer Pflanzengewebe die Dominanz schnellwachsender Arten (hier: *Arrhenatherum*, *Dactylis*) an nährstoffarmen Standorten verhindern würde. So können artspezifische Eigenschaften,

die die sehr erfolgreiche Entwicklung einer Population an einem nährstoffreichen Standort ermöglichen, unter Nährstoffmangel negative Auswirkungen auf die Populationsentwicklung haben und umgekehrt (BERENDSE & ELBERSE 1989).

Die Einschätzung von CHAPIN (1980), dass die Wurzeln in nährstoffarmen Habitaten eine längere Lebensdauer erreichen, wird durch eine Reihe von Studien belegt. So stellte TROUGHTON (1981 zit. in TROUGHTON 1983) bei den Hauptwurzelnachsen von *Nardus stricta* eine Lebensdauer von fast drei Jahren fest, während die Wurzeln von schnellwachsenden Arten wie *Lolium perenne* nur zwischen zwei und sechs Monaten funktionstüchtig blieben (GARWOOD 1967 zit. in TROUGHTON 1983). Auch in einem zweijährigen Gartenexperiment von VAN DEN KRIFT & BERENDSE (2002) war die mit Hilfe von Minirhizotronen ermittelte Lebensdauer der Wurzeln bei den typischen Arten nährstoffreicher Wuchsorte signifikant kürzer als bei den Arten nährstoffarmer Wuchsorte: Wurzeln von *Lolium perenne* und *Arrhenatherum elatius* erreichten eine durchschnittliche Lebensdauer von 14 bzw. 40 Wochen, *Molinia caerulea* und *Nardus stricta* 53 bzw. 58 Wochen. Zusätzlich zu den Auswirkungen der oberirdischen Wuchsform (s. 4.2.1 – 1 b) bzw. der Investitionen in die Sprossorgane (s. 4.1.6) ist auch die Lebensdauer der Wurzeln ein wichtiger Faktor, der die Verluste einer Pflanze an Nährstoffen und Kohlenstoff beeinflusst (VAN DEN KRIFT & BERENDSE 2002).

In einer mehrjährigen Untersuchung von RORISON et al. (1983 zit. in RORISON 1987) war sowohl das ober- als auch das unterirdische Wachstum von *Arrhenatherum* durch eine starke Zunahme im Sommer und Gewichtsverlusten im Winter geprägt, während *Festuca ovina* eine größere Kontinuität aufwies, in den Wintermonaten kein Gewicht verlor, wodurch sich auch die Wachstumsphase dieser Art verlängerte. Neben den geringeren Nährstoffverlusten ermöglicht eine lange Lebensdauer der Wurzeln auch ein früheres Austreiben im Frühjahr, ohne dass zunächst neue Wurzeln gebildet werden müssen (TROUGHTON 1983). Dies ist neben der Langlebigkeit der Blattspreiten vermutlich auch eine der Ursachen, die es *Bromus* in der aktuellen Studie ermöglichten, früher als *Arrhenatherum* und *Brachypodium* neue Blattspreiten zu bilden (s. 4.1.2). *Brachypodium* ist zwar wie *Bromus* auch eine typische Halbtrockenrasenart, sie treibt jedoch zu Beginn der Vegetationsperiode deutlich später aus.

Diese Beispiele zeigen, dass das RSR zwar ein wichtiger Parameter für das interne Gleichgewicht zwischen Spross- und Wurzelwachstum ist, Unterschiede in der Morphologie, der spezifischen Aktivität (bezogen auf eine Gewichtseinheit) und der Phänologie sowohl der Wurzeln als auch des Sprosses jedoch zu deutlichen Modifikationen führen können, die u.a. die unter- und oberirdische Konkurrenz der Pflanzen beeinflussen (RORISON 1987, HUNT & CORNELISSEN 1997).

4.1.10.5 Veränderungen der unterirdischen Biomasse und des RSR bei einem erhöhten NH_3 -Angebot

Auch wenn in der aktuellen Studie wie bereits gesagt ein Teil der Wurzelbiomasse wahrscheinlich nicht erfasst wurde und die Absolutwerte daher mit Vorsicht zu interpretieren sind, können die Behandlungseffekte auf das Wurzeltrockengewicht und das RSR doch als relativ gesichert gelten, da ober- wie unterirdische Biomasse bei allen Töpfen mit der gleichen Intensität ermittelt wurde.

In der aktuellen Studie nahm die unterirdische Biomasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei

Brachypodium und *Bromus* stärker zu als bei *Arrhenatherum* (s. Tab. 51). Bei *Brachypodium* wuchs die unterirdische Trockenmasse unter NH₃-Exposition um etwa das 2,6-fache, bei erhöhter NH₄⁺-Versorgung um etwa das 1,7-fache. Eine maximale NH₃/NH₄⁺-Versorgung bewirkte bei *Brachypodium* eine Verdreifachung im Vergleich zu den Kontrollen. Mit ansteigendem NH_y-Angebot wurden die Steigerungsraten jedoch kleiner. Bei *Bromus* führte ein geringes Angebot von NH₃ oder NH₄⁺ zu einem Anwachsen der Wurzelbiomasse um ca. 40 %. Diese nahm auch bei einer weiteren Erhöhung des NH_y-Angebotes nicht weiter zu. Unter einer maximalen NH₃/NH₄⁺-Versorgung war die Wurzeltrockenmasse gegenüber den Kontrollen um etwa das 2-fache erhöht. Die Wurzeltrockenmasse von *Arrhenatherum* nahm bei einem getrennten Angebot von NH₃ oder NH₄⁺ um etwa das 2,1- bzw. 1,6-fache zu. Eine Kombination beider NH_y-Formen bewirkte jedoch eine deutliche Abschwächung dieser positiven Effekte, bei einem maximalen Angebot war die Wurzelbiomasse gegenüber den Varianten, die nur erhöhten NH₃-Konzentrationen ausgesetzt wurden, reduziert (s. 3.2.1.14, Abb. 71).

Bromus und *Brachypodium* gelang es in der aktuellen Studie besser, die Relation von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse im Gleichgewicht zu halten. Unter einem erhöhten NH₃/NH₄⁺-Angebot zeigte sich bei beiden Arten sogar ein leichtes Anwachsen des Wurzel/Spross-Verhältnisses. Dagegen kam es bei *Arrhenatherum* bei einem kombinierten NH₃/NH₄⁺-Angebot zu einer deutlichen Reduktion des RSR in Folge eines stärkeren Zuwachses der oberirdischen Biomasse (s. 3.2.1.15, Abb. 72).

Tab. 51: Vergleich der Steigerungsraten von Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche und über 7 cm Höhe) und unterirdischer Biomasse (TG) (gerundet) gegenüber den Kontrollen unter erhöhtem NH₃ und veränderter NH₄-Versorgung in den Monokulturen bei der Schlussenernte im 3. Versuchsjahr (Mittelwertvergleich)

Art	1997 Sprosstrockenmasse ab Boden		NH ₄ ⁺ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	1997 Sprosstrockenmasse über 7 cm		NH ₄ ⁺ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹	1997 unterirdische Biomasse		NH ₄ ⁺ 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹
	NH ₃ 50 µg m ⁻³			NH ₃ 50 µg m ⁻³			NH ₃ 50 µg m ⁻³		
<i>Arrhenatherum</i>		1,7	1,7 2,0		1,9	2,0 2,5		2,1	1,6 1,6
<i>Brachypodium</i>		2,1	1,5 2,4		2,4	1,7 3,0		2,6	1,7 3,0
<i>Bromus</i>		1,5	1,4 1,7		1,8	1,6 2,1		1,4	1,4 2,0

Damit entsprach in dieser Studie nur *Arrhenatherum* der Einschätzung von ELLENBERG (1996), dass bei besserer Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit in Halbtrockenrasen (!) sich das RSR zugunsten der oberirdischen Biomasse verändert.

Im Gegensatz zu den deutlich positiven Effekten eines moderat erhöhten NH_y-Angebotes auf das Sprosswachstum, die in vielen der bisher durchgeführten Untersuchungen beobachtet wurden (s. 4.1.1.), nahm die Wurzelbiomasse i.d.R. nur sehr gering zu oder sogar ab, entsprechend verkleinerte

sich das RSR meist (FANGMEIER et al. 1994). So stellten VAN DER EERDEN et al. (1990) bei Pflanzen von *Agrostis capillaris* nach 12 Wochen NH_3 -Exposition in Begasungskammern mit steigenden NH_3 -Konzentrationen ein (signifikant) abnehmendes RSR fest. Bei NH_3 -Konzentrationen von $5 \mu\text{g m}^{-3}$ hatte *Agrostis* ein RSR von $1,03 (\pm 0,48)$, bei $30 \mu\text{g m}^{-3}$ waren es noch $0,87 (\pm 0,25)$ und bei $60 \mu\text{g m}^{-3}$ nur mehr $0,78 (\pm 0,15)$. Auch für die anderen von VAN DER EERDEN et al. (1990) untersuchten Arten (*Deschampsia flexuosa* sowie die Dikotylen *Antennaria dioica*, *Calluna vulgaris*, *Potentilla erecta* und *Viola canina*) galt, dass die Reaktionen der Pflanze auf erhöhte NH_3 -Konzentrationen bei den Blättern am stärksten und bei den Wurzeln am schwächsten waren. Ähnliches beobachtete VAN DER EERDEN (1992) auch in einer weiteren experimentellen Studie mit Pflanzen von *Antennaria dioica*, die 10 Monate lang in Open-top Kammern NH_3 -Konzentrationen von bis zu $100 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt wurden (s. 4.1.5). Während das Sprosstrockengewicht um etwa 50 % zunahm, zeigten sich keine Einflüsse der NH_3 -Exposition auf die Wurzelbiomasse. Hierdurch nahm das RSR von ca. 1,3 in den Kontrollen auf ca. 0,8 unter NH_3 -Exposition ab.

Auch in den Kurzzeitstudien von HANSTEIN et al. (1999) und MATTSSON & SCHJOERRING (2002) (s. 4.1.1) reagierten die Süßgräser auf ein erhöhtes NH_y -Angebot mit einer Verkleinerung des RSR. Im Gegensatz zur aktuellen Untersuchung nahm bei HANSTEIN et al. (1999) das RSR unter einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung bei allen drei Arten ab, am stärksten mit etwa - 50 % bei *Brachypodium*, gefolgt von *Arrhenatherum* mit etwa - 40 %. Am geringsten war der Rückgang bei *Bromus* mit etwa - 20 %. Nur bei *Bromus* hatte jedoch eine zusätzliche NH_3 -Exposition ebenfalls einen negativen Effekt auf das Wurzelwachstum und bewirkte so eine weitere Abnahme des RSR. Das RSR von *Bromus* war in der Studie von HANSTEIN et al. (1999) stets am größten, gefolgt von *Arrhenatherum*. *Brachypodium* wies das ungünstigste RSR auf. Auch bei MATTSSON & SCHJOERRING (2002), die in ihrem Experiment *Bromus* als langsamwachsende und *Lolium perenne* als schnellwachsende Art verwendeten, war das RSR von *Bromus* unabhängig vom Stickstoffangebot stets deutlich höher als das von *Lolium*. Auf eine Verdoppelung des NH_4^+ -Angebotes reagierten beide Arten mit einer Abnahme des RSR, die Verkleinerung war mit ca. - 60 % bei *Lolium* jedoch stärker als bei *Bromus* mit ca. - 40 %.

Dagegen nahmen in einer Studie von DUECK & ELDERSON (1992) sowohl das Spross- als auch das und Wurzeltrockengewicht von *Agrostis capillaris*, die acht Monate in Open-top Kammern NH_3 -Konzentrationen von $50 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt wurde, gegenüber den Kontrollen ($5 \mu\text{g m}^{-3}$) um das 2-fache zu. Wie bei *Brachypodium* und *Bromus* in der aktuellen Studie blieb somit das RSR stabil (1,8).

Als eine der Ursachen für die häufig relativ schwache Förderung des Wurzelwachstums unter einem erhöhten NH_y -Angebot kann der konkurrierende Bedarf an Kohlenhydratgerüsten für die NH_4^+ -Assimilation angesehen werden (FANGMEIER et al. 1994). Ergebnisse verschiedener Studien (zit. in ZERIHUN et al. 1998) deuten darauf hin, dass die Wurzeln von dieser Einschränkung stärker betroffen sind als die Sprosse als Ort der Photosynthese. Während die NH_3 -Aufnahme durch die Blätter dazu führt, dass mehr Photosyntheseprodukte im Spross verbleiben, bewirkt die NH_4^+ -Aufnahme durch die Wurzeln einen vermehrten Bedarf an NH_4^+ -Akzeptor-Molekülen, die dann ebenfalls nicht mehr für das Wurzelwachstum zur Verfügung stehen (LEWIS et al. 1987 zit. in FANGMEIER et al. 1994).

Hohe NH_4^+ -Depositionen sind besonders in Wäldern häufig die Ursache für eine Versauerung der Böden und einen Anstieg der Aluminium-Freisetzung (VITOUSEK et al. 1997 b), beides hat direkte negative Effekte auf die Feinwurzeln. In einer zweijährigen Studie von DE VISSER et al. (1996) mit *Pseudotsuga menziesii* führten sehr hohe NH_4^+ -Gaben ($120 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) zu einer starken Bodenversauerung und dadurch zu einer Hemmung des Wurzelwachstums. Da die Sprossbiomasse der Nadelbaumart gleichzeitig zunahm, verkleinerte sich unter NH_4^+ -Deposition das RSR. Im Gegensatz zum Substrat in der aktuellen Studie, in dem ein pH (a. dest.) von 8,2 gemessen wurde (s. 2.3.2), war der von DE VISSER et al. (1996) verwendete sandige Waldboden mit einem pH (H_2O) von 3,8 jedoch bereits zu Beginn des Experimentes relativ sauer. NH_4^+ -N-Gaben von $30 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ hatten keine negativen Auswirkungen auf das Wurzelwachstum.

Eine Abnahme des Feinwurzelanteils fanden VAN DIJK et al. (1990 zit. in FANGMEIER et al. 1994) bei Koniferen, die sieben Monate lang erhöhten $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -Einträgen ausgesetzt waren. NADELHOFFER (2000) hält es für die typische Reaktion auf erhöhte Stickstoffeinträge, dass die Biomasse der Feinwurzeln abnimmt, deren Neubildung und Umsatz jedoch zunimmt. Hemmende Effekte erhöhter NH_4^+ -Einträge wurden auch bei mykorrhizierenden Pilzen beobachtet, deren Ursache vermutlich in einer reduzierten Kohlenhydratabgabe durch die Wurzeln zu suchen ist (PEARSON & STEWART 1993).

Eine Verkleinerung des RSR macht Pflanzen empfindlicher gegen Stress. Die Zunahme der Blattfläche (s. 4.1.9) wie die Stimulation der Photosynthese (s. 4.1.11) führen zu einem gesteigerten Wasserbedarf, dem aber geringere Aufnahmekapazitäten in Form der Wurzeln gegenüberstehen. In Perioden eingeschränkter Wasserverfügbarkeit kann es daher vermehrt zu Trockenstress kommen, mit entsprechend negativen Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum (VAN DER EERDEN et al. 1990, FANGMEIER et al. 1994, BOBBINK 1998). Da die Kulturen in der aktuellen Studie jedoch ausreichend gegossen wurden, sollte dieser Faktor zumindest minimiert sein.

4.1.10.6 Reaktionen der unterirdischen Biomasse von Süßgräsern auf ein verändertes Angebot anderer Stickstoffverbindungen

Weitere Ergebnisse zu den Reaktionen der unterirdischen Biomasse der hier untersuchten Arten auf eine veränderte Stickstoffversorgung liegen aus einer Reihe von Studien vor, in denen die Versuchspflanzen anderen Stickstoffverbindungen ausgesetzt wurden. Dies gilt auch für einige weitere Süßgrasarten mit ähnlichen ökologischen Optima oder für Pflanzengesellschaften, in denen diese Arten eine dominierende Rolle spielen.

Ähnlich den Ergebnissen in der aktuellen Studie beobachtete SHARIFI (1983 b) unterschiedliche Behandlungseffekte auf das RSR bei *Arrhenatherum* und *Bromus*, deren Reaktionen auf unterschiedliche Stickstoffgaben und Grundwasserstände er in einer speziellen Versuchsanlage untersuchte. Bei einem Grundwasserstand von 30 cm unter der Bodenoberfläche war die unterirdische Biomasse nach vier Jahren unter einem Stickstoffangebot von $100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* um etwa 60 % erhöht. Da sich jedoch die Sprosstrockenmasse von *Arrhenatherum* verdop-

pelte, bei *Bromus* dagegen oberirdisch ähnliche Zuwächse auftraten wie im Wurzelbereich, führte das erhöhte Stickstoffangebot bei *Arrhenatherum* zu einer deutlichen Verkleinerung des RSR von 1,79 auf 1,47, während dies bei *Bromus* mit 1,64 bzw. 1,67 sehr stabil blieb. Sehr hohe Stickstoffgaben hatten in der Studie von SHARIFI (1983 b) sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* jedoch negative Effekte auf das Wurzelsystem. So lagen die Wurzeltrockenmassen bei Stickstoffgaben von $1000 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ unter denen bei 10 und $100 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$.

Auch VOGEL (1978) beobachtete bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* eine Abnahme der Wurzeltrockenmasse bei einer Steigerung der Stickstoffgaben über $200 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ hinaus. Da mit zunehmendem Stickstoffangebot die Bestände immer dichter werden, somit die Lichtkonkurrenz zunimmt (s. 4.1.8) verschiebt sich die Kohlenhydratallokation unter diesen Bedingungen von einer vorrangigen Förderung des Wurzelsystems zu einer vorrangigen Förderung der oberirdischen Pflanzenteile (SHARIFI 1983 b).

Eine ähnliche Kontinuität des RSR wie bei *Bromus* und *Brachypodium* wurde bei *Nardus stricta* beobachtet, einer Art, die stärker noch als *Brachypodium* und *Bromus* an stickstoffarme Standorte gebunden ist (ELLENBERG 2001, s. 4.1.4) und die LEITH et al. (1999) in OTCs über ein Jahr lang erhöhten Stickstoffgaben (3 bzw. $60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) aussetzten. Unter Stickstoffdeposition war die unterirdische Biomasse um etwa das 1,8-fache erhöht. Da die oberirdische Biomasse um etwa den gleichen Faktor zunahm ($\times 1,9$) blieb das RSR fast unverändert ($1,21$ bzw. $1,18$).

Eine Zunahme der Wurzelbiomasse bei *Brachypodium* unter einem erhöhten Stickstoffangebot beobachteten auch WERNER (1983) und BOBBINK (1991). Da die Steigerung der Sprosstrockenmasse jedoch stärker war, nahm das RSR ab. So nahm in Versuchskulturen von *Brachypodium*, die in Freilandbecken bei kontrolliertem Wasser- und Nährstoffhaushalt gehalten wurden, die unterirdische Biomasse bei einem erhöhten Nährstoffangebot von 600 um $1/3$ auf 900 g m^{-2} zu (Julidaten, WERNER 1983). Da die oberirdische Biomasse sich gleichzeitig fast verdoppelte (von 750 auf 1400 g m^{-2}) verkleinerte sich das RSR zugunsten des Sprosses von $0,80$ auf $0,64$.

In einem Düngeexperiment von BOBBINK (1991) in zwei holländischen Halbtrockenrasen nahm nach drei Jahren N- bzw. NPK-Düngung ($100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) die gesamte unterirdische Biomasse in den Versuchspartellen unter NPK-Behandlung zu, während bei einem alleinigigen Stickstoffangebot eine Abnahme zu verzeichnen war. Dagegen reagierte *Brachypodium* positiv auf die Stickstoffgaben, dessen unterirdische Biomasse nahm zwischen 40 und 50% zu. Die Rhizome stellten dabei mehr als die Hälfte der unterirdischen Biomasse (DE KROON & BOBBINK 1997). Da die Sprossbiomasse gleichzeitig sogar um das $2,3$ - bzw. $3,6$ -fache wuchs, verkleinerte sich das RSR von *Brachypodium* um 40 bis 60% , ebenso das RSR des Gesamtbestandes.

Dass Rhizome nicht allein der vegetativen Verbreitung und der Stoffspeicherung sondern auch der Nährstoffaufnahme dienen können, zeigten BROOKER et al. (1999) bei Untersuchungen an der subarktischen *Carex bigelowii*, deren Rhizomoberfläche etwa $2/3$ der Wurzeloberfläche erreicht. Dies deutet darauf hin, dass neben der vegetativen Ausbreitung und Stoffspeicherung die Rhizome von *Brachypodium* eine weitere Funktion erfüllen könnten, allerdings stellte WERNER (1983, s. 4.1.1)

fest, dass *Brachypodium* bei einem geringen Stickstoffangebot weniger Rhizome bildete.

Auch SCHLÄPFER & RYSER (1996), die Allokationsverschiebungen an Freilandpflanzen von *Arrhenatherum* und *Bromus* untersuchten, beobachteten mit steigendem Nährstoffangebot eine Verschiebung des RSR von 0,75 zu 0,41 bei *Arrhenatherum* und von 0,59 zu 0,39 bei *Bromus*. Verursacht wurde dies v.a. durch eine Zunahme des prozentualen Anteils der Stängel, die ausschließlich zu Lasten der unterirdischen Biomasse ging. Deren Anteil nahm sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Bromus* bei etwa ein Jahr alten Pflanzen von ca. 40 % auf 30 % ab.

4.1.10.7 Mögliche Ursachen für die Verkleinerung des RSR bei *Arrhenatherum*

Wie bereits erwähnt, reagieren Wurzeln sehr empfindlich auf eine Einschränkung des Strahlungsangebotes. Wird das Strahlungsangebot der Blätter reduziert, etwa durch Beschattung, hat dies negative Auswirkungen auf die Photosynthese, es stehen dann weniger Kohlenhydrate zur Verfügung. Um das Strahlungsangebot wieder zu verbessern, investiert eine Pflanze in dieser Situation vorrangig in den Spross, daher nimmt das Wurzelwachstum unter Beschattung stärker ab als das Wachstum des Sprosses (TROUGHTON 1960 a, b, LANGER 1979, OLFF 1992, HUNT & CORNELISSEN 1997). Ein verstärkter oberirdischer Konkurrenzkampf - besonders in Mischkulturen aber auch in intraspezifischen Konkurrenzsituationen - tritt insbesondere unter einem erhöhten Stickstoffangebot ein, da in Folge der Wachstumsförderung die gegenseitige Beschattung zunimmt (s. 4.1.8). In der Folge werden weniger Kohlenhydrate in die Wurzeln verlagert, das Wurzel-Spross-Verhältnis verschiebt sich zugunsten des Sprosses (SHARIFI 1983 b). In der aktuellen Studie hatte ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* die stärksten fördernden Effekte auf das Sprosswachstum (s. Tab. 51 und 4.1.1), entsprechend wurden bei diesen beiden Arten auch die stärksten Veränderungen des Strahlungsangebot im Bestand beobachtet (s. 3.2.1.11, 4.1.8). *Brachypodium* ist jedoch als „Halblicht-/Halbschattenpflanze“ (ELLENBERG 2001, s. 4.1.4) an ein eingeschränktes Strahlungsangebot besser angepasst als *Arrhenatherum*. Die unterschiedlichen Reaktionen auf ein verändertes Strahlungsangebot könnten somit zur Abnahme des RSR bei *Arrhenatherum* und zur großen Konstanz bei *Brachypodium* beigetragen haben. Bei *Bromus* war im Vergleich zu den beiden anderen Arten die Zunahme des Sprosswachstums geringer, entsprechend schwächer war auch die Veränderung des Strahlungsangebotes.

Ein weiterer Faktor, der das Wurzelwachstum von *Arrhenatherum* negativ beeinflusst haben könnte, ist der mit dem NH_y -Angebot steigende Bedarf an Kohlenhydratgerüsten für die NH_4^+ -Assimilation. Aus dem ersten Versuchsjahr der aktuellen Studie vorliegende Daten zeigten bei *Arrhenatherum* eine Abnahme des Gesamtgehaltes an löslichen Kohlenhydraten in den Blattspreiten bei maximalen NH_4^+ -Gaben (s. 3.3.2.5).

Auch der zunehmende Kohlenhydratbedarf konkurrierender Organe kann zu einer Reduktion des Wurzelwachstums beitragen. So zeigten Studien an *Lolium perenne*, wie *Arrhenatherum* eine schnellwachsende Art, dass mit der Anzahl der Blattanlagen und der Geschwindigkeit ihrer Entwicklung der Bedarf an Kohlenhydraten steigt (TROUGHTON 1960 a). Ähnliches gilt auch für die Reproduktion: je

früher und je häufiger Blütenanlagen gebildet werden, desto mehr Kohlenhydrate werden benötigt (TROUGHTON 1956, 1960 a, b), entsprechend weniger steht für die Wurzeln zur Verfügung.

Dies deckt sich gut mit den Reaktionen von *Arrhenatherum* in der aktuellen Studie. Bei *Arrhenatherum* wurde während des Frühjahrs die schnellste Blattbildung aller drei untersuchten Arten beobachtet, *Bromus* und besonders *Brachypodium* waren dagegen langsamer. Erhöhte NH_3 -Konzentrationen in der Umgebungsluft führten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* zu einer Beschleunigung der Blattentfaltungsrates (s. 3.2.1.5).

Der prozentuale Anteil reproduktiver Triebe an der Gesamtzahl aller Triebe pro Pflanze lag bei *Bromus* im zweiten Versuchsjahr in den Kontrollen bei ca. 35 %, während *Arrhenatherum* nur etwa 17 % erreichte (s. 3.2.1.4). Unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot blieb der Anteil bei *Bromus* nahezu unverändert, bei *Arrhenatherum* nahm er jedoch bei erhöhten NH_4^+ -Gaben signifikant zu, die deutlichsten Effekte mit Steigerungen zwischen 10 und 20 Prozentpunkten traten jedoch nur im Zusammenspiel mit erhöhten NH_3 -Konzentrationen auf (s. Abb. 38), eine auffällige Analogie zu den Behandlungseffekten auf das RSR (s. Abb. 72). Im dritten Versuchsjahr wurde die Zahl der Triebe zwar nicht mehr ermittelt, die signifikante Zunahme des prozentualen Anteils der Rispen (ohne Karyopsen) am Sprossstreckengewicht unter einem hohem NH_4^+ -Angebot (s. 3.2.1.12) deutete aber auf ähnliche Reaktionen wie im Vorjahr und auf eine veränderte Kohlenhydratallokation als eine wichtige Ursache für die beobachteten Verschiebungen zwischen Wurzel- und Sprossbiomasse bei *Arrhenatherum* hin. Dagegen führte die im letzten Versuchsjahr in einigen Behandlungsvarianten zu beobachtende deutliche Zunahme des prozentualen Anteils der Ähren (ohne Karyopsen) am Sprossstreckengewicht von *Brachypodium* zu keinen negativen Verschiebungen im RSR, ein weiterer Hinweis darauf, dass typische Halbtrockenrasenarten Veränderungen ihrer oberirdischen Organe bewerkstelligen können, ohne dass dies auf Kosten der unterirdischen Pflanzenteile geschieht.

Eine Hemmung des Wurzelwachstums durch eine Versauerung des Substrates in Folge des NH_4^+ -Eintrags erscheint aufgrund der relativ geringen Depositionsmengen und der guten Puffereigenschaften des Substrates (s.o.) als wenig wahrscheinlich.

4.1.11 Gaswechsel

In der aktuellen Studie wurde mittels Gaswechselformen versucht, auch einen Teil der primären NH_3 -Effekte zu erfassen. Diese Messungen haben aufgrund ihrer zeitlichen und zahlenmäßigen Beschränkung (s. 2.6.2.1) ergänzenden Charakter. Der Schwerpunkt der Studie lag in der Analyse möglicher Behandlungseffekte auf das Wachstum der untersuchten Pflanzenarten.

In den Kontrollkulturen ohne NH_3 -Exposition erreichte *Arrhenatherum* im Durchschnitt die höchste Nettophotosyntheserate aller drei Arten, gefolgt von *Bromus* und *Brachypodium* (s. Tab. 52). Dies galt sowohl für die Messperiode im zweiten wie für die im dritten Versuchsjahr (s. 3.3.1). Stärkere Differenzen der äußeren Rahmenbedingungen (Wasserdampfdruckdefizit, s. Abb. 105) schränkten die

interspezifischen Vergleichsmöglichkeiten im dritten Versuchsjahr trotz der gestaffelten Datenauswahl (s. 2.6.2.2) jedoch stark ein, sodass sich die Diskussion der Gaswechsellmessungen weitgehend auf das zweite Versuchsjahr (1996) konzentriert.

Unter NH_3 -Konzentrationen von $50 \mu\text{g m}^{-3}$ nahm die Nettophotosyntheserate bei *Brachypodium* am stärksten zu, auch bei *Bromus* waren die Steigerungen hochsignifikant. Bei *Bromus* lag die Nettophotosyntheserate pro Blattfläche unter NH_3 -Exposition sogar über den Raten von *Arrhenatherum* und *Brachypodium*. Dagegen waren bei *Arrhenatherum* die Zuwächse deutlich schwächer.

Dies deutet darauf hin, dass in der aktuellen Studie die starken Biomassezunahmen unter einem erhöhten NH_3 -Angebot bei *Arrhenatherum* nahezu ausschließlich auf eine vergrößerte Blattfläche zurückzuführen waren, während *Brachypodium* und *Bromus* zusätzlich die Nettophotosyntheserate pro Blattfläche steigern konnten.

Eine Förderung der Photosynthese als ein Primäreffekt einer verbesserten NH_3 -Versorgung, wie sie in der aktuellen Studie bei allen drei Arten auftrat, wurde auch in anderen NH_3 -Begasungsexperimenten u.a. mit Süßgras- und Gehölzarten beobachtet. So nahm die Photosynthesekapazität bei *Deschampsia flexuosa* und *Molinia caerulea*, die VAN DER EERDEN et al. (1990) in Open-Top-Kammern 100 Tage NH_3 -Konzentrationen zwischen 0 und etwa $110 \mu\text{g m}^{-3}$ aussetzten, maximal um etwa 20 bzw. 40 % zu. Steigerungen von ca. 10 % beobachteten VAN HOVE et al. (1991) bei *Populus euramericana*, die sieben Wochen in Kammern mit $64 \mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 begast wurde. Ähnliche Ergebnisse liegen auch aus Begasungsexperimenten mit *Pinus sylvestris* (PEREZ-SOBA et al. 1995, VAN DER EERDEN 1992, VAN DER EERDEN & PEREZ-SOBA 1992), *Pseudotsuga menziesii* (VAN HOVE & BOSSEN 1994), *Phaseolus vulgaris* (PEARSON & SOARES 1998) und *Triticum aestivum* vor (CLEMENT et al. 1995).

Als Ursachen hierfür können v.a. eine Zunahme des Stickstoff- und Chlorophyllgehaltes in den Blättern angesehen werden, Effekte, die unter NH_3 -Exposition ebenfalls häufig auftreten (VAN DER EERDEN et al. 1990, PEREZ-SOBA et al. 1994 a). Da mehr als die Hälfte des Stickstoffs in einem Blatt zu Bestandteilen des Photosyntheseapparates gehört (LAMBERS et al. 1998) nimmt die Photosynthesekapazität (A_{max}) über eine weite Spanne linear mit der Stickstoffkonzentration zu (CHAPIN 1980, LAMBERS et al. 1998, GARNIER et al. 1999). FIELD & MOONEY (1986) zeigten, dass wildwachsende C_3 -Arten, die durch hohe Stickstoffkonzentrationen in den Blättern gekennzeichnet sind, auch die höchsten Photosynthesekapazitäten (A_{max}) aufweisen, während für Arten mit einem geringen Stickstoffgehalt die niedrigsten A_{max} charakteristisch sind. Diese Beziehung gilt, wenn sich beide Parameter entweder auf das Blattgewicht oder die Blattfläche beziehen.

Verschiedene Studien belegten eine enge Beziehung des Stickstoffgehaltes in den Blättern sowohl mit der Menge und der Aktivität von Rubisco (Ribulosebisphosphat-carboxylase) als auch dem Chlorophyllanteil (NATR 1975, EVANS 1989, PEARSON & STEWART 1993).

Trotz des engen Zusammenhangs zwischen Photosynthesekapazität und Stickstoffkonzentration wird die Photosynthese jedoch nicht einfach nur durch die Stickstoffverfügbarkeit limitiert. Wichtige begrenzende Faktoren sind daneben die CO_2 -Diffusion, die Leistungsfähigkeit des Photosynthese-

apparates oder der Mangel an anderen Nährstoffen (NATR 1975, GASTEL & SAUGIER 1989 zit. in VAN DER EERDEN 1992). Bei einer unzureichenden Stickstoffversorgung wird der gesamte Photosyntheseprozess reduziert, dies schließt negative Effekte auf den Gehalt an Rubisco und Chlorophyll ebenso ein, wie die stomatare Leitfähigkeit (CHAPIN 1980, LAMBERS et al. 1998).

Zwar wurden in der hier vorgestellten Studie keine Photosynthesekapazitäten (A_{max}) ermittelt, sondern die jeweils aktuellen Nettophotosyntheseraten (A_{area}) gemessen. In den Kontrollkulturen ohne ein erhöhtes NH_3/NH_4^+ -Angebot bestätigte sich jedoch die Erwartung, dass *Arrhenatherum* als schnellwachsende und daher stickstoffbedürftigste der untersuchten Arten die höchste Nettophotosyntheserate, die langsamwachsenden und somit weniger stickstoffbedürftigen Arten *Bromus* und *Brachypodium* dagegen niedrigere Photosyntheseraten aufweisen müssten. Auffällig ist jedoch, dass sowohl bei *Brachypodium* als auch bei *Bromus* unter NH_3 -Exposition starke Steigerungen der Nettophotosyntheseraten gemessen wurden, womit diese Arten ein ähnliches oder sogar höheres Niveau als *Arrhenatherum* erreichten, während *Arrhenatherum* die bereits unter „Normalbedingungen“ relativ hohe Photosyntheserate nur vergleichsweise wenig steigern konnte. Bezieht man die Photosyntheserate auf die Blattmasse (A_{mass}), nahm diese bei *Arrhenatherum* sogar leicht ab (s. Tab. 52). Dies spricht dafür, dass die Photosyntheserate bei *Brachypodium* und *Bromus* v.a. durch die Stickstoffverfügbarkeit begrenzt wurde, während bei *Arrhenatherum* wahrscheinlich andere Faktoren eine (ko-)limitierende Funktion hatten. So führt eine mangelnde Phosphorversorgung häufig zu einer Abnahme der CO_2 -Fixierung, das Wachstum der Versuchspflanzen wurde jedoch in Langzeitstudien stärker reduziert (HALSTED & LYNCH 1996).

Mit Ausnahme des Lichtangebotes hemmen die meisten Ressourcenlimitierungen – seien es Wassermangel, zu tiefe Temperaturen oder der Mangel an mineralischen Nährstoffen – das Wachstum stärker als die CO_2 -Fixierung (KÖRNER 1997). Auch in der aktuellen Studie war die Spornbiomasse im dritten Versuchsjahr bei allen drei Arten in den Reinkulturen gegenüber dem Vorjahr reduziert (s. 3.2.1.8), die gemessenen Nettophotosyntheseraten pro Blattfläche waren jedoch bei keiner Art vermindert (s. 3.3.1: Abb. 105).

Daten zum Stickstoffgehalt der grünen Blattspreiten liegen für die hier untersuchten Pflanzen aus dem ersten Versuchsjahr vor. In den Kontrollen war der Stickstoffgehalt bei *Arrhenatherum* zum Zeitpunkt des Schnitts mit etwa 2,7 % am höchsten, für *Bromus* und *Brachypodium* wurden ca. 2,5 bzw. 2,3 % ermittelt. Unter NH_3 -Exposition stieg bei *Bromus* der Stickstoffgehalt der Blätter um etwa 10 % an, der Proteingehalt nahm sogar signifikant um ca. 60 % zu. Bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* waren die Werte zu diesem Zeitpunkt da gegen kaum verändert (JÄGER et al. 1998).

Wenn man davon ausgeht, dass der Stickstoffgehalt der Blätter im zweiten und dritten Versuchsjahr unter NH_3 -Exposition auch bei *Brachypodium* zunahm, würde dies die starken Steigerungen der Nettophotosyntheseraten bei den beiden Halbtrockenrasenarten erklären. Die bereits in den Kontrollen relativ hohe Nettophotosyntheserate bei *Arrhenatherum* deckt sich mit der Tatsache, dass die Stickstoffkonzentration dort bereits relativ hoch war.

Ein deutlicher Anstieg des Stickstoffgehaltes unter NH_3 -Exposition wurde bei Studien mit verschiede-

nen Pflanzenarten beobachtet (FANGMEIER et al. 1994), darunter die wildwachsenden Süßgräser *Agrostis capillaris* und *Deschampsia flexuosa* (DUECK & ELDERSON 1992, VAN DER EERDEN et al. 1991), Kulturpflanzen wie *Triticum aestivum* (CLEMENT et al. 1995) oder Gehölze wie *Pinus sylvestris* (PEREZ-SOBA et al. 1994 b).

