
**Pflanzliche Interaktionen in ressourcenarmen Sandökosystemen:
Die Bedeutung funktioneller und morphologischer
Wurzelparameter für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit**

Dissertation

Zur Erlangung des akademischen Grades
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Fakultät für Biologie
Universität Bielefeld

vorgelegt von
Maik Bartelheimer
aus Bielefeld

Bielefeld, Juni 2005

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	V
Zusammenfassung	VII
Summary	IX
Abkürzungsverzeichnis	XI
1	1
Allgemeine Einleitung	1
<hr/>	
1.1	1
Pflanzliche Konkurrenz und ihre Bedeutung	
1.2	3
Unterirdische Konkurrenz	
1.3	4
Wurzeleigenschaften mit Bedeutung für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit	
1.4	6
Konzept der Untersuchungen	
2	9
Material und Methoden -Allgemeiner Teil-	9
<hr/>	
2.1	9
Das natürliche Habitat: Binnendünen der Senne	
2.2	10
Beschreibung der Freilandversuchsanlagen	
2.2.1	10
Das Sandbeet	
2.2.2	11
Das Tonnenexperiment	
2.2.3	11
Klimabedingungen	
2.3	12
Artenbeschreibung	
2.3.1	12
<i>Festuca psammophila</i>	
2.3.2	12
<i>Corynephorus canescens</i>	
2.3.3	14
<i>Conyza canadensis</i>	
2.3.4	14
<i>Hieracium pilosella</i>	
2.3.5	14
<i>Hypochoeris radicata</i>	
2.3.6	15
<i>Arabidopsis thaliana</i>	
2.4	15
Messung von Bodennitrat- und ammonium	
2.5	16
Datenverarbeitung und statistische Analyse	
2.5.1	16
Konkurrenzindex RNE	
2.5.2	16
Statistische Analysen	
3	17
Die Rolle räumlicher Wurzelverteilungen für die Konkurrenzkraft von fünf Pflanzenarten auf Binnendünen	17
<hr/>	
3.1	17
Einleitung	
3.2	19
Methoden	
3.2.1	19
Versuchsflächen	
3.2.2	19
Experimentelles Design und Vorbereitungen der Versuchspflanzen	

3.2.3	Pflanzenernte	21
3.2.4	Erfassung von Wurzelparametern	22
3.2.5	Datenverarbeitung und Analyse	23
3.3	Ergebnisse	26
3.3.1	Vergleichende Morphologie von Wurzelsystemen der Kontrollen (ohne Nachbarn)	27
3.3.2	Vergleichende Morphologie von konkurrierenden Wurzelsystemen	29
3.3.3	Vertikale Segregation und Aggregation	33
3.4	Diskussion	34
3.4.1	Segregation oder Aggregation?	34
3.4.2	Unterschiede in der Wurzelplatzierung bei intra- und interspezifischer Konkurrenz	36
3.4.3	Artspezifität der Wurzelplatzierung	37
3.4.4	Konkurrenzkraft und unterirdische Pflanzeigenschaften	37
3.5	Schlussfolgerungen	38
4.	<u>Versuche zur Bedeutung der Konkurrenz um Nitrat in Sandökosystemen</u>	<u>39</u>
4.1	Einleitung	39
4.2	Methoden	41
4.2.1	Versuchskonzeption und Freilandversuchsanlage	41
4.2.2	Experimentelles Design und Vorbereitung der Versuchspflanzen	42
4.2.3	Methodenoptimierung	44
4.2.4	Nitratapplikation und Ernte	45
4.2.5	Handhabung ungelabelter Pflanzen und Ermittlung von Wurzeigenschaften	46
4.2.6	Massenspektrometrische Analysen, Datenverarbeitung und statistische Analysen	47
4.3	Ergebnisse	50
4.3.1	Sukzessive Untersuchungen über den Verlauf der Vegetationsperiode 2003	51
4.3.2	Analyse der kompetitiven Interaktionen	57
4.4	Diskussion	68
4.4.1	Zusammenhänge zwischen Pflanzeigenschaften der Arten und der Nitrataufnahme im Verlauf der Vegetationsperiode 2003	68
4.4.2	Die Bedeutung der Größe von Wurzelsystemen für die Konkurrenzkraft	70
4.4.3	Selbstverstärkende Prozesse bei der Ressourcenkonkurrenz	76
4.4.4	Artspezifische Besonderheiten bei <i>C. canadensis</i>	77
4.4.5	Fazit	77
5.	<u>Experimente zur Bedeutung von Nitrattransportern für die Konkurrenzfähigkeit</u>	<u>79</u>
5.1	Einleitung	79
5.2	Material und Methoden	81
5.2.1	Molekularbiologische Arbeitsmethoden	81

5.2.2	Teilversuch mit ephemerer Nitratverfügbarkeit	85
5.2.3	Teilversuch mit Konkurrenz	87
5.3	Ergebnisse	90
5.3.1	Bestätigung der Homozygotie der T-DNA-Insertionslinien	90
5.3.2	Ephemeres Nitrat	90
5.3.3	Konkurrenz	92
5.4	Diskussion	95
5.4.1	Die Bedeutung von Nitrattransportern bei ephemerer Nitratverfügbarkeit	95
5.4.2	Die Bedeutung von Nitrattransportern bei Konkurrenz um Nitrat	96
5.4.3	Fazit	100
6.	Allgemeine Diskussion und Synthese	103
6.1	Konkurrenz-Effekt (<i>Competitive Effect</i>)	104
6.2	Konkurrenz-Toleranz (<i>Competitive Response</i>)	106
6.3	Ausblick	107
7.	Literaturverzeichnis	111
	Curriculum Vitae	125
	Publikationen und Konferenzbeiträge	127

Vielen Dank...

Prof. Dr. Wolfram Beyschlag für die Ermöglichung dieser Arbeit und selbst aufwändigster Versuche und die besonders hilfreichen Diskussionen und Anregungen.

Dr. Tom Steinlein für ständige Ansprechbarkeit und Hilfe bei Konzept, Auswertung und Schreiben, eben für eine tolle Betreuung.

Dr. Iris Finkemeier für Anleitung und Beratungen rund um den molekularbiologischen Teil dieser Arbeit sowie Manuskriptkorrekturen und jeder Menge wissenschaftlicher Diskussionen.

Dr. Alexandra Weigelt für das gut bestellte Feld, das sie mir dagelassen hat, für die initiale Idee für diese Arbeit, viele gute Ratschläge und Motivationshilfen wie das Abschließen einer aussichtslosen Wette, bon appetit!

An Elke Furlkröger, ich weiß gar nicht wo ich anfangen soll, kein Projekt wo sie nicht zur Stelle war, ganz besonderen Dank für die Hitzeschlacht im August 2003.

Barbara Teichner für die ausdauernde und besonders engagierte Massenspektrometrie und für die immerwährende Hilfsbereitschaft bei allen möglichen Anliegen.

Dr. Christiane Werner für die Ermöglichung der MS-Messungen und viele gute Tipps.

Melanie Wittland und Sven Luhmann für das Mahlen von Bergen von Proben.

Den Sandbeethelferscharen: Holger Abel, Marcel Austenfeld, Jürgen Birtsch, Elke Furlkröger, Sonja Haneke, Gunther Klippel, Sven Luhmann, Robert Marutschke, Birgit und Ralf Peperkorn, Christine Schlüter, Simone Sommer, Marcus Steritz, Sonja Strohmeier und Barbara Teichner.

Ralf Ichsitzjaannaheizung-Peperkorn, das waren ein paar echt coole Jahre! Also wegen des wissenschaftlichen Austauschs meine ich natürlich.

Birgit Peperkorn, Tim Walther, Sven Luhmann und Katharina Bußmann für die gute Zusammenarbeit in verschiedenen Projekten.

Marcus Höpfner, Detlev Balten, Gebhard Sewing und Uschi Büchner für viel gärtnerische Hilfe rund um alle Projekte.

An Ulrich Richhardt und Gerd Drexler, ohne die es ja das Sandbeet nicht gäbe und die die Stahlformen für die Quaderernte bebaut haben.

Ursula Herlth für erstaunliche Erkenntnisse über den Geschmack von GöllebenckerInnen.

Noch einmal der Iris, die immer in der Nähe war und durch die die Zeit nicht lang wurde.

Meinen Eltern, die den Grundstein gelegt haben und mich immer bestärken.

Zusammenfassung

Als einer der wichtigsten biotischen Interaktionen kommt Konkurrenz eine prägende Rolle für Pflanzen zu, da sie ihre Morphologie, Verteilung und Häufigkeit bis hin zur Strukturierung ganzer Lebensgemeinschaften beeinflusst.

In Ökosystemen, in denen das Pflanzenwachstum durch Bodenressourcen limitiert ist, kommt dabei der unterirdischen Konkurrenz die entscheidende Bedeutung zu. Gleichwohl sind Konkurrenzversuche, die Wurzeleigenschaften detailliert untersuchen, aufgrund der aufwändigen Methoden rar.

Verschiedene Wurzelparameter, die den unterirdischen Einflussbereich oder die Ressourcenaufnahme von Pflanzen bestimmen, können für die unterirdische Konkurrenzkraft prägend sein, wobei die Bedeutung für den Konkurrenz-Effekt (die Fähigkeit Nachbarpflanzen zu beeinträchtigen) unabhängig sein kann von der Bedeutung für die Konkurrenz-Toleranz (der Fähigkeit Nachbarn zu tolerieren). An Hand von frühen Sukzessionsstadien in Sandökosystemen, die durch Wasser- oder Nährstofflimitierungen als ressourcenarm anzusehen sind, wird deshalb die Bedeutung von morphologischen und funktionellen Wurzelparametern bei unterirdischer Konkurrenz im Allgemeinen und bei Konkurrenz um Nitrat im Speziellen untersucht.

In einem kontrollierten Freilandexperiment wurde in einem Sandbeet, das ungehinderte Wurzelentwicklung zulässt, an fünf Pflanzenarten früher Sukzessionsstadien aus Sandökosystemen (*Corynephorus canescens*, *Festuca psammophila*, *Conyza canadensis*, *Hieracium pilosella* und *Hypochoeris radicata*) die Rolle der Wurzelverteilung für die Konkurrenzkraft untersucht (Kapitel 3). Dabei lag ein Schwerpunkt auf der Wirkung von Nachbarpflanzen auf die Wurzelverteilung der Zielpflanzen. Die kleinräumige Aufteilung des Wurzelraums nach einer modifizierten Monolith-Methode nach Böhm (1979) zeigte auf, dass ein großer unterirdischer Einflussbereich mit Schwerpunkt in den oberen Bodenschichten wichtig für den Konkurrenzeffekt ist. Interessanterweise war für die Konkurrenz-Toleranz dagegen eher die Reaktionsfähigkeit des Wurzelsystems in Form von Wurzelsegregation bzw. -aggregation entscheidend. Während Wurzelsegregation und ihre Bedeutung in der Minderung von Konkurrenz schon länger bekannt sind, ist die Aggregation von Wurzeln in Richtung der Nachbarpflanze ein bisher unbekanntes Phänomen, das mit Selbst-/Fremderkennung in Verbindung gebracht werden kann und dessen biologischer Sinn wahrscheinlich in der Sicherung eines exklusiven Zugangs zu bereits besetzten Bodenbereichen zu sehen ist.

In einem zweiten Sandbeetexperiment mit den oben genannten Pflanzenarten wurde die kurzzeitige Konkurrenz um Nitrat mittels einer ^{15}N -Nitrat-Applikation zwischen konkurrierende Wurzelsysteme betrachtet (Kapitel 4). Dabei gelang durch die Erfassung der Wurzelgrößen u.a. der bisher nicht klar erbrachte Nachweis, dass Konkurrenz um Nitrat größensymmetrisch verläuft, d.h. Wurzeln in ihrer Nitrataufnahme durch größere Nachbarwurzeln nicht überproportional eingeschränkt werden. Gleichwohl war die Wurzelgröße auch hier für den Konkurrenzeffekt entscheidend, während sich für die Konkurrenz-Toleranz neben der Größe die schon beschriebene Reaktionsfähigkeit als wichtig erwies.

In einem weiteren Experiment wurde in Topfkultur die Rolle von Nitrattransportern für die Konkurrenzfähigkeit in stickstoffarmen Sand untersucht (Kapitel 5). Für die Bedeutung besonders in Konkurrenz bestand ein Untersuchungsbedarf, weil der vergleichsweise langsame Fluss des Nitrats durch das Substrat als der geschwindigkeitsbestimmende Schritt der Nitrataufnahme anzusehen ist, nicht der vergleichsweise schnelle Transport über das Plasmalemma. Pflanzen der Art *Arabidopsis thaliana* mit einer T-DNA-Insertion in einem Nitrattransportergen hatten gegenüber *H. pilosella* eine schwächere Toleranz als der *Arabidopsis* Wildtyp, womit Nitrattransportern eine wichtige Rolle in der Nitrataufnahme besonders unter Konkurrenzbedingungen zuzuordnen ist. Als weiteres wichtiges Ergebnis konnte dagegen im Konkurrenz-Effekt eine (Über-)Kompensation des Defekts festgestellt werden, was auf eine komplexe Regulation hindeutet und die Rolle von plastischen Reaktionen betont.

Bezüglich der Bedeutung von funktionellen und morphologischen Wurzelparametern für die unterirdische Konkurrenzkraft zeigt diese Arbeit im Ganzen ein neuartiges und detailliertes Bild auf, das v.a. durch die Differenzierung nach Konkurrenz-Effekt und -Toleranz an Aussagekraft gewinnt: Für die Effekt-Konkurrenzkraft ist danach v.a. die Größe des unterirdischen Einflussbereichs wichtig, während die Toleranz-Konkurrenzkraft von mehreren Einzelkomponenten wie plastischer Reaktionsfähigkeit, Lokalisation und Größe des Einflussbereichs und der Ressourcenaufnahmekapazität abhängig erscheint.

Summary

As one of the most important biotic interactions between plants, competition is considered to be a major force of influence for plant morphology, distribution and abundance up to the structuring of entire biocoenoses.

In unproductive ecosystems, where plant growth is limited by edaphic resources, belowground competition is one of the most decisive processes. Due to laborious methods, though, competition experiments examining root properties in detail are still scarce.

Different parameters influencing the zone of influence or the resource-uptake of plants can be determining for belowground competitive ability, while the impact on competitive effect (the ability to affect neighbours) can be independent of the impact on competitive response (the ability to tolerate neighbours).

Early successional stages in sand ecosystems are commonly resource-poor in terms of water and nutrient availability and are therefore utilised in this study to examine the impact of morphological and functional root parameters in belowground competition in general as well as in competition for nitrate in special.

This thesis thus contributes to investigations to identify the most relevant morphological and functional root parameters concerning belowground competition in general and on competition for nitrate in particular.