In einem Kurzzeitexperiment von HANSTEIN (1999), der die gleichen Arten wie in der hier vorgestellten Studie untersuchte, blieb eine NH_3 -Exposition von 24 Tagen ohne Wirkung auf den Stickstoffgehalt der Blätter oder die Photosyntheserate von etwa drei Monate alten Pflanzen. Dagegen wurde in einem weiteren Experiment von HANSTEIN (1999) mit *Bromus* und *Arrhenatherum* sowohl der Stickstoffgehalt der Blätter als auch die Photosyntheserate durch hohe Nährstoffgaben um etwa das zwei- bzw. dreifache gesteigert.

4.1.11.1 Einflüsse der Blattmorphologie auf die Photosyntheserate

Bei einer Vergleichsstudie von GARNIER et al. (1999) mit 14 Süßgrasarten zeigte sich, dass neben dem Stickstoffgehalt auch die Dicke der Blätter die CO_2 -Assimilation beeinflusst. Während die Nettophotosyntheserate pro Blattflächeneinheit (A_{area}) positiv mit der Blattdicke korreliert war, stand die Nettophotosyntheserate pro Frischgewichtseinheit (A_{mass}) hiermit negativ in Beziehung. Dies deckt sich mit Angaben von REICH et al. (1992), die Literaturangaben zu den Eigenschaften zahlreicher Arten aus unterschiedlichsten Ökosystemen analysierten (s. 4.1.6). Dabei zeigte sich, dass die Blätter von langsamwachsenden Arten eine niedrigere spezifische Blattfläche (SLA) und einen geringeren Stickstoffgehalt pro Blattmasseneinheit (N_{mass}) aufwiesen als die Blätter von schnellwachsenden Arten. SLA und Stickstoffgehalt sind eng miteinander verbunden. Eine größere Blattdicke und ein niedriger Stickstoffgehalt führen zu niedrigen Nettophotosyntheseraten in Bezug auf die Blattmasse (A_{mass}). Da sich Nettophotosyntheseraten und Stickstoffgehalte zwischen verschiedenen Arten in Bezug auf die Blattfläche weniger stark unterscheiden als in Bezug auf die Blattmasse, ist das Verhältnis zwischen Stickstoffgehalt und A_{area} weniger ausgeprägt (FIELD & MOONEY 1986, LAMBERS et al. 1998).

Auch in der aktuellen Studie waren die interspezifischen Unterschiede der A_{mass} (bezogen auf das Trockengewicht der zum Zeitpunkt der Ernte grünen Blattspreiten) ausgeprägter als die der A_{area} (s. Tab. 52). So erreichte die A_{area} bei *Bromus* in den Kontrollen etwa 70 % des entsprechenden Wertes bei *Arrhenatherum*, die A_{mass} jedoch nur etwa 30 % - Ausdruck der besonders niedrigen spezifischen Blattfläche (SLA) bei *Bromus*. Bei *Brachypodium* lagen die entsprechenden Werte mit etwa 30 bzw. 20 % weniger stark auseinander, auch dies beeinflusst durch die SLA-Werte, die bei *Brachypodium* höher waren als bei *Bromus*.

Auch die Effekte eines erhöhten NH_3 -Angebotes auf die A_{mass} unterschieden sich von denen auf die A_{area} . Hierbei spielten die unterschiedlichen Behandlungseffekte auf die SLA eine Rolle (s. 3.2.1.9 & 4.1.6). Nur bei *Bromus* nahm die SLA unter NH_3 -Exposition zu, die Blattspreiten wurden etwas dünner, entsprechend lag die Steigerung der A_{mass} (ca. + 130 %) noch über der bei der A_{area} (ca. + 90 %).

Umgekehrt waren die Effekte bei den beiden anderen Arten, deren SLA unter NH_3 -Exposition jeweils

Tab. 52: Nettophotosyntheseraten in Bezug auf Blattfläche und Blattmasse unter Normalbedingungen und bei NH_3 -Konzentrationen von $50 \mu\text{g m}^{-3}$ in der Umgebungsluft (NH_4^+ alle: $0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$), Messwerte aus dem 2. Versuchsjahr)

Art	NH_3 -Behandlung	A_{area} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Inter-spezifische Relationen (%)	SLA ($\text{m}^2 \text{ kg}_{\text{TG}}^{-1}$)	A_{mass} ($\mu\text{mol kg}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	Inter-spezifische Relationen (%)
<i>Arrhenatherum</i>	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	6,57	100	41,00	269,4	100
	$50 \mu\text{g m}^{-3}$	7,34	100	30,87	226,6	100
<i>Bromus</i>	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	4,66	71	15,78	73,5	27
	$50 \mu\text{g m}^{-3}$	9,04	123	18,37	166,1	73
<i>Brachypodium</i>	$0 \mu\text{g m}^{-3}$	1,84	28	28,48	52,4	19
	$50 \mu\text{g m}^{-3}$	5,13	70	25,77	132,2	58

abnahm. Bei *Brachypodium* fielen die positiven Effekte auf die A_{mass} daher geringer aus (A_{area} ca. + 180 / A_{mass} + 150 %), bei *Arrhenatherum* kehrte sich die geringe Steigerung sogar in einen schwach negativen Effekt um (A_{area} ca. + 10 / A_{mass} -20 %).

Interspezifische Differenzen in ähnlichen Größenordnungen wie hier fanden auch SZENTE et al. (1998) in einer experimentellen OTC-Studie mit Süßgrasarten einer kontinentalen Steppengesellschaft, darunter eine langsamwachsende (*Festuca rupicola*) und eine schnellwachsende Art (*Dactylis glomerata*). Die Nettophotosyntheserate von *Festuca rupicola* erreichte nur etwa 35 % der Durchschnittsrate von *Dactylis glomerata*, Transpiration und stomatäre Leitfähigkeit waren etwa halb so groß, die Wassernutzungseffizienz (WUE) lag bei etwa 70 % des Vergleichwertes. Untersuchungen von NAGY et al. (1998) zeigten, dass die Nettophotosyntheserate von *Festuca rupicola* in erster Linie durch den Diffusionswiderstand des Blattmesophylls begrenzt wird, was mit dem hohen Anteil an Festigungselementen in den Blättern dieser Art erklärt werden kann, während die stomatäre Leitfähigkeit oder die Kapazität der Rubisco eine untergeordnete Rolle zu spielen scheinen.

Auch *Bromus* investiert als typische Halbtrockenrasenart viel in seine Blattspreiten, in der vorliegenden Studie lag die spezifische Blattfläche dieser Art noch unter der von *Brachypodium*, die Gewebedichte der Blattspreiten unterschied sich jedoch kaum. Bei *Bromus* deutete die Parallelität von morphologischen Veränderungen und einer deutlichen Zunahme der Nettophotosyntheserate unter NH_3 -Exposition auf eine Abnahme des Diffusionswiderstands des Mesophylls als begrenzender Größe. Da *Brachypodium* etwas weniger in seine Blattspreiten investierte als *Bromus*, könnte der Mesophyllwiderstand bei dieser Art geringer gewesen sein. Dies war wahrscheinlich eine der Ursachen, die es *Brachypodium* ermöglichten, unter NH_3 -Exposition die Nettophotosyntheserate ebenfalls deutlich zu steigern - trotz der Verkleinerung der SLA, die v.a. auf eine Zunahme der Gewebedichte zurückzuführen war (s. 3.2.1.13 & 4.1.6). Die geringeren Investitionen von *Brachypodium* in die Blattspreiten vermindern jedoch im Vergleich zu *Bromus* den Transpirationsschutz (BORNKAMM 1958, s. 4.1.6).

Eine Abnahme des Mesophyllwiderstandes unter NH_3 -Exposition stellten VAN HOVE et al. (1991) bei *Populus euramericana* fest, nachdem diese sieben Wochen Konzentrationen von $64 \mu\text{g m}^{-3}$ ausgesetzt worden war. Dass unter Stickstoffmangel sowohl der Mesophyllwiderstand als auch der stomatäre Widerstand zunehmen, beobachteten bereits RYLE & HESKETH (1969, zit. in NATR 1975), beides zusammen bewirkt eine starke Abnahme der Nettofotosyntheserate.

Es wurde bereits in Abschnitt 4.1.6 dargestellt, dass eine niedrige spezifische Blattfläche und/oder eine hohe Gewebedichte häufig mit einer langen Blattlebensdauer verbunden ist - beides typische Eigenschaften von Pflanzen nährstoffarmer Standorte. Die verlängerte Lebensdauer kann zur Kompensation der durch relativ niedrige Stickstoffgehalte verursachten niedrigen Assimilationsraten beitragen (REICH et al. 1992).

4.1.11.2 Photosynthese eines Pflanzenbestandes

Weder aus der Nettophotosyntheserate noch aus der Photosynthesekapazität von Einzelblättern lässt sich ohne weiteres auf die Photosynthese eines ganzen Pflanzenbestandes schließen (LAMBERS et al. 1998). Nicht allein die Größe der Gesamtblattfläche ist hierbei entscheidend, auch die Struktur des Bestandes spielt eine wichtige Rolle, diese bestimmt wiederum die Strahlungsverteilung innerhalb der Vegetation (s. 4.1.8). Untersuchungen an *Festuca arundinacea* zeigten, dass positive Effekte eines erhöhten Stickstoffgehaltes in den Blattspreiten auf die Photosynthese nur bei einem hohen PAR-Angebot auftreten (GHASHGHAIE 1986 zit. in BELANGER & GASTAL 2000), in einem Pflanzenbestand sind die Blätter je nach ihrer Position jedoch ganz unterschiedlichen PAR-Werten ausgesetzt. Da sowohl gut wie weniger gut exponierte Blätter zur Gesamtpotosynthese des Bestandes beitragen, sind die Effekte des Stickstoffangebotes auf die Bestandesphotosynthese geringer als auf die Photosynthese eines einzelnen Blattes (BELANGER & GASTAL 2000). Die Photosynthese einer Pflanze oder eines Bestandes wird aber auch durch die Verteilung des Stickstoffs beeinflusst. Da in den oberen Bereichen eines Pflanzenbestandes, wo das größte Strahlungsangebot zur Verfügung steht, die höchsten Assimilationsgewinne möglich sind, wird mit wachsender Bestandeshöhe der Stickstoff aus tiefliegenden Blättern in höher gelegene verlagert (s. 4.1.6).

Auch die Wachstumsrate einer Pflanze wird nicht allein von den Photosyntheseraten der Einzelblätter bestimmt. Neben der Größe der Gesamtblattfläche spielt hier v.a. die Atmung eine Rolle. Je höher der Anteil von Strukturen und Organen einer Pflanze, die selbst keine Photosynthese betreiben - etwa Festigungsgewebe oder Wurzeln - desto höher ist der Anteil an Photosyntheseprodukten, der für die Atmung benötigt wird. Da langsamwachsende Arten mehr in solche Elemente investieren als schnellwachsende, ist bei ihnen der Verbrauch für die Atmung häufig höher (LAMBERS et al. 1998).

4.1.11.3 Stomatäre Leitfähigkeit, Transpiration und Wassernutzungseffizienz

Während die Photosynthesekapazität eng mit dem Blattstickstoffgehalt verbunden ist, nimmt die maximale stomatäre Leitfähigkeit mit steigender Photosynthesekapazität zu. Auf diese Weise besteht auch eine enge Beziehung zwischen maximaler stomatärer Leitfähigkeit und dem Blattstickstoffgehalt

(SCHULZE et al. 1994, LAMBERS et al. 1998).

Wie zu erwarten, lag in den Kontrollkulturen der hier vorgestellten Studie auch die stomatäre Leitfähigkeit bei *Arrhenatherum* mit ca. $0,18 \text{ cm s}^{-1}$ über den Durchschnittswerten von *Bromus* ($0,13$) und *Brachypodium* ($0,05 \text{ cm s}^{-1}$), ähnliches galt auch für die Transpirationsrate ($4,46 / 3,67 / 1,73 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Dagegen war in einer Kurzzeitstudie von HANSTEIN et al. (1999) unter Laborbedingungen (s. 4.1.1) die stomatäre Leitfähigkeit von *Bromus* doppelt so hoch wie bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium*. Die maximale stomatäre Leitfähigkeit liegt bei Gräsern zwischen $0,8$ und $2,0 \text{ cm s}^{-1}$, die maximale Blatttranspiration von Gräsern in Wiesen zwischen $3,0$ und $4,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und auf trockenen Standorten zwischen $1,8$ und $9,3$ (LARCHER 2001).

Analog zur Nettophotosyntheserate traten unter NH_3 -Konzentrationen von $50 \mu\text{g m}^{-3}$ bei *Brachypodium* die stärksten Zuwächse auf. Dabei nahmen stomatäre Leitfähigkeit und Transpiration etwa gleichstark zu, dies galt sowohl für *Brachypodium*, wo die Mittelwerte um etwa das 1,7-fache zunahmen, wie für *Bromus* mit Steigerungsraten von etwa 60 %. Bei *Arrhenatherum* deutete eine Zunahme der Transpirationsrate um etwa 30 % bei gleichzeitiger Konstanz der stomatären Leitfähigkeit (s. Abb. 104) auf eine stärkere Wasserabgabe über die gesamte Oberfläche der Blattspreiten hin, die Interpretierbarkeit wird hier jedoch durch ein unterschiedlich hohes Wasserdampfdruckdefizit während der Messungen in den Behandlungsvarianten eingeschränkt.

Die beobachtete Erhöhung der stomatären Leitfähigkeit unter NH_3 -Exposition (bei den Messungen im dritten Versuchsjahr auch bei *Arrhenatherum*) deckt sich mit entsprechenden Ergebnissen in Studien mit *Populus euramericana*, *Phaseolus vulgaris* (VAN HOVE et al. 1989, 1991) und *Pseudotsuga menziesii* (VAN HOVE & BOSSEN 1994). Diese Ergebnisse legen nahe, dass die NH_3 -Aufnahme in die Blätter v.a. durch den stomatären Widerstand kontrolliert wird (VAN HOVE et al. 1989, 1991).

Als Auslöser einer Erhöhung der stomatären Leitfähigkeit unter NH_3 -Exposition vermuteten VAN HOVE et al. (1989) weniger einen direkten NH_3 -Effekt auf die Stomataöffnung als vielmehr eine indirekte Wirkung, die von der verstärkten Bildung von Kohlenhydratgerüsten für die NH_3 -Assimilation ausgeht, wodurch die interne CO_2 -Konzentration abnimmt. Die NH_3 -Aufnahme würde auf diese Weise - solange das Strahlungsangebot für die Photosynthese ausreichend ist - zu einer sich in Form einer positiven Rückkopplung selbst verstärkenden Aufnahme führen (VAN DER EERDEN & PEREZ-SOBA 1992). Durch die gesteigerte Synthese von Kohlenhydratgerüsten wirkt die Förderung der Photosynthese zugleich den toxischen Effekten hoher Ammoniumkonzentrationen entgegen (PEARSON & STEWART 1993).

Photosynthese und stomatäre Leitfähigkeit sind aber nicht notwendigerweise miteinander gekoppelt. So nahm in einer Kurzzeitstudie von WHITFIELD et al. (1998) mit der schnellwachsenden Art *Plantago major ssp. major* unter einem hohen Nährstoffangebot (N-P-K) zwar die stomatäre Leitfähigkeit zu, nicht jedoch die Nettophotosyntheserate - trotz einer deutlichen Zunahme des Stickstoffgehaltes in den Blättern.

Eine Erhöhung der stomatären Leitfähigkeit führt auch zu einer verstärkten Transpiration. Die Ergebnisse der aktuellen Studie stimmen mit Beobachtungen anderer Autoren aus NH_3 -Begasungsexperi-

menten mit *Pinus sylvestris* überein (VAN DER EERDEN 1992, VAN DER EERDEN & PEREZ-SOBA 1992). Generell besteht eine Beziehung zwischen der Transpiration und dem Stickstoffgehalt, besonders eng ist diese Verbindung auf der Ebene der Blätter (SCHULZE et al. 1994 zit. in POLLEY et al. 1999).

Ein hohes NH_4^+ -Angebot kann jedoch indirekt auch zu einer verminderten Transpiration beitragen. DE VISSER et al. (1996) beobachteten in einem zweijährigen Experiment mit *Pseudotsuga menziesii* eine Verkleinerung des Wurzel/Spross-Verhältnisses bei einem erhöhten NH_4^+ -Angebot (s. 4.1.10). Die eingeschränkte Wasseraufnahmefähigkeit führte bei dieser Nadelbaumart zu einer reduzierten Transpiration.

Keine Beziehung der Transpiration pro Blattfläche oder der Wassernutzungseffizienz (WUE_{Ph}) mit der Relativen Wachstumsrate (RGR) fanden POORTER & FARQUHAR (1994) in einer Kurzzeitstudie mit 24 Pflanzenarten, die in einer Nährlösung gehalten wurden - darunter sowohl langsamwachsende wie *Brachypodium pinnatum* oder *Festuca ovina* als auch schnellwachsende wie *Dactylis glomerata* oder *Lolium perenne*. Dagegen nahm die Transpirationsrate pro Wurzelgewichtseinheit mit der RGR signifikant zu, worin sich auch die größere Wasseraufnahme bei schnellwachsenden Arten widerspiegelt. Auch hatten Arten mit einer hohen Transpirationsrate pro Blattfläche eine niedrigere Wassernutzungseffizienz (WUE_{Ph}). In der aktuellen Studie ließ sich diese Beziehung nicht erkennen. In den Kontrollkulturen war die WUE_{Ph} bei *Arrhenatherum* mit ca. 1,5 am größten, gefolgt von *Bromus* mit etwa 1,3 und *Brachypodium* mit ca. 1,1. Da die Zuwächse der Nettophotosyntheserate bei *Brachypodium* und *Bromus* anders als bei *Arrhenatherum* über denen der Transpirationsrate lagen, konnten die beiden Halbtrockenrasenarten unter NH_3 -Exposition ihre Wassernutzungseffizienz (WUE_{Ph}) jedoch verbessern (auf ca. 1,7 bzw. 1,6), während die WUE_{Ph} bei *Arrhenatherum* sank (auf ca. 1,2).

Eine Verringerung der Wassernutzungseffizienz (WUE) in NH_3 -Begasungsexperimenten beobachteten auch VAN DER EERDEN (1992) bei *Pinus sylvestris* und VAN HOVE & BOSSEN (1994) bei *Pseudotsuga menziesii*. Sowohl eine Abnahme der WUE als auch eine Zunahme des Wurzel/Spross-Verhältnisses (s. 4.1.10) sind Faktoren, die die Empfindlichkeit der Pflanzen gegenüber einer eingeschränkten Wasserverfügbarkeit erhöhen.

Zu den Effekten der NH_3 -Exposition auf die Dunkelatmung liegen unterschiedliche Ergebnisse vor. Während VAN DER EERDEN et al. (1990) bei *Deschampsia flexuosa* und *Molinia caerulea* sowie VAN HOVE et al. (1989) bei *Populus* keine deutlichen Veränderungen feststellten, nahm die Dunkelatmung bei *Pinus* zu (VAN DER EERDEN 1992, VAN DER EERDEN & PEREZ-SOBA 1992), wodurch ein Teil der positiven NH_3 -Effekte wieder verloren ging.

4.1.12 Kohlenhydrate

Kohlenhydrate spielen als Primärprodukt der Photosynthese, als Grundbausteine des pflanzlichen Organismus sowie als Energiereserven der Pflanze eine wichtige Rolle. Neuere Studien deuten zudem auf eine wichtige Rolle bei der Signalübertragung innerhalb der Pflanze (s. 4.1.10). Welche Mengen an nicht-strukturellen Kohlenhydraten in einer Pflanze vorliegen, hängt sowohl vom „input“ aus der Photosynthese als auch vom „output“ durch Wachstum und Atmung ab (FULKERSON & DONAGHY 2001). Verschiedene Studien zeigten zudem einen Zusammenhang zwischen dem Kohlenhydratgehalt und der Wachstumsstrategie einer Pflanzenart. So fanden POORTER & DE JONG (1999, s. 4.1.6) in den Blättern von im Freiland gewachsenen typischen Arten nährstoffarmer Standorte einen höheren Anteil sowohl an strukturellen als auch an nicht-strukturellen Kohlenhydraten als bei Arten nährstoffreicher Standorte. Ähnliche Beobachtungen machten auch VAN ARENDONK & POORTER (1994) in einer Kurzzeitstudie mit 14 Süßgrasarten im Gewächshaus. Dort hatten langsam wachsende Arten ebenfalls höhere Gehalte an nichtstrukturellen Kohlenhydraten als schnellwüchsige Arten. Zu gegensätzlichen Ergebnissen kamen jedoch ROUMET et al. (1999), die im Freiland entnommene Exemplare unterschiedlicher Genotypen von *Bromus erectus* und *Dactylis glomerata* im Gewächshaus hielten. Während der Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate (einschließlich der Stärke) in den Blattspreiten von *Bromus* zwischen etwa 6 und 12 % lag, betrug der Anteil bei *Dactylis* zwischen 11 und 18 %.

In der aktuellen Studie wurde der Gehalt verschiedener Kohlenhydrate in den grünen Blattspreiten zum Zeitpunkt des Schnitts im ersten Versuchsjahr bestimmt. Dabei zeigten sich bei allen fünf analysierten Kohlenhydratverbindungen bzw. -pools deutliche Unterschiede zwischen den drei untersuchten Arten (s. 3.3.2: Abb. 106). In der Regel waren die Konzentrationen in den Blattspreiten von *Arrhenatherum* am höchsten, während bei *Bromus* und *Brachypodium* niedrigere Gehalte gefunden wurden. Nur beim Stärkegehalt lag *Bromus* an der Spitze. In den Kontrollkulturen erreichte der Kohlenhydratgehalt („Gesamtkohlenhydratgehalt“ + Stärkegehalt) von *Arrhenatherum* etwa 2,9 % des Blatttrockengewichtes, gefolgt von *Bromus* mit etwa 2,6 % und *Brachypodium* mit etwa 1,5 % (s. 3.3.2).

Damit lagen die Konzentrationen nicht-struktureller Kohlenhydrate bei allen drei hier untersuchten Arten unterhalb der von POORTER (1994) in einer Literaturanalyse ermittelten Bandbreite von 7 bis 26 % des Trockengewichtes bei krautigen Pflanzenarten (10 bis 90 %-Grenzwert). In einer Kurzzeitstudie unter Laborbedingungen lag der Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate in den Blattspreiten sowohl von *Bromus erectus* als auch von *Lolium perenne* bei etwa 12 % des Trockengewichts (ROUMET et al. 1996). VAN ARENDONK & POORTER (1994) ermittelten u.a. bei *Brachypodium* einen Gehalt von etwa 13 %, bei *Dactylis glomerata* von etwa 11 %.

Dagegen fanden VIANO et al. (1996) bei der Analyse von Freilandpflanzen aus Südfrankreich ähnliche Werte wie in der aktuellen Studie. Der durchschnittliche Anteil nicht-struktureller Zucker an der gesamten oberirdischen Sprosstrockenmasse betrug bei *Bromus erectus* 4,4 %, bei *Dactylis glomerata* 2,4 %, der Stärkegehalt erreichte 1,2 bzw. 1,6 %. Auch die Ergebnisse von VOLAIRE &

THOMAS (1995) aus einem Kurzzeitexperiment mit *Dactylis glomerata* unter Gewächshausbedingungen decken sich gut mit der hier vorgestellten Studie. In den Blättern fanden sie mit einem Gehalt von ca. 3,0 % wasserlöslicher Kohlenhydrate ähnliche Konzentrationen wie bei *Arrhenatherum*.

Anders als in den genannten Vergleichsstudien von VAN ARENDONK & POORTER (1994) und POORTER & DE JONG (1999) jedoch in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von ROUMET et al. (1999) war in der aktuellen Studie der Gehalt an nichtstrukturellen Kohlenhydraten bei der schnellwüchsigen Art am höchsten (*Arrhenatherum*: 100 %). *Bromus* als eine der langsamwachsenden Arten lag jedoch, bedingt durch den relativ hohen Stärkegehalt, nur wenig darunter (90 %). Beim Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate erreichte *Bromus* dagegen nur etwa 70 % des Wertes von *Arrhenatherum*. Bei *Brachypodium* als der zweiten langsamwachsenden Art war der Kohlenhydratgehalt sowohl mit als auch ohne Stärke mit etwa 50 % der Vergleichswerte von *Arrhenatherum* deutlich niedriger.

Der im interspezifischen Vergleich hohe Kohlenhydratgehalt in den Blattspreiten von *Arrhenatherum* korrespondiert mit der bereits ohne ein verbessertes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot relativ hohen Nettphotosyntheserate (s. 3.3.1). Zwar wurden die Gaswechsellmessungen im zweiten und dritten Versuchsjahr durchgeführt, es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass sich die untersuchten Arten auch in der ersten Vegetationsperiode ähnlich verhielten.

Zu den relativ hohen Kohlenhydratkonzentrationen bei *Arrhenatherum* trugen neben den reduzierenden Zuckern, zu denen alle Zucker mit einer freien glycosidischen Hydroxylgruppe gehören (Glucose, Fructose, Maltose, Lactose), v.a. die Fructane bei. Die Familie der Poaceae gehört neben den Asteraceae, Liliaceae u.a. zu den Pflanzenfamilien, in denen diese Fructosepolymere neben der Stärke als Reservepolysaccharid auftreten (HENDRY 1987). Fructane kommen überall im Pflanzengewebe vor und können insbesondere bei niedrigen Temperaturen hohe Konzentrationen erreichen. So fanden POLLOCK & JONES (1979) bei Süßgräsern des Wirtschaftsgrünlands die höchsten Fructankonzentrationen meist in den Wintermonaten. Hohe Temperaturen haben dagegen eine hemmende Wirkung auf die Fructansynthese (WARDLAW 1990). Dies legt die Vermutung nahe, dass Fructane dann akkumuliert werden, wenn die Menge des fixierten Kohlenstoffs den augenblicklichen Bedarf übertrifft bzw. die Möglichkeiten der Verlagerung eingeschränkt sind. Die Fructanakkumulation innerhalb der Vakuole ermöglicht eine Fortführung der Photosynthese indem eine Senke für die neu entstandenen Kohlenhydrate zur Verfügung steht (CHATTERTON et al. 1989).

Im laufenden Experiment ließen sich Fructane in den Blattspreiten aller drei Süßgrasarten nachweisen, die Konzentrationen lagen zwischen 4 % des Trockengewichtes bei *Arrhenatherum* und 0,5 % bei *Brachypodium*. MORVAN-BERTRAND et al. (1999) fanden in Blattspreiten von *Lolium perenne*, der unter kontrollierten Bedingungen gehalten wurde, Fructangehalte von etwa 0,5 %. Höher waren die Gehalte nur in den Blattscheiden neuer Blätter (3,6 %) und an der Basis von Blättern, die sich noch in der Phase des Längenwachstums befanden (4,2 %).

Die in der aktuellen Studie ermittelten Fructangehalte sprachen gegen eine längerfristige Speicherung in den Blättern. Dies galt auch für die anderen analysierten Kohlenhydratverbindungen bzw.

-gruppen. Die Blattspreiten dienten daher sehr wahrscheinlich in den meisten Fällen nur als kurzzeitige Zwischenspeicher, aus denen die Kohlenhydrate bei Bedarf schnell wieder mobilisiert werden konnten. Studien anderer Autoren zeigten, dass für die Speicherung größerer Kohlenhydratmengen andere Pflanzenorgane von Bedeutung sind, deren Kohlenhydratgehalt aber in dieser Studie nicht analysiert wurde. So kann, ausgehend von Untersuchungsergebnissen bei Süßgräsern des Wirtschaftsgrünlands (REYNOLDS 1969, POLLOCK & JONES 1979) und bei Getreidearten (HOFSTÄTTER et al. 1996), angenommen werden, dass auch bei den hier untersuchten Arten die Stängel eine wichtige Rolle als Zwischenspeicher für Kohlenhydrate, insbesondere Fructane spielten. *Arrhenatherum* bildete schon im ersten Jahr bis zu 60 cm hohe Stängel, an denen eine große Zahl assimilierender Blätter verteilt waren. In den von POORTER (1994) analysierten Studien betrug der Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate in den Stängeln krautiger Pflanzen zwischen 8 und 32 % des Trockengewichtes (10 bis 90 %-Grenzwert). Bei *Dactylis glomerata* fanden VOLAIRE & THOMAS (1995) in den untersten 2 cm der Triebe mit ca. 10 % deutlich höhere Konzentrationen als in den Blattspreiten, davon waren etwa 2/3 Fructane, während Saccharose, Glucose und Fructose jeweils nur geringe Konzentrationen erreichten. POLLOCK & JONES (1979) ermittelten sowohl in den Blattspreiten wie in den Stängeln von aus dem Freiland stammenden Exemplaren von *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* und *Lolium perenne* mit Fructankonzentrationen zwischen 0,5 und 2,0 % im Juli/August ähnliche Gehalte wie in der aktuellen Studie. Wie bereits erwähnt stiegen die Fructangehalte bei diesen drei Arten in den Wintermonaten meist an und zwar sowohl in den Blattspreiten wie in den Stängeln. Nur bei *Phleum pratense* waren die Maxima getrennt - das der Blattspreiten wurde im Sommer, das der Stängel im Winter erreicht. Dies deutet auf artspezifische Unterschiede in der Fructansynthese bzw. -allokation hin. HENDRY (1987) fand sowohl in den Stängeln von *Arrhenatherum* wie bei der langsamwachsenden Art *Deschampsia flexuosa*, die im Februar im Freiland gesammelt worden waren, mit 1,5 bzw. 1,0 % des Frischgewichtes relativ niedrige Fructangehalte.

POORTER & BERGKOTTE (1992), die in einem Kurzzeitexperiment im Gewächshaus 11 Süßgrasarten untersuchten, stellten die chemische Zusammensetzung unterschiedlicher Organe einer langsamwachsenden und einer schnellwachsenden Art gegenüber. Während sich in diesem Vergleich der Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate in den Blättern nicht unterschied (jeweils 13 %), enthielten sowohl die Stängel (26 %) der langsamwachsenden Art besonders aber die Wurzeln (32 %) deutlich höhere Konzentrationen als die entsprechenden Organe der schnellwachsenden Art (23 bzw. 24 %). Dies deutet darauf hin, dass auch die Wurzeln als Speicherorgan für nichtstrukturelle Kohlenhydrate fungieren können. POORTER (1994) gibt für krautige Pflanzen eine Bandbreite von 20 bis 33 % des Trockengewichtes an (10 % bis 90 %-Grenzwert). BAXTER et al. (1994) fanden sowohl in den Blattscheiden als auch in den Wurzeln von *Agrostis capillaris* aus einem Open-Top-Kammerversuch Konzentrationen nicht-struktureller Kohlenhydrate von etwa 50 %, in den Blattspreiten lag der Gehalt bei etwa 40 %. Besonders die Polysaccharide Stärke und Fructane können in den Wurzeln hohe Konzentrationen erreichen (POORTER & BERGKOTTE 1992).

Als einzige der hier untersuchten Arten verfügt *Brachypodium* neben den Wurzeln auch über unter-

irdische Rhizome, in die ein Großteil des Nährstoffkapitals verlagert werden kann (ELLENBERG 1996). Untersuchungen von BOBBINK & WILLEMS (1991) in holländischen Halbtrockenrasen zeigten, dass dies auch für die nicht-strukturellen Kohlenhydrate gilt.

Zwar waren in der aktuellen Studie auch die in den Blattspreiten von *Bromus* gefundenen Kohlenhydratgehalte relativ gering, jedoch deutet der im Vergleich zu den beiden anderen Arten höhere Stärkegehalt darauf hin, dass die Blattspreiten hier intensiver als Zwischenspeicher genutzt wurden. Stärke, ein Polymer der D-Glucose mit Polymerisationsgraden von 2000 bis über 200.000 (HENDRY 1987), ist der am weitesten verbreitete Reservestoff im Pflanzenreich. Da Stärke in Wasser kaum löslich ist, bietet sich der Pflanze die Möglichkeit, Glucose als Energievorrat ohne größere Molekülveränderungen in einer osmotisch weitgehend unwirksamen Form zu speichern und diese jederzeit wieder mobilisieren zu können. Eine Ursache für die verstärkte Speicherung von Stärke in den Blattspreiten von *Bromus* könnte der schwierigere Abtransport der Assimilate gewesen sein. Die Blätter von *Bromus* waren relativ schmal und lang, Längen von über 40 cm waren keine Seltenheit. Generell kommt bei *Bromus* den Blattbasen und Knospen als Speicherorganen große Bedeutung zu. Bevor die Blattspreiten infolge von Trockenheit oder niedrigen Temperaturen absterben, werden Nährelemente wie Stickstoff und Phosphor im Zuge eines ausgeprägten pflanzeninternen Kreislaufs in das als „Restgrün“ bezeichnete Speichergewebe verlagert (ELLENBERG 1996). Dies gilt in ähnlicher Weise auch für die nichtstrukturellen Kohlenhydrate. So fanden KLIMES & KLIMESOVA (2002) in den Teilen der Biomasse von *Bromus*, die an oder unter der Bodenoberfläche wuchsen, bei im Oktober im Freiland entnommenen Pflanzen mit ca. 35 % hohe Konzentrationen an nichtstrukturellen Kohlenhydraten (Gesamtkohlenhydratgehalt + Stärke).

Da *Bromus* im ersten Jahr der aktuellen Studie nur Blätter entwickelte, fehlten bei dieser Art zunächst die Stängel als potentielle Kohlenhydratspeicher.

Im Gegensatz zu den anderen Kohlenhydratformen waren die artspezifischen Unterschiede beim Saccharosegehalt gering. Saccharose nimmt im pflanzlichen Kohlenstoffmetabolismus eine zentrale Stellung ein. Das Disaccharid ist sowohl Hauptprodukt der Kohlenstoffassimilation während der Photosynthese als auch vorherrschende Zuckertransportform innerhalb der Pflanze von den Orten der Kohlenhydratsynthese (Sources) zu den Orten des Verbrauchs (Sinks). Zudem kann es in großen Mengen im Pflanzengewebe gespeichert werden (STRASBURGER 2002). So ist es in den Stängeln von *Sorghum*-Arten die häufigste nichtstrukturelle Kohlenhydratform (ANGLANI 1998).

4.1.12.1 NH_y -Effekte auf den Gehalt nicht-struktureller Kohlenhydrate

Die fördernden Effekte eines erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf die Photosynthese und damit auf die Produktion von Kohlenhydratgerüsten wurden bereits dargestellt (s. 3.3.1).

In der aktuellen Studie bewirkte ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot z.T. Steigerungen, z.T. aber auch Abnahmen der Konzentrationen nicht-struktureller Kohlenhydrate in den Blattspreiten. Signifikant stiegen bei *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition der Stärke- und der Fructangehalt, die Saccharosekonzentration nahm durch NH_4^+ -Gaben zu. Bei *Bromus* und *Brachypodium* nahm signifikant nur der

Saccharosegehalt unter NH_3 -Exposition zu.

Bei allen drei Arten zeigten sich auffällige Parallelen der Behandlungseffekte auf die Konzentrationen nicht-struktureller Kohlenhydrate - und hier insbesondere auf die Konzentrationen von Stärke und Fructanen als Reservopolysaccharide - und den Veränderungen des Wurzel/Spross-Verhältnisses (s. 4.1.10). Zwar stammen die Kohlenhydratdaten aus dem ersten, die Wurzel/Spross-Werte dagegen aus dem dritten Versuchsjahr, geht man jedoch davon aus, dass (a) bei beiden Parametern ähnliche Effekte auch in den anderen Versuchsjahren auftraten und (b) der Kohlenhydratgehalt der Blattspreiten auch den Kohlenhydratstatus des gesamten Sprosses widerspiegelt, deuten die beobachteten Effekte auf artspezifisch unterschiedliche Einflüsse der Behandlungen auf die Kohlenhydratallokation hin. Während bei *Arrhenatherum* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot eine deutliche Zunahme der nicht-strukturellen Kohlenhydrate in den Blattspreiten mit einer Verkleinerung des Wurzel/Spross-Verhältnisses korrespondierte, waren bei *Bromus* und *Brachypodium* geringere Zunahmen der Kohlenhydratkonzentrationen mit einer ausgeprägten Kontinuität des Wurzel/Spross-Verhältnisses verbunden. Dies spricht dafür, dass *Arrhenatherum* unter NH_3 -Exposition einen größeren Anteil dieser Kohlenhydrate direkt im Spross (zwischen-)speicherte, während bei *Bromus* und *Brachypodium* der Kohlenhydratanteil, der in die unterirdische Biomasse verlagert wird, weitgehend unverändert blieb.