In a controlled field experiment in a sand-pit allowing the unhampered development of roots, five species from early successional stages of sand ecosystems (*Festuca psammophila*, *Corynephorus canescens*, *Conyza canadensis*, *Hieracium pilosella* and *Hypochoeris radicata*) were used to examine the importance of root distribution for the competitive ability (chapter 3). Special emphasis was put on the effect that neighbouring plants have on the root distribution of target plants. As far as the competitive effect is concerned, the results from a small-scale fractional harvest of the rooted soil space by application of a modified monolith-method highlighted the importance of a vast zone of influence with predominance in the uppermost soil layers. Interestingly, the competitive response was by contrast rather connected to the root system's capability for a plastic reaction involving both root segregation and aggregation. While root segregation and its biological reason in diminishing competition are well known, the aggregation of roots towards a neighbouring plant is a phenomenon that has yet been unknown and can be connected to self-/nonself recognition and the biological sense to maintain already occupied soil.

In a second sand-pit experiment with the above mentioned species, short-term competition for nitrate was assessed by means of a ^{15}N -nitrate application between competing roots (chapter 4). By inclusion of detailed root sizes, evidence for the so far unproven size symmetry of competition for nitrate was provided, meaning that the nitrate uptake by roots is not impeded overproportionally by bigger neighbouring plants. Nonetheless, root system size was again the decisive feature for the competitive effect, while for the competitive response both size and the already mentioned plastic reactions were most important.

Moreover, the role of nitrate transporters for the competitive ability in nitrogen-poor sand was examined in a pot-experiment (chapter 5). Their importance, especially in competition, was unclear as not the relatively fast transport over the plasmalemma but the comparably slow movement of nitrate through the substrate is considered to be the rate-limiting step. Plants of the species *Arabidopsis thaliana* with a T-DNA-insertion in a nitrate-transporter-gene showed weaker competitive response ability to *H. pilosella* than the wild type, highlighting the important role of nitrate transporters in nitrate uptake especially in competition. Another important, though contrasting result, was the observation of an (over-)compensation of the defect for the competitive effect which hints at a complex regulation and stresses the role of plastic reactions.

Concerning the importance of functional and morphological root parameters for belowground competitive ability, this study on the whole presents a novel and detailed picture that especially gains significance from the differentiation of competitive effect and response: for the competitive effect, especially the size of the belowground zone of influence is important, while the competitive response appears to depend on multiple components like the capability for plastic reactions, the localization and size of the zone of influence and the uptake capacity for resources.

Abkürzungsverzeichnis

μg	Microgramm
μl	Microliter
μmol	Micromol
ANOVA	Varianzanalyse (analysis of variance)
Ca^{2+}	Kalziumion
CaCl_2	Kalziumchlorid
Cl^-	Chlorid
ClO_3^-	Chlorat
cm	Zentimeter
CN-	Kohlenstoff/Stickstoff-
CO_2	Kohlendioxid
def.	defizient
DNA	Desoxyribonucleinsäure (desoxy ribonucleic acid)
$\delta^{15}\text{N}$	stabiles Stickstoffisotopenverhältnis
Fe^{3+}	dreiwertiges Eisen
H_2PO_4^-	Phosphat
HATS	high affinity nitrat transporter
K^+	Kaliumion
kg	Kilogramm
kPa	Kilopascal
LATS	low affinity nitrat transporter
LSD	least significant difference
Mg^{2+}	Magnesiumion
Mg_2Cl_2	Magnesiumchlorid
MW	Mittelwert
N	Stickstoff
n	Replikationszahl
NaCl	Natriumchlorid
NNE	Stickstoffnutzungseffizienz
NO_3^-	Nitrat
NRT	Nitrattransporter
O_2	Molekularer Sauerstoff
P	Phosphor
p	Statistische Wahrscheinlichkeit (probability)
PCR	Polymerase-Kettenreaktion (polymerase chain reaction)
PVC	Polyvinylchlorid
RCI	Relative Konkurrenzintensität (relative competitive)
RDZ	Ressourcen-Erschöpfungszone (resource depletion zone)
RNE	Relativer Nachbarlicher Effekt (relative neighbour effect)
S1	Sicherheitsstufe 1
SE	Standardfehler (standard error)
SO_4^{2-}	Sulfat
SRA	Spezifische Wurzelfläche (specific root area)
T-DNA	Transfer DNA
T_m	Schmelztemperatur
WFI	Wurzelfläche
ZOI	Einflussbereich (zone of influence)

Kapitel 1

Allgemeine Einleitung



Kapitel 1 Allgemeine Einleitung

In der ökologischen Forschung kam den sichtbaren oberirdischen Pflanzenteilen in der Vergangenheit weit mehr Beachtung zu als den unterirdischen Pflanzenteilen, die aus dieser Betrachtung heraus als „verborgenen Hälfte“ bezeichnet wurden (Waisel et al. 1991). Dabei erfüllen Wurzeln so entscheidende Funktionen wie Verankerung, symbiotische Interaktionen mit Mikroorganismen, pflanzliche Kommunikation und natürlich die lebenswichtige Aufnahme von Ressourcen (z.B. de Kroon und Visser 2003). Letztere wird besonders intensiv von pflanzlicher Konkurrenz beeinflusst. Mittlerweile steigt das Bewusstsein für die Notwendigkeit, die komplexen und vielfältigen Interaktionen im Wurzelraum zu erforschen und diese Untersuchung soll hierzu einen wichtigen Beitrag leisten.

1.1 Pflanzliche Konkurrenz und ihre Bedeutung

Die vorliegende Arbeit untersucht die unterirdische Konkurrenz von Pflanzen und geht im Besonderen der Frage nach, welche morphologischen und funktionellen Eigenschaften von Pflanzen Bedeutung für die unterirdische Konkurrenzkraft besitzen. In diesem ersten Kapitel soll der allgemeine Kenntnisstand zum Thema umrissen werden, während spezielle Einführungen zu den drei Hauptexperimenten in den einschlägigen Kapiteln (Kapitel 3, 4 und 5) präsentiert werden.

Höhere Pflanzen als sessile Organismen stehen an ihrem Standort typischerweise mit anderen Pflanzen in intensiven Wechselwirkungen. Solche gegenseitigen nachbarlichen Einflüsse können positiv oder negativ sein (Abb 1.1).

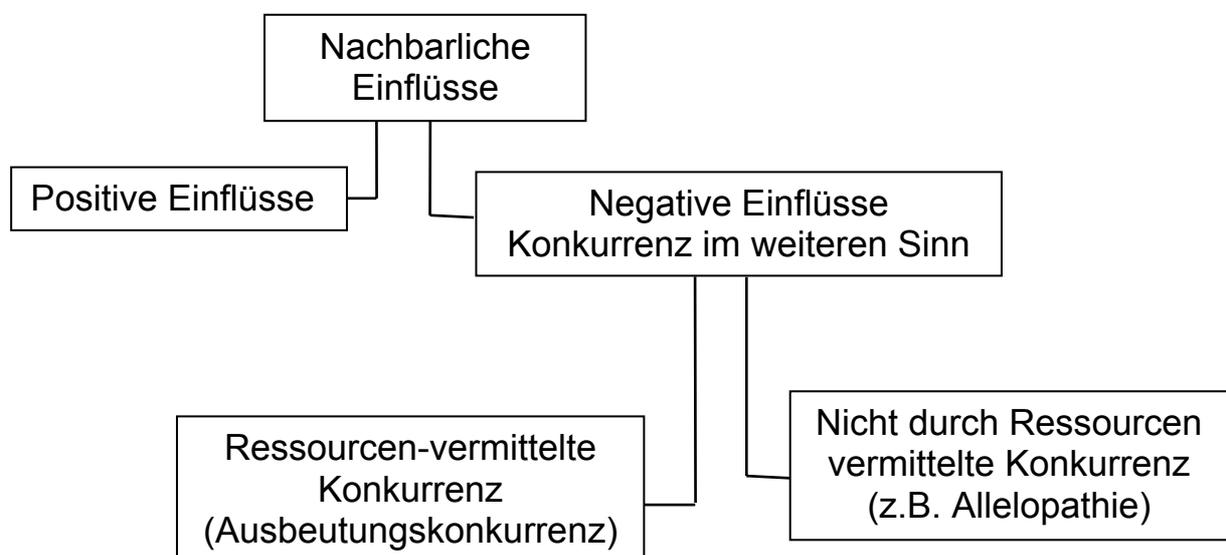


Abb. 1.1 Klassifizierung von nachbarlichen Einflüssen bei Pflanzen (nach Stoll und Weiner 2000, verändert).