Eine Abnahme der in den Wurzeln gespeicherten Kohlenhydrate unter einem erhöhten Stickstoffangebot wurde in verschiedenen Studien beobachtet, auch bei Süßgräsern (Übersicht bei TROUGHTON 1956, 1960 a). Da Pflanzen bei einem verbesserten Stickstoffangebot in der Regel weniger in die Ausbildung ihres Wurzelsystems investieren (s. 4.1.10) verkleinern sich auch die Speichermöglichkeiten für Kohlenhydrate. Diese werden stattdessen in Sprossorganen wie den Stängeln oder (in geringerer Masse) den Blattspreiten gespeichert. Da die Speicherung von Reservestoffen v.a. durch das Volumen eines Organs bestimmt wird, nahm schon PEARSALL (1927 zit. in TROUGHTON 1960 a) an, dass bei einem hohen Wurzel/Spross-Verhältnis das Wurzelwachstum in erster Linie auf eine Volumenvergrößerung ausgerichtet ist, das Wachstum des Sprosses dagegen auf die Ausbildung einer möglichst großen Fläche abzielt. Dies ist dann der Fall, wenn der Spross sich im vegetativen Wachstum befindet und die Stoffreserven in den Wurzeln angelegt werden. Umgekehrt spricht ein niedriges Wurzel/Spross-Verhältnis dafür, dass die Wurzeln v.a. ihre Oberfläche vergrößern, der Spross dagegen sein Volumen, also mehr Reservestoffe einlagert.

Werden weniger Kohlenhydrate in die Wurzeln verlagert, verringert sich auch die Menge der Kohlenhydrate, die die Pflanze an die Mykorrhiza abgeben kann. Die negativen Auswirkungen auf den Symbionten reduziert wiederum die Nährstoffaufnahme der Pflanze (PEREZ-SOBA et al. 1995). Eine Reduktion der Mykorrhizierung unter NH_3 -Exposition wurde sowohl in verschiedenen Begasungsexperimenten mit Baumkeimlingen (VAN DER EERDEN et al. 1992, PEREZ-SOBA et al. 1995) als auch in einer Freilandstudie von TERMORSHUIZEN & SCHAFFERS (1991 zit. in PEREZ-SOBA et al. 1995) beobachtet (s. 1.7). Während die Autoren der Freilanduntersuchung die Ursachen in einer Verminderung von Produktion oder Transport von Kohlenhydraten in die Wurzeln vermuteten, waren diese beiden Faktoren in der Studie von PEREZ-SOBA et al. (1995) mit *Pinus sylvestris* durch die NH_3 -Exposition nicht negativ beeinflusst, sodass diese Autoren die Ursache der negativen Effekte auf die

Mykorrhiza in möglichen Veränderungen der Menge und Qualität der Exudate sahen.

In der aktuellen Studie traten neben Konzentrationssteigerungen unter einem erhöhtem NH_y -Angebot bei bestimmten Kohlenhydratverbindungen oder -gruppen aber auch gegenläufige Effekte auf. So zeigten sich bei allen drei Arten unter NH_3 -Exposition abnehmende Tendenzen im Gehalt an reduzierenden Zuckern. Bei *Arrhenatherum* nahm der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate unter niedrigen NH_3 -Konzentrationen zu, wuchs jedoch unter maximaler NH_3 -Exposition nicht weiter an (Sättigung). Niedrige NH_4^+ -Gaben bewirkten ebenfalls eine Zunahme des Gesamtgehaltes, unter maximalem Angebot nahm dieser jedoch wieder ab (Optimum). Ähnliche Effekte ließen sich bei *Arrhenatherum* auch beim Saccharose- und Fructangehalt erkennen (s. 3.3.2).

Dies deutet auf einen mit zunehmender $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung steigenden Bedarf an Kohlenhydratgerüsten für die Ammoniumassimilation. Ammonium kann durch das Zusammenspiel von Glutamin- und Glutamat-Synthase (GS/GOGAT) unter Verbrauch von Kohlenhydraten zu Glutamat assimiliert werden (LEA et al. 1992, LARCHER 2001, s. 4.1). Messungen an den Pflanzen, die auch in der hier vorgestellten Studie untersucht wurden, zeigten bei *Arrhenatherum* und *Brachypodium* eine leichte Zunahme der GS-Aktivität unter NH_3 -Exposition, nicht jedoch bei *Bromus* (JÄGER et al. 1996). In der Kurzzeitstudie von HANSTEIN et al. (1999) (s. 4.1.1) nahm die GS -Aktivität unter erhöhten NH_3 -Konzentrationen bei allen drei Arten meist ab. PEREZ-SOBA et al. (1994 a) fanden bei *Pinus sylvestris* unter NH_3 -Exposition sowohl eine Stimulation der Glutamin-Synthase als auch eine Abnahme des Stärkegehaltes in den Nadeln. Da NH_3 das Wachstum von *Pinus* stimulierte, vermuteten PEREZ-SOBA et al. (1994 a) eine damit verbundene verstärkte Mobilisierung von Kohlenhydratreserven als Ursache. In Begasungsexperimenten mit *Triticum aestivum* führte ein erhöhtes NH_3 -Angebot zwar zu einer deutlichen Steigerung der Photosyntheserate, der Gehalt wasserlöslicher Zucker blieb aber unbeeinflusst (CLEMENT et al. 1995, 1997). Dies spricht dafür, dass die zusätzlich produzierten Kohlenhydrate für die Ammoniumassimilation genutzt wurden. CLEMENT et al. (1997) stellten bei den von ihnen untersuchten Pflanzen unter NH_3 -Exposition einen erhöhten Gehalt an Aminosäuren und Proteinen fest. Auch in Blättern von *Hordeum vulgare* stieg während einer fünfstündigen NH_3 -Begasung die Aminosäurekonzentration, besonders bei Glutamin, deutlich an während der Saccharosegehalt gleichzeitig abnahm (LOHAUS & HELDT 1997), auch hier wahrscheinlich aufgrund eines steigenden Bedarfs an Kohlenhydratgerüsten für die Aminosäuresynthese. Mit wachsendem Stickstoffangebot steigende Konzentrationen freier Aminosäuren sowohl im Spross als auch in den Wurzeln fand auch SAARINEN (1998) in einer zweijährigen Gewächshausstudie mit *Carex rostrata*. Der Gehalt nichtstruktureller Kohlenhydrate wurde nur in den Wurzeln reduziert.

Die in der aktuellen Studie beobachteten Reaktionen deuten darauf hin, dass die unter einem erhöhten NH_y -Angebot durch eine stimulierte Photosynthese zusätzlich gebildeten Kohlenhydrate bei niedrigen NH_y -Konzentrationen über dem zusätzlichen Bedarf für die Ammoniumassimilation lagen, so dass der Gehalt vieler Kohlenhydrate ebenfalls zunahm. Erst unter einem sehr hohen NH_y -Angebot führte der weiter zunehmende Verbrauch von Kohlenhydraten für die Ammoniumassimilation zu einer Abnahme der Kohlenhydratkonzentrationen.

Eine Abnahme des Kohlenhydratgehaltes bei einem erhöhten Stickstoffangebot wurde in Studien mit

verschiedenen Pflanzenarten beobachtet. Auf eine Studie von DIRVEN & WIND (1982, zit. in ENNIK & BAAN HOFMANN 1983) mit verschiedenen Süßgrasarten wurde bereits in 4.1.10 hingewiesen. Bei einem niedrigen Stickstoffangebot nahm dort parallel zur Wurzelbiomasse auch der Kohlenhydratgehalt in der gesamten Pflanze zu, unter einem hohen Stickstoffangebot nahm beides jedoch ab. In Blättern von *Agrostis capillaris*-Pflanzen, die in einem Kurzzeitexperiment in Nährlösung gehalten wurden, nahm der Gesamtkohlenhydratgehalt mit zunehmendem Stickstoffangebot ab (BOWLER & PRESS 1996). Im Gegensatz zur aktuellen Studie (s. 4.1.6) war der reduzierte Kohlenhydratgehalt bei *Agrostis capillaris* eng mit einer Vergrößerung der Spezifischen Blattfläche verbunden. Auch BOWLER et al. (1996) sahen die Ursache hierfür in einem verstärkten Bedarf an Kohlenhydratgerüsten für die Assimilation von Aminosäuren.

In einem Klimakammerexperiment mit *Rumex obtusifolius* bewirkten Ammoniumgaben eine starke Abnahme sowohl des Fructan- als auch des Stärkegehaltes der Blättern (HATCHER & AYRES 1998). In einer zweijährigen Freilandstudie mit *Dactylis glomerata* wurde die Fructosekonzentration in der Sprossbasis - dem wichtigsten Speicherort der Fructane bei dieser Art - durch hohe Stickstoffgaben fast durchgängig reduziert (REYNOLDS 1969).

Aus Untersuchungen an Kulturpflanzen liegen weitere Ergebnisse vor. So führte bei Baumwollpflanzen eine mangelnde Stickstoffversorgung zu einer größeren Zuckerakkumulation (CONROY 1992), in den Blättern von ungedüngten Kartoffelpflanzen fand HÖGY (1994) höhere Konzentrationen an Stärke, Saccharose und löslicher Kohlenhydrate als in der gedüngten Variante und bei Hirsepflanzen führten Düngergaben zu einer Abnahme des Gehaltes nicht-struktureller Kohlenhydrate (ANGLANI 1998).

4.2. Entwicklung der Mischkulturen

Das aus der Reaktion der Arten in Monokultur nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in Mischkultur geschlossen werden kann, betonte schon BESSON (1971) nach umfangreichen Feldversuchen mit *Dactylis glomerata* und anderen Arten des Wirtschaftsgrünlands. Dies galt auch für die Entwicklung der Modellkulturen in der hier vorgestellte Studie, die Differenzen zwischen den Reaktionen in Monokultur und in den verschiedenen Mischkulturen waren artspezifisch jedoch unterschiedlich stark.

Da alle drei in dieser Studie verwendeten Arten je nach Konkurrenzsituation anders auf ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot reagierten, werden im Folgenden die Mischkulturen getrennt behandelt. Wo sich ähnliche Entwicklungen und/oder mögliche Ursachen erkennen ließen, wird auf vorrangigere Abschnitte verwiesen.

4.2.1. Mischkultur aus *Arrhenatherum* und *Bromus*

4.2.1.1 Die Initialphase der Modellgemeinschaft

Bei der Suche nach möglichen Ursachen für die Konkurrenzverschiebungen zwischen *Arrhenatherum* und *Bromus* lohnt zunächst ein Blick auf die Initialphase der Modellgemeinschaft.

Zu Beginn der Studie bildete *Arrhenatherum* in Nachbarschaft zu *Bromus* deutlich mehr Sprossbiomasse pro Pflanze als in Reinkultur (hohe RE-Werte). Der von *Bromus* auf *Arrhenatherum* ausgehende Konkurrenzdruck war demnach im ersten Versuchsjahr deutlich geringer als der rein intraspezifische Konkurrenzdruck in den Reinkulturen von *Arrhenatherum*. Da *Arrhenatherum* bereits im ersten Versuchsjahr in die Elongationsphase übergang (s. 3.2.1.1) und zum Erntezeitpunkt im Durchschnitt etwa doppelt so hoch war wie *Bromus* (Daten aus den Reinkulturen, s. 3.2.1.2), kann angenommen werden, dass die Wachsförderung von *Arrhenatherum* in Mischkultur mit *Bromus* v.a. durch ein besseres Strahlungsangebot verursacht wurde.

Bei *Bromus* war dagegen zu Beginn der Studie kein Unterschied in der Wachstumsleistung zwischen Reinkultur und Mischkultur mit *Arrhenatherum* zu erkennen, d.h. der von den *Arrhenatherum*-Pflanzen ausgehende Konkurrenzdruck entsprach dem rein intraspezifischen in Reinkultur von *Bromus*. Im Gegensatz zu *Arrhenatherum* konnte *Bromus* zu diesem Zeitpunkt den geringeren intraspezifischen Konkurrenzdruck nicht für eine Wachstumssteigerung nutzen. Es ist jedoch bemerkenswert, dass die deutlichen Unterschiede in der Wuchshöhe offensichtlich keinen negativen Einfluss auf das Wachstum von *Bromus* in dieser Mischkultur hatten.

Während die mehrjährige Entwicklung des RE weitgehend unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot war, zeigten sich zu Beginn der Studie deutliche Einflüsse einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung, bei *Arrhenatherum* nahm der RE etwas ab, bei *Bromus* dagegen etwas zu. In Verbindung mit der Tatsache, dass *Bromus* bereits in der ersten Vegetationsperiode seine Sprosstrockenmasse unter NH_4^+ -Gaben deutlich steigern konnte, bei *Arrhenatherum* dagegen nur ein sehr geringer Zuwachs auftrat, kann dies als Beleg gewertet werden, dass *Bromus* in der Initialphase der Modellgemeinschaft von einem erhöhten NH_4^+ -Angebot stärker profitieren konnte als *Arrhenatherum*.

Zwar führte dies nur zu sehr geringen Verschiebungen in der Zusammensetzung der oberirdischen Sprossbiomasse dieser Mischkultur, die stärkere Wachsförderung von *Bromus* ist jedoch bemerkenswert, da sie im Kontrast zu Beobachtungen anderer Autoren steht. So stellten RYSER & LAMBERS (1995) in einem Kurzzeitexperiment fest, dass schnellwachsende Arten (dort: *Dactylis glomerata*) auch im Wurzelbereich ein zügigeres Wachstum als langsamwachsende Arten (dort: *Brachypodium pinnatum*) aufweisen, woraus diese Autoren schlossen, dass in der Etablierungsphase schnellwachsende Arten nicht nur beim Sprosswachstum sondern auch in Bezug auf eine rasche Erschließung der Nährstoffreserven im Boden langsamwachsenden Arten überlegen sind. Die Beobachtungen in der aktuellen Studie deuten jedoch darauf hin, dass *Bromus* in der Lage ist, schon zu Beginn seiner Entwicklung von einem erhöhten NH_4^+ -Angebot im Boden stärker zu profitieren als *Arrhenatherum* und dadurch bereits in der Etablierungsphase der Modellkulturen den Konkurrenzdruck auf

Arrhenatherum erhöhen kann. Die Ursachen hierfür können, wie bereits in Abschnitt 4.1.10 dargestellt, in einer größeren Aufnahmefähigkeit der Wurzeln langsamwachsender Arten liegen, bedingt sowohl durch den Aufbau des Wurzelsystems mit einem höheren Anteil von Feinwurzeln (ROSE 1987 zit. in RORISON 1991, BOOT 1989) als auch einer höheren Spezifischen Wurzelaktivität (SRA) (ROBINSON & RORISON 1983, KACHI & RORISON 1991).

Im Vergleich zur Konkurrenz um das Strahlungsangebot, bei dem hochwüchsige Arten einen deutlichen Vorteil gegenüber niedrigwüchsigen Arten besitzen – dies entspricht einer asymmetrischen Konkurrenzbeziehung - sind die Unterschiede bei der interspezifischen Konkurrenz um die Ressourcen im Boden jedoch geringer – hier sind die Konkurrenzbeziehungen i.d.R. eher symmetrisch (CASPER & JACKSON 1997). Sind die Bodenressourcen jedoch sehr ungleichmäßig verteilt, werden größere Pflanzen häufig eher in der Lage sein, die Bereiche mit einem hohen Ressourcenangebot zu erreichen – mit der Folge, dass auch bei der unterirdischen Konkurrenz asymmetrische Beziehungen entstehen (RAJANIEMI 2003).

Dass *Arrhenatherum* zu Beginn der Expositionszeit in Konkurrenz mit *Bromus* kaum durch ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot gefördert wurde, kann seine Ursache auch in der alle Behandlungsvarianten erfassenden Wachsförderung in Folge der geringeren intraspezifischen Konkurrenz gehabt haben (s.o.), die zu einer Wachstumsbegrenzung durch andere Faktoren führte. Die in Reinkultur bereits im 1. Versuchsjahr zu beobachtende starke Förderung von *Arrhenatherum* durch NH_4^+ -Gaben zeigte jedoch, dass *Arrhenatherum* grundsätzlich in der Lage war, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von RYSER & LAMBERS (1995), in kurzer Zeit ein Wurzelsystem auszubilden, das eine schnelle Nährstoffaufnahme ermöglicht.

Bromus dagegen zeigte in Reinkultur nur sehr uneinheitliche Reaktionen, wurde aber in Mischkultur mit *Arrhenatherum* durch NH_4^+ gefördert, obwohl davon ausgegangen werden kann, dass das Strahlungsangebot für *Bromus* in Mischkultur mit *Arrhenatherum* ungünstiger war als in Monokultur. Dies deutet darauf hin, dass nicht ober- sondern unterirdische Konkurrenzeffekte Ursache für diese frühen Behandlungseffekte waren.

Dass *Bromus* besonders im Wurzelbereich eine konkurrenzstarke Art ist, zeigte eine dreijährige experimentelle Studie von MARTI (1994) in Schweizer Trespen-Halbtrockenrasen. *Bromus* reagierte dort auf den Ausschluss der interspezifischen Wurzelkonkurrenz im Gegensatz zu fast allen anderen untersuchten Halbtrockenrasenarten nur mit einem relativ geringen Zuwachs, zeigte sich demnach nur wenig beeindruckt durch die Konkurrenten. Die Reaktionen von *Bromus* in der aktuellen Studie deuten darauf hin, dass der unterirdische Konkurrenzdruck der *Arrhenatherum*-Pflanzen auf die verbliebenen *Bromus*-Exemplare geringer war als der rein intraspezifische Konkurrenzdruck in Reinkultur von *Bromus*. Entsprechend könnte die beobachtete Wachstumsförderung von *Bromus* in Mischkultur auch durch eine geringere Konkurrenz um die NH_4^+ -Aufnahme verursacht worden sein.

4.2.1.2 Die weitere Entwicklung der Mischkultur

Auffällig an den Mischkulturen aus *Arrhenatherum* und *Bromus* war aber vor allem die deutliche Verschiebung der Dominanzverhältnisse im Verlauf der dreijährigen Expositionszeit. In keiner der anderen Mischkulturen traten so starke Veränderungen der prozentualen Anteile der Arten an der oberirdischen Biomasse auf.

Betrachtet man den zeitlichen Verlauf dieser Entwicklung, fällt besonders auf, dass *Arrhenatherum* im 2. Versuchsjahr bei hohen NH_3 -Konzentrationen (unabhängig vom NH_4^+ -Angebot) noch die dominierende Art war, während in den meisten anderen Behandlungsvarianten *Bromus* bereits mit *Arrhenatherum* gleichziehen konnte.

Dies deckt sich mit der Beobachtung, dass *Bromus* in Reinkultur trotz einer umfangreicheren Blattfläche und einer größeren stomatären Leitfähigkeit als *Arrhenatherum* von erhöhten NH_3 -Konzentrationen bezüglich seiner Sprosstrockenmasse weit weniger profitieren konnte als *Arrhenatherum* (s. 4.1.1).

4.2.1.3 Mögliche Ursachen für die Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse in dieser Mischkultur

1. Im Laufe der Expositionszeit zunehmender Mangel an anderen, nicht ergänzten Nährstoffen.
2. Eine Verringerung der von *Arrhenatherum* ausgehenden Lichtkonkurrenz im 3. Versuchsjahr.

4.2.1.3.1 Nährstoffmangel

Durch die stärkere Wachstumsförderung von *Arrhenatherum* zu Beginn der Studie in Folge der geringeren intraspezifischen Konkurrenz sowie ab dem zweiten Versuchsjahr bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nahm *Arrhenatherum* aus dem Substrat auch größere Mengen an anderen, nicht ergänzten Nährstoffen auf. Da außer Stickstoff in Form von NH_3 und NH_4^+ keine weiteren Nährelemente ergänzt wurden, kann dies im Versuchszeitraum zu einer zunehmenden Unterversorgung mit anderen Nährelementen wie Phosphat geführt haben, die das Wachstum von *Arrhenatherum* einschränkte. Eine Reihe von Faktoren können diesen Mangel noch verstärkt haben:

- 1 a. der Nährstoffgehalt der Trockenmasse
- 1 b. die Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt
- 1 c. die Umsatzraten der Pflanzenorgane
- 1 d. das Wurzel/Spross-Verhältnis
- 1 e. die Exudatversorgung der Mykorrhiza.

Zu 1 a (Nährstoffgehalt der Trockenmasse):

THOMPSON et al. (1997) verglichen die Nährstoffkonzentrationen in den Blättern von im Freiland gesammelten krautigen Pflanzen. Dabei zeigte sich u.a., dass eine positive Korrelation der Konzen-

trationen von Stickstoff und Phosphor bestand, ebenso von P mit der potentiellen maximalen Wachstumsrate. Während sich die mittleren N- und P-Gehalte (% TG) zwischen *Bromus* und *Brachypodium* kaum unterschieden, waren diese bei *Arrhenatherum* etwa zweimal höher. D.h. *Arrhenatherum* benötigt zum Aufbau der gleichen Trockenmasse etwa doppelt soviel dieser Nährelemente wie die beiden Halbtrockenrasenarten.

Zu 1 b (Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt):

Bedingt durch die unterschiedliche vertikale Verteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche verlor *Arrhenatherum* bei der jährlichen Ernte etwa 95 % seiner Blattfläche, *Bromus* dagegen nur etwa 65 % (Daten der Schlussernte, s. 3.2.1.10.4). *Arrhenatherum* gehört zwar zu den Arten, die an solche Störungen angepasst sind, indem sie relativ wenig in den Aufbau ihrer Sprossorgane investieren - eine negative Korrelation der Blattlebensdauer mit den Zeigerwerten für die Toleranz gegen Schnitt und Störungen fand sich auch in einer Studie von RYSER & URBAS (2000) (s. 4.1.6) - der höhere Nährstoffgehalt der Blätter (s.o.) führt jedoch im Vergleich zu den beiden Halbtrockenrasenarten sowohl zu größeren Nährstoffverlusten beim Schnitt als auch zu einem höheren Bedarf für die Neubildung der Assimilationsorgane. Höherwüchsige Arten wie *Arrhenatherum* sind daher zunächst gezwungen, ihre Reserven zu nutzen, was solange keine Schwierigkeit bedeutet, wie die Nährstoffverfügbarkeit am Standort ausreichend ist, um diese Reserven danach wieder aufzufüllen. Der höhere Wuchs und die gleichmäßige vertikale Verteilung der Assimilationsflächen, die entscheidend zur hohen Konkurrenzkraft von *Arrhenatherum* beitragen, können sich unter Mangel an einem oder mehreren Nährelementen so als nachteilig erweisen. Ein niedriger Wuchs wie bei *Bromus* kann dagegen am entsprechenden Standort auch eine gute Anpassung darstellen, die sich aus der Fähigkeit niedrigwüchsiger Arten ergibt, unmittelbar nach einer Mahd wieder assimilieren zu können (ELBERSE & BERENDSE 1993). So gewann in einem Konkurrenzversuch von BERENDSE et al. (1992) die niedrigwüchsige Art *Festuca rubra* in Mischkulturen mit *Arrhenatherum elatius* unter Nährstoffmangel innerhalb einer Vegetationsperiode (!) die Oberhand, ein Prozess, der durch alle acht Wochen wiederholte Mahd noch beschleunigt wurde, während *Arrhenatherum* in den gedüngten Varianten zur dominierenden Art wurde.

In Konkurrenz mit *Arrhenatherum* stellt die hohe Blattlebensdauer von *Bromus* in Verbindung mit einer stärkeren Konzentration der Blattfläche in Bodennähe zumindest für die Zeit im Anschluss an den Schnitt einen Konkurrenzvorteil für *Bromus* dar.

Zu 1 c (unterschiedliche Umsatzraten der Pflanzenorgane):

Bromus und *Brachypodium* investieren relativ viel in ihre Pflanzenorgane (in Form von Kohlenstoff und Energie), so weisen die Blattspreiten eine hohe Gewebedichte und niedrige SLA auf. Die Organe können so eine längere Lebensdauer erreichen, entsprechend niedrig sind die Umsatzraten. Der Nährstoffbedarf ist relativ gering, ebenso die Nährstoffverluste. Die potentiellen Wachstumsraten sind aber relativ gering, entsprechend langsam wachsen diese Arten.

Arrhenatherum ist dem anderen Strategietyp zuzuordnen, mit geringen Investitionen in die Pflanzenorgane, einer niedrigen Gewebedichte, einer hohen SLA, einer kürzeren Lebensdauer der Organe und hohen Umsatzraten. Dies erhöht den Nährstoffbedarf und die Nährstoffverluste, ermöglicht aber hohe potentielle Wachstumsraten, entsprechend schnell kann diese Art wachsen (s. 4.1.6).

Zu 1 d (das Wurzel/Spross-Verhältnis):

In Reinkultur hielt *Bromus* auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Relation von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse im Gleichgewicht, bei *Arrhenatherum* kam es dagegen bei gleichzeitigem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu einer deutlichen Reduktion des Wurzel/Spross-Verhältnisses in Folge eines stärkeren Anwachsens der oberirdischen Biomasse (s. 4.1.10). In der hier vorgestellten Studie wurde die unterirdische Biomasse in den Mischkulturen nicht erfasst.

Geht man - bei aller Vorsicht des Rückschlusses – von ähnlichen Behandlungseffekten wie in den Reinkulturen aus, würde die Position von *Bromus* hier gegenüber *Arrhenatherum* gestärkt, da ein hohes Wurzel/Spross-Verhältnis ein wichtiger Konkurrenzvorteil ist (BOOT 1989). In einer Studie von ENNIK & BAAN HOFMAN (1983) mit Varietäten von *Lolium perenne* erwies sich der Klon, der in Reinkultur die größte Wurzelmasse gebildet hatte, in Mischkultur als der konkurrenzstärkste, der Klon mit der geringsten Wurzelmasse in Reinkultur war dagegen in Mischkultur der schwächste. Auch die Beobachtung von VAN DEN BERGH (1968), dass Arten mit einem höheren Wurzelanteil bei einem reduzierten Angebot an Nährstoffen ihr Sprosswachstum weniger einschränken als Arten mit einem niedrigen Wurzel/Spross-Verhältnis deckt sich mit den Reaktionen in der aktuellen Studie (s. u., 3.2.1.8., 3.2.2.1).

Generell gilt, dass auf Böden mit einem geringen Nährstoffangebot die unterirdische Konkurrenz eine größere Bedeutung hat als die oberirdische. Dies zeigten Freilandstudien in verschiedenen Pflanzengesellschaften. Wird das Nährstoffangebot jedoch erhöht, spielen sowohl die ober- wie die unterirdische Konkurrenz eine Rolle (WILSON & TILMAN 1991, GRUBB et al. 1997, RAJANIEMI 2002).

Zu 1 e (die Exudatversorgung der Mykorrhiza):

Alle drei untersuchten Arten sind in der Lage, mit graminoider arbuskulärer Mykorrhiza (AM) eine Symbiose einzugehen (CORNELISSEN et al. 2001) und dadurch v.a. die Aufnahme von anorganischem Phosphor aus dem Boden zu erhöhen (NEWSHAM & WATKINSON 1998). Zwar lagen aus der aktuellen Studie keine Daten zur Mykorrhizierung der Versuchspflanzen vor, da der für das Substrat verwendete Boden jedoch von einem früheren bzw. potentiellen Halbtrockenrasenstandort stammte (dafür sprachen u.a. die spontan aufgetretenen typischen Halbtrockenrasenarten - s. 2.3.2.1), ist eine entsprechende Besiedlung der Wurzeln sehr wahrscheinlich. Untersuchungsergebnisse aus der aktuellen Studie deuteten darauf hin, dass das $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bei *Arrhenatherum* einen negativen Einfluss auf die Mykorrhiza hatte. So nahm bei *Arrhenatherum* die bereits in den Kontrollen vergleichsweise hohe Photosyntheserate unter NH_3 -Exposition nur sehr gering zu, während *Bromus* seine Nettphotosyntheserate unter NH_3 -Exposition von vorher relativ niedrigen Werten deutlich

steigerte (Ergebnisse beider Messzeiträume, gleiches gilt für *Brachypodium*, s. 3.3.1). Da für die Ammoniumassimilation verstärkt Kohlenhydratgerüste benötigt werden, stehen ohne eine parallele Steigerung der Assimilation weniger Kohlenhydrate zur Verfügung. Zwar vergrößerte auch *Arrhenatherum* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot seine Blattfläche, *Arrhenatherum* war jedoch die einzige der drei untersuchten Arten, bei der eine Abnahme des Gesamtkohlenhydratgehaltes in den Blattspreiten unter hohen NH_4^+ -Gaben beobachtet wurde (s. 3.3.2.5). Daher ist anzunehmen, dass bei *Arrhenatherum* für die Versorgung der Mykorrhiza mit Exudaten weniger Kohlenhydrate zur Verfügung standen, mit der Folge, dass die Mineralstoffversorgung v.a. mit Phosphat negativ beeinflusst wurde. In einer Studie von WANG et al. (1989) erhielt der AM-Pilz bis zu 20 % des in den Blättern assimilierten Kohlenstoffs. In Waldökosystemen können erhöhte Stickstoffeinträge zu einer verringerten Kohlenstoffallokation in die Wurzeln und auch zu einer reduzierten Mykorrhizierung führen (BRUNNER 2001, s. 1.7 & 4.1.12.1). Dagegen wurde in einem mehrjährigen Düngeexperiment mit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_3$ auf Forstflächen zwar die Biomasse der Feinwurzeln um 50 % reduziert, nicht jedoch die der Mykorrhizapilze (KAREN & NYLUND 1997). Verschiedene Studien in unterschiedlichen Ökosystemen berichten von Verschiebungen innerhalb der Mykorrhiza -Artengemeinschaften unter Stickstoffeintrag (EGERTON-WARBURTON & ALLEN 2000, LILLESKOV et al. 2002).

Betrachtet man die Reaktionen von *Bromus* in Mischkultur mit *Arrhenatherum*, so fällt auf, dass diese in allen drei Versuchsjahren im deutlichen Kontrast zu *Arrhenatherum* standen. So lagen die Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse von *Bromus* im 2. Versuchsjahr bei NH_3 -Exposition deutlich unter denen in Reinkultur (s. 3.2.2.1, Tab. 23 & 24), im 3. Versuchsjahr jedoch waren sie auf deren hohem Niveau. Dass *Bromus* sich in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* über zwei Vegetationsperioden trotz sehr geringer Steigerungsraten halten, im 3. Versuchsjahr seine Position gegenüber dem Konkurrenten ausbauen, ja diesen aus seiner anfänglich dominanten Rolle verdrängen konnte, ist jedoch vor allem darauf zurückzuführen, dass bei *Bromus* in dieser Mischkultur im Gegensatz zu den Reinkulturen keine Biomassedepression auftrat (s. 3.2.1.8, 3.2.2.1).

Da sich verschiedene Pflanzenarten in ihren Nährstoffansprüchen deutlich unterscheiden (LARCHER 2001), könnte die bessere Entwicklung von *Bromus* auf eine artspezifisch unterschiedliche Aufnahme der im Boden vorhandenen Nährstoffe zurückzuführen sein, *Bromus* würde somit von der geringeren intraspezifischen Konkurrenz in den Mischkulturen profitieren. Schon BESSON (1971) schloss aus Versuchen mit Arten des Wirtschaftsgrünlands, dass die Produktivität einer Mischkultur über der der Reinkultur liegen kann, wenn sich die beteiligten Arten in der Nutzung des Angebotes ergänzen. In einer experimentellen Freilandstudie von TILMAN et al. (1996) führte eine größere Artenzahl in Grasslandparzellen zu einer kompletteren Aufnahme des Stickstoffs aus dem Boden und in der Folge zu einer größeren Produktivität. Auch in einer Langzeitstudie von NIKLAUS et al. (2001) in einem Schweizer Halbtrockenrasen nahm die Nitrat- bzw. Ammoniummenge im Boden mit steigender Diversität der Vegetation ab.

Ein anderer Erklärungsansatz wäre der, dass *Bromus* im 3. Versuchsjahr gerade von seiner bis dahin relativ schlechten Entwicklung profitierte, die zur Folge hatte, dass er in Mischkultur mit

Arrhenatherum noch über mehr Nährstoffe verfügte als in Reinkultur, wo ihn auch seine gute Anpassung an Nährstoffmangel offensichtlich nicht vor einer Wachstumsreduktion bewahrte.

Auch VOGEL (1978) wies darauf hin, dass eine niedrige Wuchshöhe und ein schwacher Zuwachs auf nährstoffarmen Böden ein Selektionsvorteil darstellen kann, da auf diese Weise die geringen Nährstoffmengen des Standortes nicht völlig erschöpft werden. Da die Pflanzen ihren Stoffwechsel stets aufrechterhalten könnten, seien sie auch toleranter gegenüber zusätzlichen Stressfaktoren.

4.2.1.3.2 Verringerte Lichtkonkurrenz durch *Arrhenatherum*

Bei *Arrhenatherum* schränkten in der 3. Vegetationsperiode sowohl die Reduktion der Sprossbiomasse gegenüber dem Vorjahr (s. 3.2.2.1) als auch die im Vergleich zu den Reinkulturen in Konkurrenz mit *Bromus* ungünstigere vertikale Verteilung der Sprossbiomasse die Fähigkeit ein, das Wachstum der konkurrierenden Art durch Beschattung zu unterdrücken. Dass *Arrhenatherum* selbst einer verstärkten Beschattung durch *Bromus* ausgesetzt war und dies zum Zurückdrängen von *Arrhenatherum* beitrug, ist aus zwei Gründen unwahrscheinlich:

2 a. *Bromus* veränderte die Allokation innerhalb des Sprosses nicht zugunsten der Stängel (Ergebnisse des 2. Versuchsjahres).

2 b. im Vergleich zu *Arrhenatherum* nutzte *Bromus* die Stängel weniger als Ansatzstellen für Blattspreiten denn zur Reproduktion (s. 4.1.5).

Daher kann die ungünstigere vertikale Höhenverteilung bei *Arrhenatherum* eher als Ausdruck einer durch andere Faktoren bereits geschwächten Konkurrenzkraft gewertet werden, weniger als deren eigentliche Ursache.

4.2.1.4 Mögliche Einflüsse der experimentellen Rahmenbedingungen

Wurde die Entwicklung von *Arrhenatherum* oder *Bromus* durch die experimentellen Rahmenbedingungen unterschiedlich beeinflusst? Es wurde versucht, die Wasserversorgung durch ausreichendes Gießen in allen Varianten konstant zu halten und nicht zur Mangelressource werden zu lassen, um die konkurriert wird. Von einer eingeschränkten Wasserversorgung wäre *Arrhenatherum* aufgrund seines geringeren Transpirationsschutzes (s. 4.1.11) früher betroffen gewesen als *Bromus* und *Brachypodium*. Zudem besitzt *Arrhenatherum* wie andere Arten der Glatthaferwiesen nach MAIER (1971, zit. in ELLENBERG 1996) nur eine geringe Hitzeresistenz, im Hochsommer kann deren Obergrenze bereits bei 44 °C erreicht sein. In der aktuellen Studie lag die Lufttemperatur in den OTCs jedoch auch im 1. Versuchsjahr, das durch überdurchschnittlich warme Sommermonate geprägt war (s. 3.1), nur an vier Tagen zwischen 40 und 41 °C (maximale Stundenmittel, Daten nicht dargestellt).

Von dem in den Kammern auftretenden Befall mit Spinnmilben war *Arrhenatherum* aufgrund seiner dünneren Blätter (s. 3.2.1.9) stärker betroffen als *Bromus*, sodass es zeitweise zur verfrühten Seneszenz von Blattflächen kam (s. 3.2.1.6). Durch die wiederholte Anwendung von *Neudosan* (Fa.

Neudorff, Emmerthal) konnte der Befall zurückgedrängt werden (s. 2.5), sodass hierdurch kein Konkurrenznachteil für *Arrhenatherum* entstand.

4.2.1.5 Ergebnisse anderer experimenteller Studien

Obwohl die hier untersuchten Arten bezüglich ihrer Reaktion auf verschiedene Umweltparameter als gut untersucht gelten können, gibt es bisher nur wenige Arbeiten, die neben den Reaktionen in Reinkultur auch die unter interspezifischer Konkurrenz zum Thema haben. Einschränkungen der Vergleichbarkeit ergeben sich auch durch den Umstand, dass der Großteil der bisher durchgeführten Experimente nur über kurze Zeiträume (meist ein bis zwei Monate) liefen, gerade in der Anfangsphase des Wachstums herrschen jedoch andere Bedingungen als später.

Unter experimentellen Bedingungen am längsten (1973-1976) untersuchte SHARIFI (1983 a & b) die Entwicklung der Spross- und Wurzelbiomasse von *Arrhenatherum elatius*, *Bromus erectus* sowie *Alopecurus pratensis* in Rein- und Mischkultur. Er variierte die Stickstoffversorgung (als NH_4NO_3) und das Grundwasserniveau seiner Modellgemeinschaften. *Alopecurus* erwies sich dabei als die konkurrenzstärkste Art, die in Misch- besser als in Reinkultur wuchs und fast ausnahmslos die größere oberirdische Biomasse produzierte. *Arrhenatherum* produzierte nur bei niedrigen Stickstoffgaben ($10 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) mehr Trockenmasse als *Alopecurus*. Das Wachstum von *Arrhenatherum* wurde in Mischkultur durch zunehmende Bodentrockenheit gefördert, beim tiefsten Grundwasserniveau (120 cm) wuchs er auch in Mischkultur besser als in Monokultur. *Bromus* erwies sich als die konkurrenzschwächste Art, die in Reinkultur zwar sehr gut von steigenden Stickstoffgaben profitieren konnte, in Mischkultur jedoch nur sehr wenig Biomasse bildete. Obwohl mit *Alopecurus* in allen Mischkulturen eine dritte Art vorhanden war, ähnelt das Verhältnis zwischen *Arrhenatherum* und *Bromus* der Situation im zweiten Versuchsjahr der hier vorgestellten Studie, steht jedoch im Kontrast zur weiteren Entwicklung in der dritten Vegetationsperiode. Zwar lag die Laufzeit in der Studie von SHARIFI (1983 a, b) noch über der der aktuellen Studie, die Vergleichbarkeit wird jedoch durch Unterschiede in den experimentellen Rahmenbedingungen eingeschränkt (s. 4.1.1).