Die auch als Ausbeutungskonkurrenz bezeichnete Ressourcen-vermittelte Konkurrenz ist für Pflanzen ausgesprochen typisch, zumal alle Pflanzen den Bedarf an den gleichen grundlegenden Ressourcen Licht, Wasser, O₂, CO₂ und diversen Mikro- und Makronährelementen teilen (Marschner 1997). Dabei werden solche Umweltfaktoren als Ressource bezeichnet, die durch die Aktivität eines Organismus in ihrer allgemeinen Verfügbarkeit verändert oder verringert werden (Tilman 1982). Eine häufig angeführte Definition von (Ausbeutungs-)Konkurrenz baut auf diesen Überlegungen auf: „Konkurrenz ist eine Wechselbeziehung zwischen Individuen, die aus einem gemeinsamen Bedarf an einer begrenzten Ressource entsteht und dazu führt, dass das Überleben, das Wachstum und/oder die Fortpflanzung von wenigstens einigen der miteinander konkurrierenden Individuen beeinträchtigt werden“ (Begon et al. 1998).

Die Konkurrenzfähigkeit einer Pflanze setzt sich nach Goldberg (Goldberg und Werner 1983, Goldberg und Landa 1991) aus zwei Komponenten zusammen, die als Effekt- und Toleranz-Konkurrenzkraft (,competitive effect' und ,competitive response') bezeichnet werden. Mit der Effekt-Konkurrenzkraft wird die Fähigkeit beschrieben, andere Pflanzen zu unterdrücken, in der Regel durch Absenken der Ressourcenverfügbarkeit. Die Toleranz-Komponente beschreibt mit der Fähigkeit fortgesetzten Wachstums bei abgesenktem Ressourcenniveau die Resistenz gegen die Anwesenheit von Konkurrenten.

Während die eigentliche Bedeutung von Konkurrenz auf das Pflanzenwachstum und die Verteilung und Häufigkeit von Pflanzen völlig unbestritten ist, besteht eine intensive Debatte um die Frage nach der Intensität und Bedeutung von Konkurrenz in produktiven, ressourcenreichen Habitaten im Vergleich zu unproduktiven, ressourcenarmen Habitaten. Nach Grime (Grime 1973, Keddy 1990) steigt die Intensität und Bedeutung von Konkurrenz mit der Produktivität des Habitats und zwar sowohl von ober- wie von unterirdischer Konkurrenz. Nach Tilman (1988) sind Wichtigkeit und Intensität von Konkurrenz auch in unproduktiven Habitaten unverändert hoch, allerdings mit einer größeren Bedeutung der unterirdischen gegenüber der oberirdischen Konkurrenz. Unabhängig von diesen sich nur langsam annähernden Standpunkten (Goldberg 1990) ist unterirdische Konkurrenz gerade in ressourcenarmen Habitaten von größter Bedeutung und Intensität (Weiner et al. 1997, Casper und Jackson 1997, Weigelt 2001). In einem breit angelegten Review zu ober- und unterirdischer Konkurrenz fand Wilson (1988) die Konkurrenzverhältnisse von Arten sogar stärker von unter- als von oberirdischer Konkurrenz beeinflusst. Es ist zudem bemerkenswert, dass in zahlreichen Ökosystemen wie z.B. in Grün- und Weideland sich mehr als 50 % der im System vorhandenen lebenden Pflanzenbiomasse im Boden befindet (Agrawal 2003).

Außerdem liegt die Anzahl pflanzlicher Interaktionspartner einer Pflanze im unterirdischen Bereich häufig weit höher als im oberirdischen Bereich (Pechackova et al. 2003). Angesichts dieser Zusammenhänge ist es unübersehbar wichtig, unterirdische Konkurrenz zu untersuchen und die Kenntnisse zu erweitern bezüglich der Pflanzeigenschaften, die die unterirdische Konkurrenzkraft von Pflanzen beeinflussen können.

1.2 Unterirdische Konkurrenz

Während bei oberirdischer Konkurrenz Licht die eindeutig wichtigste Ressource darstellt, sind bei unterirdischer Konkurrenz verschiedene Ressourcen zu nennen: Neben Wasser sind dies mindestens 20 mineralische Nährstoffe (Casper und Jackson 1997), von denen stickstoff- oder phosphorhaltige Ionen aufgrund des hohen pflanzlichen Bedarfs häufig die wichtigsten darstellen (Hoagland 1950, Marschner 1997).

Im Gegensatz zur wichtigsten oberirdischen Ressource Licht, die als unidirektional bezeichnet wird, sind unterirdische Ressourcen bidirektional, das heißt es ist keine Hauptbewegungsrichtung für edaphische Ressourcen vorgegeben (Weiner 1986). Anders als bei oberirdischer Konkurrenz, bei der größere Pflanzen optimalen Lichtgenuss erreichen und kleinere Pflanzen beschattet werden, erfolgt bei unterirdischer Konkurrenz die Aufnahme von Ressourcen aus einem Bodenbereich proportional zur Größe bzw. zur absorbierenden Fläche. Diese als größensymmetrisch bezeichnete Konkurrenz (Weiner 1986, Weiner et al. 2001) hat weitreichende Konsequenzen, denn die Bedeutung der Pflanzengröße für die Konkurrenzkraft relativiert sich hierdurch. Anderen Pflanzeigenschaften ist aus diesem Grunde ebenfalls Bedeutung für die Konkurrenzkraft beizumessen (s.u.).

Zum Verständnis unterirdischer Konkurrenz kommt der Betrachtung räumlicher Aspekte

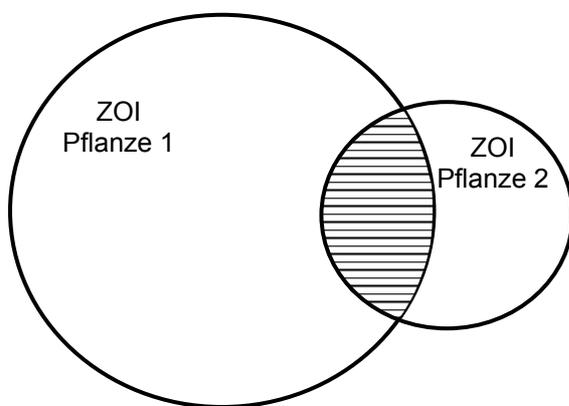


Abb. 1.2 Einflussbereiche (ZOI) von konkurrierenden Pflanzen. Ressourcen in der Überschneidungszone werden zwischen den beiden Pflanzen gleichmäßig aufgeteilt (nach Schwinning und Weiner 1998, verändert).