BORNKAMM et al. (1975) kultivierten in einem Kurzzeitexperiment bei ausreichender Nährstoffversorgung *Arrhenatherum* und *Bromus* sowohl in Reinkultur als auch in Mischkultur, dort getrennt nach Spross-, Wurzel- und Totalkonkurrenz. Mit 12 Pflanzen pro Topf (Kick-Brauckmann-Gefäße) entsprach die Pflanzdichte der in der aktuellen Studie, auch wurde hier wie dort bei der Zusammenstellung der Mischkulturen die Hälfte der Pflanzen der Art x durch die Art y ersetzt („replacement design“ nach DE WIT [1960]), sodass die Gesamtzahl pro Topf gleich blieb. *Arrhenatherum* erwies sich bei BORNKAMM et al. (1975) in allen Konkurrenzsituationen als der überlegene Partner, dessen individuelle Sprosstrockenmasse etwa doppelt so groß war wie bei *Bromus*. Dabei legte das Sprosswachstum von *Arrhenatherum* bei Wurzel- und Totalkonkurrenz gegenüber den Reinkulturen zu, das Wurzeltrockengewicht war jedoch bei Spross- und Totalkonkurrenz erniedrigt. Ähnlich wie in der aktuellen Studie profitierte damit auch bei BORNKAMM et al. (1975) *Arrhenatherum* zunächst vor allem von der geringeren Lichtkonkurrenz in den Mischkulturen. Die ungünstigere Entwicklung im Wurzelbereich

führte jedoch bei *Arrhenatherum* unter Spross- und Totalkonkurrenz zu einer deutlichen Verkleinerung des Wurzel/Spross-Verhältnisses. Dies ist wahrscheinlich eine Reaktion auf das bessere Nährstoffangebot in den Mischkulturen in Folge der geringeren intraspezifischen Konkurrenz, zumal da *Bromus* sein Wurzeltrockengewicht in allen Konkurrenzvarianten gegenüber der Reinkultur ebenfalls reduzierte, unter Spross- und Totalkonkurrenz galt dies auch für die Sprosstrockenmasse. Wie in dem mit sechs Wochen sehr kurzen Experiment von BORNKAMM et al. (1975) war auch in der aktuellen Studie *Arrhenatherum* als schnellwachsende Art in der ersten Vegetationsperiode *Bromus* deutlich überlegen, anders als bei BORNKAMM et al. (1975) war jedoch die Sprosstrockenmasse von *Bromus* unter Totalkonkurrenz mit *Arrhenatherum* nicht niedriger als in Reinkultur.

4.2.2. Mischkultur aus *Arrhenatherum* und *Brachypodium*

4.2.2.1 Die Initialphase der Mischkultur

Auch in dieser Mischkultur unterschied sich das Verhalten der beiden Arten in der Initialphase stark von dem im voll entwickelten Stadium der Bestände. Im ersten Versuchsjahr wurde das Sprosswachstum der beiden Arten durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot kaum gefördert. Die veränderte Konkurrenzsituation führte jedoch zu einem gegenüber den Reinkulturen um das 1,5 - bis 2-fache gesteigerten Sprosswachstum (hohe RE-Werte). Anders als in der Kombination *Arrhenatherum* vs. *Bromus* profitierte hier nicht allein *Arrhenatherum* von dem geringeren intraspezifischen Konkurrenzdruck, auch das Wachstum der *Brachypodium*-Pflanzen wurde hierdurch gefördert.

Bei *Arrhenatherum* als hochwüchsiger Art kann angenommen werden, dass die Pflanzen auch in dieser Mischkultur v.a. die geringere Lichtkonkurrenz für eine Wachstumssteigerung nutzen konnten. Dagegen ist davon auszugehen, dass für *Brachypodium* das Strahlungsangebot im Vergleich zu den Reinkulturen abnahm. *Brachypodium* ist jedoch, obwohl typische Halbtrockenrasenart, relativ schattenverträglich. HAKES (1987) fand bei Freilanduntersuchungen in nordhessischen Halbtrockenrasen die maximale Biomasseproduktion bei einem mittelstarken Strahlungsangebot (s. 4.1.1 und 4.1.4). Zu ähnlichen Ergebnissen kam SMETANKOVA (1959), bei Experimenten mit der gegen Trockenheit besonders resistenten Art *Carex humilis*. Bei dieser wirkte sich leichte Beschattung positiv aus, da dadurch die Transpiration herabgesetzt wurde und eine den Umständen entsprechende maximale Photosynthese ermöglichte (ELLENBERG 1996, dort als „SMETANKOVA“ zitiert). Dass eine Reduzierung des Strahlungsangebotes auch in der aktuellen Studie keine negativen Folgen für das Sprosswachstum von *Brachypodium* hatte, deutet darauf hin, dass *Brachypodium* besser als andere Halbtrockenrasenarten in der Lage ist, auch Phasen der Dominanz anderer Arten zu überdauern. Zugleich macht die relative Schattenverträglichkeit auch verständlich, warum es *Brachypodium* gelang, selbst dichtere Bestände als die Konkurrenten zu bilden und seltener als *Arrhenatherum* (und *Bromus*) von Sättigungseffekten betroffen zu sein, die v.a. von einer mit der Dichte der Bestände zunehmenden

Einschränkung des Strahlungsangebotes verursacht wurden. Trotz der größeren Schattenverträglichkeit war das Wuchsverhalten von *Brachypodium* innerhalb der genetisch festgelegten Variationsbreite durch eine größere Flexibilität als bei *Arrhenatherum* geprägt. So war die vertikale Verteilung der Sprossbiomasse bei *Brachypodium* in dieser Mischkultur für eine optimale Strahlungsausnutzung günstiger als in Reinkultur, während sich bei *Arrhenatherum* keine Veränderungen zeigten (s. 3.2.2.2).

Positiv auf das Wachstum der *Brachypodium*-Pflanzen könnte sich auch ein im Vergleich zur Reinkultur reduzierter Konkurrenzdruck im Wurzelbereich ausgewirkt haben. Zwar zeigten RYSER & LAMBERS (1995, s.o.), dass schnellwachsende Arten wie *Arrhenatherum* in der Lage sind, sehr rasch ein großes Wurzelsystem aufzubauen und entsprechend auch einen starken interspezifischen Konkurrenzdruck auszuüben, wahrscheinlich überwogen bei *Brachypodium* jedoch die wachstumsfördernden Effekte einer geringeren intraspezifischen Konkurrenz bei der Erschließung der im Substrat vorhandenen Nährelemente.

Da in der Initialphase dieser Mischkultur der direkte Einfluss des $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes auf das Sprosswachstum nur gering war, eine erhöhte NH_4^+ -Versorgung jedoch in den Reinkulturen bereits zu diesem Zeitpunkt deutliche Wachstumssteigerungen bewirkte, nahmen bei beiden Arten die RE-Werte unter einem erhöhten NH_4^+ -Angebot ab. Anders als in der Konkurrenzsituation *Arrhenatherum* vs. *Bromus* stand in diesem Falle also nicht ein hemmender Effekt bei der einen Art ein fördernder Effekt bei der anderen Art gegenüber. Da sowohl *Arrhenatherum* als auch *Brachypodium* in dieser Mischkultur (bereits) durch die veränderte Konkurrenzsituation eine deutliche Wachsförderung erfahren, wurden die möglichen Effekte eines erhöhten NH_4^+ -Angebotes in dieser Entwicklungsphase wahrscheinlich - wie bereits im Falle von *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit *Bromus* diskutiert - durch andere Faktoren (z.B. die Verfügbarkeit weiterer Nährstoffe) begrenzt.

Obwohl *Arrhenatherum* zu Beginn der Studie eine deutlich größere oberirdische Biomasse bildete als *Brachypodium* - die Ergebnisse von RYSER & LAMBERS (1995, s.o.) lassen vermuten, dass zu diesem Zeitpunkt ähnliches auch für den Wurzelbereich gegolten hat - deutete die Tatsache, dass sich trotz der Dominanz von *Arrhenatherum* auch die *Brachypodium*-Pflanzen besser entwickelten als in Reinkultur bereits zu diesem Zeitpunkt auf die potentielle Konkurrenzstärke von *Brachypodium*, die im weiteren Verlauf der Studie in einigen Behandlungsvarianten zu deutlichen Konkurrenzverschiebungen führte.

4.2.2.2 Die weitere Entwicklung der Mischkultur

Stärker als in der Mischkultur aus *Arrhenatherum* und *Bromus* wurde die weitere Entwicklung der Modellgemeinschaft aus *Arrhenatherum* und *Brachypodium* von den unterschiedlichen Behandlungen beeinflusst. Dabei zeigten sich deutliche Unterschiede je nach NH_y -Form. Während das Sprosswachstum von *Arrhenatherum* v.a. durch ein erhöhtes NH_4^+ -Angebot gefördert wurde - die Steigerungsraten lagen hier häufig weit über denen in Reinkultur (s. 3.2.2.1: Tab. 23 & 24) - hatte die NH_3 -Exposition deutlich geringere Effekte als in Reinkultur. Dagegen profitierte *Brachypodium* in erster Linie von erhöhten NH_3 -Konzentrationen - hier übertrafen diese Steigerungsraten häufig diejenigen in

Reinkultur - während das NH_4^+ -Angebot meist geringere Effekte als in Reinkultur hatte.

Dies deutet darauf hin, dass *Arrhenatherum* in Konkurrenz mit *Brachypodium* zu einer effektiven Aufnahme von NH_4^+ über die Wurzeln in der Lage war, was dieser Art ermöglichte, in den Behandlungsvarianten, die ausschließlich NH_4^+ erhielten oder NH_3 nur in niedrigen Konzentrationen, auch im 3. Versuchsjahr noch die dominierende Art zu sein - auch wenn sich die Anteile in vielen dieser Behandlungsvarianten im Laufe der Studie ebenfalls zugunsten von *Brachypodium* verschoben.

Dass *Brachypodium* dagegen besonders von hohen NH_3 -Konzentrationen profitierte, zeigt, dass diese Art ein erhöhtes NH_3 -Angebot sehr gut nutzen konnte. *Brachypodium* verfügte bereits in den Kontrollen über eine etwa vier mal so große Blattfläche wie *Arrhenatherum*. Dieser Vorteil für *Brachypodium* blieb auch unter NH_3 -Exposition erhalten, da sich die Blattfläche beider Arten etwa verdoppelte (Daten der Schlussernte einschließlich der untersten Höhenstufe). Auf eine weitere Erhöhung der NH_3 -Aufnahmefähigkeit von *Brachypodium* deutet zudem die bei den Gaswechselfmessungen im 2. und 3. Versuchsjahr ermittelte Steigerung der stomatären Leitfähigkeit um das 2,8- bzw. 2,1-fache unter NH_3 -Exposition hin, während sich die Leitfähigkeit bei *Arrhenatherum* kaum veränderte (s. 3.3.1).

Da *Arrhenatherum* in Bezug auf die Lichtkonkurrenz trotz deutlicher Höhenverlagerungen bei *Brachypodium* die überlegene Art blieb, müssen die beobachteten Dominanzverschiebungen zugunsten von *Brachypodium* andere Ursachen haben.

Zwar wurde in den Mischkulturen die unterirdische Biomasse nicht erfasst, in den Reinkulturen zeigte sich jedoch, dass *Brachypodium* ähnlich wie *Bromus* unter einem erhöhten NH_3 -Angebot mit steigender Sprosstrockenmasse parallel auch seine Wurzelmasse vergrößerte, das Wurzel/Spross -Verhältnis (RSR) blieb daher sehr stabil, während bei *Arrhenatherum* zumindest unter einem erhöhten NH_4^+ -Angebot eine Verkleinerung des RSR beobachtet wurde (s. 3.2.1.15).

Geht man davon aus, dass *Brachypodium* in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* seine Wurzelbiomasse bei einem erhöhtem $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in ähnlicher Weise steigerte wie die Sprossbiomasse, so führte dies zu einer deutlichen Steigerung der unterirdischen Konkurrenzkraft von *Brachypodium* insbesondere unter NH_3 -Exposition. Zudem ist *Brachypodium* anders als *Arrhenatherum* in der Lage, mit Hilfe von Rhizomen auch in geschlossenen Beständen anderer Arten sehr vitale Tochterpflanzen zu etablieren. Dies wurde auch in der aktuellen Studie beobachtet, jedoch nicht quantifiziert, erhöhte jedoch den Konkurrenzdruck auf *Arrhenatherum*. Differierende Entwicklungen der unterirdischen Biomasse der beiden Arten sind mit großer Wahrscheinlichkeit sowohl mitverantwortlich für direkte negative Einflüsse auf das Sprosswachstum von *Arrhenatherum*, wie sie im 3. Versuchsjahr unter hohen NH_3 -Konzentrationen auftraten (s. 3.2.2.1), wie für die deutlichen Konkurrenzverschiebungen in der mehrjährigen Entwicklung dieser Mischkultur (s. 3.2.2.5).

Dass *Arrhenatherum* jedoch unter NH_4^+ -Gaben, anders als in Konkurrenz mit *Bromus*, auch im 3. Versuchsjahr noch einen größeren Anteil an der oberirdischen Biomasse stellte als *Brachypodium*, deutet darauf hin, dass von *Brachypodium* im Wurzelbereich im Vergleich zu *Bromus* insgesamt ein geringerer Konkurrenzdruck auf *Arrhenatherum* ausging. In den Kontrollen und bei hohen NH_3 -Konzentrationen wurde *Brachypodium* jedoch zur deutlich dominierenden Art.

Weit stärker als von unterschiedlich starken Behandlungseffekten auf das Wachstum der Sprossbiomasse wurde die Zusammensetzung der Modellgemeinschaften ähnlich wie bei *Arrhenatherum* vs. *Bromus* jedoch von der Tatsache beeinflusst, dass sich die Produktionskraft in der 3. Vegetationsperiode artspezifisch sehr unterschiedlich entwickelte. So bildete *Arrhenatherum* nur mehr etwa 30 bis 50 % der Sprossbiomasse des Vorjahres, dessen Reaktionen waren also wie in Konkurrenz mit *Bromus* im 3. Versuchsjahr durch eine deutliche Biomassedepression gekennzeichnet. Dagegen erreichte *Brachypodium* als Konkurrent von *Arrhenatherum* ein Niveau von etwa 70 bis 110 % des Vorjahres und entwickelte sich damit ähnlich wie *Bromus* in dieser Mischkultur besser als im Reinbestand, wo die Spanne zwischen 50 und 70 % lag. Diese Effekte waren sowohl bei *Arrhenatherum* als auch bei *Brachypodium* unabhängig vom $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot.

Die größere Kontinuität des Sprosswachstums und die Tatsache, dass *Brachypodium* im 3. Versuchsjahr auch in den Kontrollen ohne erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zur Dominanz gelangte, zeigt, dass *Brachypodium* ähnlich wie *Bromus* besser als *Arrhenatherum* an das Wachstum unter Nährstoffmangel angepasst ist.

Als wichtigste Ursache für die unterschiedliche Entwicklung der Produktionskraft kann auch in dieser Mischkultur von einem im Laufe der Expositionszeit zunehmenden Mangel an anderen, nicht ergänzten Nährstoffen ausgegangen werden, von dem die beiden Arten jedoch unterschiedlich stark betroffen waren. Wie in der Konkurrenz *Arrhenatherum* vs. *Bromus* wurde dies durch eine Reihe von Faktoren beeinflusst:

- 1 a. dem Nährstoffgehalt der Trockenmasse
- 1 b. den Nährstoffverlusten beim jährlichen Schnitt
- 1 c. den Umsatzraten der Pflanzenorgane
- 1 d. dem Wurzel/Spross-Verhältnis
- 1 e. der Exudatversorgung der Mykorrhiza.

Da die grundsätzliche Bedeutung dieser Faktoren bereits im Zusammenhang mit den Konkurrenzbeziehungen von *Arrhenatherum* vs. *Bromus* dargestellt wurde und sich *Brachypodium* häufig ähnlich verhielt wie *Bromus*, wird im Folgenden nur auf die abweichenden Aspekte näher eingegangen.

Zu 1 a (Nährstoffgehalt der Trockenmasse):

Wie *Bromus* benötigt auch *Brachypodium* zum Aufbau dergleichen Trockenmasse nur etwa halb soviel Stickstoff und Phosphor wie *Arrhenatherum* (THOMPSON et al. 1997).

Zu 1 b (Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt):

Im Gegensatz zu *Bromus* verlor *Brachypodium* beim jährlichen Schnitt wie *Arrhenatherum* etwa 95 % seiner Blattfläche. Trotz des relativ geringen Nährstoffgehaltes der Trockenmasse gingen

Brachypodium damit größere Nährstoffmengen verloren als *Bromus*. *Brachypodium* ist jedoch in der Lage

- i. Nährstoffe aus seinen unterirdischen Organen zu mobilisieren
- ii. die Nährstoffaufnahme zu erhöhen und
- iii. unter Stickstoffanreicherung auch bei einer eingeschränkten Versorgung mit Phosphor eine große Biomasse zu bilden (s. 4.1.1).

Da *Brachypodium* aufgrund eines späten Wachstumsbeginns im Frühjahr (GRIME et al. 1988) das Maximum seiner Entwicklung erst im August erreicht (AL-MUFTI et al. 1977) gilt diese Art auch aufgrund experimenteller Studien als empfindlich gegen eine Mahd während der Vegetationsperiode (WERNER 1983, HAKES 1987, BOBBINK & WILLEMS 1990). So konnten verschiedene Pflegeversuche zeigen, dass sich die Zunahme von *Brachypodium* durch eine Mahd Ende Juli bis Anfang August, also während der Vegetationsperiode, wieder umkehren lässt (HAKES 1988, BOBBINK & WILLEMS 1990). Beobachtungen in der Schweiz zeigten, dass bei einer Mahd pro Jahr zugleich *Bromus erectus* zunahm (KRÜSI 1981 zit. in ELLENBERG 1996). BRIEMLE & ELLENBERG (1994) stuften *Brachypodium* (M-Zahl 3) als schnittempfindliche Art ein, die nur Herbstschnitt verträgt, *Bromus* dagegen als mäßig schnittverträglich (erster Schnitt nicht vor Anfang Juli, M-Zahl 5) und *Arrhenatherum* als mäßig bis gut schnittverträglich (erster Schnitt nicht vor Mitte Juni, M-Zahl 6). WERNER (1983) vermutete, dass die Störung des internen Stickstoffhaushaltes durch den Verlust relativ großer Stickstoffmengen in den oberirdischen Organen bei Mahd im Sommer kurz vor der Blüte bei *Brachypodium* stärker negative Auswirkungen hätte als bei *Bromus*, welcher dadurch gefördert würde. Dagegen konnten BOBBINK & WILLEMS (1991) weder in der ober- noch in der unterirdischen Biomasse von *Brachypodium* eine Abnahme der Stickstoffkonzentration im Sommer feststellen. Möglicherweise hemmt stattdessen die beobachtete Abnahme des Gehaltes an nichtstrukturellen Kohlenhydraten in den Rhizomen von *Brachypodium* in weit stärkeren Maße den Neuaustrieb in der folgenden Vegetationsperiode (BOBBINK 1991). Zwar wurden in der hier vorgestellten Studie alle Behandlungsvarianten während der Vegetationsperiode im Juli/August als Simulation einer extensiven Nutzung geschnitten, es gab daher keine Vergleichsmöglichkeiten etwa mit einer erst im Herbst geschnittenen Versuchsvariante, subjektiv eingeschätzt erlitten die *Brachypodium*-Pflanzen jedoch durch den relativ frühen Schnitttermin in keiner Behandlungsvariante einen Vitalitätsverlust. In den eingehender erfassten Reinkulturen zeigte *Brachypodium* nach dem Schnitt in allen Behandlungsvarianten ein ausgeprägtes Regenerationswachstum, auf das sich ein erhöhtes NH_3 -Angebot bezüglich Entwicklungsgeschwindigkeit (3.2.1.1) und Höhenwachstum (3.2.1.2) fördernd auswirkte. In der aktuellen Studie schien die jährliche Mahd im Sommer auch die Konkurrenzkraft der schnittempfindlichen Art *Brachypodium* (BRIEMLE & ELLENBERG 1994) gegenüber der schnittverträglichen Art *Arrhenatherum* nicht zu reduzieren.

Zu 1 c (Umsatzraten der Pflanzenorgane):

s. 4.2.1: 1 c.

Zu 1 d (Wurzel/Spross-Verhältnis):

In Reinkultur war *Brachypodium* wie *Bromus* durch gleichmäßige Steigerungen bei ober- und unterirdischer Biomasse gekennzeichnet, sodass das Wurzel/Spross-Verhältnis auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot sehr stabil blieb. Dagegen verkleinerte sich diese Relation bei *Arrhenatherum*. Geht man von ähnlichen Reaktionen in Mischkultur aus, wurde hierdurch die Position von *Brachypodium* gegenüber *Arrhenatherum* ebenfalls gestärkt.

Zu 1 e (Exudatversorgung der Mykorrhiza):

Auch bei *Brachypodium* wurde im Gegensatz zu *Arrhenatherum* keine Abnahme des Kohlenhydratgehaltes unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot festgestellt, sodass ähnlich wie bei *Bromus* von einer gleichbleibenden Exudatversorgung der Mykorrhiza ausgegangen werden kann, mit positiven Folgen für die Nährstoffverfügbarkeit. Dagegen könnte sich auch in dieser Mischkultur die Nährstoffversorgung von *Arrhenatherum* verschlechtert haben, mit negativen Auswirkungen auf die Konkurrenzkraft dieser Art.

Obwohl besonders *Arrhenatherum* aber auch *Brachypodium* bereits häufig in experimentellen Studien verwendet wurden, liegen bisher keine Daten aus Konkurrenzexperimenten mit beiden Arten vor. In einer Kurzzeitstudie von RYSER & LAMBERS (1995) bildete *Dactylis glomerata* als schnellwachsende Art auch ohne zusätzliche Nährstoffgaben sowohl ober- als auch unterirdisch eine größere Biomasse als *Brachypodium*. An nährstoffarmen Standorten ist *Brachypodium* jedoch auf längere Sicht nach Ansicht der Autoren die konkurrenzstärkere Art, da sie sparsamer als *Arrhenatherum* mit den aufgenommenen Nährstoffen umgeht (s. 4.1.10.4).

4.2.3. Mischkultur aus *Brachypodium* und *Bromus*

Im Gegensatz zu den Mischkulturen mit *Arrhenatherum*, die in der Initialphase zunächst von diesem deutlich dominiert wurden, in denen der Anteil von *Arrhenatherum* jedoch im Verlauf der Expositionszeit stark abnahm, glich die Entwicklung in der Mischkultur *Bromus* vs. *Brachypodium* eher dem Oszillieren um einen Mittelwert als einem deutlich erkennbaren Trend zugunsten einer Art. Zwar wurde *Bromus* im 2. Versuchsjahr in fast allen Behandlungsvarianten zur dominanten Art in dieser Mischkultur, im 3. Versuchsjahr glichen sich unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die prozentualen Anteile der beiden Arten an der Sprosstrockenmasse jedoch wieder an. Außer in den Kontrollen, wo *Bromus* weiter den größten Anteil stellte, war damit am Ende der Studie in dieser Mischkultur keine der beiden Arten dominant. Damit erwiesen sich die beiden Halbtrockenrasenarten unter den hier

gewählten Versuchsbedingungen als ähnlich konkurrenzstarke Arten, wenn auch die Unterschiede in den Reaktionen auf artspezifisch differierende Ursachen hindeuten.

4.2.3.1 Die Initialphase der Mischkultur

In Konkurrenz mit *Brachypodium* profitierte *Bromus* anders als in der Mischkultur mit *Arrhenatherum* bereits in der Initialphase vom geringeren intraspezifischen Konkurrenzdruck (RE -Wert 1,4). Dies galt auch für *Brachypodium*, das sich damit in dieser Mischkultur zu Beginn der Studie ähnlich verhielt wie in Nachbarschaft zu *Arrhenatherum*. Dass die Steigerungen im Vergleich zu den Reaktionen von *Arrhenatherum* aber geringer ausfielen, deutet auf eine relativ ähnliche Konkurrenzstärke von *Bromus* und *Brachypodium* hin, die zu einer wechselseitigen Wachstumsbegrenzung führte.

Dass diese anfängliche Wuchsförderung der Einzelpflanzen im Vergleich zu den Reinkulturen bei beiden Arten im Laufe der Studie geringer wurde, deutet darauf hin, dass mit zunehmender Dichte der Modellgemeinschaften der (inter- und intraspezifische) Konkurrenzdruck auch in den Mischkulturen größer wurde.

Bevor die weitere Entwicklung dieser Mischkultur betrachtet wird, muss jedoch noch auf einen weiteren Effekt in der Initialphase hingewiesen werden: in den bisher behandelten Mischkulturen war eine Wachstumsförderung durch ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zu Beginn der Studie stets nur getrennt von jenen Biomassesteigerungen aufgetreten, die auf eine veränderte Konkurrenzsituation (geringere intraspezifische Konkurrenz) zurückgingen. Dies führte zu der Annahme einer zumindest zeitweiligen Begrenzung der Reaktionsmöglichkeiten der Pflanzen durch andere Faktoren (s.o.). *Bromus* konnte jedoch in Konkurrenz mit *Brachypodium* trotz der (allerdings relativ geringen) Steigerung des Relativen Ertrages zusätzlich seine Sprossbiomasse unter einer verbesserten NH_4^+ -Versorgung erhöhen. Analog zu den Reaktionen von *Bromus* in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* kann dies als Beleg dafür gewertet werden, dass *Bromus* über eine sehr ausgeprägte Fähigkeit verfügt, Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen.

Obwohl im 2. Versuchsjahr sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* ihre Sprossbiomasse stärker unter NH_3 -Exposition als bei einem erhöhten NH_4^+ -Angebot steigern konnten, lag in der Konkurrenzkraft der Wurzeln vermutlich auch die wichtigste Ursache für die Ausbreitung von *Bromus* in den meisten Behandlungsvarianten.

4.2.3.2 Die Rolle der Lichtkonkurrenz in dieser Mischkultur

Es wurde bereits bei der Diskussion der Mischkulturen mit *Arrhenatherum* darauf hingewiesen, dass das Wachstum von *Bromus* durch den hochwüchsigen Konkurrenten stärker eingeschränkt wurde als das von *Brachypodium*. Dass *Bromus* bereits im 1., besonders aber im 2. Versuchsjahr neben *Brachypodium* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot eine deutlich größere Sprossbiomasse bilden konnte als in Konkurrenz mit *Arrhenatherum*, ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die geringere Lichtkonkurrenz zurückzuführen. *Brachypodium* konnte dagegen sowohl neben *Arrhenatherum* als

auch neben *Bromus* in allen drei Versuchsjahren eine ähnlich große Sprossrockenmasse bilden (s. 3.2.2.1). Dies illustriert nochmals den geringeren Einfluss eines eingeschränkten Strahlungsangebotes auf das Wachstum von *Brachypodium*.

Die stärkere Empfindlichkeit von *Bromus* in Bezug auf das Strahlungsangebot ist jedoch wahrscheinlich auch die wichtigste Ursache dafür, dass sich im 3. Versuchsjahr die Zusammensetzung dieser Mischkultur unter einem erhöhten NH_3 -Angebot wieder zugunsten von *Brachypodium* verschob. Zwar waren die Unterschiede in der vertikalen Verteilung der Sprossbiomasse zwischen *Bromus* und *Brachypodium* nur gering, die vertikale Verteilung der Blattfläche, für die Ergebnisse aus den Reinkulturen vorliegen (3. Versuchsjahr, s. 3.2.1.10.4), war jedoch bei *Bromus* im Vergleich zu *Brachypodium* durch eine stärkere Konzentration in Bodennähe gekennzeichnet - dies galt sowohl für die Kontrollen als auch - noch ausgeprägter - unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot.

Mit zunehmender Dichte der Bestände gewann der Faktor Lichtkonkurrenz auch in dieser Mischkultur an Bedeutung, was sich zugunsten von *Brachypodium* auswirkte.

Zusätzlich zur Höhenverlagerung der Blattfläche investierte *Brachypodium* unter einem erhöhten NH_3 -Angebot in dieser Mischkultur auch proportional mehr in die Stängel (s. 3.2.2.3), was ihn in die Lage versetzte, die Blattfläche, deren Anteil am Sprossrockengewicht gleich blieb, für eine günstige Nutzung des Strahlungsangebotes optimaler zu positionieren. Zwar nahm bei *Bromus* unter einem erhöhten NH_3 -Angebot der Anteil der grünen Blattspreiten in dieser Mischkultur zu, der Anteil der Stängel blieb bei dieser Art jedoch unverändert. Wie bereits dargestellt, nutzte *Bromus* seine Stängel anders als *Brachypodium* fast ausschließlich für die Reproduktion und kaum, um Blattspreiten in größeren Höhen zu platzieren (s. 3.2.1.10.3). *Bromus* konnte damit seine Fähigkeit, um den Faktor Strahlung erfolgreich zu konkurrieren, weniger verbessern als *Brachypodium*.

Positiv für die oberirdische Konkurrenzkraft von *Brachypodium* könnten sich auch die artspezifisch unterschiedlichen Behandlungseffekte auf die Anzahl der Triebe pro Pflanze ausgewirkt haben (s. 3.2.1.3, 4.1.4). Zwar lagen hierfür aus den Mischkulturen keine Daten vor, die Ergebnisse in den Reinkulturen zeigten jedoch, dass die Triebdichte bei *Brachypodium* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot deutlich stärker zunahm als bei *Bromus*. So fanden sich zum Zeitpunkt des Schnitts im zweiten Versuchsjahr bei *Brachypodium* durchschnittlich 26, bei *Bromus* dagegen nur 16 Triebe pro Pflanze. Zudem bildete *Brachypodium* nicht nur zusätzliche Triebe, auch die einzelnen Triebe erfuhren eine Wuchsförderung, sodass der Zuwachs der Sprossbiomasse noch über dem der Anzahl der Triebe lag. Bei *Bromus* entsprach die Steigerung der Sprossbiomasse dagegen den Zuwächsen bei der Triebanzahl, sodass die einzelnen Triebe bei dieser Art von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot kaum profitieren konnten (s. 4.1.4, Tab. 39).

Während *Bromus* im 2. Versuchsjahr v.a. aufgrund seiner Konkurrenzstärke im Wurzelbereich diese Mischkultur dominierte, gelang es *Brachypodium* im 3. Versuchsjahr v.a. durch eine verstärkte Lichtkonkurrenz mit *Bromus* gleichzuziehen. Unterstützt wurde diese Verschiebung in der Artenzusammensetzung zugunsten von *Brachypodium* durch den etwas stärkeren Rückgang der Sprossbiomasse

bei *Bromus* im Vergleich zum 2. Versuchsjahr (ca. - 50 %, *Brachypodium* ca. - 30 %), der vermutlich auf die stärkere Biomasseproduktion von *Bromus* in den Vorjahren zurückzuführen war.

Im Gegensatz zu *Bromus* ist *Brachypodium* zudem in der Lage, mit Hilfe von Rhizomen sehr vitale Tochterpflanzen in großem Abstand von der Mutterpflanze zu etablieren. Wie bereits dargestellt wurde dies zwar nicht quantifiziert (s. 4.2.2), es kann jedoch angenommen werden, dass dies sowohl die ober- wie die unterirdische Konkurrenzkraft von *Brachypodium* stärkte.

Bemerkenswert ist jedoch, dass *Brachypodium*, bei dem in Mischkultur mit *Arrhenatherum* keine Sättigungseffekte aufgetreten waren, in Konkurrenz mit *Bromus* eine deutliche Abschwächung der Steigerungsraten mit zunehmendem NH_y -Angebot zeigte. Da das Wachstum von *Brachypodium* durch ein verringertes Strahlungsangebot weniger beeinträchtigt wird als das anderer Arten (s.o.), die Sprossbiomasse und damit auch die Dichte der *Brachypodium*-Bestände zudem deutlich unter den in Konkurrenz mit *Arrhenatherum* erreichten Werten blieben (wo lineare Steigerungen auftraten), auch ein Aushagerungseffekt aufgrund der relativ geringen Wuchsleistungen der Vorjahre eher unwahrscheinlich ist, kann von einem Konkurrenzeffekt im Wurzelbereich als Ursache ausgegangen werden. Wie die Wachstumsförderung durch NH_4^+ in der Initialphase (s.o.) deutet dies auch darauf hin, dass *Bromus* im Vergleich zu *Brachypodium* im Wurzelbereich die konkurrenzstärkere Art war.

Auffällig ist auch, dass in den Kontrollen ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die deutliche Dominanz von *Bromus* auch im 3. Versuchsjahr erhalten blieb. Dies zeigt, dass *Bromus* besser als *Brachypodium* in der Lage war, mit starkem Stickstoffmangel umzugehen. Unter diesen Bedingungen erwies es sich für *Bromus* als Konkurrenzvorteil, einen größeren Teil der Blattfläche in Bodennähe zu belassen, da hierdurch die Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt reduziert wurden (s. 4.2.1: 1 b). In der aktuellen Studie war *Brachypodium* jedoch unter einem erhöhten NH_y -Angebot in der Lage, trotz der stärkeren Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt (s. 4.2.2) im 3. Versuchsjahr eine ähnlich große Sprosstrockenmasse wie *Bromus* zu bilden, was auf eine ähnliche Konkurrenzstärke wie *Bromus* unter NH_y -Versorgung hindeutet.

Verschiedene Freilandstudien zeigten, dass bei fehlender Mahd *Bromus* auch ohne einen erhöhten Stickstoff-Eintrag aus der Atmosphäre in einem länger andauernden Sukzessionsprozess von *Brachypodium* verdrängt wird (REICHHOFF & BÖHNERT 1978, KIENZLE 1979 und KRÜSI 1981 zit. in DIERSCHKE & ENGELS 1991).

4.2.4. Mischkultur aus *Arrhenatherum*, *Bromus* und *Brachypodium*

Bei allen drei Arten traten in dieser Mischkultur ähnliche Reaktionsmuster wie in den aus zwei Arten zusammengesetzten Modellgemeinschaften auf.

Zu Beginn der Studie war *Arrhenatherum* auch in der aus allen drei Arten zusammengesetzten Mischkultur die dominante Art. Das Wachstum der einzelnen *Arrhenatherum*-Pflanzen wurde im 1. Versuchsjahr noch stärker als in den 2-Arten-Kulturen durch den geringeren intraspezifischen Konkurrenzdruck gefördert (RE in den Kontrollen ca. 2,5 !). Auch hier wirkte sich wahrscheinlich das durch die Reduktion der Selbstbeschattung verbesserte Strahlungsangebot positiv auf das Wachstum dieser hochwüchsigen Art aus.

Im 3. Versuchsjahr war die vertikale Verteilung der Sprossbiomasse von *Arrhenatherum* jedoch durch eine stärkere Konzentration in Bodennähe gekennzeichnet als in den 2-Arten-Kulturen, während bei beiden Konkurrenten das Umgekehrte der Fall war. Dadurch wurden die Unterschiede zwischen den Arten geringer. Im Vergleich zu *Bromus* und *Brachypodium* blieb jedoch die vertikale Verteilung der Sprossbiomasse bei *Arrhenatherum* in Bezug auf die Strahlungsausnutzung und die interspezifische Konkurrenz um diese weiterhin deutlich günstiger.

Ähnlich wie in den 2-Arten-Kulturen nahm der Relative Ertrag bei *Arrhenatherum* mit steigender NH_4^+ -Versorgung ab, zusätzlich führte hier jedoch auch die NH_3 -Exposition zu einer deutlichen Reduktion. Im Gegenzug konnte *Bromus* unter NH_3 -Exposition stärker von der veränderten Konkurrenzsituation profitieren, nicht jedoch wie in der Mischkultur *Arrhenatherum* vs. *Bromus* von NH_4^+ -Gaben. Dies war jedoch bei *Brachypodium* als der dritten beteiligten Art der Fall, deren RE in den 3-Arten-Kulturen unter beiden NH_y -Formen anstieg und damit die in den Kontrollen gegenüber den Reinkulturen zurückbleibende Wuchsleistung immerhin bis auf deren Niveau anheben konnte.