hohe Bedeutung zu. Wurzeln verschiedener Pflanzen können interagieren, wenn sie Bodenbereiche, auf die sie Einfluss nehmen bzw. aus denen sie Ressourcen aufnehmen, teilen. Eine einfache Modellvorstellung zu solchen Einflussbereichen bieten die ‚zones of influence‘ (ZOI, Gages und Westcott 1978, Stoll et al. 2002). Danach wird durch Größe und Form eines Wurzelsystems dessen ZOI bestimmt und kann sich mit

diesen verändern. Besitzen die ZOI zweier Pflanzen Überschneidungszonen, so kommt es zu Interaktion in diesem Bereich (Abb. 1.2). Solche Vorstellungen werden häufig in Simulationsmodellen genutzt (Wyszomirsky 1986), bieten in vielen Fällen aber auch intuitiv ansprechende Erklärungsansätze für Befunde zur Wurzelkonkurrenz (siehe Kapitel 3, 4 und 5). Auf einer räumlich kleineren Skala erfolgt die Betrachtung von, durch die Aufnahmetätigkeit der Wurzel entstandenen, abgereicherten Bodenbereichen, die man als Ressourcenerschöpfungszonen (resource depletion zones = RDZ) bezeichnet (Syring und Claassen 1995). Die unterschiedlich hohe Mobilität von Ressourcen im Boden (Tinker und Nye 2000) führt zu unterschiedlich weiten RDZ um die absorbierende Wurzel. Bei der im Boden sehr mobilen Ressource Nitrat entstehen sehr weite RDZ, die einen großen Teil des Einflussbereichs eines Wurzelsystems umfassen kann. Bei der sehr immobilen und häufig an Bodenkolloide gebundenen Ressource Phosphat sind die RDZ dagegen sehr eng (Fitter et al 2002). Diese Betrachtung ist wichtig, weil es zwischen verschiedenen Pflanzen nur dann zu Konkurrenz um eine bestimmte Ressource kommen kann, wenn die entsprechenden RDZ überlappen.

1.3 Wurzeigenschaften mit Bedeutung für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit

Nach den oben zu ZOI aufgeführten Überlegungen ist klar, dass die Raumbesetzung einen ganz wesentlichen Beitrag zur Konkurrenzfähigkeit leistet, denn nur aus der ZOI können Ressourcen aufgenommen werden. Der Raumbesetzung zuträgliche Wurzeigenschaften sind neben der Pflanzengröße die Verteilung der Wurzeln im Boden (Parrish und Bazzaz 1976, Rowe et al. 2001) und die Wurzelarchitektur (Pregitzer et al. 2002, Fitter et al. 2002, Curt und Prevesto 2003), die neben der Homorhizie vieler Monokotylen bzw. der Allorhizie vieler Dikotylen auch sehr kleinräumige Parameter wie den relativen Anteil und die Verteilung von Feinwurzeln beinhaltet. Trotz der oben genannten Einschränkungen ist die Größe eines Wurzelsystems dabei als einer der wesentlichen Parameter anzusehen (Keddy und Shipley 1989, Stoll und Weiner 2000, Weigelt et al. 2005). Wird z.B. die Menge nachbarlicher Wurzeln, mit der eine Pflanze interagiert, manipulativ durch den Einsatz von Ausschlussröhren mehr oder weniger stark beschränkt, so ändert sich die ermittelte Konkurrenzintensität proportional zur nachbarlichen Wurzelmenge (Cahill und Casper 2000). Neben der Raumbesetzung haben weitere Wurzeigenschaften Bedeutung für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit (s.o.). So fanden Caldwell und Mitarbeiter (Caldwell et al. 1991), dass bei konkurrierenden Pflanzen die Phosphataufnahme aus einem angereicherten Bodenbereich bezogen auf die darin enthaltene Wurzellänge bei unterschiedlichen Arten stark

(bis zu 10fach) variieren kann. Es bestehen also artspezifische Unterschiede in der Aufnahmekapazität, mit Auswirkungen auf die Konkurrenzfähigkeit. Dies kann z.B. begründet sein in der Dichte der Transportproteine im Plasmalemma (Jackson und Caldwell 1991, Tinker und Nye 2000), in Lebensdauer und Alter von Feinwurzel (Volder et al. 2005) oder in der Größe der exponierten Absorptionsfläche und damit der spezifischen Wurzelfläche (SRA, Boot und Mensink 1990, Ostonen et al. 1999).

Immer stärkere Beachtung in der Beurteilung der unterirdischen Konkurrenz findet außerdem die Rolle der Mykorrhiza. Sie kann die absorbierende Oberfläche und das erfasste Bodenvolumen ihrer Symbiosepartner stark erhöhen (Smith und Read 1997) und dadurch Konkurrenzbeziehungen zwischen Pflanzen intensiv beeinflussen (Hartnett et al. 1993, Bray et al. 2003). Dabei können sich die Verhältnisse amplifizieren (Moora und Zobel 1996, Marler et al. 1999) oder es kann bei einer Assoziation des Mykorrhizapilzes mit mehreren Pflanzen zu einer Ressourcenverteilung zwischen Pflanzen kommen (Carey et al. 2004).

Pflanzen als modulare Organismen können in allen oben genannten Parametern zudem sehr plastisch auf Umwelteinflüsse reagieren: In einem Review zu Wurzelreaktionen kommt Hodge (2004) zu dem Schluss, dass Plastizität gerade unter Konkurrenzbedingungen besondere Vorteile bietet. Ganz ähnlich wird bei Robinson et al. (1999) die intensive Wurzelproliferation in nährstoffreichen Bodenzonen bei fleckenhafter Nährstoffverteilung erklärt.

Vielen Wurzeleigenschaften, v.a. solchen, die den unterirdischen Einflussbereich der Pflanze vergrößern oder die Ressourcenaufnahme fördern, wird also Bedeutung für die Konkurrenzkraft beigemessen. Konkurrenzexperimente, die detaillierte Daten über interagierende Wurzeln erfassen, um diese mit der Konkurrenzkraft in Verbindung zu bringen, sind aus technischen Gründen (Schwierigkeiten bei der Wurzelentnahme, hohe Verluste von Feinwurzeln, Untrennbarkeit von Wurzeln und Kultursubstrat, Smit et al. 2000, Zobel und Zobel 2002) allerdings rar, ganz besonders im Freiland (siehe aber Caldwell und Richards 1986).

Sandökosysteme, vor allem in frühen Sukzessionsstadien, sind durch geringe Produktivität und Pflanzendichte und daraus resultierender hoher Bedeutung von unterirdischer Konkurrenz (Weigelt 2001), ihrer Schutzwürdigkeit (Beyschlag et al. 2002) und ihrer vergleichsweise geringen Artendiversität (Jeckel 1984, Fromm et al. 2002) besonders prädestiniert für die Erforschung von unterirdischer Konkurrenz. Außerdem bietet Sand wie kein anderes natürliches Kultursubstrat die Möglichkeit, Wurzeln ohne die oben beschriebenen technischen

Schwierigkeiten frei zu waschen. Die unter 2.1 beschriebene Senne nahe Bielefeld wurde deshalb als Vorbild und Referenz für hier verwendete Freilandversuchsanlagen genutzt. Hierher stammen u.a. ein Teil des verwendeten Saatguts, Informationen über Nährstoffgehalte, vergesellschaftete Arten und typische Pflanzenabstände.

1.4 Konzept der Untersuchungen

In der vorliegenden Arbeit wird die Bedeutung verschiedener Wurzelparameter für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit in ressourcenarmen Sandökosystemen untersucht.

Die übergeordneten Fragestellungen lauten

- Welche Bedeutung haben Wurzelverteilungsmuster von fünf Pflanzenarten aus nährstoffarmen Sandökosystemen für die Konkurrenzkraft und zu welchen Reaktionen in der Wurzelverteilung führt die Anwesenheit von Nachbarpflanzen?
- Lässt sich für die Konkurrenz um Nitrat Größensymmetrie nachweisen und welche Wurzeigenschaften sind wichtig für die Konkurrenz um Nitrat?
- Welche Bedeutung kommt Nitrattransportern bei der Konkurrenz um Nitrat zu?

Für die Bearbeitung der ersten beiden Fragestellungen werden in kontrollierten Freilandexperimenten in einem Sandbeet Konkurrenzintensitäten und in detaillierter Weise verschiedene Wurzeigenschaften erfasst. Die dritte Fragestellung wird unter Verwendung von Pflanzen mit Defizienz in einem Nitrattransporter in einem Topfexperiment in Sandkultur bearbeitet.

Die verschiedenen Kapitel präsentieren folgende Inhalte:

Kapitel 1: Hier wurde eine allgemeine Einführung zur unterirdischen Konkurrenz und ihrer Bedeutung gegeben, und es wurden verschiedenen Wurzelparameter vorgestellt, die die unterirdische Konkurrenzkraft beeinflussen können.

Kapitel 2: Hier wird in einem allgemeinen Methodenteil die Senne beschrieben, ebenso die Freilandversuchsflächen und die untersuchten Pflanzenarten. Spezielle Methoden finden sich dagegen in den einschlägigen Kapiteln (s.u.).

Kapitel 3: Hier werden Größe, Architektur und Verteilung von Wurzelsystemen thematisiert. Dazu wird die vertikale und horizontale Wurzelverteilung von fünf Pflanzenarten aus nährstoffarmen Sandökosystemen detailliert untersucht. Ein Schwerpunkt liegt dabei auf der Untersuchung der Reaktion der Wurzelsysteme auf die Anwesenheit von Nachbarpflanzen.

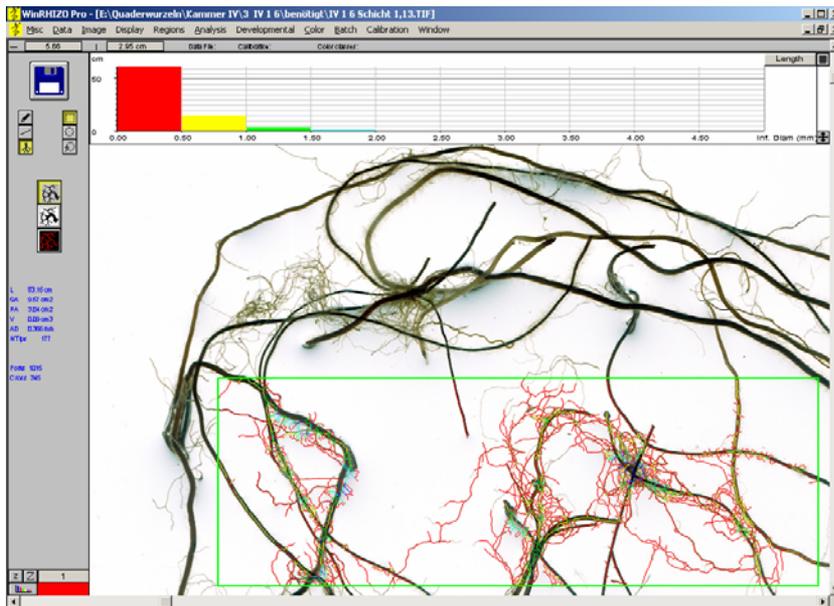
Kapitel 4: Da der Konkurrenz um Stickstoff in Sandökosystemen ein besonders hoher Stellenwert zukommt (Weigelt 2001), wird in einem kontrollierten Freilandexperiment mit Hilfe von ^{15}N -Markierungsexperimenten untersucht, wie stark verschiedene Arten um Nitrat konkurrieren können, welche Wurzeigenschaften hierfür besonders wichtig sind und wie sich diesbezügliche Ergebnisse im Verlauf der Vegetationsperiode ändern.

Kapitel 5: In einem spezielleren Ansatz wird die oben angesprochene Aufnahmekapazität für Ressourcen thematisiert, indem in einem Klimakammerexperiment in Topfkultur die Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen mit Defiziten bezüglich bestimmter Nitrattransporter untersucht wird.

Kapitel 6: In einer zusammenfassenden Diskussion werden die erzielten Ergebnisse schließlich in einen Gesamtzusammenhang gestellt und mit dem aktuellen Stand der Forschung und zukünftig zu untersuchenden Prozessen diskutiert.

Kapitel 2

Material und Methoden -Allgemeiner Teil-



Kapitel 2: Material und Methoden –Allgemeiner Teil-

In diesem Kapitel werden verschiedene Methoden und Arbeitsmaterialien beschrieben, die in nahezu allen Telexperimenten (siehe Kapitel 3-5) Verwendung fanden. In den entsprechenden Kapiteln werden dagegen jeweils die versuchsspezifischen Methoden detaillierter dargestellt.

2.1 Das natürliche Habitat: Binnendünen der Senne

Die vorliegenden Untersuchungen sollen Erkenntnisse liefern über unterirdische Konkurrenzvorgänge, die in frühen Sukzessionsstadien auf Binnendünen Vorkommen und Häufigkeit von Pflanzenarten prägt. Solche Binnendünen finden sich in der Senne, die hier kurz beschrieben werden soll:

Es handelt sich um einen etwa 250 km² großen Naturraum im Nordwesten Deutschlands, der sich südlich der Höhenzüge des Teutoburger Waldes bis zum Eggegebirge im Südwesten erstreckt und den größten Binnendünenkomplex Westfalens darstellt. Der Großteil des Gebietes wird durch einen der Öffentlichkeit meist nicht zugänglichen Truppenübungsplatz eingenommen, der seit 1892 besteht. Um diesen Übungsplatz herum zieht sich ein Gürtel von Sandbiotopen, die zum Großteil unter Naturschutz stehen. Nach geomorphologischen Gesichtspunkten gliedert sich die Senne in Obere, Untere und Drumlin-Senne (Seraphim 1978). Ihr Sand geht zum großen Teil auf zerriebenen Osning-Sandstein zurück. Zum Ende der Saale-Kaltzeit gelangte er mit Gletscher-Schmelzwasser z. B. vom Teutoburger Wald in die Sandablagerungen, die an manchen Stellen noch heute bis zu 60 m Mächtigkeit erreichen (Schröder und Rüter 2000). Die Obere Senne am Fuße des Teutoburger Waldes ist gekennzeichnet durch einen tiefen Grundwasserstand und besondere Geländeformen wie Dünen und Ausblasungswannen. Der typische Boden der Binnendünen ist ein Eisen-Humus-Podsol, der in seiner besonderen Ausprägung als Sennepodsol bezeichnet wird (Mertens 1980). Dieser ist nährstoffarm und besitzt ein nur geringes Wasserhaltevermögen. Bei mittleren Jahresniederschlägen von etwa 900 mm (langjähriges Mittel 1957-1997) wird bei sommerlichen Trockenperioden die Ressource Wasser zum limitierenden Faktor (Boormann 1982). Zudem sind die Böden hier typischerweise sehr nährstoffarm und weisen besonders geringe Stickstoffgehalte auf (0,64 – 1,46 mg N * kg⁻¹), während Phosphorgehalte mit Werten von 11 – 23 mg P * kg⁻¹ häufig weit höher liegen (Weigelt 2001).

2.2 Beschreibung der Freilandversuchsanlagen

Die in dieser Arbeit genutzten Freilandversuchsanlagen bestanden aus einem Sandbeet und einem Tonnenexperiment, die in unmittelbarer Nähe zu einander in einem umzäunten Freigelände nahe der Universität Bielefeld ($8^{\circ} 30'$ Ost, $52^{\circ}02'$ Nord) angelegt waren (Abb. 2.1).