Obgleich in der Initialphase deutliche Steigerungen der Sprosstrockenmasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nur bei *Brachypodium* auftraten, deuten die Veränderungen des Relativen Ertrages doch darauf hin, dass das NH_y -Angebot bereits zu diesem frühen Zeitpunkt die interspezifischen Konkurrenzbeziehungen beeinflusste. Dies spiegelte sich auch in der Abnahme des prozentualen Anteils von *Arrhenatherum* an der Sprosstrockenmasse dieser Modellgemeinschaft sowohl unter NH_3 -Exposition als auch bei einem erhöhten NH_4^+ -Angebot wieder. Dagegen konnte *Brachypodium* seinen Anteil bereits im 1. Versuchsjahr unter beiden NH_y -Formen vergrößern. Während beim Anteil von *Bromus* kaum Behandlungseffekte erkennbar waren, hielten die beschriebenen Verlagerungen zwischen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* auch im weiteren Versuchsverlauf an.

Zwar wurden die Unterschiede in der vertikalen Verteilung der Sprossbiomasse zwischen *Arrhenatherum* und den beiden Halbtrockenrasenarten sowohl durch die veränderte Konkurrenzsituation (Vergleich mit Reinkulturen) als auch unter NH_3 -Exposition geringer, sowohl *Bromus* als auch *Brachypodium* waren jedoch weiterhin kaum in der Lage, *Arrhenatherum* beim Faktor Strahlung Konkurrenz zu machen. Daher kann angenommen werden, dass, ähnlich wie in der Mischkultur *Arrhenatherum* vs. *Bromus*, auch in der 3-Arten-Kultur die Veränderungen der Konkurrenzverhältnisse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot v.a. auf eine größere Konkurrenzstärke von *Bromus* und *Brachypodium* im Wurzelbereich zurückzuführen war.

4.2.4.1 Die Entwicklung der 3-Arten-Kultur im 2. und 3. Versuchsjahr

Die weitere Entwicklung der 3-Arten-Kulturen war v.a. durch einen starken Rückgang des Anteils von *Arrhenatherum* geprägt, dem deutliche Steigerungen bei *Bromus* aber auch bei *Brachypodium* gegenüberstanden. Wie in den aus zwei Arten zusammengesetzten Mischkulturen so war die wichtigste Ursache dieser Verschiebungen auch hier der artspezifisch sehr unterschiedliche Rückgang der Sprossbiomasse im 3. Versuchsjahr. Diese Abnahme war bei *Arrhenatherum* mit ca. – 80 % im Vergleich zum Vorjahresniveau noch stärker als in Konkurrenz mit einer Art. Dass dieser Einbruch auf besonders starke Steigerungen der Sprossbiomasse in den Vorjahren folgte - besonders im Vergleich zu den Reinkulturen - stützt die Vermutung, dass im Laufe der Expositionszeit das Wachstum von *Arrhenatherum* in zunehmendem Maße durch den Mangel an anderen, nicht ergänzten Nährelementen eingeschränkt wurde. Verstärkend können sich hierbei eine Reihe von Faktoren ausgewirkt haben, die bereits genannt wurden, wie der höhere Nährstoffgehalt der Trockenmasse bei *Arrhenatherum*, die größeren Nährstoffverluste beim Schnitt oder das ungünstigere Wurzel/Spross-Verhältnis (s. 4.2.1 und 4.2.2).

Die Tatsache, dass *Brachypodium* in den 3-Arten-Kulturen unter hohen NH_3 -Konzentrationen seinen Anteil v.a. auf Kosten von *Arrhenatherum* ausbauen und *Brachypodium* damit im 3. Versuchsjahr einen größeren Anteil an der Sprossbiomasse stellte als dieses, entsprach der Entwicklung in der Mischkultur aus *Arrhenatherum* vs. *Brachypodium* (s. 4.2.2). In beiden Fällen profitierte *Brachypodium* dabei nicht allein vom geringeren Biomasserückgang sondern auch von einer Abnahme der Sprossbiomasse von *Arrhenatherum* unter einem kombinierten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot (s. 3.2.2.1). Da *Bromus* und *Brachypodium* ihre Sprossbiomasse unter NH_y deutlich steigern konnten, kann der Biomasserückgang bei *Arrhenatherum* als Ausdruck einer wachsenden Konkurrenzschwäche im Wurzelbereich interpretiert werden. Unter NH_3 -Exposition wurde damit in den 3-Arten-Kulturen *Arrhenatherum* im 3. Versuchsjahr zur konkurrenzschwächsten Art hinter *Bromus* und *Brachypodium*.

Dagegen gelang es *Brachypodium* in der 3-Arten-Kultur - anders als in der Konkurrenz *Bromus* vs. *Brachypodium* - auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot nicht, in Bezug auf die Sprossbiomasse mit *Bromus* gleichzuziehen. Bemerkenswert ist, dass der Rückgang der Sprossbiomasse im 3. Versuchsjahr bei *Brachypodium* in der 3-Arten-Kultur deutlich stärker war als in der 2-Arten-Kultur mit *Bromus* (ca. - 60 gegenüber - 30 %) während *Bromus* mit ca. - 40 % im Vergleich zu - 50 % in den 3-Arten-Kulturen den Rückgang sogar etwas vermindern konnte.

Da das Wachstum von *Brachypodium* durch eine erhöhte Lichtkonkurrenz kaum eingeschränkt wird (s. 4.2.2), die Nachbarschaft eines höherwüchsigen Konkurrenten wie *Arrhenatherum* daher auch in den 3-Arten-Kulturen wahrscheinlich keinen negativen Einfluss auf die Entwicklung von *Brachypodium* hatte, kann angenommen werden, dass die wichtigste Ursache für die stärkere Depression der Sprossbiomasse bei *Brachypodium* darin zu suchen ist, dass *Brachypodium* in dieser Mischkultur stärkere Schwierigkeiten hatte, die durch die Mahd verursachten Nährstoffverluste wieder auszugleichen. Zwar wird auch *Arrhenatherum* durch ein Reihe von Faktoren in seiner unterirdischen Konkurrenzfähigkeit eingeschränkt (s. 4.2.1), es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass die

größere Artenanzahl in dieser Kultur auch zu einer stärkeren Wurzelkonkurrenz führte und es damit auch einer Art wie *Brachypodium* erschwerte, die benötigten Nährstoffe aufzunehmen. Lediglich unter hohen NH_3 -Konzentrationen, die *Brachypodium* effektiver als die beiden anderen Arten über seine große Blattfläche aufnehmen konnte (s. 4.2.2 und 4.2.3), gelang es dieser Art, ihren Anteil an der Sprosstrockenmasse auszubauen und den in seiner Vitalität deutlich geschwächten *Arrhenatherum* auf den 3. Platz zu verweisen.

Bromus erwies sich in den 3-Arten-Kulturen aber wie schon in alleiniger Konkurrenz mit *Arrhenatherum* als die Art, die offensichtlich am besten an die Wuchsbedingungen in den Modellkulturen angepasst war, indem sie Nährstofferhaltung (geringere Verluste beim Schnitt als *Arrhenatherum* und *Brachypodium*) mit einer effektiven Nährstoffaufnahme verband und damit sowohl in den Kontrollen als auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot zur dominierenden Art wurde.

4.2.5. Weitere Konkurrenzfaktoren

In diesem Abschnitt werden weitere potentielle Konkurrenzfaktoren angesprochen, die sich jedoch nur bedingt einer Mischkultur zuordnen ließen.

- a. Hemmung der Blattentwicklung zu Beginn des dritten Versuchsjahres (in den Reinkulturen erfasst, s. 4.1.2, 4.1.3): da dieser Behandlungseffekt im Laufe der Vegetationsperiode wieder verschwand, ist bei *Brachypodium* als spätaustreibender Art keine Schwächung der Konkurrenzkraft zu erwarten, ebenso bei *Arrhenatherum* (bei beiden Arten war zudem das Höhenwachstum nicht gehemmt). Dagegen besteht bei *Bromus* als frühaustreibender Art die Gefahr einer Schwächung der Konkurrenzkraft indem sich möglicherweise zeitliche Nischen öffnen, die andere Arten nutzen könnten. Diese müssten aber ebenfalls frühaustreibend sein - damit scheidet *Brachypodium* aus, *Arrhenatherum* käme hier eher in Betracht. Die Entwicklung der Mischkultur *Arrhenatherum* vs. *Bromus* zeigte jedoch, dass andere Faktoren hier entscheidender waren.
- b. Auswirkungen der Karyopsenentnahme: Sowohl im zweiten als auch im dritten Versuchsjahr wurden die reifen Karyopsen aller drei Arten im Hinblick auf eine mögliche Auswertung, die jedoch aus technischen Gründen unterbleiben musste, bei regelmäßigen Kontrollen eingesammelt. Im Gegensatz zum natürlichen Standort standen die Karyopsen damit für eine generative Vermehrung in den Modellgemeinschaften nicht oder nur mehr sehr eingeschränkt zur Verfügung. Potentiell wurde dadurch *Brachypodium*, das weniger auf die Reproduktion durch Samen angewiesen ist als *Arrhenatherum* und *Bromus* gegenüber diesen bevorzugt. Innerhalb der dreijährigen Expositionszeit wurden jedoch auch in den Beständen von *Arrhenatherum* und *Bromus* keine Lücken beobachtet, die auf das Absterben einer Pflanze zurückzuführen waren und in der Folge aufgrund der Karyopsenentnahme nicht wieder geschlossen werden konnten. Gegenüber den anderen

Konkurrenzfaktoren kann dieser Faktor daher trotz der artspezifisch unterschiedlichen Bedeutung vernachlässigt werden.

4.2.6. Zusammenfassung der Entwicklung in den Mischkulturen

In der aktuellen Studie ließ sich die Zunahme von *Bromus* auf Kosten von *Arrhenatherum* v.a. auf die mit der Versuchsdauer zunehmende Konkurrenzschwäche von *Arrhenatherum* zurückführen, die wahrscheinlich durch einen Mangel an anderen Nährelementen als Stickstoff verursacht wurde. Das $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot bewirkte in dieser Konkurrenzbeziehung lediglich eine Verlangsamung dieser Entwicklung. Die Ergebnisse der aktuellen Studie sprechen dafür, dass *Bromus* an die experimentellen Bedingungen (jährlicher Schnitt, keine Ergänzung anderer Nährstoffe als Stickstoff u.a.) besser angepasst war als *Arrhenatherum*. In den Kontrollen bildete *Bromus* die größte Sprosstrockenmasse pro Pflanze. *Bromus* behielt auch unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot die Konzentration der Sprossbiomasse in Bodennähe weitgehend bei. Diese geringere Plastizität im Sprossaufbau begrenzte zwar durch das eingeschränkte Strahlungsangebot stärker als bei den beiden andern Arten die Zunahme der Biomasse unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot, erwies sich auf lange Sicht aber aufgrund der geringeren Nährstoffverluste beim jährlichen Schnitt als Konkurrenzvorteil für *Bromus*.

Dagegen ließen sich in der Konkurrenzbeziehung zwischen *Arrhenatherum* und *Brachypodium* deutliche Effekte des NH_3 -Angebotes erkennen. *Brachypodium* wurde in den Kontrollen und unter NH_3 -Exposition zur dominanten Art – im ersteren Fall ebenfalls aufgrund der Konkurrenzschwäche von *Arrhenatherum*, im letzteren jedoch v.a. aufgrund einer massiven Wuchsförderung. Da *Brachypodium* über eine etwa vier mal größere Blattfläche als *Arrhenatherum* verfügte, konnte es ein erhöhtes NH_3 -Angebot besser nutzen. Dass *Arrhenatherum* jedoch unter einer erhöhten NH_4^+ -Versorgung seine dominante Position gegenüber *Brachypodium* auch im 3. Versuchsjahr behaupten konnte, deutet darauf hin, dass im Wurzelbereich von *Brachypodium* ein geringerer Konkurrenzdruck ausging als von *Bromus*.

In der Mischkultur aus *Bromus* und *Brachypodium* hatte am Ende des Versuchszeitraumes bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot keine der beiden Arten eine dominante Position einnehmen können, was auf eine insgesamt ähnliche Konkurrenzstärke dieser beiden Arten hindeutet. Nur in den Kontrollen war *Bromus* ab dem 2. Versuchsjahr die dominierende Art - *Bromus* war besser als *Brachypodium* in der Lage, mit starkem Stickstoffmangel umzugehen. Auch hier kann die Reduzierung der Nährstoffverluste durch die stärkere Konzentration der Blattfläche in Bodennähe als Konkurrenzvorteil für *Bromus* angesehen werden. *Brachypodium* war dagegen auf ein erhöhtes NH_3 -Angebot angewiesen, um eine ähnliche Konkurrenzstärke wie *Bromus* zu erlangen. Mit zunehmender Dichte der Bestände gewann der Faktor Lichtkonkurrenz auch in dieser Mischkultur an Bedeutung, was sich zugunsten von *Brachypodium* auswirkte. Eine Abschwächung der Wachstumssteigerungen bei *Brachypodium* unter einem hohen $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot – ohne dass die potentiell mögliche Bestandesdichte erreicht war –

deutete jedoch auf negative Einflüsse durch *Bromus* hin, der im Wurzelbereich die konkurrenzstärkere Art war.

Auch in den 3-Arten Kulturen musste *Arrhenatherum* seine anfänglich dominierende Position an *Bromus* abgeben, ohne dass hierbei deutliche Einflüsse des $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebotes erkennbar waren. Anders als in der Mischkultur aus *Bromus* und *Brachypodium* stellte *Bromus* hier im 3. Versuchsjahr auch einen deutlich größeren Anteil als *Brachypodium*. Diese Art konnte ihren Anteil unter hohen NH_3 -Konzentrationen vergrößern - v.a. auf Kosten von *Arrhenatherum*. *Brachypodium* stellte im 3. Versuchsjahr in den 3-Arten Kulturen einen größeren Anteil an der Sprossbiomasse als *Arrhenatherum*.

Die Ergebnisse der aktuellen Studie deuten darauf hin, dass unter diesen Wuchsbedingungen die Konkurrenzstärke in erster Linie von der unterschiedlichen Fähigkeit der Arten abhängt,

- a. neben Stickstoff in Form von NH_3 oder NH_4^+ auch andere Nährelemente effektiv aufzunehmen und
- b. die Nährstoffverluste durch die Bildung von Organen mit einer langen Lebensdauer bzw. durch die Konzentration der Sprossbiomasse in Bodennähe zu vermindern.

Eine hohe Wachstumsgeschwindigkeit verbunden mit relativ niedrigen Investitionen in die Organe sowie eine große Wuchshöhe, günstig sowohl für die optimale Nutzung des Strahlungsangebotes als auch für die Beschattung von niedrigwüchsigen Konkurrenten, ermöglichten *Arrhenatherum* zwar im 1. und z.T. auch noch im 2. Versuchsjahr in den Mischkulturen zu dominieren. Im dritten Versuchsjahr schienen diese Faktoren jedoch nur noch eine untergeordnete Rolle gespielt zu haben.

5. Wuchsstrategien

In der hier vorgestellten Studie war die unterschiedliche Fähigkeit der drei untersuchten Arten, ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot für eine Wachstumsförderung zu nutzen, eng mit den differierenden **Wuchsstrategien** verbunden.

Bromus war zwar in der Lage, durch eine große Blattfläche und eine hohe stomatäre Leitfähigkeit NH_3 effektiv aufzunehmen, ebenso über die Wurzeln NH_4^+ , er nutzte den aufgenommenen Stickstoff jedoch kaum für eine Wachstumssteigerung. Als wichtigster wachstumslimitierender Faktor kann eine durch die niedrige Wuchsform und eine nur geringe Plastizität in der vertikalen Verteilung der Blattfläche bedingte Selbstbeschattung angesehen werden. Der hohe Blattflächenanteil in Bodennähe war beim jährlichen Schnitt jedoch günstig, da die Nährstoffverluste hierdurch reduziert wurden. Hierzu

trugen auch die für eine langsamwachsende Art typischen, hohen Investitionen in die Pflanzenorgane bei. Diese führten auf der anderen Seite jedoch ebenso wie der hohe Anteil nicht oder nur wenig assimilierender Organe an der Gesamtpflanze (Wurzeln, Stängel) und die hohen Investitionen in die Reproduktion zu dem hohen Lichtbedürfnis von *Bromus*. Auch bei einem erhöhten NH_3 -Angebot blieb das Wurzel/Spross-Verhältnis bei *Bromus* sehr stabil, dies sicherte auch die Versorgung mit anderen Nährstoffen als Stickstoff.

Auch bei *Arrhenatherum* bildeten die Stängel einen großen Anteil der Sprossbiomasse. *Arrhenatherum* nutzte diese aber neben der Reproduktion auch dazu, seine Blattfläche über einen weiten Höhenbereich zu verteilen. Auf diese Weise konnte das Strahlungsangebot gut ausgenutzt werden. *Arrhenatherum* investierte zwar relativ wenig in seine Blattspreiten, aufgrund des hohen Anteils nicht oder nur wenig assimilierender Organe ist das Lichtbedürfnis jedoch trotzdem hoch. *Arrhenatherum* konnte das aufgenommene NH_3 und NH_4^+ in starke Biomassezuwächse umsetzen, die Triebdichte nahm ebenso zu wie die Trockenmasse der einzelnen Triebe. Um einer verstärkten Selbstbeschattung entgegenzuwirken, reagierte *Arrhenatherum* mit einer deutlichen Höhenverlagerung der Blattfläche, ebenso nahm die Wuchshöhe zu. Diese Plastizität im Wuchsverhalten verstärkte jedoch die Nährstoffverluste (Schnitt), die auch aufgrund der höheren Umsatzraten und der höheren Nährstoffkonzentrationen in den Blattspreiten bereits groß waren. Die Versorgung mit anderen Nährstoffen wurde erschwert durch eine Verkleinerung des Wurzel/Spross-Verhältnisses bei einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot. Diese Faktoren führten im Laufe der Expositionszeit zu einer zunehmenden Wachstumsbegrenzung.

Obwohl *Brachypodium* eine typische langsamwachsende Halbtrockenrasenart ist, deuten viele Aspekte seines Wuchsverhaltens darauf hin, dass es dieser Art gelang, verschiedene Strategien zu kombinieren und auf diese Weise von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot besonders stark zu profitieren. So konnte *Brachypodium* durch eine sehr große Blattfläche NH_3 gut aufnehmen. Die Ausbildung etwas dünnerer Blattspreiten als bei *Bromus* führte ebenso wie ein geringer Stängelanteil an der Sprosstrockenmasse zu einem sehr günstigen Verhältnis von assimilierenden zu nicht-assimilierenden Strukturen und damit zu einer größeren Schattenverträglichkeit. Zudem investierte *Brachypodium* im Gegensatz zu den beiden anderen Arten nur sehr wenig in die Reproduktion. Das reduzierte Lichtbedürfnis ermöglichte die Ausbildung sehr dichter Bestände. Zugleich fand eine ausgeprägte Höhenverlagerung der Blattfläche statt, womit *Brachypodium* zusätzliche Strahlungsressourcen erschloss und damit innerhalb der genetisch bedingten relativ schmalen Grenzen sehr plastisch auf sich verändernde Wuchsbedingungen reagierte. Auch *Brachypodium* verlor beim jährlichen Schnitt einen Großteil seiner Blattfläche. Ohne ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot trat eine deutliche Wachstumsreduktion ein. Unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung wurde das Wachstum von *Brachypodium* jedoch durch das stabil bleibende Wurzel/Spross-Verhältnis und aufgrund seiner Fähigkeit auch mit einem geringen Angebot anderer Nährstoffe (speziell Phosphor) auszukommen, nur wenig eingeschränkt. Ähnlich wie bei *Bromus* trugen zudem niedrige Umsatzraten zu einer effektiven Nutzung der aufgenommenen Nährstoffe bei. So erreichten die Blattspreiten von *Brachypodium* trotz der geringeren Dicke aufgrund einer hohen Gewebedichte ebenfalls eine relativ lange Lebensdauer.

Tab. 53: Vergleich der Wuchsstrategien

<i>Bromus</i>	wenig plastisches Wuchsverhalten	gute Anpassung an Mangel verschiedener Nährstoffe, geringe Reaktionsmöglichkeiten auf ein erhöhtes Angebot
<i>Arrhenatherum</i>	sehr plastisches Wuchsverhalten	schnelle Erschließung von Ressourcen möglich, empfindlich bei Mangel verschiedener Nährstoffe
<i>Brachypodium</i>	Verbindung beider Strategien: z.T. wenig plastisch (z.B. Gewebedichte der Blattspreiten), z.T. sehr plastisch (z.B. vertikale Höhenverteilung der Blattfläche)	gute Anpassung an Phosphormangel, jedoch reduziertes Wachstum bei Stickstoffmangel, gute Reaktionsmöglichkeiten auf ein erhöhtes Stickstoffangebot

6. Schlussfolgerungen

Aus der Entwicklung der Arten in Rein- und Mischkultur im dritten Versuchsjahr ließ sich unter den hier gewählten Versuchsbedingungen (jährlicher Schnitt, keine Ergänzung anderer Nährstoffe als Stickstoff in Form von NH_3) folgende **Rangordnung der Konkurrenzstärke** ableiten:

- in den Kontrollen: *Bromus* > *Brachypodium* > *Arrhenatherum*
- unter NH_3 -Exposition: *Bromus* \geq *Brachypodium* > *Arrhenatherum*
- unter NH_4^+ -Gaben: *Bromus* > *Arrhenatherum* > *Brachypodium*.

Für die potentielle Gefährdung von Halbtrockenrasen durch $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Einträge aus der Atmosphäre lassen sich aus den Ergebnissen der vorliegenden Studie folgende Schlüsse ziehen:

- In solchen Halbtrockenrasen, denen über eine Mahd mit Abtransport des Mähgutes regelmäßig Nährstoffe entzogen werden, besteht nur eine geringe Wahrscheinlichkeit, dass sich unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Eintrag stickstoffbedürftigere Arten wie *Arrhenatherum* auf Kosten der typischen Halbtrockenrasenarten ausbreiten.
- Eine große Gefahr für die Artenvielfalt in Halbtrockenrasen geht von Arten wie *Brachypodium* aus, die zwar zum typischen Arteninventar von Halbtrockenrasen gehören, sich jedoch unter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Eintrag deutlich ausbreiten können. *Brachypodium* ist in der Lage, die Kontinuität in der Sicherstellung der Nährstoffversorgung (stabiles Wurzel/Spross-Verhältnis) und der relativ sparsamen Nutzung der aufgenommenen Nährstoffe (Gewebedichte, Blattalter) mit einer potentiell großen Flexibilität im Sprossaufbau (vertikale Verteilung der Biomasse und der Blattfläche) zu

verbinden. Zudem kann *Brachypodium* aufgrund seiner größeren Schattenverträglichkeit sehr dichte Bestände bilden, in denen kleinwüchsige Arten - und hierzu gehört die Mehrzahl der typischen Halbtrockenrasenarten - durch Lichtkonkurrenz unterdrückt werden.

Während in der hier vorgestellten Studie die Wuchseistung von *Brachypodium* ohne NH_y -Gaben stets hinter der von *Bromus* zurückblieb, wurde die Konkurrenzkraft von *Brachypodium* unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot innerhalb der dreijährigen Expositionszeit auch durch eine Mahd während der Vegetationsperiode nicht reduziert. Dagegen wurde *Brachypodium* in einem Experiment von BOBBINK & WILLEMS (1991) – in dem jedoch keine über den atmosphärischen Eintrag hinausgehenden Nährstoffgaben erfolgten - auf vormals von ihm dominierten Flächen in niederländischen Halbtrockenrasen durch eine Mahd im Sommer innerhalb von drei Jahren deutlich zurückgedrängt (s. S. 260 und 377). Das Verhalten von *Brachypodium* in der aktuellen Studie deutet darauf hin, dass unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot Pflegemaßnahmen mit dem Ziel einer Reduktion von *Brachypodium* modifiziert werden müssen.

Dass *Brachypodium* seinen prozentualen Anteil an der oberirdischen Biomasse der Mischkulturen bereits bei einer NH_3 -Konzentration von $20 \mu\text{g m}^{-3}$ in der Umgebungsluft auf Kosten von *Bromus* ausbauen konnte (s. Abb. 95, S. 197), spricht dafür, dass als Critical Level für Konkurrenzverschiebungen in Halbtrockenrasen Werte unter $20 \mu\text{g m}^{-3}$ NH_3 angesetzt werden müssen. Für Arten aus Heidegesellschaften und Moose ermittelten VAN DER EERDEN et al. (1991) mit Hilfe verschiedener Ansätze bei einer Expositionsdauer von einem Jahr einen Critical Level von $8 \mu\text{g m}^{-3}$. Bei Nutzpflanzen trat ein Effekt (definiert als Wachsförderung von 50 % und mehr im Vergleich zu den Kontrollen) erst ab NH_3 -Konzentrationen von etwa $80 \mu\text{g m}^{-3}$ auf. Die Ergebnisse der hier vorgestellten Studie sprechen dafür, dass Arten aus Halbtrockenrasen auf NH_3 ähnlich empfindlich reagieren wie solche aus Heidegesellschaften.

Auch im Falle der Stickstoffdeposition trat eine Konkurrenzverschiebung zugunsten von *Brachypodium* bereits beim niedrigsten applizierten NH_4^+ -Eintrag auf, sodass auch für die Critical Loads Werte unter $20 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ angenommen werden können. Dies bestätigt die Empfehlungen von BOBBINK et al. (1992), die für basische artenreiche Grünlandgesellschaften einen Critical Load von $14 - 25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ angeben.

Die in der aktuellen Studie beobachteten Konkurrenzverschiebungen zugunsten von *Brachypodium* müssen als Beleg dafür gewertet werden, dass von einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot eine Gefährdung von Halbtrockenrasen als artenreiche Pflanzengesellschaften an nährstoffarmen Standorten ausgehen.

Neben der Reduktion von Stickoxid-Emissionen aus Verkehr und Industrie kommt der Landwirtschaft als Hauptemittenten von NH_3 besondere Verantwortung zu, diese Emissionen zu vermindern.

7. Zusammenfassung

Die Emission stickstoffhaltiger Verbindungen aus anthropogenen Quellen hat in den vergangenen Jahrzehnten weltweit stark zugenommen. Stickoxide und Ammoniak tragen hierzu annähernd gleichviel bei. Erhöhte Stickstoffdepositionen müssen als wichtigste Ursache für die Eutrophierung vieler Ökosysteme angesehen werden. Besonders bedroht sind Pflanzengesellschaften an nährstoffarmen Standorten wie Halbtrockenrasen, die durch ihren Artenreichtum einen hohen Schutzwert besitzen. Die Wirkung von gasförmigem Ammoniak wurde bisher vor allem an Nutzpflanzen untersucht, über die Reaktionen von Wildpflanzen liegen vergleichsweise nur wenige Arbeiten vor. Die Reaktion von Halbtrockenrasen auf gasförmiges NH_3 wurde bisher noch nicht untersucht.

In der vorliegenden Studie wurden mit *Bromus erectus* HUDS. (Aufrechte Trespe) und *Brachypodium pinnatum* (L.) P.B. (s. str.) (Fieder-Zwenke) zwei in Halbtrockenrasen häufig bestandsbildende, langsamwachsende Arten als Testpflanzen ausgewählt, die jedoch unterschiedlich stark auf eine erhöhte Stickstoffverfügbarkeit reagieren. Als dritte Art kam mit *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et K. PRESL ssp. *elatius* (Glatthafer) ein typisches, schnellwachsendes Gras des Wirtschaftsgrünlandes hinzu. Die drei Arten wurden über drei Vegetationsperioden einzeln und als Mischkultur in Open Top-Kammern (OTC) erhöhten NH_3 -Konzentrationen (0 / 20 / 50 $\mu\text{g m}^{-3}$) und einer veränderten NH_4^+ -Versorgung ausgesetzt (0 / 20 / 50 $\text{kg NH}_4^+\text{-N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) - in allen Kombinationen aus beiden Faktoren. Jede Modellpflanzengesellschaft wurde in vier Parallelen gehalten, verteilt auf zwei Kammern. Jeweils 12 Pflanzen wuchsen in 18 l-Gefäßen, die mit einem Bodengemisch gefüllt waren, das in Bezug auf Boden-pH, Nährstoffversorgung und Wasserkapazität den Verhältnissen im Freiland nachempfunden war. Die Bewässerung erfolgte mit demineralisiertem Wasser. Die Pflanzen wurden einmal jährlich im Juli / August sieben cm über dem Boden geschnitten.

Als Wirkungskriterien für die Antwort der Modellkulturen auf ein verändertes Angebot an NH_3 bzw. NH_4^+ dienen das Trockengewicht von Spross und Wurzeln, die Blattfläche und deren Trockengewicht, die spezifische Blattfläche, die Gewebedichte und die Lebensdauer der Blattspreiten, die Entwicklungsgeschwindigkeit, die Triebdichte, der Anteil reproduktiver Triebe, die Wuchshöhe, die vertikale Verteilung von Sprossbiomasse und Blattfläche sowie die Strahlungsverteilung im Bestand.

Im Vergleich zum Freiland waren Strahlungsangebot und Luftfeuchtigkeit in den OTCs vermindert, die Lufttemperatur erhöht. Ungeachtet dessen zeigten die Modellkulturen ab dem 2. Versuchsjahr bei fast allen Parametern eine gute Übereinstimmung mit Freilandbeständen.

Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot stimulierte bei allen drei untersuchten Arten das Sprosswachstum. Die stärksten Steigerungen traten bei *Brachypodium* auf, bei dem sowohl die Triebdichte als auch die Bestandesblattfläche stark zunahm. Am geringsten wurde das Wachstum von *Bromus* gefördert. Während bei *Bromus* und *Brachypodium* durch gleichstarke Zuwächse der unterirdischen Biomasse das Wurzel/Spross-Verhältnis (RSR) stabil blieb, nahm das RSR bei *Arrhenatherum* unter einem kombinierten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot ab.

Die Wuchshöhe nahm unter erhöhter $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung bei allen drei Arten zu, ebenso verlagerten alle Arten einen Teil ihrer Blattfläche nach oben. Die prozentual stärksten Veränderungen traten

bei *Brachypodium* auf, die geringsten bei *Bromus*. Dies führte bei *Brachypodium* und *Arrhenatherum* zu einer gleichmäßigeren vertikalen Verteilung der Blattfläche, während sich bei *Bromus* die starke Konzentration in Bodennähe kaum veränderte. Beim Schnitt verloren *Arrhenatherum* und *Brachypodium* fast die gesamte Blattfläche, während bei *Bromus* etwa 1/3 erhalten blieb.

Unabhängig von der $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Versorgung investierten *Bromus* und *Brachypodium* mehr in ihre Blattspreiten als *Arrhenatherum*. Die höchste Gewebedichte fand sich bei *Brachypodium*, die niedrigste Spezifische Blattfläche bei *Bromus*. Die mittlere Lebensdauer der Blattspreiten war bei *Bromus* und *Brachypodium* etwa gleich, die Blattspreiten von *Arrhenatherum* erreichten ein geringeres Alter.

Ein erhöhtes $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot beschleunigte bei *Arrhenatherum* das Elongationswachstum, bei *Brachypodium* hatten erhöhte NH_3 -Konzentrationen diesen Effekt. Zu Beginn des 3. Jahres wurde das Wachstum von *Bromus* und *Brachypodium* durch hohe NH_3 -Konzentrationen, das von *Arrhenatherum* durch NH_4^+ -Gaben gehemmt. Als Ursachen werden für *Brachypodium* erhöhte Kohlenhydratverluste beim Schnitt, für *Arrhenatherum* und *Bromus* ein Mangel an anderen Nährstoffen als Stickstoff diskutiert. Bei *Bromus* kann zudem nicht ausgeschlossen werden, dass durch die Blätter, die z.T. auch den Winter über grün blieben, NH_3 aufgenommen wurde, für dessen Assimilation jedoch aufgrund der niedrigen Frühjahrstemperaturen nicht genügend Kohlenhydratgerüste zur Verfügung standen. Sichtbare toxische Effekte, wie ein Absterben der Blattspreiten oder eine nachhaltige Wuchshemmung, wurden jedoch bei keiner Art beobachtet.

Gemessen am Anteil reproduktiver Triebe investierte *Bromus* in der Kontrollvariante am stärksten in die Reproduktion, *Brachypodium* am geringsten. Nur bei *Arrhenatherum* nahm unter NH_4^+ -Gaben der Anteil reproduktiver Triebe zu.

In der Kontrollvariante waren Nettophotosynthese-, Transpirationsrate und stomatäre Leitfähigkeit bei *Arrhenatherum* am höchsten. Unter NH_3 -Exposition nahmen alle drei Parameter jedoch nur wenig zu, während bei *Bromus* und *Brachypodium* starke Steigerungen auftraten. Dies deutet darauf hin, dass die starken Biomassezunahmen bei *Arrhenatherum* v.a. auf eine vergrößerte Blattfläche zurückzuführen waren, während *Brachypodium* und *Bromus* zusätzlich die Nettophotosyntheserate pro Blattfläche steigern konnten. *Brachypodium* und *Bromus* erhöhten unter NH_3 -Exposition auch ihre Wassernutzungseffizienz während die WUE_{Ph} bei *Arrhenatherum* sank. Die Konzentration nicht-struktureller Kohlenhydrate in den Blattspreiten nahm unter einem erhöhten $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ -Angebot in der Regel zu oder blieb unverändert. Bei *Arrhenatherum* wurde jedoch unter hohen NH_4^+ -Gaben der Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate kleiner.

In allen vier Mischkulturen stellte *Arrhenatherum* anfangs den größten Teil der oberirdischen Biomasse. Im Verlauf der Expositionszeit kam es jedoch zu deutlichen Konkurrenzverschiebungen. In Nachbarschaft zu *Bromus* verlor *Arrhenatherum* unabhängig vom NH_y -Angebot seine dominierende Rolle, *Bromus* wurde in den Kontrollen und beim Angebot einer NH_y -Form selbst zur dominierenden Art. Auch *Brachypodium* baute seinen Anteil an der Sprosstrockenmasse auf Kosten von *Arrhenatherum* aus, es wurde in den Kontrollen und unter hohen NH_3 -Konzentrationen zur beherrschenden Art, bei NH_4^+ -Gaben konnte sich *Arrhenatherum* jedoch behaupten. Deutliche Schwankungen prägten das

Konkurrenzverhältnis zwischen *Bromus* und *Brachypodium*, innerhalb der Versuchszeit wurde keine der beiden Arten dominant. Zwar stellte *Bromus* im 2. Versuchsjahr in vielen Behandlungsvarianten den größten Teil der Sprosstrockenmasse, im 3. Jahr konnte *Brachypodium* unter NH₃-Exposition seinen Anteil jedoch wieder erhöhen.

Unter den hier gewählten Wuchsbedingungen erwiesen sich *Bromus* und *Brachypodium* gegenüber *Arrhenatherum* als die konkurrenzstärkeren Arten. Als wichtigste Ursache dieser Entwicklung kann die Abnahme des Wurzel/Spross-Verhältnisses von *Arrhenatherum* bei einem kombinierten NH₃/NH₄⁺-Angebot angesehen werden, die in Verbindung mit den Nährstoffverlusten beim Schnitt und dem hohen Nährstoffbedarf, u.a. aufgrund der kurzen Lebensdauer der gebildeten Organe, sehr wahrscheinlich zu einem mit der Zeit wachsenden Mangel an anderen Nährstoffen außer Stickstoff führte.