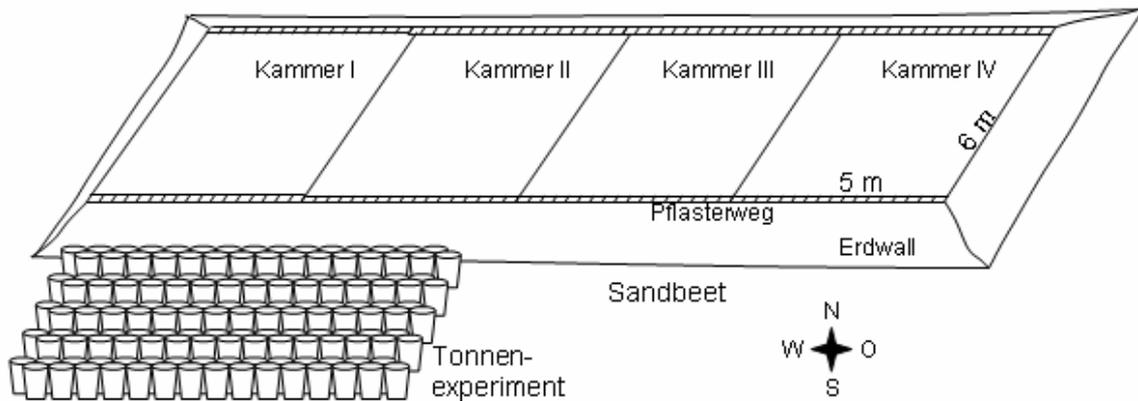


Abb. 2.1 Schemazeichnung der Freilandversuchsanlagen. Zu erkennen sind das Sandbeet mit den vier einzelnen Kammern und dem für die Rollbank angelegten Pflasterweg und das in fünf Zweierreihen arrangiert Tonnenexperiment.

2.2.1 Das Sandbeet

Das Sandbeet ist in seiner Anlage darauf ausgelegt, möglichst naturnahen Verhältnissen früher Sukzessionsstadien auf Binnendünen gemäßiger Breiten zu entsprechen und gleichzeitig den Wurzeln der Pflanzen keiner Art von räumlicher Begrenzung auszusetzen.

Es besteht aus vier Kammern von ca. 5 x 6 m Fläche, die bis zu einer Tiefe von 1,20 m mit gesiebten Wesersand befüllt sind (Abb. 2.1 und 2.2). Alle Kammern sind einzeln ausgekleidet mit 1mm starker PVC-Folie und verfügen über ein effektives Drainagesystem (80 mm- PVC-Röhre mit Kokosfaserummantelung). Bei der Konstruktion im Jahr 1998 wurde das



Abb. 2.2 Fotografie des Sandbeets im Freigelände der Universität Bielefeld (Ost-West-Ansicht) nach der Pflanzung im Frühjahr 2002. Wie im hinteren Teil ersichtlich ist eine Längshälfte des Sandbeets mit einem anderen Experiment bepflanzt.

Gefälle des Geländes ausgeglichen, so dass die Versuchsflächen selbst keine Inklination aufweisen. Die Sandflächen sind von Plattenwegen eingefasst, auf denen eine Rollbank bewegt werden kann. Diese ermöglicht es, anfallende Arbeiten ohne Betreten des Sandes der Versuchsflächen auszuführen. Weitere Details sind bei Weigelt (2001) und bei Weigelt et al. (2005) dargestellt.

2.2.2 Das Tonnenexperiment

In direkter Nähe zum unter 2.2.1 beschriebenen Sandbeet befinden sich 150 mit Sand gefüllte Tonnen (Abb. 2.3). Bei den verwendeten Gefäßen handelt es sich hellgraue PVC-Tonnen mit einem oberen Innendurchmesser von 39 cm und einer Standhöhe von 55 cm. Über einer 10



Abb. 2.3 Fotografie der Anlage des Tonnenexperiments im Freigelände der Universität Bielefeld.

cm starken Kiesdrainageschicht und einer wurzeldichten PVC-Gewebefolie enthalten sie 50 l gesiebten Wesersand als Kultursubstrat.

Die Tonnen sind in fünf Versuchsblöcken in Form von Doppelreihen mit je 30 Tonnen angelegt und durch weiße PVC-Folie vom lehmigen Untergrund separiert. Die Reihen sind in Ost-West-Richtung orientiert und

jeweils durch schmale Wirtschaftswege getrennt. Die nach Süden gelegene äußere Reihe war ihrerseits von einer Reihe leerer Tonnen flankiert, um Unterschiede in der Sonneneinstrahlung zu minimieren.

2.2.3 Klimabedingungen

Die Klimabedingungen im Freigelände sind für den Zeitraum von 2001 bis 2003 durch Abb. 2.4 dargestellt. Zusammenhängend mit der Nähe zum Teutoburger Wald, vor dem Wolken häufig abregnen, kann für die Jahre 2001 und 2002 eine relativ hohe Zahl von Regentagen festgestellt werden. Für das Jahr 2003 waren vergleichsweise wenig Regentage mit gegenüber dem langjährigen Mittel geringen Niederschlagsmengen zu verzeichnen. Vor allem für die Monate April bis August ist von vergleichsweise geringen Niederschlägen bei recht hohen Temperaturen zu sprechen.

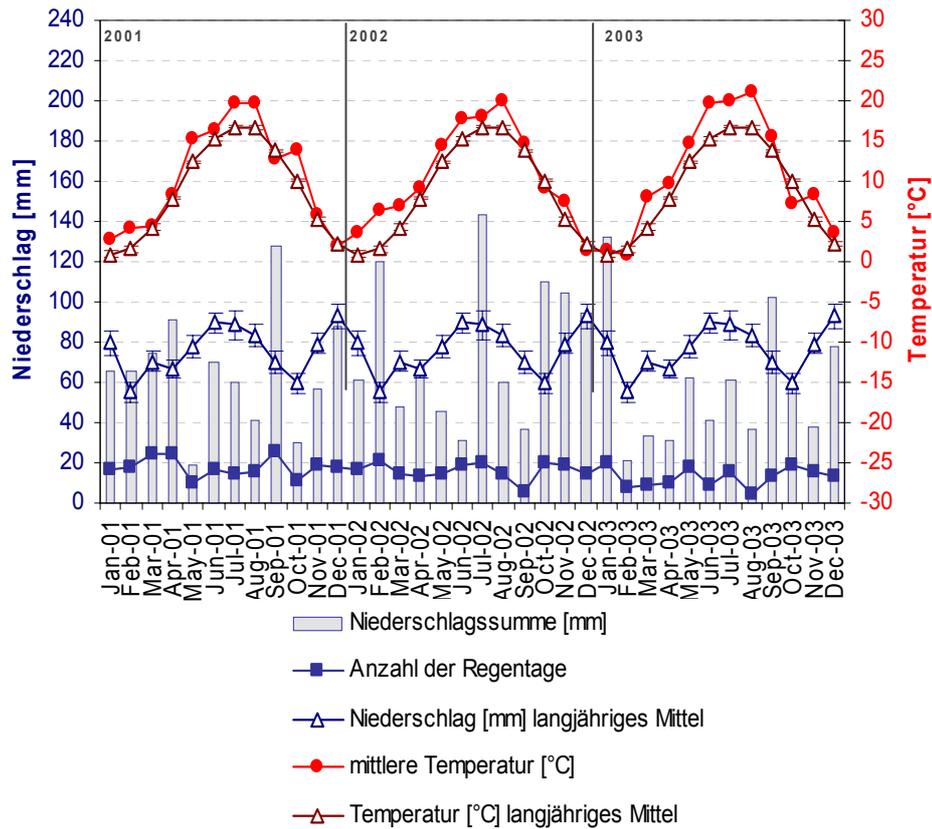


Abb. 2.4 Mittlere monatliche Temperaturen und Niederschläge gemessen durch die Wetterstation auf dem Dach der Universität Bielefeld von 2001-2003 im Vergleich zum langjährigen Mittel (\pm SE) von 1951 - 1997 in Bad Lippspringe.