8.1 Übersicht Abbildungen	Seite
Abb 1: Gesamtdepositionen von oxidiertem Stickstoff (N _{ox}) 1997, Fundstelle: Daten zur Umwelt 2000	16
Abb 2: Gesamtdepositionen von reduziertem Stickstoff (N _{red}) 1997, Fundstelle: Daten zur Umwelt 2000	17
Abb. 3: <i>Bromus erectus</i> HUDS., Aufrechte Trespe, aus ROTHMALER (1999)	27
Abb. 4: <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.B. (s. str.), Fieder-Zwenke, aus ROTHMALER (1999)	30
Abb. 5: <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. & K. PRESL ssp. <i>elatius</i> , Glatthafer, aus ROTHMALER (1999)	32
Abb. 6 a-c: Bei der Pikierung der Pflanzen verwendete Pflanzschemata.	37
Abb. 7: Modellpflanzengemeinschaften in einer der Kammern kurz nach dem Pikieren der Pflanzen (12.6.1995)	38
Abb. 8: <i>Polýgala comósa</i> SCHKUHR im Topf Nr. 284 zwischen Trieben von <i>Brachypodium pinnatum</i> (20.5.1997)	39
Abb. 9: Außerhalb der Vegetationsperiode wurde die Begasung abgestellt und die Kammern weitgehend abgedeckt. Die Versuchspflanzen lagen wie am Freilandstandort zeitweise unter einer dichten Schneedecke, was zusätzlichen Schutz vor Frostschäden bot (7.1.1997)	40
Abb. 10: Stellplan der Container in den OTC-Kammern. A: <i>Arrhenatherum elatius</i> , B: <i>Bromus erectus</i> , Y: <i>Brachypodium pinnatum</i> , 0, 2, 5: 0, 20, 50 kg NH ₄ ⁺ -N ha ⁻¹ a ⁻¹	41
Abb. 11: Markierungsetiketten an der Basis der Blattspreiten bei <i>Arrhenatherum</i>	46
Abb. 12: Gaswechselformung mit dem tragbaren Porometer LI-6200. Die Messküvette wurde mittels eines Laborstativs so fixiert, dass ein zu messendes Blatt gut eingespannt werden konnte. Während der eigentlichen Messung war die Open-Top-Kammer geschlossen (13.6.1996, Topf-Nr. 176, Kammer 3, NH ₃ -Konzentration 50 µg*m ⁻³)	51

- Abb. 13: Gaswechselformung an einem in die Messkuvette des LI-6200 eingespannten Blatt von *Brachypodium pinnatum* (14.6.1996, Topf-Nr. 181, Kammer 3, NH₃-Konzentration 50 µg*m⁻³) 52
- Abb. 14 a - d: Datenauswertung zweites Versuchsjahr (1996). Auswahl von Gaswechselformungen in vier aufeinanderfolgenden Schritten: 1. Ci > 100 µl/l & A/Ci-Verhältnisse plausibel, 2. PAR > 800 [µE m⁻² s⁻¹], 3. T (Blatt) 28 - 35,5 °C, 4. RH 30 - 41 % 53
- Abb. 15: Gaswechselformungen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher Strahlung und Blatttemperatur. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 55
- Abb. 16: Gaswechselformungen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher relativer Luftfeuchtigkeit und differierendem Wassersättigungsdefizit. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 56
- Abb. 17: Gaswechselformungen zweites Versuchsjahr (1996). Verteilung der stomatären Leitfähigkeit der drei Arten bei unterschiedlichen Nettoassimilationsraten und differierendem Wasserdampfdruckdefizit VPD (E_{sat} - E_{air}, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck). Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 57
- Abb. 18 a - d: Datenauswertung drittes Versuchsjahr (1997). Auswahl von Gaswechselformungen in vier aufeinanderfolgenden Schritten: 1. Ci > 100 µl/l & A/Ci-Verhältnisse plausibel, 2. PAR 800 - 1400 [µE m⁻² s⁻¹], 3. T (Blatt) 28,5 - 37,5 °C, 4. RH 40 - 50 % 59
- Abb. 19: Gaswechselformungen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher Strahlung und Blatttemperatur. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 61
- Abb. 20: Gaswechselformungen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der Nettoassimilationsraten der drei Arten bei unterschiedlicher relativer Luftfeuchtigkeit und differierendem Wassersättigungsdefizit. Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 62
- Abb. 21: Gaswechselformungen drittes Versuchsjahr (1997). Verteilung der stomatären Leitfähigkeit der drei Arten bei unterschiedlichen Nettoassimilationsraten und differierendem Wasserdampfdruckdefizit VPD (E_{sat} - E_{air}, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck). Oben jeweils unter Berücksichtigung aller Datensätze, darunter die verbleibenden Messungen nach Durchführung der vierstufigen Filterung 63
- Abb. 22: Entwicklung der Lufttemperatur (Monatsmittel) im Versuchszeitraum (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte von OTC-Anlage und Deutschem Wetterdienst, Station „Liebigshöhe“, Gießen 68
- Abb. 23: Abweichungen der monatlichen Temperaturmittel im Versuchszeitraum am Standort „Liebigshöhe“, Gießen (Deutscher Wetterdienst) von den langjährigen Mitteln dieser Monate (schraffiert: Begasungszeiträume) 69
- Abb. 24: Entwicklung der Relativen Luftfeuchte (Monatsmittel) im Versuchszeitraum (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte von OTC-Anlage und Deutschem Wetterdienst, Station „Liebigshöhe“, Gießen. Monatliche Niederschläge (DWD) 70
- Abb. 25: Entwicklung der Täglichen Strahlungssumme (Monatsmittel) im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume): Vergleich der Messwerte außerhalb und innerhalb von OTC Nr. 1 71

Abb. 26: Absolute und prozentuale Abweichungen der Täglichen Strahlungssumme (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume)	73
Abb. 27: Absolute Abweichungen der Lufttemperatur (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume)	73
Abb. 28: Absolute und prozentuale Abweichungen der Relativen Luftfeuchtigkeit (Monatsmittel) innerhalb und außerhalb der OTC Nr. 1 im zweiten und dritten Versuchsjahr (schraffiert: Begasungszeiträume)	74
Abb. 29: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9: Elongation	75
Abb. 30: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9 Elongation, 3-3,9: Rispenbildung	77
Abb. 31: Phänologische Entwicklung unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997), Stadium: 1-1,9: nur Blätter, 2-2,9 Elongation, 3-3,9: Rispenbildung, Blüte, Karyopsenreife	78
Abb. 32: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)	82
Abb. 33: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	83
Abb. 34: Wuchshöhe unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	84
Abb. 35: Anzahl der Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)	88
Abb. 36: Anzahl der Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	89
Abb. 37: Anzahl reproduktiver Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	91
Abb. 38: Prozentualer Anteil der reproduktiven Triebe an der Gesamtzahl aller Triebe pro Pflanze unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)	93
Abb. 39: Blattentfaltungsintervall (Phyllochron) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im April des dritten (1997) und im Mai des zweiten Versuchsjahres (1996)	95
Abb. 40: Prozentualer Anteil lebender Blätter an der Gesamtzahl der Blätter eines Pools (von gleichbehandelten Pflanzen gebildet) in Abhängigkeit von der Zeit (Tage nach Blattentfaltung) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	99
Abb. 41: Ansatzhöhe am Stängel von zufällig ausgewählten Blättern zum Zeitpunkt der Markierung (98.- 120. Tag) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997), a: Mittelwerte jeweils eines gesamten Blattpools, b: Mittelwerte der 30 % ältesten Blätter eines Blattpools	101
Abb. 42: Anzahl grüner Blätter an den zur Blattmarkierung zufällig ausgewählten Trieben zum Zeitpunkt der Markierung (98.- 120. Tag) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997), a: Mittelwerte jeweils eines gesamten Blattpools, b: Mittelwerte der 30 % ältesten Blätter eines Blattpools	102

- Abb. 43: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) 104
- Abb. 44: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996) 106
- Abb. 45 Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997), 45 a: ab Bodenoberfläche, 45 b: oberhalb 7 cm über dem Boden 109
- Abb. 46: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen (oberhalb 7 cm über dem Boden), erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997) 111
- Abb. 47 - 49: neun zufällig ausgewählte Monokultur-Bestände je Art in der dritten Vegetationsperiode der Studie (10.6.1997), NH_4^+ -Varianten einer Kammer jeweils nebeneinander, von a nach c zunehmende NH_3 -Konzentrationen 114 - 116
- Abb. 47 a - c: Habitus der *Arrhenatherum elatius*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: $50 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$, NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ 114
- Abb. 48 a - c: Habitus der *Brachypodium pinnatum*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: $50 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$, NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ 114
- Abb. 49 a - c: Habitus der *Bromus erectus*-Monokulturen in Abhängigkeit von den Behandlungen. a: 0, b: 20, c: $50 \mu\text{g m}^{-3} \text{NH}_3$, NH_4^+ -Behandlungen jeweils von links nach rechts: 0, 20, $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{a}^{-1}$ 116
- Abb. 50: Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen (oberhalb 7 cm über dem Boden), erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997) 117
- Abb. 51: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) 119
- Abb. 52: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprosstrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blatttrockenmasse /Sprosstrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blatttrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) 120
- Abb. 53: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996) 122
- Abb. 54: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprosstrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blatttrockenmasse /Sprosstrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blatttrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996) 123
- Abb. 55: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter (oberhalb 7 cm über dem Boden) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) 125
- Abb. 56: Blattfläche und Trockengewicht der potentiell assimilierenden Blätter (ab Bodenoberfläche) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) 126
- Abb. 57: Blattflächenverhältnis (Leaf Area Ratio: Blattfläche/Sprosstrockenmasse), Blattgewichtsverhältnis (Leaf Weight Ratio: Blatttrockenmasse /Sprosstrockenmasse) und spezifische Blattfläche (Specific Leaf Area: Blattfläche/Blatttrockenmasse) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) 128

Abb. 58: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)	131
Abb. 59: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	133
Abb. 60: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	135
Abb. 61: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	137
Abb. 62: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)	140
Abb. 63: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	141
Abb. 64: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	143
Abb. 65: Höhenverteilung der potentiell assimilierenden Blattfläche pro Topf in Prozent der Gesamtblattfläche unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	145
Abb. 66: Vertikale Strahlungsverteilung (PAR-Profile) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	148
Abb. 67: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995)	151
Abb. 68: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996)	153
Abb. 69: Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen am Sprosstrockengewicht (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997)	154
Abb. 70: Trocken-/Frischgewichtsquotienten von Blättern, Stängeln und gesamter Sprossbiomasse (über 7 cm Schnitthöhe) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen, erstes bis drittes Versuchsjahr (1995 - 1997)	157
Abb. 71: Unterirdische Biomasse (Trockengewicht pro Topf) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Schlussernte im dritten Versuchsjahr (1997)	160
Abb. 72: Wurzel/Spross-Verhältnis (RSR) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Schlussernte im dritten Versuchsjahr (1997)	163
Abb. 73: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im ersten Versuchsjahr (1995)	165
Abb. 74: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im ersten Versuchsjahr (1995)	166
Abb. 75: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im zweiten Versuchsjahr (1996)	167

Abb. 76: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im zweiten Versuchsjahr (1996)	169
Abb. 77: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (<u>über 7 cm</u>) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)	171
Abb. 78: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (<u>ab Bodenoberfläche</u>) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Mischkulturen aus zwei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)	172
Abb. 79: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (<u>über 7 cm</u>) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)	175
Abb. 80: Sprosstrockenmasse pro Topf und Art (<u>ab Bodenoberfläche</u>) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Mischkulturen aus drei Arten im dritten Versuchsjahr (1997)	176
Abb. 81: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von <i>Arrhenatherum elatius</i> in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)	181
Abb. 82: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von <i>Bromus erectus</i> in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)	183
Abb. 83: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf - Vergleich der Reaktion von <i>Brachypodium pinnatum</i> in Monokultur und in Mischkultur unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)	185
Abb. 84: Prozentuale Anteile der zum Erntezeitpunkt grünen Blattspreiten am Sprosstrockengewicht (<u>über 7 cm</u> Schnitthöhe) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)	188
Abb. 85: Prozentuale Anteile der zum Erntezeitpunkt seneszenten Blattspreiten am Sprosstrockengewicht (<u>über 7 cm</u> Schnitthöhe) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)	189
Abb. 86: Prozentuale Anteile der Stängel am Sprosstrockengewicht (<u>über 7 cm</u> Schnitthöhe) unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in Mono- und Mischkultur im zweiten Versuchsjahr (1996)	190
Abb. 87: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)	192
Abb. 88 : Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)	193
Abb. 89: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996)	194
Abb. 90: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996)	196
Abb. 91: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (<u>> 7 cm Schnitthöhe</u>) pro Topf unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997)	197

- Abb. 92: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (> 7 cm Schnitthöhe) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997) 198
- Abb.93: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997) 199
- Abb. 94: Prozentualer Anteil der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997) 200
- Abb.95: Entwicklung des prozentualen Anteils der Arten in Mischkultur (zwei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995-1997) 203
- Abb. 96: Entwicklung des prozentualen Anteils der Arten in Mischkultur (drei Arten) an der gesamten Sprosstrockenmasse pro Topf unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995-1997) 205
- Abb. 97: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) 208
- Abb. 98: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im zweiten Versuchsjahr (1996) 210
- Abb. 99: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997) 212
- Abb. 100: Relativer Ertrag (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [ab Bodenoberfläche]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung im dritten Versuchsjahr (1997) 213
- Abb. 101: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Arrhenatherum elatius* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 – 1997) 214
- Abb. 102: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Brachypodium pinnatum* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 - 1997) 215
- Abb. 103: Entwicklung des Relativen Ertrages von *Bromus erectus* (Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Mischkultur / Sprosstrockengewicht pro Pflanze in Monokultur [> 7 cm Schnitthöhe]) unter erhöhtem NH_3 und veränderter NH_4^+ -Versorgung vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 - 1997) 216
- Abb. 104: Nettphotosyntheserate, Transpirationsrate, stomatäre Leitfähigkeit und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese unter erhöhtem NH_3 in den Monokulturen im zweiten Versuchsjahr (1996) sowie das während der Messungen herrschende Wasserdampfdruckdefizit ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck) 221
- Abb. 105: Nettphotosyntheserate, Transpirationsrate, stomatäre Leitfähigkeit und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese unter erhöhtem NH_3 in den Monokulturen im dritten Versuchsjahr (1997) sowie das während der Messungen herrschende Wasserdampfdruckdefizit ($E_{\text{sat}} - E_{\text{air}}$, Sättigungsdampfdruck - aktueller Dampfdruck) 223

Abb.106: Konzentrationen der analysierten Kohlenhydrate in den Blattspreiten der drei untersuchten Arten (Mittelwerte aller untersuchten Behandlungsvarianten) (Ernte 1. Versuchsjahr 1995)	226
Abb. 107 a: Saccharosegehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05, **: P < 0,01)	227
Abb. 107 b: Stärkegehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05, **: P < 0,01)	229
Abb. 108 a: Fructangehalt in den Blattspreiten unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05)	229
Abb. 108 b: Gehalt reduzierender Zucker in den Blattspreiten unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995) (*: P < 0,05)	229
Abb. 109: Gesamtgehalt löslicher Kohlenhydrate in den Blattspreiten unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung im ersten Versuchsjahr (1995)	230
Abb. 110: Im zeitigen Frühjahr waren die Modellkulturen durch eine artspezifisch unterschiedliche Menge an unzersetzten Blättern des Vorjahres geprägt. Besonders in den Modellkulturen mit <i>Brachypodium pinnatum</i> , aber auch mit <i>Arrhenatherum elatius</i> fand sich eine starke Streuschicht, während sich <i>Bromus erectus</i> hierin deutlich von den anderen Arten unterschied (OTC Nr. 1, keine NH ₃ -Exposition, zu Beginn des 2. Versuchsjahres, 4.3.1996)	256
Abb. 111: schematische Darstellung einiger wichtiger externer und interner Faktoren, die die Geschwindigkeit der Blattentfaltung (Blattentfaltungsintervall, Phyllochron) beeinflussen können, zur Vereinfachung wurden Interaktionen zwischen diesen Faktoren nur z.T. berücksichtigt (+: Förderung/positiver Effekt, -: Hemmung/negativer Effekt)	274
Abb. 112: Veränderung der Triebdichte eines zweijährigen Bestandes von <i>Phleum pratense</i> im Jahreslauf (nach Angaben bei JEWISS [1972])	276
Abb. 113: schematische Darstellung einiger wichtiger externer und interner Faktoren, die die Triebbildung beeinflussen können (+: Förderung/positiver Effekt, -: Hemmung/negativer Effekt, nach JEWISS 1972)	279
Abb. 114: Blattfläche Topf ⁻¹ (oberhalb 7 cm Schnitthöhe), Anzahl Triebe Pflanze ⁻¹ und Blattfläche Trieb ⁻¹ unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen zum Zeitpunkt der Ernte im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)	315

8.2 Übersicht Tabellen

Tab. 1: Weltweite NH ₃ -Emissionen (nach BOUWMAN et al. 1997)	12
Tab. 2: Herkunft des verwendeten Saatgutes	37
Tab. 3: Begasungszeiträume	42
Tab. 4: Zeitübersicht des Experimentes	43
Tab. 5: Boniturtermine und insgesamt in den verschiedenen Untersuchungsjahren erfasste Zeiträume	44
Tab. 6: Wachstumsphasen und ihre numerischen Indizes nach MOORE & al. 1991, fett : vergebene Einstufungen	45
Tab. 7: Gaswechselfmessungen zweites Versuchsjahr (1996): Anzahl der insgesamt vorliegenden Datensätze (0. „Fenster“) und ihre Zahlen im Verlauf des mehrstufigen Auswahlverfahrens (1. bis 4. „Fenster“) anhand des A/Ci-Verhältnisses und verschiedener Umweltparameter	54

Tab. 8: Gaswechselformen drittes Versuchsjahr (1997): Anzahl der insgesamt vorliegenden Datensätze (0. „Fenster“) und ihre Zahlen im Verlauf des mehrstufigen Auswahlverfahrens (1. bis 4. „Fenster“) anhand verschiedener Umweltparameter	60
Tab. 9: Anzahl grüner Blätter pro Trieb im April des dritten Versuchsjahres (1997)	79
Tab. 10: Übersicht Behandlungseffekte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit in den drei Versuchsjahren (1995-1997), (+: Förderung; -: Hemmung ; =: keine deutlichen Veränderungen; +/-: uneinheitliche Reaktionen; tendenzielle Reaktionen in Klammern)	80
Tab. 11: Übersicht Behandlungseffekte auf die Wuchshöhe in den drei Versuchsjahren (1995 -1997)	85
Tab. 12 a: Anzahl (n) registrierter Blattbildungen bei <i>Arrhenatherum elatius</i> im April 1997	94
Tab. 12 b: Anzahl (n) registrierter Blattbildungen bei <i>Bromus erectus</i> im April 1997	94
Tab. 12 c: Anzahl (n) registrierter Blattbildungen bei <i>Arrhenatherum elatius</i> im Mai 1996	94
Tab. 12 d: Anzahl (n) registrierter Blattbildungen bei <i>Brachypodium pinnatum</i> im Mai 1996	94
Tab. 13 a: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei <i>Arrhenatherum elatius</i> im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen) Gesamtzahl: 65 (59)	98
Tab. 13 b: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei <i>Bromus erectus</i> im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen) Gesamtzahl: 220 (112)	98
Tab. 13 c: Blattlebensdauer: Anzahl (n) registrierter Blattspreiten bei <i>Brachypodium pinnatum</i> im April 1997 (in Klammern: Anzahl der Blattspreiten, für die zugleich Angaben zur Höhe der Ansatzstelle am Stängel vorlagen) Gesamtzahl: 127 (103)	98
Tab. 14: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter <u>NH₃-Exposition</u> (Vergleich Mittelwert Kontrollen: 0 µg m ⁻³ NH ₃ gegenüber 50 µg m ⁻³ NH ₃) bei verschiedenen NH ₄ ⁺ -Depositionsraten in den Monokulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995 -1997)	110
Tab. 15: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter <u>NH₄⁺-Deposition</u> (Vergleich Mittelwert Kontrollen: 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹ NH ₄ ⁺ gegenüber 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹) bei verschiedenen NH ₃ -Konzentrationen der Umgebungsluft in den Monokulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)	110
Tab. 16: Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche) unter NH ₃ -Exposition im Vergleich Kontrolle (NH ₃ : 0 µg m ⁻³) zu maximaler Konzentration (NH ₃ : 50 µg m ⁻³) 1997	112
Tab. 17: Vergleich der Sprosstrockenmasse pro Topf (> 7 cm) in den Monokulturen im zweiten und dritten Versuchsjahr	118
Tab. 18: Vergleich der Blattfläche pro Topf (> 7 cm) in den Monokulturen im zweiten und dritten Versuchsjahr	127
Tab. 19: Höhe in cm, in der noch 50 % der photosynthetisch aktiven Strahlung über dem Bestand (100 %) gemessen wurden (Näherungswerte, aus Abb. 66 ermittelt)	150
Tab. 20: Vergleich der Steigerungsraten der oberirdischen (ab Bodenoberfläche) und der unterirdischen Biomasse (TG) <u>unter NH₃-Exposition</u> im Vergleich „maximale Konzentration“ (NH ₃ : 50 µg m ⁻³) zu „Kontrolle“ (NH ₃ : 0 µg m ⁻³) zum Zeitpunkt der Schlussernte 1997	161
Tab. 21: Vergleich der Steigerungsraten der oberirdischen (ab Bodenoberfläche) und der unterirdischen Biomasse (TG) <u>unter NH₄⁺-Deposition</u> im Vergleich „maximales Angebot“ (50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹) zu „Kontrolle“ (0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹ NH ₄ ⁺) zum Zeitpunkt der Schlussernte 1997	161

Tab. 22 : Anzahl (n) der Kulturen, deren unterirdische Biomasse zum Zeitpunkt der Schlussernte ermittelt werden konnte	161
Tab. 23: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter <u>NH₃-Exposition</u> (Vergleich Mittelwert Kontrollen: 0 µg m ⁻³ NH ₃ gegenüber 50 µg m ⁻³ NH ₃) bei verschiedenen NH ₄ ⁺ -Depositionsraten in den Monokulturen und in den Mischkulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)	177
Tab. 24: Vergleich der Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse (über 7 cm) unter <u>NH₄⁺-Deposition</u> (Vergleich Mittelwert Kontrollen: 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹ NH ₄ ⁺ gegenüber 50 kg ha ⁻¹ a ⁻¹) bei verschiedenen NH ₃ -Konzentrationen der Umgebungsluft in den Monokulturen und in den Mischkulturen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (1995-1997)	178
Tab. 25: Höhenverteilung der Sprosstrockenmasse in Prozent der Sprosstrockenmasse pro Topf in der dritten Vegetationsperiode (1997) - Vergleich der Reaktion der Arten in Monokultur und in Mischkultur	186
Tab. 26: Übersicht der Allokationsveränderungen im Spross zwischen Mono- und Mischkulturen, zweites Versuchsjahr (1996)	191
Tab. 27: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: erstes Versuchsjahr (1995)	217
Tab. 28: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: zweites Versuchsjahr (1996)	217
Tab. 29: Relativer Ertrag, interspezifischer Vergleich der Werte: drittes Versuchsjahr (1997)	218
Tab. 30: Übersicht Behandlungseffekte auf die Nettophotosyntheserate A und den Wassernutzungs-koeffizient der Photosynthese WUE _{Ph} zum Zeitpunkt der Gaswechsellmessungen im zweiten und dritten Versuchsjahr (Zunahme < 20 %: +, > 20 %: ++; Abnahme < 20 %: -, > 20 %: --; = keine Veränderungen, tendenzielle Reaktionen in Klammern)	225
Tab. 31: Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen im potentiell assimilierenden Blattmaterial unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen im ersten Versuchsjahr (1995), (+: Zunahme, -: Abnahme, =: keine deutlichen Veränderungen; tendenzielle Reaktionen in Klammern)	231
Tab. 32: Rangordnungen der untersuchten Arten bezüglich ausgewählter Parameter in den Kontrollkulturen und unter einem erhöhtem NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Angebot, fett : Änderung der Rangordnung	233 – 234
Tab. 33: Steigerungsraten der Sprosstrockenmasse über 7 cm Höhe gegenüber den Kontrollen unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen vom ersten bis dritten Versuchsjahr (1995 - 1997, Mittelwertvergleich)	237
Tab. 34: Steigerungsraten der Sprossbiomasse von verschiedenen Süßgrasarten des Wirtschaftsgrünlandes und der Magerrasen unter veränderter Stickstoffversorgung	238
Tab. 35: Vergleich der maximalen oberirdische Biomasse (Trockengewicht) an Freilandstandorten relevanter Pflanzengesellschaften mit Ergebnissen der Schlussernte dieser Studie (Tab. 35 a)	251 & 252
Tab. 36: Vergleich der phänologischen Entwicklung von <i>Bromus</i> und <i>Brachypodium</i> in den unbehandelten Monokulturen mit der am natürlichen Standort nach Angaben von POSCHLOD (1991) und DIERSCHKE (1974: 58)	255
Tab. 37: Zunahme der Biomasse zwischen 0 - 7 cm über der Bodenoberfläche bei erhöhtem NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Angebot	259
Tab. 38: Vergleich der mittels Bonitur bzw. Blattmarkierung ermittelten NH ₃ -Effekte auf die Blattentwicklung	269

Tab. 39: Anzahl der Triebe pro Pflanze bzw. pro m ² von verschiedenen Süßgrasarten des Wirtschaftsgrünlandes und der Magerrasen unter veränderter Stickstoffversorgung	287
Tab. 40: Übersicht der Behandlungseffekte auf die spezifische Blattfläche, die Gewebedichte und die Lebensdauer der Blattspreiten (+: Zunahme, -: Abnahme, =: keine Veränderungen, tendenzielle Veränderungen in Klammern, alle Prozentangaben ca.-Werte)	304
Tab. 41: Vergleich der durchschnittlichen prozentualen Veränderungen (Maximalversorgung vs. Kontrolle) von Blattfläche Topf ⁻¹ , Trieben Pflanze ⁻¹ und Blattfläche Trieb ⁻¹ unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung zum Zeitpunkt des Schnitts im Juli des zweiten Versuchsjahres (1996)	314
Tab. 42: Vergleich der im Juni des dritten Versuchsjahres (1997) von den Modellkulturen durchschnittlich erreichten Wuchshöhe mit Angaben aus der Literatur	319
Tab. 43: Änderungen der vertikalen Verteilung der Sprosstrockenmasse (g TG m ⁻² bzw. % des Sprosstrockengewichtes von <i>Brachypodium</i> unter Einfluss von NH ₃ und NH ₄ ⁺ (diese Studie) bzw. NH ₄ NO ₃ (Experiment von BOBBINK et al. 1988)	322
Tab. 44: Vertikale Verteilung der Sprosstrockenmasse (g TG m ⁻²) von <i>Arrhenatherum</i> (diese Studie) und eines ARRHENATHERETUM ELATIORIS am 2.6.1965 vor dem ersten Schnitt (KOBLET 1972)	323
Tab. 45: Übersicht zu den Behandlungseffekten auf die PAR-Verteilung im Bestand Anfang Juni 1997 (3. Versuchsjahr) - Vergleich mit Angaben von BOBBINK et al. (1988) für <i>Brachypodium</i>	324
Tab. 46: Veränderungen der vertikalen Verteilung von Sprosstrockenmasse und Blattfläche unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ ⁺ -Versorgung in den Monokulturen 1997	325
Tab. 47: Effekte eines erhöhten NH ₃ -Angebotes auf die Gewebedichte der Stängel, die Wuchshöhe und die durchschnittliche Blattfläche pro Trieb	326
Tab. 48: bei verschiedenen Süßgrasarten ermittelte Blattflächen- (LAR) und Blattgewichtsverhältnisse (LWR)	328
Tab. 49: Vergleich der Behandlungseffekte auf LAR und LWR, auf Entwicklungsgeschwindigkeit und den prozentualen Anteil seneszenten Blätter (oberhalb 7 cm Schnitthöhe)	333
Tab. 50: Übersicht: Vergleich der unterirdischen Biomasse (Trockengewicht) der Arten bzw. relevanter Pflanzengesellschaften mit Ergebnissen der Schlussernte dieser Studie (Behandlungsvarianten ohne ein erhöhtes NH ₃ /NH ₄ ⁺ -Angebot)	335
Tab. 51: Vergleich der Steigerungsraten von Sprosstrockenmasse (ab Bodenoberfläche und über 7 cm Höhe) und unterirdischer Biomasse (TG) (gerundet) gegenüber den Kontrollen unter erhöhtem NH ₃ und veränderter NH ₄ -Versorgung in den Monokulturen bei der Schlussernte im 3. Versuchsjahr (Mittelwertvergleich)	345
Tab. 52: Nettphotosyntheseraten in Bezug auf Blattfläche und Blattmasse unter Normalbedingungen und bei NH ₃ -Konzentrationen von 50 µg m ⁻³ in der Umgebungsluft (NH ₄ ⁺ alle: 0 kg ha ⁻¹ a ⁻¹)	354
Tab. 53: Vergleich der Wuchsstrategien	388

9. Literaturverzeichnis

- ALLISON, V.J. (2002): Nutrients, arbuscular mycorrhizas and competition interact to influence seed production and germination success in *Achillea millefolium*. *Functional Ecology* **16** (6): 742-749.
- AL-MUFTI, M.M., SYDES, C.L., FURNESS, S.B., GRIME, J.P. & BAND, S.R. (1977): A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. of Ecology* **65**: 759-791.
- ANGLANI, C. (1998): Sorghum carbohydrates - A review. *Plant Food Hum. Nutr.* **52**: 77-83.
- ANSLOW, R.C. (1966): The rate of appearance of leaves on tillers of the gramineae. *Herbage Abstracts* **36** (3): 149-155.
- ARP, W.J., VAN MIERLO, J.E.M., BERENDSE, F. & SNIJDERS, W. (1998): Interactions between elevated CO₂ concentration, nitrogen and water: effects on growth and water use of six perennial plant species. *Plant Cell Environ.* **21**: 1-11.
- ASMAN, W.A.H. (1998): Factors influencing local dry deposition of gases with special reference to ammonia. *Atmospheric Environment* **32** (3): 415-421.
- ASMAN, W.A.H. & VAN JAARSVELD, H.A. (1990): Regionale und europaweite Emission und Verfrachtung von NH₃-Verbindungen. In: Ammoniak in der Umwelt. Kreisläufe, Wirkungen, Minderung. Gemeinsames Symposium, 10. bis 12. Oktober 1990, FAL, Braunschweig-Völkenrode., Hrsg. KTBL/VDI, Münster-Hiltrup: Landwirtschaftsverlag, S. 2.1-2.35.
- ASMAN, W.A.H., SUTTON, M.A. & SCHJOERRING, J.K. (1998): Ammonia: emission, atmospheric transport and deposition. *New Phytol.* **139**: 27-48.
- AUSTIN, M.P. (1968): Pattern in a *Zerna erecta* dominated community. *J. of Ecology* **56**: 197-218.
- BAILEY, J.S. (2000): Influence of sward botanical composition on performance of cool temperate grassland under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Communications In Soil Science And Plant Analysis* **31** (17-18): 2855-2864.
- BARTNICKI, J. & ALCAMO, J. (1989): Calculating nitrogen deposition in Europe. *Water Air Soil Pollut.* **47**: 101-123.
- BAUMGART, J. (1990): Halbtrocken- und Blaugras-Rasen. Festuco-Brometea Braun-Blanquet & Tüxen 1943. In: *Beiträge zur Kenntnis hessischer Pflanzengesellschaften*, Hrsg. B. Nowak, Frankfurt a.M., S. 117-125.
- BAUSENWEIN, U., MILLARD, P. & RAVEN, J.A. (2001): Remobilized old-leaf nitrogen predominates for spring growth in two temperate grasses. *New Phytologist* **152** (2): 283-290.
- BAXTER, R., GANTLEY, M., ASHENDEN, T.W. & FARRAR, J.F. (1994): Effects of elevated carbon dioxide on three grass species from montane pasture. 2. Nutrient uptake, allocation and efficiency of use. *J. Exp. Bot.* **45**: 1267-1278.
- BAZZAZ, F.A. (1997): Allocation of Resources in Plants: State of the Science and Critical Questions. F. A. Bazzaz and J. Grace (Hrsg.), San Diego: Academic Press, 1997, S. 1-37.
- BAZZAZ, F.A., CHIARIELLO, N.R., COLEY, P.D. & PITELKA, L.F. (1987): Allocating resources to reproduction and defence. *Bioscience* **37** (1): 58-67.
- BELANGER, G. (1998): Morphogenetic characteristics of timothy grown with varying N nutrition. *Can. J. Plant Sci.* **78**: 103-108.

- BELANGER, G. & GASTAL, F. (2000): Nitrogen utilization by forage grasses. *Canadian Journal Of Plant Science* **80** (1): 11-20.
- BENNING, T.L. & SEASTEDT, T.R. (1997): Effects of fire, mowing and nitrogen addition on root characteristics in tall-grass prairie. *J. Veg. Sci.* **8**: 541-546.
- BERENDSE, F. & AERTS, R. (1987): Nitrogen-use efficiency: a biologically meaningful definition ? *Funct. Ecol.* **1**: 293-296.
- BERENDSE, F., AERTS, R. & BOBBINK, R. (1993): Atmospheric nitrogen deposition and its impact on terrestrial ecosystems. In: *Landscape Ecology in a Stressed Environment.*, edited by C. C. Vos and P. Opdam, Chapman & Hall, p. 104-121.
- BERENDSE, F. & ELBERSE, W.T. (1989): Competition and nutrient losses from the plant. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*, edited by H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings and T. L. Pons, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 269-284.
- BERENDSE, F., ELBERSE, W.T. & GEERTS, R.H.M.E. (1992): Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems. *Ecology* **73**: 46-53.
- BERENDSE, F., VAN BREEMEN, N., RYDIN, H., BUTTLER, A., HEIJMANS, M., HOOSBEEK, M.R., LEE, J.A., MITCHELL, E., SAARINEN, T., VASANDER, H. & WALLEN, B. (2001): Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Global Change Biology* **7** (5): 591-598.
- BESSON, J.-M. (1971): Nature et manifestations des relations sociales entre quelques especes vegetales herbacees. *Ber. Schweiz. Botan. Ges.* **81**: 319-397.
- BOBBINK, R. (1991): Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *J. Appl. Ecol.* **28**: 28-41.
- BOBBINK, R. (1998): Impacts of tropospheric ozone and airborne nitrogenous pollutants on natural and seminatural ecosystems: a commentary. *New Phytol.* **139**: 161-168.
- BOBBINK, R., BIK, L. & WILLEMS, J.H. (1988): Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. *Acta Bot. Neer.* **37**: 231-242.
- BOBBINK, R., BOXMAN, D., FREMSTAD, E., HEIL, G., HOUDIJK, A. & ROELOFS, J. (1992): Critical loads for nitrogen eutrophication of terrestrial and wetland ecosystems based upon changes in vegetation and fauna. *Critical loads for nitrogen. Report from a workshop held at Lökeberg, Sweden, 6-10 April (1992)* (Hrsg. P. Greenfelt & E. Thornelof), S. 111-160. Nordic Council of Ministers Report Nord, 1992, 41.
- BOBBINK, R., DEN DUBBELDEN, K. & WILLEMS J.H. (1989): Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland. *Oikos* **55**: 216-224.
- BOBBINK, R., DURING, H., SCHROERS, J., WILLEMS, J. & ZIELMANN, R. (1987): Effects of selective clipping and mowing time on species diversity in chalk grassland. *Folia Geobot. Phytotaxon.* **22**: 363-376,.
- BOBBINK, R., HORNUNG, M., ROELOFS, J.G.M. (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *J. Ecol.* **86**: 717-738.

- BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H. (1987): Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biol. Conserv.* **40**: 301-314.
- BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H. (1990): Impact of Different Cutting Regimes on the Performance of *Brachypodium pinnatum* in Dutch Chalk Grassland. *Biol. Conserv.* **56**: 1-21.
- BOOT, R.G.A. (1989): The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.*, edited by H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings and T. L. Pons, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 299-311.
- BOOT, R.G.A. & MENSINK, M. (1991): The influence of nitrogen availability on growth parameters of fast- and slow-growing perennial grasses. In: *Plant root growth. An ecological perspective*, D. Atkinson (Ed.), Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991, p. 161-168.
- BORNKAMM, R. (1958): Standortbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. *Flora* **146**: 23-67.
- BORNKAMM, R. (1961 a): Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. *Ber. Deut. Botan. Ges.* **74**: 75-83.
- BORNKAMM, R. (1961 b): Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. Ein sechsjähriger Dauerversuch. *Bot. Jb.* **80** (4): 466-479.
- BORNKAMM, R. (1985): Vegetation changes in herbaceous communities. In: *The population structure of vegetation.*, edited by J. White, Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, p. 89-109.
- BORNKAMM, R., SALINGER, S. & STREHLOW, H. (1975): Substanzproduktion und Inhaltsstoffe zweier Gräser in Rein- und Mischkultur. *Flora* **164**: 437-448.
- BOWLER, J.M. & PRESS, M.C. (1996): Effects of elevated CO₂, nitrogen form and concentration on growth and photosynthesis of a fast- and slow-growing grass. *New Phytol.* **132**: 391-401.
- BOWMAN, W.D. & STELTZER, H. (1998): Positive Feedbacks to Anthropogenic Nitrogen Deposition in Rocky Mountains. *AMBIO* **27** (7): 514-517.
- BRIEMLE, G. (1990): Reaktion eines artenreichen Kalkmagerrasens auf geringe Mineraldüngergaben. *Z. f. Kulturtechn. u. Landentwicl.* **31**: 152-163.
- BRIEMLE, G. & ELLENBERG, H. (1994): Zur Mahdverträglichkeit von Grünlandpflanzen. *Natur und Landschaft* **69** (4): 139-147.
- BRISKE, D.D. (1991): Developmental morphology and physiology of grasses. In: *Grazing management: an ecological perspective*, edited by R. K. Heitschmidt and J. R. Stuth, Portland Oreg.: Timber Press, p. 85-108.
- BRITTON, A., MARRS, R., PAKEMAN, R. & CAREY, P. (2003): The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*: implications for heathland regeneration. *Plant Ecology* **166** (1): 93-105.
- BROOKER, R. W., CALLAGHAN, T.V. & JONASSON, S. (1999): Nitrogen uptake by rhizomes of the clonal sedge *Carex bigelowii*: a previously overlooked nutritional benefit of rhizomatous growth. *New Phytol.* **142**: 35-48.
- BROUWER, R. (1962 a): Distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agr. Sci.* **10**: 361-376.

- BROUWER, R. (1962 b): Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agr. Sci.* **10**: 399-408.
- BRUNNER, I. (2001): Ectomycorrhizas: their role in forest ecosystems under the impact of acidifying pollutants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **4** (1): 13-27.
- BULL, K.R. & SUTTON, M.A. (1998): Critical loads and the relevance of ammonia to an effects-based nitrogen protocol. *Atmos. Environ.* **32**: 565-572.
- BULTYNCK, L., FIORANI, F. & LAMBERS H. (1999): Control of leaf growth and its role in determining variation in plant growth rate from an ecological perspective. *Plant Biology* **1**: 13-18.
- BUSCH, G., LAMMEL, G., BEESE, F.O., FEICHTER, J., DENTENER, F.J. & ROELOFS, G.J. (2001): Forest ecosystems and the changing patterns of nitrogen input and acid deposition today and in the future based on a scenario. *ENVIRONMENTAL SCIENCE AND POLLUTION RESEARCH* **8** (2): 95-102.
- CAMPBELL, B.D., GRIME, J.P. & MACKEY, J.M.L. (1992): Shoot thrust and its role in plant competition. *J. Ecol.* **80**: 633-641.
- CARROLL, J.A., CAPORN, S.J.M., JOHNSON, D., MORECROFT, M.D. & LEE, J.A. (2003): The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. *Environmental Pollution* **121** (3): 363-376.
- CASPER, B.B. & JACKSON, R.B. (1997): Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 545-570.
- CHABOT, B.F. & HICKS, D.J. (1982): The ecology of leaf life spans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 229-259.
- CHAPIN, F.S. (1980): The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233-260.
- CHATTERTON, N.J., HARRISON, P.A., BENNETT, J.H. & ASAY, K.H. (1989): Carbohydrate Partitioning in 185 Accessions of Gramineae Grown Under Warm and Cool Temperatures. *J. Plant Physiol.* **134**: 169-179.
- CLEMENT, J.M.A.M., LOORBACH, J., MEIJER, J., VANHASSELT, P.R. & STULEN I. (1997): The impact of atmospheric ammonia and temperature on growth and nitrogen metabolism of winter wheat. *Plant Physiol. Biochem.* **35** (5): 395-404.
- CLEMENT, J.M.A.M., VENEMA, J.H. & VANHASSELT, P.R. (1995): Short-term exposure to atmospheric ammonia does not affect low-temperature hardening of winter wheat. *New Phytol.* **131**: 345-351.
- CONROY, J.P. (1992): Influence of elevated CO₂ concentrations on plant nutrition. *Australian Journal of Botany* **40**: 445-456.
- CORNELISSEN, J.H.C. & THOMPSON, K. (1997): Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytol.* **135**: 109-114.
- CORNELISSEN, J.H.C., AERTS, R., CERABOLINI, B., WERGER, M.J.A. & VAN DER HEIJDEN, M.G.A. (2001): Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia* **129** (4):611-619.

- COUPLAND, R.T. (1979): Conclusion. In: *Grassland Ecosystems of the World.*, edited by R. T. Coupland, Cambridge: Cambridge University Press, p. 335-355.
- CRAINE, J.M., BERIN, D.M., REICH, P.B., TILMAN, D.G., & KNOPS, J.M.H. (1999): Measurement of leaf longevity of 14 species of grasses and forbs using a novel approach. *New Phytol.* **142**: 475-481.
- CRAINE, J.M. & REICH, P.B. (2001): Elevated CO₂ and nitrogen supply alter leaf longevity of grassland species. *New Phytol.* **150** (2): 397-403.
- CRITCHLEY, C.N.R., CHAMBERS, B.J., FOWBERT, J.A., SANDERSON, R.A., BHOGAL, A. & ROSE, S.C. (2002): Association between lowland grassland plant communities and soil properties. *Biological Conservation* **105** (2): 199-215.
- DÄMMGEN, U. & ZIMMERLING, R. (2002): Vertical fluxes of air-borne acidifying and eutrophying species in the Schorfheide Nature Reserve in Brandenburg, Germany. *Journal Of Applied Botany-Angewandte Botanik* **76** (5-6): 190-202.
- DALE, J.E. & MILTHORPE, F.L. (1983): General features of the production and growth of leaves. In: *The Growth and Functioning of Leaves*. Hrsg. J.E. Dale & F.L. Milthorpe, Cambridge: University Press, S. 151-178.
- DATEN ZUR UMWELT (1992), (Hrsg.) Umweltbundesamt, Berlin.
- DATEN ZUR UMWELT (1997), (Hrsg.) Umweltbundesamt, Berlin. <http://www.umweltbundesamt.de>
- DATEN ZUR UMWELT (2000), (Hrsg.) Umweltbundesamt, Berlin. <http://www.umweltbundesamt.org>
- DAVIES, A. (1971): Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *J. Agr. Sci.* **77**: 123-134.
- DAVIES, A. & THOMAS, H. (1983): Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Ann. Bot.* **57**:591-597.
- DE JONG, M. (1992): Veränderungen in Halbtrockenrasen Mittelhessens im Zeitraum von vier Jahrzehnten. Diplom-Arbeit am Fachbereich Biologie, Uni Gießen.
- DE JONG, M., DIMITROVSKA, S., FANGMEIER, A. & JÄGER, H.-J. (1996): Wirkungen von Stickstoffeinträgen und erhöhtem CO₂ auf drei Süßgrasarten mit unterschiedlichen Nährstoffansprüchen. *Verh. Ges. Ökol.* **26**: 597-603.
- DE KROON, H. & BOBBINK, R. (1997): Clonal plant dominance under elevated nitrogen deposition, with special reference to *Brachypodium pinnatum* in chalk grassland. In: *The ecology and evolution of clonal plants.*, edited by H. de Kroon and J. van Groenendael, Leiden: Backhuys Publishers, p. 359-379.
- DE KROON, H. & HUTCHINGS, M.J. (1995): Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *J. Ecol.* **83**: 143-152.
- DE KROON, H. & KNOPS, J. (1990): Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* **59**: 39-49.
- DE VISSER, P.H.B., KELTJENS, W.G., & FINDENEGG, G.R. (1996): Transpiration and drought resistance of Douglas-fir seedlings exposed to excess ammonium. *Trees Struct. Funct.* **10**: 301-307.

- DEUTSCHER WETTERDIENST: Monatlicher Witterungsbericht, 43. Jg. 1995, 44. Jg. 1996 und 45. Jg. 1997, Offenbach am Main.
- DE VISSER, P.H.B., KELTJENS, W.G. & FINDENEGG, G.R. (1996): Transpiration and drought resistance of Douglas-fir seedlings exposed to excess ammonium. *Trees Struct. Funct.* **10**: 301-307.
- DE WIT, C.T. (1960): On competition. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen* **66** (8):1-82.
- DIEMER, M., KÖRNER, C. & PROCK, S. (1992): Leaf life spans in wild perennial herbaceous plants: a survey and attempts at a functional interpretation. *Oecologia* **89**: 10-16.
- DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In: *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*, Hrsg. R. Tüxen, Rinteln, S. 291-311.
- DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. *Scripta Geobotanica* **6**: 1-235.
- DIERSCHKE, H. (1985): Experimentelle Untersuchung zur Bestandesdynamik von Kalkmagerrasen (Mesobromion) in Südniedersachsen. 1. Vegetationsentwicklung auf Dauerflächen 1972-1984. In: *Sukzession auf Grünlandbrachen. Vorträge eines Symposiums der Arbeitsgruppe "Sukzessionsforschung auf Dauerflächen" der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde (IVV) in Stuttgart-Hohenheim 1984*, Hrsg. K.-F. Schreiber, Paderborn: Schöningh, S. 9-24.
- DIERSCHKE, H. & ENGELS, M. (1991): Response of a *Bromus erectus* grassland (Mesobromion) to abandonment and different cutting regimes. In: *Modern ecology: basic and applied aspects*, edited by G. Esser and D. Overdieck, Amsterdam - London - New York - Tokyo: Elsevier, p. 375-397.
- DIETL, W. (1983): Zum Konkurrenzverhalten von Gräsern und Hochstauden auf der Wiese. In: *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung. Ein Beitrag zur Erforschung der Gesamtpflanze. Internationales Symposium vom 27.-29. September 1982 veranstaltet von der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, Gumpenstein*, Hrsg. W. Böhm, L. Kutschera und E. Lichtenegger, Irding: Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, S. 515-524.
- DIJKSTRA, P. (1989): Cause and effect of differences in specific leaf area. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.*, edited by H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings, and T. L. Pons, The Hague: SPB Academic Publishing, S. 125-140.
- DINCER, I. & ROSEN, M.A. (1998): Current and future perspectives on energy use and environmental impact. *Int. J. Environ. Pollution.* **10**: 240-253.
- DISE, N.B., MATZNER, E., ARMBRUSTER, M., MACDONALD, J. (2001): Aluminum output fluxes from forest ecosystems in Europe: A regional assessment. *Journal Of Environmental Quality* **30** (5): 1747-1756.
- DRAGOSITS, U., THEOBALD, M.R., PLACE, C.J., LORD, E., WEBB, J., HILL, J., AP SIMON, H.M. & SUTTON, M.A. (2002): Ammonia emission, deposition and impact assessment at the field scale: a case study of sub-grid spatial variability. *Environmental Pollution* **117** (1): 147-158.
- DUECK, T.A. & ELDERSON, J. (1992): Influence of NH₃ and SO₂ on the growth and competitive ability of *Arnica montana* L. and *Viola canina* L. *New Phytol.* **122**: 507-514.
- DÜLL, R. & KUTZELNIGG, H. (1994): *Botanisch-ökologisches Exkursionstaschenbuch*. 5. Auflage, Heidelberg, Wiesbaden: Quelle und Meyer, 590 Seiten.

- DURU, M. & DUCROCQ, H. (2000 a): Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Annals Of Botany* **85** (5):635-643.
- DURU, M. & DUCROCQ, H. (2000 b): Growth and senescence of the successive leaves on a cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime. *Annals Of Botany* **85** (5): 645-653.
- EATON, G.K. & AYRES, M.P. (2002): Plasticity and constraint in growth and protein mineralization of ectomycorrhizal fungi under simulated nitrogen deposition. *Mycologia* **94** (6): 921-932.
- ECKSTEIN, R.L., KARLSSON, P.S. & WEIH, M. (1999): Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol.* **143**: 177-189.
- EEK, L. & ZOBEL, K. (1997): Effects of additional illumination and fertilization on seasonal changes in fine-scale grassland community structure. *J. Veg. Sci.* **8**: 225-234.
- EEK, L. & ZOBEL, K. (2001): Structure and diversity of a species-rich grassland community, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Ecography* **24** (2): 157-164.
- EGERTON-WARBURTON, L.M. & ALLEN, E.B. (2000): Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* **10** (2): 484-496.
- ELBERSE, W.TH. & BERENDSE, F. (1993): A comparative study of the growth and morphology of eight grass species from habitats with different nutrient availabilities. *Functional Ecology* **7**: 223-229.
- ELLENBERG, H. (1952): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. Deut. Botan. Ges.* **65**: 350-361.
- ELLENBERG, H. (1977): Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecol. Plant.* **12**: 1-22, 1977.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1095 S.
- ELLENBERG, H. (2001): Zeigerwerte der Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl., Hrsg. v. Lehrstuhl f. Geobotanik d. Universität Göttingen: Goltze, Scripta Geobotanica **18**, 262 Seiten
- ELLENBERG, H. jun. (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluß von Düngung und Immissionen. *Schweiz. Z. f. Forstwes.* **136**: 19-39.
- ELLENBERG, H. jun. (1987): Floristic changes due to eutrophication. In: *Ammonia and acidification. Symposium of the EURASAP, Bilthoven, The Netherlands, 13.-15.4.87*, edited by W. A. H. Asman and H. S. M. A. Diederens, Bilthoven: RIVM/TNO, , p. 301-308.
- ELLENBERG, H. jun. (1989): Eutrophierung - das gravierendste Problem im Naturschutz ? Zur Einführung. *NNA-Berichte* **2** (1): 4-13.
- ENNIK, G.L. & BAAN HOFMANN, T. (1983): Variation in the root mass of ryegrass types and its ecological consequences. *Neth. J. Agr. Sci.* **31**: 325-334.
- ERISMAN, J.W., BLEEKER, A. & VAN JAARVELD, H.A. (1998): Atmospheric deposition of ammonia to semi-natural vegetation in the netherlands - methods for mapping and evaluation. *Atmos. Environ.* **32** (3): 481-489.
- ERISMAN, J.W., GRENNFELT, P. & SUTTON, M. (2003): The European perspective on nitrogen emission and deposition. *Environment International* **29** (2-3): 311-325.

- EVANS, J.R. (1989): Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* **78**: 9-19.
- FABISZEWSKI, J. & WOJTUN, B. (2001): Contemporary floristic changes in the Karkonosze Mts. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **70** (3): 237-245.
- FANGMEIER, A., HADWIGER-FANGMEIER, A., VAN DER EERDEN, L.J.M. & JÄGER, H.-J. (1994): Effects of atmospheric ammonia on vegetation - a review. *Environmental Pollution* **86**: 43-82.
- FANGMEIER, A. & JÄGER, H.-J. (2001): Ammoniak. In: *Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie Band 2 b: Terrestrische Ökosysteme: Wirkungen auf Pflanzen - Diagnose und Überwachung - Wirkungen auf Tiere.*, Hrsg. R. Guderian, Berlin: Springer, S. 27-40.
- FANGMEIER, A., STEIN, W. & JÄGER, H.-J. (1992): Advantages of an Open-Top Chamber Plant Exposure System to Assess the Impact of Atmospheric Trace Gases on Vegetation. *Angew. Bot.* **66**: 97-105.
- FARQUHAR, G.D., FIRTH, P.M., WETSELAAR, R. & WEIR, B. (1980): On the gaseous exchange between leaves and the environment: determination of the ammonia compensation point. *Plant Physiol.* **66**: 710-714.
- FENN, M.E., HAEUBER, R., TONNESEN, G.S., BARON, J.S., GROSSMAN-CLARKE, S., HOPE, D., JAFFE, D.A., COPELAND, S., GEISER, L., RUETH, H.M. & SICKMAN, J.O. (2003): Nitrogen emissions, deposition, and monitoring in the western United States. *Bioscience* **53** (4):391-403.
- FIELD, C.B., BALL, J.T. & BERRY, J.A. (1989): Photosynthesis: principles and field techniques. In: *Plant Physiological Ecology.* edited by Percy, R.W., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., and Rundel, P.W., London, New York: Chapman and Hall.
- FIELD, C.B. & MOONEY, H.A. (1986): The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants. In: *On the economy of plant form and function.*, edited by T. J. Givnish, Cambridge: Cambridge University Press, p. 25-55.
- FITTER, A.H. (1991 a): The ecological significance of root system architecture: an economic approach. In: *Plant root growth. An ecological perspective.*, edited by D. Atkinson, Oxford: Blackwell Scientific Publications, p. 229-243.
- FITTER, A.H. (1991 b): Characteristics and Functions of Root Systems. In: *Plant Roots. The Hidden Half*, edited by Y. Waisel, A. Echel and U. Kafkafi, New York: M. Dekker, p. 3-25.
- FRANSEN, B. & DE KROON, H. (2001): Long-term disadvantages of selective root placement: root proliferation and shoot biomass of two perennial grass species in a 2-year experiment. *J. of Ecology* **89** (5): 711-722.
- FULKERSON, W.J. & DONAGHY, D.J. (2001): Plant-soluble carbohydrate reserves and senescence - key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: a review. *Australian Journal Of Experimental Agriculture* **41** (2): 261-275.
- GALLOWAY, J.N., LEVY II, H. & KASIBHATLA, P.S. (1994): Year 2020: consequences of population growth and development on the deposition of oxidized nitrogen. *AMBIO* **23**: 120-123.
- GALLOWAY, J.N., SCHLESINGER, W.H., LEVY II, H., MICHAELS, J.L. & SCHNOOR, J.L. (1995): Nitrogen fixation: anthropogenic enhancement - environmental response. *Global Biogeochemical Cycles* **9**: 235-252.

- GARNIER, E. (1992): Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *J. of Ecol.* **80**: 665-675.
- GARNIER, E. (1998): Interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply. In: *Population biology of grasses*, edited by G. P. Cheplick, Cambridge: Cambridge University Press, p. 155-182.
- GARNIER, E. & FREIJSEN, A.H.J. (1994): On ecological interference from laboratory experiments conducted under optimum conditions. In: *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, edited by J. Roy and E. Garnier, The Hague: SPB Academic Publishing, S. 267-292.
- GARNIER, E. & LAURENT, G. (1994): Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* **128**: 725-736.
- GARNIER, E., CORDONNIER, P., GUILLERM, J.-L. & SONIE, L. (1997): Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* **111** (4): 490-498.
- GARNIER, E., SALAGER, J.L., LAURENT, G. & SONIE, L. (1999): Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytol.* **143**: 119-129.
- GEHRMANN, J. (2003): Atmosphärische Stoffeinträge und deren Langzeitwirkungen im Wald. *LÖBF-Mitteilungen* **28** (2): 24-29.
- GIGON, A. & MARTI, R. (1994): Seltenheit, Konkurrenz und Naturschutz von Pflanzen in Trespen-Halbtrockenrasen bei Schaffhausen. *Verh. Ges. Ökologie* **23**: 231-236.
- GLUCH, W. (1973): Die oberirdische Netto-Primärproduktion in drei Halbtrockenrasengesellschaften des Naturschutzgebietes "Leutratal" bei Jena. *Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch.* **13**: 21-42.
- GODOY, R., OYARZUN, C. & GERDING, V. (2001): Precipitation chemistry in deciduous and evergreen Nothofagus forests of southern Chile under a low-deposition climate. *Basic And Applied Ecology* **2** (1): 65-72.
- GOULDING, K.W.T., BAILEY, N.J., BRADBURY, N.J., HARGREAVES, P., HOWE, M., MURPHY, D. V., POULTON, P.R. & WILLISON, T.W. (1998): Nitrogen deposition and its contribution to nitrogen cycling and associated soil processes. *New Phytol.* **139**: 49-58.
- GRIME, J.P. & CAMPBELL, B.D. (1991): Growth rate, habitat productivity, and plant strategy as predictors of stress response. In: *Response of Plants to Multiple Stresses.*, Eds. H.A. Mooney, W.E. Winner & E.J. Pell, San Diego: Academic Press, p. 143-161.
- GRIME, J.P. & CURTIS, A.V. (1976): The interaction of drought and mineral stress in calcareous grassland. *J. of Ecology* **64**: 975-988.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R., (Ed.)(1988): *Comparative Plant Ecology*. Unwin Hyman Ltd. - London. 742 P.
- GRIME, J.P., SHACKLOCK, J.M. & BAND, S.R. (1985): Nuclear DNA contents, shoot phenology and species coexistence in a limestone grassland community. *New Phytol.* **100**: 435-445.
- GRUBB, P.J., FORD, M.A. & ROCHEFORT, L. (1997): The control of relative abundance of perennials in chalk grassland: Is root competition or shoot competition more important? *Phytocoenologia* **27**: 289-309.

- GUNNARSSON, U., MALMER, N. & RYDIN, H. (2002): Dynamics or constancy in Sphagnum dominated mire ecosystems? A 40-year study. *Ecography* **25** (6): 685-704.
- HAKES, W. (1987): Einfluß von Wiederbewaldungsvorgängen in Kalkmagerrasen auf die floristische Artenvielfalt und Möglichkeiten der Steuerung durch Pflegemaßnahmen. Diss. Bot. **109**: 1-151, Berlin-Stuttgart.
- HAKES, W. (1988): Vergleich der Pflanzenbestandsstruktur genutzter und brachliegender Kalk-Halbtrockenrasen in Nordhessen. *Phytocoenologia* **16**: 289-314.
- HALSTED, M. & LYNCH, J. (1996): Phosphorus responses of C-3 and C-4 species. *J. Exp. Bot.* **47**: 497-505.
- HANSTEIN, S. (1999): The impact of atmospheric NH₃ on the leaf apoplast of higher plants = Der Einfluss von NH₃ auf den Blatt-Apoplasten höherer Pflanzen. Giessen, Dissertation, Justus Liebig-Universität, 1-122.
- HANSTEIN, S., MATTSSON, M., JAEGER, H.-J. & SCHJOERRING, J.K. (1999): Uptake and utilization of atmospheric ammonia in three native Poaceae species: leaf conductances, composition of apoplastic solution and interactions with root nitrogen supply. *New Phytol.* **141**: 71-83.
- HATCHER, P.E. & AYRES, P.G. (1998): The effect of fungal infection and nitrogen fertilization on the carbohydrate composition of *Rumex obtusifolius* leaves. *Eur. J. Plant Pathology.* **104**: 553-559.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (Hrsg.) (1989): *Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland*, Stuttgart: Ulmer, 768 Seiten.
- HEAGLE, A.S., BODY, D.E. & HECK, W.W. (1973): An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. *J. Environ. Qual.* **2**: 365-368.
- HEGI, G. (1935): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Band I*, München: J.F. Lehmanns, 1935.
- HEIL, G.W. (1988): LAI of grasslands and their roughness length. In: *Vegetation structure in relation to carbon and nutrient economy*, edited by J. T. A. Verhoeven, G. W. Heil, and M. J. A. Werger, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 149-155.
- HEIL, G.W., BOBBINK, R., VAN DAM, D. & HEIJNE, B. (1989): LAI of grasslands: A measure for ammonium deposition from polluted air. In: *Man and his Ecosystems. Proceedings of the 8th World Clean Air Congress 1989, The Hague, The Netherlands, 11-15 September 1989. Volume 3*, edited by L.J. Brassler and W.C Mulder, Amsterdam: Elsevier, p. 491-495.
- HENDRY, G. (1987): The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytol.* **106** (Suppl.): 201-216.
- HESTERBERG, R., BLATTER, A., FAHMI, M., ROSSET, M., NEFTEL, A., EUGSTER, W. & WANNER, H. (1996): Deposition of nitrogen-containing compounds to an extensively managed grassland in central Switzerland. *Environ. Pollut.* **91**: 21-34.
- HIROSE T., FREIJSEN, A.H.J. & LAMBERS, H. (1988): Modelling of response to nitrogen availability of two *Plantago* species grown at a range of exponential nutrient addition rates. *Plant, Cell and Environment* **11**: 827-834.
- HIROSE, T. & WERGER, M.J.A. (1987): Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**: 520-526.

- HOFSTÄTTER, B., GRÜTERS, U., FANGMEIER, A., JÄGER, H.-J. (1996): Der Halm als Kohlenstoffsенke prägt die Reaktion von Weizen auf erhöhte CO₂-Konzentrationen. *Verh. Ges. Ökol.* **26**: 613-617.
- HÖGY, P. (1994): Auswirkungen von erhöhtem Kohlendioxid auf Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) und Kartoffel (*Solanum tuberosum* L.) bei unterschiedlicher Stickstoffversorgung. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Justus Liebig-Universität Gießen
- HÖGY, P. (1996): Bestimmung von Kohlenhydraten in Pflanzengewebe. Betriebsanweisung nach § 20 GefStoffV, Institut für Pflanzenökologie, Justus Liebig-Universität Gießen
- HOOGERVORST, N.J.P. (1998): Trends in ammonia emissions from agriculture in Europe and in The Netherlands. *Air Pollution in the 21st Century: Priority, Issues and Policy* **72**: 713-732.
- HUBBARD, C.E. (1985): *Gräser: Beschreibung, Verbreitung, Verwendung.*, Stuttgart: Ulmer, Dt. Übers. u. Bearb. von Peter Boeker. 475 Seiten.
- HUBER, C., OBERHAUSER, A. & KREUTZER, K. (2002): Deposition of ammonia to the forest floor under spruce and beech at the Hoglewald site. *Plant and Soil* **240** (1): 3-11.
- HUNT, R., HAND, D.W., HANNAH, M.A. & NEAL, A.M. (1995): Temporal and nutritional influences on the response to elevated CO₂ in selected British grasses. *Ann. Bot.* **75**: 207-216.
- HUNT, R. & CORNELISSEN, J.H.C. (1997): Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytol.* **135**: 395-417.
- HUNT, R. & LLOYD, P.S. (1987): Growth and partitioning. *New Phytol.* **106**: 235-249.
- HUOVINEN-HUFSCHMID, C. & KÖRNER, C. (1998): Microscale patterns of plant species distribution, biomass and leaf tissue quality in calcareous grassland. *Botan. Helv.* **108**: 69-83.
- HUTCHINGS, M.J., SOMMER, S.G., ANDERSEN, J.M. & ASMAN, W.A.H. (2001): A detailed ammonia emission inventory for Denmark. *Atmos. Environ.* **35** (11): 1959-1968.
- HUTCHINSON, G.L., MILLINGTON, R.J. & PETERS, D.B. (1972): Atmospheric ammonia: Absorption by plant leaves. *Science* **175**: 771-772.
- HYDE, B.P., CARTON, O.T., O'TOOLE, P. & MISSELBROOK, T.H. (2003): A new inventory of ammonia emissions from Irish agriculture. *Atmospheric Environment* **37** (1): 55-62.
- INGESTAD, T. & AGREN, G.I. (1991): The influence of plant nutrition on biomass allocation. *Ecological Applications* **1** (2): 168-174.
- JÄGER H.-J., FANGMEIER, A. & PAHLICH, E. (1996): Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Nährstoffeintrag und Vegetationsveränderung beim Halbtrockenrasen, Ableitung von ökologischen Schutzziele, 2. Zwischenbericht zum FE-Vorhaben Nr. 108 03 050/01. Gießen: Institut für Pflanzenökologie und Institut für Pflanzenphysiologie, Justus-Liebig-Universität. 1-26.
- JÄGER H.-J., FANGMEIER, A., DE JONG, M., HANSTEIN, S. & PAHLICH, E. (1998): Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Nährstoffeintrag und Vegetationsveränderungen beim Halbtrockenrasen, Ableitung von ökologischen Schutzziele (FE-Vorhaben Nr. 108 03 050/01), Abschlußbericht. Gießen: Institut für Pflanzenökologie und Institut für Pflanzenphysiologie, Justus-Liebig-Universität. 1-206.
- JEWISS, O.R. (1972): Tillering in grasses - its significance and control. *J. Brit. Grassl. Soc.* **27**: 65-82.

- JOHNSON, N.C., WOLF, J., & KOCH, G.W. (2003): Interactions among mycorrhizae, atmospheric CO₂ and soil N impact plant community composition. *Ecology Letters* **6** (6): 532-540.
- KACHI, N. & RORISON, I.H. (1991): Root and shoot activity of two grasses with contrasted growth rates in response to low nutrient availability and temperature. In: *Plant root growth. An ecological perspective*, edited by D. Atkinson, Oxford: Blackwell Scientific Publications, p. 147-159.
- KALTOFEN, H. & SCHRADER, A. (1991): *Gräser. Biologie - Bestimmung - Wirtschaftliche Bedeutung*, Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1991. 419 Seiten.
- KAREN, O. & NYLUND, J.E. (1997): Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Can. J. Bot.* **75**: 1628-1642.
- KAUSMANN, B. & SCHIEWER, U. (1989): *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen*, Stuttgart, New York: G. Fischer, 1989. 465 Seiten.
- KIRKHAM, F.W. (2001): Nitrogen uptake and nutrient limitation in six hill moorland species in relation to atmospheric nitrogen deposition in England and Wales. *J. of Ecology* **89** (6): 1041-1053.
- KLAPP, E. & OPITZ VON BOBERFELD, W. (1990): *Taschenbuch der Gräser*, Berlin, Hamburg: Paul Parey, 1990. 282 Seiten.
- KLEPPER, B. (1991): Root-Shoot Relationships. In: *Plant Roots. The Hidden Half*, edited by Waisel, Y., Echel, A. and Kafkafi, U., New York: M. Dekker, p. 265-286.
- KLIMES, L. & KLIMESOVA, J. (2002): The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology* **15** (4-6): 363-382.
- KNAPP, R. (1951): Über die Pflanzengesellschaften der Wiesen im Vogelsberge. *Lauterbacher Sammlungen* **6**: 1-8.
- KNAUER, N. & RÜGER, K. (1980): Über die Wurzelkonkurrenz verschiedener Pflanzenarten in Glatthaferwiesen und Kohldistelwiesen. Ber. Int. Sympos. d. I.V.f.Veg.kde.: Ephemorie, Gantner, Hirschberg, Strauss & Cramer, Vaduz: 171-190.
- KOBLET, R. (1972): Über die Entwicklung und die Stoffproduktion von Wiesenpflanzen in Abhängigkeit von der Artenkombination und von Umweltfaktoren. *Angew. Bot.* **46**: 59-74.
- KOCKY, M. & WILSON, S.D. (2001): Nitrogen deposition and forest expansion in the northern Great Plains. *J. of Ecology* **89** (5):807-817.
- KÖHLER, B., RYSER, P., GÜSEWELL, S. & GIGON, A. (2001): Nutrient availability and limitation in traditionally mown and in abandoned limestone grasslands: a bioassay experiment. *Plant and Soil* **230** (2): 323-332.
- KÖRNER, C. (1994): Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. In: *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, edited by J. Roy and E. Garnier, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 173-185.
- KÖRNER, C. (1997): Wachstum steuert die Photosynthese (meist) und nicht umgekehrt - warum? In: Stoffverlagerung in Pflanzen und von Pflanzen zum Ökosystem. 2. Treffen des Arbeitskreises "Experimentelle Ökologie der Pflanzen (Ökophysiologie der Pflanzen)" Berlin, 2.-3.Mai 1997, Hrsg. M. Forstreuter, 1997, p. 10-11.

- KONOPATZKY, A. (1998): Vegetationswandel in den Wäldern des nordostdeutschen Tieflandes. *Allg. Forstzeitschrift* **11**: 593-596.
- KÖRBER-GROHNE, U. (1990): *Gramineen und Grünlandvegetation vom Neolithikum bis zum Mittelalter in Mitteleuropa.*, Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, 1990. 103 Seiten.
- KORNECK, D. & SUKOPP, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertungen für den Arten- und Biotopschutz. *Schr. Reihe f. Vegetationskde.* **19**, 210 S.
- KRATOCHWIL, A. (1989): Biozönotische Umschichtungen im Grünland durch Düngung. *NNA-Berichte* **2** (1): 46-58.
- KRUPA, S.V. (2003): Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution* **124** (2): 179-221.
- KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (1982): *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Band 1: Monocotyledoneae*, Stuttgart: G. Fischer, 1982. 516 S.
- LAMBERS, H., CHAPIN III, F.S & PONS, T.L. (1998): *Plant Physiological ecology*, New York: Springer, 540 pages.
- LAMBERS, H. & POORTER, H. (1992): Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research* **23**: 187-261.
- LAMPETER, W. (1959): Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen in Bezug auf Spross- und Wurzelwachstum, Mineralstoffgehalt und Wasserverbrauch - untersucht an einigen wirtschaftlich wichtigen Futterpflanzen. *Wiss. Z. Univ. Leipzig. Math.-Nat.* **9**: 611-722.
- LANGER, R.H.M. (1958): A study of growth in swards of timothy and meadow fescue. I. Uninterrupted growth. *J. Agr. Sci.* **51**: 347-352.
- LANGER, R.H.M. (1959): Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense* L.). V. Growth and flowering at different levels of nitrogen. *Ann. Appl. Biol.* **47** (4): 740-751.
- LANGER, R.H.M. (1979): *How grasses grow*. London: Edward Arnold, 1979. 66 Seiten.
- LARCHER, W. (2001): *Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. 6. Auflage, Stuttgart: Ulmer, 408 Seiten.
- LEA, P.J., BLACKWELL, R.D. & JOY, K.W. (1992): Ammonia assimilation in higher plants. In: *Nitrogen metabolism of plants*, edited by K. Mengel and D. J. Pilbeam, Oxford: Clarendon Press, p. 153-186.
- LEA, P.J. & MIFLIN, B. (1974): An alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. *Nature* **251**: 614-616.
- LEE, J.A. & CAPORN, S.J.M. (1998): Ecological effects of atmospheric reactive nitrogen deposition on semi-natural terrestrial ecosystems. *New Phytol.* **139**: 127-134.
- LEITH, D., HICKS, W.K., FOWLER, D. & WOODIN, S.J. (1999): Differential responses of UK upland plants to nitrogen deposition. *New Phytol.* **141**: 277-289.
- LEITH, I.D., SHEPPARD, L.J., PITCAIRN, C.E.R., CAPE, J.N., HILL, P.W., KENNEDY, V.H., TANG, Y.S., SMITH, R.I. & FOWLER, D. (2001): Comparison of the effects of wet N deposition (NH₄Cl)

- and dry N deposition (NH₃) on UK moorland species. *Water Air And Soil Pollution* **130** (1-4): 1043-1048.
- LEVIN, S.A., MOONEY, H.A. & FIELD, C. (1989): The dependence of plant root:shoot ratios on internal nitrogen concentration. *Ann. Bot.* **64**: 71-75.
- LIIRA, J. & ZOBEL, K. (2000): Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecol.* **146** (2): 185-195.
- LILLESKOV, E.A., FAHEY, T.J., HORTON, T.R. & LOVETT, G.M. (2002): Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology* **83** (1): 104-115.
- LIMPENS, J. & BERENDSE, F. (2003): Growth reduction of *Sphagnum magellanicum* subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia* **135**: 339-345.
- LIMPENS, J., BERENDSE, F. & KLEES, H. (2003): N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist* **157** (2): 339-347.
- LING, K.A. (2003): Using environmental and growth characteristics of plants to detect long-term changes in response to atmospheric pollution: some examples from British beechwoods. *Science Of The Total Environment* **310** (1-3): 203-210.
- LOHAUS, G. & HELDT, H.W. (1997): Assimilation of gaseous ammonia and the transport of its products in barley and spinach leaves. *J. Exp. Bot.* **48**: 1779-1786.
- LONGNECKER, N., KIRBY, E.J.M. & ROBSON, A. (1993): Leaf emergence, tiller growth and apical development of nitrogen-deficient spring wheat. *Crop Sci.* **33**: 154-160.
- LOUBET, B., MILFORD, C., HILL, P.W., TAN G, Y.S., CELLIER, P. & SUTTON, M.A. (2002): Seasonal variability of apoplastic NH₄⁺ and pH in an intensively managed grassland. *Plant and Soil* **238** (1): 97-110.
- MAHMOUD, A. & GRIME, J.P. (1976): An analysis of competitive ability in three perennial grasses. *New Phytol.* **77**: 431-435.
- MARSCHNER, H. (1986): Mineral Nutrition of Higher Plants. London: Academic Press, 674 S.
- MARSCHNER, H., KIRKBY, E.A. & CAKMAK, I. (1996): Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J. Exp. Bot.* **47**: 1255-1263.
- MARTI, R. (1994): Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistenz von seltenen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich **123**: 147 S.
- MATTSSON M. & SCHJOERRING J.K. (1996): Ammonia emission from young barley plants: Influence of N source, light/dark cycles and inhibition of glutamine synthetase. *J. Exp. Bot.* **47**: 477-484.
- MATTSSON, M. & SCHJOERRING, J.K. (2002): Dynamic and steady-state responses of inorganic nitrogen pools and NH₃ exchange in leaves of *Lolium perenne* and *Bromus erectus* to changes in root nitrogen supply. *Plant Physiology* **128** (2): 742-750.
- MEZIANE, D. & SHIPLEY, B. (1999): Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant Cell Environ.* **22**: 447-459.

- MITCHLEY, J. (1988): Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern england. 3. Shoot phenology. *J. of Ecol.* **76**: 607-616.
- MITCHLEY, J. & GRUBB, P.J. (1986): Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern england. I. Constancy of rank order and results of pot - and field-experiments on the role of interference. *J. of Ecology* **74**: 1139-1166.
- MÖSELER, B.M. (1989): Die Kalkmagerrasen der Eifel. *Decheniana-Beihefte* **29**: 1-79.
- MONTEITH, J.L. & ELSTON, J. (1983): Performance and productivity of foliage in the field. In: *The Growth and Functioning of Leaves.*, edited by J.E. Dale and F.L. Milthorpe, Cambridge: University Press, p. 499-518.
- MOORE, K.J., MOSER, L.E., VOGEL, K.P., WALLER, S.S., JOHNSON, B.E. & PEDERSEN, J.F. (1991): Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses. *Agron. J.* **83**: 1073-1077.
- MORECROFT, M.D., SELLERS, E.K. & LEE, J.A. (1994): An experimental investigation into the effects of atmospheric nitrogen deposition on two semi-natural grasslands. *J. Ecol.* **82**: 475-483.
- MORGAN, J.A., SKINNER, R.H. & HANSON J.D. (2001): Nitrogen and CO₂ affect regrowth and biomass partitioning differently in forages of three functional groups. *Crop Science* **41** (1): 78-86.
- MORVAN-BERTRAND, A., PAVIS, N., BOUCAUD, J. & PRUD`HOMME, M.P. (1999): Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation: assessment by C-13 steady-state labelling and carbohydrate analysis. *Plant Cell Environ.* **22**: 1097-1108.
- MOSIER, A.R., BLEKEN, M.A., CHAIWANAKUPT, P., ELLIS, E.C., FRENEY, J.R., HOWARTH, R.B., MATSON, P.A., MINAMI, K., NAYLOR, R., WEEKS, K.N. & ZHU, Z.L. (2001): Policy implications of human-accelerated nitrogen cycling. *Biogeochemistry* **52** (3): 281-320.
- MULLER, B. & GARNIER, E. (1990): Components of relative growth rate and sensitivity to nitrogen availability in annual and perennial species of *Bromus*. *Oecologia* **84**: 513-518.
- MULLER, I., SCHMID, B. & WEINER, J. (2000): The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **3** (2): 115-127.
- NADELHOFFER, K.J. (2000): The potential effects of nitrogen deposition on fine -root production in forest ecosystems. *New Phytol.* **147**: 131-139.
- NAGY, Z., TAKACS, Z., SZENTE, K., CSINTALAN, Z., LICHTENTHALER, H.K. & TUBA Z. (1998): Limitations of net CO₂ uptake in plant species of a temperate dry loess grassland. *Plant Physiol. Biochem.* **36**: 753-758.
- NATR, L. (1975): Influence of mineral nutrition on photosynthesis and the use of assimilates. In: *Photosynthesis and productivity in different environments*, edited by J. P. Cooper, Cambridge: Cambridge University Press, p. 537-555.
- NEITZKE, M. (1999): Wachstum und Stickstoffaufnahme von zwei sich ökologisch unterscheidenden *Prunella*- und *Phleum*-Arten in Abhängigkeit von der Stickstoffversorgung. *Flora* **194**: 333-343.
- NEITZKE, M. (2001): Analysis of vegetation and nutrient supply in calcareous grassland border zones to determine critical loads for nitrogen. *Flora* **196**: 292-303.

- NEWSHAM, K.K. & WATKINSON, A.R. (1998): Arbuscular mycorrhizas and the population biology of grasses. In: *Population biology of grasses*, edited by G. P. Cheplick, Cambridge: Cambridge University Press, p. 286-310.
- NIEMANN, G.J., PUREVEEN, J.B.M., EIJKEL, G.B., POORTER H. & BOON, J.J. (1992): Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia* **89**: 567-573.
- NIKLAUS, P.A., KANDELER, E., LEADLEY, P.W., SCHMID, B., TSCHERKO, D. & KÖRNER, C. (2001): A link between plant diversity, elevated CO₂ and soil nitrate. *Oecologia* **127** (4): 540-548.
- NILSSON, L.O. & WALLANDER, H. (2003): Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization. *New Phytologist* **158** (2): 409-416.
- NORBY, R.J. & JACKSON, R.B. (2000): Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* **147** (1): 3-12.
- OBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 8. Aufl., Ulmer: Stuttgart. 1056 S.
- OLFF H. (1992): Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland species. Testing for resource ratio effects. *Oecologia* **89**: 412-421.
- OLFF, H., VAN ANDEL, J. & BAKKER, J.P. (1990): Biomass and shoot/root allocation of five species from a grassland succession series at different combinations of light and nutrient supply. *Funct. Ecol.* **4**: 193-200.
- OYARZUN, C.E., GODOY, R. & LEIVA, S. (2002): Atmospheric deposition of nitrogen in a transect from the Central Valley to Cordillera de Los Andes, south-central Chile. *Revista Chilena De Historia Natural* **75** (1): 233-243.
- PAMMENTER, N.W., DRENNAN, P.M. & SMITH, V.R. (1986): Physiological and anatomical aspects of photosynthesis of two *Agrostis* species at a sub-antarctic island. *New Phytol.* **102**: 143-160.
- PARSONS, A.J. & ROBSON, M.J. (1981): Seasonal changes in the physiology of S.24 perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) 3. Partitioning of assimilates between root and shoot during the transition from vegetative to reproductive growth. *Ann. Bot.* **48**: 733-744.
- PEARCY, R.W., SCHULZE, E.D. & ZIMMERMANN, R. (1989): Measurement of transpiration and leaf conductance. In: *Plant Physiological Ecology*. edited by R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, & P.W. Rundel, London, New York: Chapman and Hall.
- PEARSON, J. & SOARES, A. (1998): Physiological responses of plant leaves to atmospheric ammonia and ammonium. *Atmos. Environ.* **32** (3): 533-538.
- PEARSON, J. & STEWART, G.R. (1993): The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytol.* **125**: 283-305.
- PEREZ-SOBA, M., DUECK, T.A., PUPPI, G. & KUIPER, P.J.C. (1995): Interactions of elevated CO₂, NH₃ and O₃ on mycorrhizal infection, gas exchange and N metabolism in saplings of Scots pine. *Plant Soil* **176**: 107-116.
- PEREZ-SOBA, M., STULEN, I. & VAN DER EERDEN, L.J.M. (1994 a): Effects of atmospheric ammonia on the nitrogen metabolism of Scots pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiol. Plant* **90**: 629-636.

- PEREZ-SOBA, M. & VAN DER EERDEN, L.J.M. (1993): Nitrogen uptake in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) when exposed to gaseous ammonia and ammonium in the soil. *Plant Soil* **153**: 231-242.
- PEREZ-SOBA, M., VAN DER EERDEN, L.J.M., STULEN, I. & KUIPER, P.J.C. (1994 b): Gaseous ammonia counteracts the response of Scots pine needles to elevated atmospheric carbon dioxide. *New Phytol.* **128**: 307-313.
- PETIT, C., THOMPSON, J.D. & BRETAGNOLLE, F. (1996): Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corm production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*. *Can. J. Bot.* **74**: 1964-1973.
- PEUKE, A.D. & KAISER, W.M. (1996): Nitrate or ammonium uptake and transport and rapid regulation of nitrate reduction in higher plants. *Progress in Botany* **57**: 93-113.
- PFITZENMEYER, C.D.C. (1962): Biological Flora of the British isles: *Arrhenatherum elatius* (L.) J.&C.Presl. *J. of Ecol.* **50**: 235-245.
- POLLEY, H.W., JOHNSON, H.B., TISCHLER C.R. & TORBERT, H.A. (1999): Links between transpiration and plant nitrogen: Variation with atmospheric CO₂ concentration and nitrogen availability. *Int. J. Plant Sci.* **160**: 535-542.
- POLLOCK; C.J. & JONES; T. (1979): Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses. *New Phytol.* **83**: 9-15.
- POORTER, H. (1989): Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Edited by H. Lambers, M. L. Cambridge, H. Konings and T. L. Pons, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 45-68.
- POORTER, H. (1994): Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, edited by J. Roy and E. Garnier, The Hague: SPB Academic Publishing, p. 111-127.
- POORTER, H. & BERGKOTTE, M. (1992): Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* **15**: 221-229.
- POORTER, H. & DE JONG, R. (1999): A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol.* **143**: 163-176.
- POORTER, H. & FARQUHAR, G.D. (1994): Transpiration, intercellular carbon dioxide concentration and carbon-isotope discrimination of 24 wild species differing in relative growth rate. *Aust. J. Plant Physiol.* **21**: 507-516.
- POORTER, H. & REMKES, C. (1990): Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**: 553-559.
- POORTER, H., VAN DE VIJVER, C.A.D.M., BOOT, R.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 Soil* **171**: 217-227.
- POSCHLOD, P. (1991): Anpassungsfähigkeit von Pflanzen an zeitliche und räumliche Isolations-effekte in unserer Landschaft als zusätzliche Kriterien für die Einstufung ihrer Gefährdung. In: 23.

- Hohenheimer Umwelttagung, Hrsg. H. Rahmann and A. Kohler, Weikersheim: Verlag Markgraf, S. 91-108.
- POSCHLOD, P. & WALLISDEVRIES, M.F. (2002): The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands – lessons from the distant and recent past. *Biol. Conserv.* **104**: 361-376.
- QUINGER, B., BRÄU, M. & KORNPORST, M. (1994): Lebensraumtyp Kalkmagerrasen. Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II.1., Hrsg. Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (StMLU) und Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL), München: 266 Seiten.
- RABOTNOV, T.A. (1977): The influence of fertilizers on the plant communities of mesophytic grasslands. In: *Application of vegetation science to grassland husbandry*, edited by W. Krause, p. 459-497.
- RADEMACHER, I.F. & NELSON, C.J. (2001): Nitrogen effects on leaf anatomy within the intercalary meristems of tall fescue leaf blades. *Annals Of Botany* **88** (5): 893-903.
- RAJANIEMI, T.K. (2002): Why does fertilization reduce plant species diversity ? Testing three competition-based hypotheses. *J. of Ecology* **90** (2): 316-324.
- RAJANIEMI, T.K. (2003): Evidence for size asymmetry of belowground competition. *Basic And Applied Ecology* **4** (3): 239-247.
- RAVEN, J.A. (1988): Acquisition of nitrogen by the shoots of land plants: its occurrence and implications for acid-base regulation. *New Phytol.* **109**: 1-20.
- REEKIE, E.G. & BAZZAZ, F.A. (1987): Reproductive effort in plants. III. Effect of reproduction on vegetative activity. *Amer. Nat.* **129**: 907-919.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S. (1992): Leaf life -span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* **62** (2):365-392.
- REICHHOFF, L. & BÖHNERT, W. (1978): Zur Pflegeproblematik von FESTUCO-BROMETEA-, SEDO-SCLERANTHETEA- und CORYNEPHORETEA-Gesellschaften in Naturschutzgebieten im Süden der DDR. *Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch.* **18** (2): 81-102.
- REICHHOLF, J.H. (1993): Blüten wenn es schlecht geht. In: *Comeback der Biber. Ökologische Überraschungen*. München: Beck, 1993, S. 13-21.
- REYNOLDS, J.H. (1969): Carbohydrate Reserve Trends in Orchardgrass (*Dactylis glomerata*) Grown under Different Cutting Frequencies and Nitrogen Fertilization Levels. *Crop Sci.* **9**: 720-723.
- REYNOLDS, H.L. & D'ANTONIO, C. (1996): The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen. *Plant and Soil* **185**: 75-97.
- RIECKEN, U., RIES U., & SSYMANK, A. (1994): *Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland*, Bonn-Bad Godesberg: 184 Seiten
- ROBINSON, D. & RORISON, I.H. (1983): A comparison of responses of *Lolium perenne* L., *Holcus lanatus* L. and *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. to a localized supply of nitrogen. *New Phytol.* **94**: 263-273.
- ROBSON, J.J. & DEACON, M.J. (1978): Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. II. Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death. *Annals Of Botany* **42**: 1199-1213.

- ROELOFS, J.G.M., BOXMAN, A.W., VAN DIJK, H.F.G. (1987): Effects of airborne ammonium on natural vegetation and forests. In *Ammonia and Acidification. Symposium of the EURASAP*, Bilthoven, The Netherlands, 13-15 April 1987, W.A.H. ASMAN and H.S.M.A. DIEDEREN, eds. (Bilthoven, RIVM/TNO), pp. 266-276.
- ROITSCH, T. (1999): Source-sink regulation by sugar and stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* **2**: 198-206.
- ROONEY, J.M. (1994): The carbon and nitrogen dependence of plant development. In: *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions.*, edited by J. Roy and E. Garnier, The Hague: SPB Academic Publishing, S. 217-227.
- RORISON, I.H. (1987): Mineral nutrition in time and space. *New Phytol.* 106 (Suppl.): 79-92.
- RORISON, I.H. (1990): Soils, mineral nutrition and climate. In: *Calcareous grasslands - ecology and management*, Hrsg. S.H. Hillier, D.W.H. Walton & D.A. Wells, Bluntisham, GB: Bluntisham Books, S. 21-28.
- RORISON, I.H. (1991): Ecophysiological aspects of nutrition. In: *Plant growth: interactions with nutrition and environment*, edited by J.R. Porter and D.W. Lawlor, Cambridge: Cambridge University Press, p. 157-176.
- ROTHMALER, W. (1999): *Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Atlasband*, 10. Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 752 Seiten.
- ROTHMALER, W. (2001): *Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Band*, 9. Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 960 Seiten.
- ROUMET, C., BEL, M.P., SONIE, L., JARDON, F. & ROY, J. (1996): Growth response of grasses to elevated CO₂: A physiological plurispecific analysis. *New Phytol.* **133**: 595-603.
- ROUMET, C., LAURENT, G. & ROY, J. (1999): Leaf structure and chemical composition as affected by elevated CO₂: genotypic responses of two perennial grasses. *New Phytol.* **143**: 73-81.
- RUTHSATZ, B. (1989): Anthropogen verursachte Eutrophierung bedroht die schutzwürdigen Lebensgemeinschaften und ihre Biotope in der Agrarlandschaft unserer Mittelgebirge. *Niedersächsische Naturschutz-Akademie Berichte* **2**: 30-35.
- RYLE, G.J.A. (1964): A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Brit. Grassl. Soc.* **19**: 281-290.
- RYSER, P. (1996): The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Funct. Ecol.* **10**: 717-723.
- RYSER, P. & LAMBERS, H. (1995): Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil* **170**: 251-265.
- RYSER, P., LANGENAUER, R. & GIGON, A. (1995): Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes. *Folia Geobot. Phytotaxon.* **30**: 157-167.
- RYSER, P. & NOTZ, R. (1996): Competitive ability of three ecologically contrasting grass species at low nutrient supply in relation to their maximal relative growth rate and tissue density. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* **62**: 3-12.
- RYSER P. & URBAS P. (2000): Ecological significance of leaf lifespan among Central-European grass species. *Oikos* **91** (1): 41-50.

- SAARINEN, T. (1998): Internal C:N balance and biomass partitioning of *Carex rostrata* grown at three levels of nitrogen supply. *Can. J. Bot.* **76**: 762-768.
- SAMMUL, M., KULL, K. & TAMM, A. (2003): Clonal growth in a species-rich grassland: Results of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica* **38** (1): 1-20.
- SCHIEFER, J. (1981): Bracheversuche in Baden-Württemberg. Vegetations- und Standortentwicklung auf 16 verschiedenen Versuchsflächen mit unterschiedlichen Behandlungen (Beweidung, Mulchen, kontrolliertes Brennen, ungestörte Sukzession). *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **22**: 1-325.
- SCHIEFER, J. (1993): Zur Mahd- und Feuerverträglichkeit einzelner Arten. In: *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*, Band 1. Hrsg. O. Sebold, S. Seybold & G. Philippi, Stuttgart: Ulmer, S. 47-49.
- SCHIEVING, F. & POORTER, H. (1999): Carbon gain in a multispecies canopy: the role of specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency in the tragedy of the commons. *New Phytol.* **143**: 201-211.
- SCHIPPERS, P. & OLFF, H. (2000): Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecology* **149** (2): 219-231.
- SCHJOERRING, J.K. (1998): Plant-atmosphere ammonia exchange. Quantification, physiological regulation and interactions with environmental factors. D. Sc. Theses. Faculty of Agricultural Sciences, The Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen, Denmark, pp. 1 – 55.
- SCHJOERRING, J.K., HUSTED, S. & MATTSSON, M. (1998): Physiological parameters controlling plant-atmosphere ammonia exchange. *Atmos. Environ.* **32** (3): 491-498.
- SCHLÄPFER, B. & RYSER, P. (1996): Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos* **75**: 398-406.
- SCHMEIL, O. (2000): Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 91. Auflage, bearb. von K. Senghas und S. Seybold. Quelle und Meyer, Wiesbaden: 864 S.
- SCHREIBER, K.-F. & SCHIEFER, J. (1985): Vegetations- und Stoffdynamik in Grünlandbrachen - 10 Jahre Bracheversuche in Baden-Württemberg. In: *Sukzession auf Grünlandbrachen. Vorträge eines Symposiums der Arbeitsgruppe "Sukzessionsforschung auf Dauerflächen" in der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde (IVV) in Stuttgart-Hohenheim 1984*, Hrsg. K.-F. Schreiber, Paderborn: Ferdinand Schöningh, S 111-153.
- SCHULZE, E.-D., KELLIHER, F.M., KÖRNER, C., LLOYD, J. & LEUNING, R. (1994): Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 629-660.
- SCHULZE, E. & MUES, H. (1961): Ertragsleistung und Bewurzelung einer Grasnarbe bei verschiedener Düngungsweise. *Ztschr. Acker- & Pfl.bau* **112**: 141-160.
- SHARIFI, M.R. (1983 a): The effects of water and nitrogen supply on the competition between three perennial meadow grasses. *Acta Oecol., Oecol. Plant.* **4** (18): 71-82.
- SHARIFI, M.R. (1983 b): Wurzelbiomasse und -verteilung der Wiesengräser *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius* und *Bromus erectus* bei unterschiedlicher Wasserversorgung in Rein- und Mischkultur. *Verh. Ges. Ökologie* **11**: 397-410.

- SHEPPARD, S.C. (2002): Three approaches to define the ecotoxicity threshold for atmospheric ammonia. *Can. J. Soil Sci.* **82** (3): 341-354.
- SILSBURY, J.H. (1970): Leaf growth in pasture grasses. *Tropical Grasslands* **4** (1): 17-36.
- SILVERTOWN, J. (1980): The dynamics of a grassland ecosystem: botanical equilibrium in the Park Grass experiment. *J. Appl. Ecol.* **17**: 491-504.
- SKINNER, R.H. & NELSON, C.J. (1994): Role of Leaf Appearance Rate and the Coleoptile Tiller in Regulating Tiller Production. *Crop Sci.* **34**: 71-75.
- SMETANKOVA, M. (1959): Dry matter production and growth in length of overground parts of *Carex humilis* Leyss.. *Biol. Plant. (Praha)* **1**: 235-247.
- SMIL, V. (1997): Global population and the nitrogen cycle. *Sci. Am.* **277**: 76-81.
- SMITH, C.J. & BUNTING, A.H. (1971): The effect of cutting and fertiliser treatments on the yield and botanical composition of chalk turf. *J. Brit. Grassl. Soc.* **26**: 213-219.
- SOARES, A., MING, J.Y. & PEARSON, J. (1995): Physiological indicators and susceptibility of plants to acidifying atmospheric pollution: a multivariate approach. *Environ. Pollut.* **87**: 159-166.
- SPEIDEL, B. & WEIß, A. (1972): Zur ober- und unterirdischen Stoffproduktion einer Goldhaferwiese bei verschiedener Düngung. *Angew. Bot.* **46**: 75-93.
- STEINECK, O. (1983): Der Einfluss der Hauptnährstoffe auf die Wurzelbildung. In: *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung. Ein Beitrag zur Erforschung der Gesamtpflanze. Internationales Symposium vom 27.-29. September 1982 veranstaltet von der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, Gumpenstein, Hrsg. W. Böhm, L. Kutschera, and E. Lichtenegger, Irding: Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, S. 99-114.*
- STEUING, L. & BUCHWALD, K. (1989): Analyse der Artenverschiebungen in der Sand-Ginsterheide des Naturschutzgebietes Lüneburger Heide. *Natur und Landschaft* **64**: 100-105.
- STEUING, L. & FANGMEIER, A. (1992): *Pflanzenökologisches Praktikum*, Stuttgart: Ulmer, 205 Seiten.
- STRENGBOM, J., NORDIN, A., NASHOLM, T. & ERICSON, L. (2002): Parasitic fungus mediates change in nitrogen-exposed boreal forest vegetation. *J. of Ecology* **90** (1): 61-67.
- STÖCKLIN, J., SCHWEIZER, K. & KÖRNER, C. (1998): Effects of elevated CO₂ and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. *Oecologia* **116** (1/2): 50-56.
- STRASBURGER - Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (2002), begr. von E. Strasburger, 35. Aufl., neubearb. von P. Sitte, E. W. Weiler, J. W. Kadereit, A. Bresinsky & C. Körner, Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, 692 Seiten.
- STRENGBOM, J., NORDIN, A., NASHOLM, T. & ERICSON, L. (2001): Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. *Functional Ecology* **15** (4): 451-457.
- STULEN, I., PEREZ-SOBA, M., DE KOK, L.J. & VAN DER EERDEN, L.J.M. (1998): Impact of gaseous nitrogen deposition on plant functioning. *New Phytol.* **139**: 61-70.
- SUPLICK, M.R., READ, J.C., MATUSON, M.A. & JOHNSON, J.P. (2002): Switchgrass leaf appearance and lamina extension rates in response to fertilizer nitrogen. *Journal Of Plant Nutrition* **25** (10): 2115-2127.

- SUTTON, M.A. & DRAGOSTIS, U. (1999): GLOBAL NITROGEN ENRICHMENT (GANE). Natural Environment Research Council NERC. <http://www.nerc.ac.uk/science/gane/progm.htm>
- SUTTON, M.A., FOWLER, D., BURKHARDT, J.K. & MILFORD, C. (1995): Vegetation atmosphere exchange of ammonia: canopy cycling and the impacts of elevated nitrogen inputs. *Water Air Soil Pollut.* **85**: 2057-2063.
- SYDES, C.L. (1984): A comparative study of leaf demography in limestone grassland. *J. of Ecology* **72**: 331-345.
- SZENTE, K., NAGY, Z. & TUBA, Z. (1998): Enhanced water use efficiency in dry loess grassland species grown at elevated air CO₂ concentration. *Photosynthetica* **35**: 637-640.
- TAMM, C.O. (1990): Nitrogen in terrestrial ecosystems: Questions of productivity, vegetational changes and ecosystem stability. Ecological Studies Vol. **81**.
- TAUB, D.R. (2002): Analysis of interspecific variation in plant growth responses to nitrogen. *Canadian Journal Of Botany - Revue Canadienne De Botanique* **80** (1): 34-41.
- TERRY, N., WALDRON, L.J. & TAYLOR, S.E. (1983): Environmental influences on leaf expansion. In: *The Growth and Functioning of Leaves.*, edited by J.E. Dale and F.L. Milthorpe, Cambridge: University Press, p. 179-205.
- THOMPSON, K., PARKINSON, J.A., BAND, S.R. & SPENCER, R.E. (1997): A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytol.* **136**: 679-689.
- THORNTON, B. & BAUSENWEIN, U. (2000): Seasonal protease activity in storage tissue of the deciduous grass *Molinia caerulea*. *New Phytologist* **146** (1): 75-81.
- TILMAN, D. (1993): Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* **74** (8): 2179-2191.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. (1991): Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* **353**: 653-655.
- TILMAN, D., WEDIN, D. & KNOPS, J. (1996): Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**: 718-720.
- TOMASSEN, H.B.M., SMOLDERS, A.J.P., LAMERS, L.P.M. & ROELOFS, J.G.M. (2003): Stimulated growth of *Betula pubescens* and *Molinia caerulea* on ombrotrophic bogs: role of high levels of atmospheric nitrogen deposition. *J. of Ecology* **91** (3): 357-370.
- TROUGHTON, A. (1956): Studies on the growth of young grass plants with special reference to the relationship between the root and the shoot systems. *J. Brit. Grassl. Soc.* **11**: 56-65.
- TROUGHTON, A. (1960 a): Further Studies on the Relationship between Shoot and Root Systems of Grasses. *J. Brit. Grassl. Soc.* **15**: 41-47.
- TROUGHTON, A. (1960 b): Growth Correlations between the Roots and Shoots of Grass Plants. *Proc. VIIIth Int. Grassl. Congr., Reading*: 280-283.
- TROUGHTON, A. (1977): Relationship between the root and shoot systems of grasses. In: *The Belowground Ecosystem*, edited by J. K. Marshall, Colorado: Colorado State University, p. 39-51.
- TROUGHTON, A. (1983): Root ecology and plant growth. In: *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung. Ein Beitrag zur Erforschung der Gesamtpflanze. Internationales Symposium vom 27.-29. September 1982 veranstaltet von der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft,*

- Gumpenstein, Hrsg. W. Böhm, L. Kutschera, and E. Lichtenegger, Irding: Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, S. 447-452.
- TSIALTAS, J.T., KASSIOUMI, M. & VERESOGLOU, D.S. (2002): Leaf construction cost of the most abundant species in an upland grassland area of northern Greece. *Russian Journal Of Plant Physiology* **49** (3): 360-363.
- URBAS, P. & ZOBEL, K. (2000): Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologica - International Journal Of Ecology* **21** (2): 139-147.
- VAN ARENDONK, J.J.C.M., NIEMANN, G.J., BOON, J.J. & LAMBERS, H. (1997): Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis mass spectrometry. *Plant Cell Environ.* **20**: 881-897.
- VAN ARENDONK, J.J.C.M. & POORTER, H. (1994): The chemical composition and anatomical structure of grass species differing in relative growth rate. *Plant, Cell and Environment* **17**: 963-970.
- VAN BREEMEN, N. & VAN DIJK, H.F.G. (1988): Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in The Netherlands. *Environ. Pollut.* **54**: 249-274.
- VAN DAM, D., HEIL, G.W., BOBBINK, R. & HEIJNE, B. (1990): Atmospheric deposition to grassland canopies - lysimeter budgets discriminating between interception deposition, mineral weathering and mineralization. *Water Air Soil Pollut.* **53**: 83-101,.
- VAN DEN BERGH, J.P. (1968): An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. *Agric. Res. Rep.* **714**: 1-71.
- VAN DEN KRIFT, T.A.J. & BERENDSE, F. (2002): Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology* **16** (2): 198-203.
- VAN DER EERDEN, L.J.M. (1982): Toxicity of ammonia to plants. *Agric. Environ.* **7**: 223-235.
- VAN DER EERDEN, L.J.M. (1992): Fertilizing effects of atmospheric ammonia on semi -natural vegetations. Dissertation, GSC, Wageningen. 1-131.
- VAN DER EERDEN, L.J.M., DE VRIES, W. & VAN DOBBEN, H.F. (1998): Effects of ammonia deposition on forests in the netherlands. *Atmos. Environ.* **32** (3): 525-532.
- VAN DER EERDEN, L.J.M., DUECK, T.A., BERDOWSKI, J.M., GREVEN, H. & VAN DOBBEN, H.F. (1991): Influence of NH₃ and (NH₄)₂SO₄ on heathland vegetation. *Acta Botanica Neerlandica* **40**: 281-297.
- VAN DER EERDEN, L.J.M., DUECK, T.A., ELDERSON, J., VAN DOBBEN, H.F., BERDOWSKI, J.J.M., LATUHIHIN, M. & PRINS, A.H. (1990): Effects of NH₃ and (NH₄)₂SO₄ deposition on terrestrial semi-natural vegetation on nutrient-poor soils. Project 124/125, phase II, Dutch Priority Programme on Acidification, IPO report R 90/06, RIN report 90/20, Wageningen, Leersum.
- VAN DER EERDEN, L.J.M., JÄGER, H.-J. & FANGMEIER, A. (2001): Wirkungen von Stickstoffdepositionen auf terrestrische Ökosysteme. In: *Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie Band 2b: Terrestrische Ökosysteme: Wirkungen auf Pflanzen - Diagnose und Überwachung – Wirkungen auf Tiere.*, Hrsg. R. Guderian, Berlin: Springer, S. 40-62.

- VAN DER EERDEN, L.J.M., LEKKERKERK, L.J.A., SMEULDERS, S.M. & JANSEN, A.E. (1992): Effects of atmospheric ammonia and ammonium sulphate on Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Environ. Pollut.* **76**: 1-9.
- VAN DER EERDEN, L.J.M. & PEREZ-SOBA, M. (1992): Physiological responses of *Pinus sylvestris* to atmospheric ammonia. *Trees* **6**: 48-53.
- VAN DER WERF, A., VAN NUENEN, M., VISSER, A.J. & LAMBERS, H. (1993): Contribution of physiological and morphological plant traits to a species competitive ability at high and low nitrogen supply. A hypothesis for inherently fast and slow-growing monocotyledonous species. *Oecologia* **94**: 434-440.
- VAN HOVE, L.W.A. & BOSSEN, M.E. (1994): Physiological effects of five months exposure to low concentrations of O₃ and NH₃ on Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Physiol. Plant.* **92** (1): 140-148.
- VAN HOVE, L.W.A., HEERES, P. & BOSSEN, M.E. (2002): The annual variation in stomatal ammonia compensation point of rye grass (*Lolium perenne* L.) leaves in an intensively managed grassland. *Atmospheric Environment* **36** (18): 2965-2977.
- VAN HOVE, L.W.A., KOOPS, A.J., ADEMA, E.H., VREDENBERG, W.J. & PIETERS, G.A. (1987): Analysis of the uptake of atmospheric ammonia by leaves of *Phaseolus vulgaris* L. *Atmos. Environ.* **21**: 1759-1763.
- VAN HOVE, L.W.A., VAN KOOTEN, O., ADEMA, E.H., VREDENBERG, W.J. & PIETERS, G.A. (1989): Physiological effects of long term exposure to low and moderate concentrations of atmospheric NH₃ on poplar trees. *Plant Cell Environ.* **12**: 899-908.
- VAN HOVE, L.W.A., VAN KOOTEN, O., VAN WIJK, K.J., VREDENBERG, W.J., ADEMA, E.H. & PIETERS, G. A. (1991): Physiological effects of long term exposure to low concentrations of SO₂ and NH₃ on poplar leaves. *Physiol. Plant* **82**: 32-40.
- VERMEER, J.G. & BERENDSE, F. (1983): The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grassland and wetland communities. *Vegetatio* **53**: 121-126.
- VIANO, J., MASOTTI, V., GAYDOU, E.M., GIRAUD, M., BOURREIL, P.J.L. & GHIGLIONE, C. (1996): Composition of Liliiflorae from Mediterranean pastures. *J. Agr. Food Chem.* **44**: 3126-3129.
- VINE, D.A. (1983): Sward structure changes within a perennial ryegrass sward: leaf appearance and death. *Grass. Forage. Sci.* **38**: 231-242.
- VITOUSEK, P.M. (1994): Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology* **75**: 1861-1876.
- VITOUSEK, P.M., ABER, J.D., HOWARTH, R.W., LIKENS, G.E., MATSON, P.A., SCHINDLER, D.W., SCHLESINGER, W.H. & TILMAN, D.G. (1997 a): Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecol. Appl.* **7**: 737-750.
- VITOUSEK, P.M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J.M. (1997 b): Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**: 494-499.

- VOGEL, H.-H. (1978): Aufnahme und Speicherung von Stickstoff bei Stickstoffzeigern und Stickstoff - mangelzeigern im Grünland. Göttingen: Dissertation Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät Universität Göttingen. 98 S.
- VOLAIRE F. & THOMAS H. (1995): Effects of drought on water relations, mineral uptake, water - soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Ann. Bot.* **75**: 513-524.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**: 376-387.
- WAGNER, J., LUSCHER, A., HILLEBRAND, C., KOBALD, B., SPITALER, N. & LARCHER, W. (2001): Sexual reproduction of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. under free air CO₂ enrichment (FACE) at two levels of nitrogen application. *Plant Cell And Environment* **24** (9): 57-965.
- WAHL, S. & RYSER, P. (2000): Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytol.* **148** (3): 459-471.
- WALTER, C., SCHUKRAFT, A., MUHLE, H. & KAZDA, M. (1999): Nährstoffallokation und Biomassebildung nach Nährstoffzufuhr auf einem Halbtrockenrasen der Schwäbischen Alb. *Bielefelder Ökologische Beiträge* **14** (1): 67-73.
- WANG, G.M., COLEMAN, D.C., FRECKMAN, D.W., DYER, M.I., MC NAUGHTON, S.J., ACRA, M.A. & GOESCHL, J.D. (1989): Carbon partitioning patterns of mycorrhizal versus non-mycorrhizal plants: real-time measurements using ¹¹CO₂. *New Phytol.* **112**: 489 - 493.
- WARDLAW, I.F. (1990): Tansley Review No. 27: The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* **116**: 341-381.
- WELLES, J. (1986): A Portable Photosynthesis System. In: *Advanced Agricultural Instrumentation*. Hrsg. W.G. Gensler, Boston: Martinus Nijhoff Publishers.
- WERGER, M.J.A. (1983 a): Grassland structure in a gradient situation. *Verh. Ges. Ökol.* **11**: 455-461.
- WERGER, M.J.A. (1983 b): Wurzel/Spross-Verhältnis als Merkmal der Pflanzenstrategie. In: *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung. Ein Beitrag zur Erforschung der Gesamtpflanze. Internationales Symposium vom 27.-29. September 1982 veranstaltet von der Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, Gumpenstein*, Hrsg. W. Böhm, L. Kutschera, and E. Lichtenegger, Irding: Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft, S. 323-334.
- WERGER, M.J.A. & HIROSE, T. (1991): Leaf nitrogen distribution and whole canopy photosynthetic carbon gain in herbaceous stands. *Vegetatio* **97**: 11-20.
- WERNER, W. (1983): Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. *Scripta Geobotanica* **16**, Göttingen (Goeltze).
- WHITFIELD, C.P., DAVISON, A.W. & ASHENDEN, T.W. (1998): The effects of nutrient limitation on the response of *Plantago major* to ozone. *New Phytol.* **140**: 219-230.
- WILHELM, W.W. & McMASTER, G.S. (1995): Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci.* **35**: 1-3.
- WILLEMS, J.H. (1980): Observations on north-west European limestone grassland communities. An experimental approach to the study of species diversity and above-ground biomass in chalk grassland. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C* **83**: 279-306

- WILLEMS, J.H. (2002): Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restoration Ecology* **9** (2): 147-154.
- WILLEMS, J.H., PEET, R.K. & BIK, L. (1993): Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *J. Veg. Sci.* **4**: 203-212.
- WILLIAMS, K., FIELD, C.B. & MOONEY, H.A. (1989): Relationships among leaf construction costs, leaf longevity and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *Amer. Naturalist* **133**: 198-211.
- WILLIAMSON, P. (1976): Above-ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.* **64**: 1059-1075.
- WILMANNNS, O. (1975): Junge Änderungen der Kaiserstühler Halbtrockenrasen. *Dat. Dok. Umweltschutz* **14**: 15-22.
- WILMANNNS, O. (1988): Können Trockenrasen derzeit trotz Immissionen überleben? - Eine kritische Analyse des Xerobrometum im Kaiserstuhl. *Carolinea* **46**: 5-16.
- WILMANNNS, O. (1989): Zur Entwicklung der Trespenrasen im letzten halben Jahrhundert: Einblick - Ausblick - Rückblick, das Beispiel des Kaiserstuhls. *Düsseldorfer Geobot. Kolloq.* **6**: 1-17.
- WILMANNNS, O. (1997): On the history of Central European dry grassland communities since the Late-Glacial - methods, facts, hypotheses. *Phytocoenologia* **27**: 213-233.
- WILMANNNS, O. & BOGENRIEDER, A. (1986): Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation - pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. *Abhdl. a. d. Westf. Mus. f. Naturkunde* **48** (2/3): 55-79.
- WILMANNNS, O. & KRATOCHWIL, A. (1983): Naturschutz-bezogene Grundlagen-Untersuchungen im Kaiserstuhl. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* **34**: 39-56.
- WILSON, E.J., WELLS, T.C.E. & SPARKS, T.H. (1995): Are calcareous grasslands in the UK under the threat from nitrogen deposition ? - an experimental determination of a critical load. *J. of Ecology* **83**: 823-832.
- WILSON, S.D. & TILMAN, D. (1991): Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* **72**: 1050-1065.
- WILSON, S.D. & TILMAN, D. (2002): Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* **83** (2): 492-504.
- WOLF, G. (1980): Zur Gehölzansiedlung und -ausbreitung auf Brachflächen. *Nat. u. Landsch.* **55**: 375-380.
- ZARROUGH, K.M., NELSON, C.J. & COUTTS, J.H. (1983): Relationship between tillering and forage yield of tall fescue: II. Pattern of tillering. *Crop Sci.* **24**: 565-569.
- ZERIHUN, A., MC KENZIE, 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.
- ZOLLER, H., WAGNER, CH. & FREY, V. (1986): Nutzungsbedingte Veränderungen in Mesobromion-Halbtrockenrasen in der Region Basel - Vergleich 1950-1980. *Abhdl. a. d. Westf. Mus. f. Naturkunde* **48** (2/3): 93-107.

Danksagungen

Die vorliegende Arbeit wurde von 1995 bis 1997 am Institut für Pflanzenökologie der Justus Liebig-Universität Gießen durchgeführt.

Herrn Prof. H.-J. Jäger danke ich für die Überlassung des Themas und die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, Herrn Prof. A. Fangmeier für die praktische Betreuung, beiden für die mir stets gewährte wohlwollende Unterstützung während meiner Tätigkeit am Institut für Pflanzenökologie.

Ich danke allen Mitarbeitern des Institutes für Ihre Unterstützung, insbesondere Herrn Dr. Stefan Hanstein für zahlreiche Hilfen bei den praktischen Arbeiten und Frau Dr. Petra Högy für Tipps und Hinweise bei der Analyse der Kohlenhydrate.

Dem Umweltbundesamt danke ich für die zur Unterstützung dieser Arbeit im Rahmen des FE-Vorhabens „Untersuchung der Zusammenhänge zwischen Nährstoffeintrag und Vegetationsveränderung bei Halbtrockenrasen, Ableitung von ökologischen Schutzziele“ (Nr. 108 03 050/01) bereitgestellten Mittel.

Meiner Frau Barbara und meinen Kindern Philipp und Paula danke ich für Ihre Geduld.

Ich versichere, dass ich diese Dissertation selbständig verfasst habe. Alle Stellen, die anderen Werken dem Wortlaut oder Sinne nach entnommen sind, habe ich als Zitate kenntlich gemacht.

Gießen, den 1.9.2003

Martin de Jong