2.3 Artenbeschreibungen

2.3.1 *Festuca psammophila*

Festuca psammophila (HACK. ex ČELAK.) FRITSCH, der Sandschafschwingel (Poaceae) ist ein mehrjähriges Horstgras (Abb. 2.5 F) mit schwerpunktmäßiger Verbreitung in Osteuropa (Hegi 1965), wo es als bestandbildende Art des Festuco-Koelerietums auftritt (Pless, 1995) und mit den unten genannten Arten vergesellschaftet sein kann. Das 20-60 cm hohe Gras besitzt meist blau bereifte Rollblätter, bildet keine Rhizome und ist unterirdisch durch ein sehr weitgreifendes Wurzelsystem charakterisiert (Walther 2002).

2.3.2 *Corynephorus canescens*

Das Silbergras *Corynephorus canescens* (L.) P.B. (Poaceae), ist ein zweijähriges Horstgras mit borstlich steifen, grünlich überlaufenen Blättern (Abb. 2.5 C). Der Horst erreicht 10 bis 50 cm, zeigt einen phalanxartigen klonalen Wuchs und bildet keine Rhizome. Das sehr feine,

weit verzweigte Wurzelsystem weist es sowohl vertikal (bis 40 cm), als besonders auch horizontal eine starke Ausbreitung auf (Kutschera und Lichtenegger 1992).



Abb. 2.5 Zusammenstellung der in den unterschiedlichen Versuchen verwendeten Arten mit **A:** *Hieracium pilosella* (Rosettenmatte im Vordergrund) am natürlichen Standort, **B:** *Hieracium pilosella* am natürlichen Standort, **C:** *Corynephorus canescens* im Sandbeet, **D:** *Hypochoeris radicata* am natürlichen Standort, **E:** *Conyza canadensis* im Sandbeet, **F:** *Festuca psammophila* im Sandbeet, **G:** *Arabidopsis thaliana* am natürlichen Standort und **H:** *Arabidopsis thaliana* im Topfexperiment.

C. canescens ist ein subatlantisch-submediterranes Florenelement mit Hauptverbreitung in Süd- West- und Mitteleuropa (Oberdorfer 1994). Als Pioniergras findet sich die Art auf humus-, nährstoff- und basenarmen sandigen Böden (Berger-Landefeld und Sukopp 1965) und gibt als dominante Art früher Sukzessionsstadien auf Sand dem Corynephorum seinen Namen (z.B. Frey und Hensen 1996).

2.3.3 *Conyza canadensis*

Conyza canadensis (L.) CRONQ., das Kanadische Berufkraut (Abb. 2.5 E) ist eine ein- bis zweijährige Asteracee, die in Europa seit ca. 1700 eingebürgert ist. Die Pflanzengröße kann wenige cm bis (bei der blühenden Pflanze) 1 m betragen. Es werden dann sehr zahlreiche Blütenköpfchen mit ca. 50 Flugsamen gebildet (Gottschlich et al. 1996). Die aus Nordamerika stammende Art ist heutzutage beinahe weltweit außer in arktischen und tropischen Vegetationsgebieten verbreitet in ruderalen oder gestörten Gesellschaften und auf sandigen Böden (Hegi, 1979).

2.3.4 *Hieracium pilosella*

Hieracium pilosella L. (Asteraceae), das kleine Habichtskraut, ist eine mehrjährige, klonal wachsende Art (Abb. 2.5 A, B). Die Pflanzen bilden flache Grundrosetten, die aus bis zu 15 abstehend behaarten Blättern bestehen. Schon im ersten Jahr bildet *H. pilosella* Blütenstände mit häufig apomiktischen Samen (Tucker et al. 2003) sowie bis zu 30 cm lange Stolone. An deren Enden bilden sich Tochterrosetten, deren Verbindung zur Mutterpflanze mindestens für eine Vegetationsperiode intakt bleibt. Das Wurzelsystem wird bei Bishop und Davy (1994) als fein und flach ausgebreitet und nur 10 – 15 cm tiefreichend beschrieben. Nach Kutschera und Lichtenegger (1992) verfügen ältere Rosetten zudem über stärkere, bis 50 cm tiefreichende Wurzeln. Die Art ist empfindlich gegen Staunässe und findet sich entsprechend auf gut drainierten Böden, die zudem nährstoffarm und mäßig saurer sind (Oberdorfer 1994). Sie ist in ganz Europa und bis nach Nordwestsibirien (Hegi 1954) und zudem als invasive Art in Neuseeland (z.B. Moen und Meurk 2001) verbreitet.

2.3.5 *Hypochoeris radicata*

Hypochoeris radicata L. (Asteraceae), das Gemeine Ferkelkraut (Abb. 2.5 D) ist eine ausdauernde Art, die eine Blattrosette mit starker Pfahlwurzel bildet. Sie verbreitet sich generativ, der bis zu 30 cm hohe Blühspross produziert zahlreiche, relativ große Flugsamen (ca. 4 mm plus Pappus) (Aarsen 1980). Die ursprüngliche Verbreitung umfasst ganz Europa,

heute zählen auch Nordamerika, Neuseeland und Australien zum Areal. Besiedelte Substrate sind v.a. nährstoffarme und trockene Böden, in Sandökosystemen durch Pionierarten gefestigte Böden (Turkington und Aarsen 1983).

2.3.6 *Arabidopsis thaliana*

Arabidopsis thaliana (L.) HEYNH. (Brassicaceae), die Ackerschmalwand (Abb. 2.5 G, H) ist eine annuelle bis bienne Art mit grundständiger Blattrosette und spindelförmig, reich verästelten Wurzel mit Wurzeltiefen bis 40 cm (Kutschera und Lichtenegger 1992). Die einfachen oder ästigen Stängel erreichen Wuchshöhen bis 40 cm. Nach der Blüte im späten Frühjahr kann die ausschließlich generative Art sehr zahlreiche, sehr feine Samen produzieren. Ihr Areal umfasst gemäßigte Breiten in ganz Europa und Asien, sie ist eingebürgert in Nordamerika, Südafrika und Australien. Die Art besiedelt trockene oder leicht trocknende Standorte und findet sich häufig auf nicht zu nährstoffarmen sandigen und sandig-lehmigen Böden, u.a. im Corynephorum (Hegi 1986).

Aufgrund ihres kleinen Genoms, der kurzen Generationszeit und der meist autogamen Bestäubung wird die Art sehr häufig in molekularbiologischen Untersuchungen eingesetzt, zumal das Genom des Genotyps *A. thaliana* (Ökotyp Columbia) vollständig sequenziert ist (The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000).

2.4 Messungen von Bodennitrat- und ammonium

Bei Freilandexperimenten wurden während der Vegetationsperioden monatlich fünf Bohrkerne (15 cm Tiefe, Volumen: 47 cm³) pro Sandbeetkammer (siehe 2.2.1) bzw. beim Tonnenexperiment pro Doppelreihe (siehe 2.2.2) genommen und zu jeweils einer Mischprobe pro Kammer bzw. Doppelreihe vereinigt. CaCl₂-extrahiertes (0,01 M) Nitrat und Ammonium wurden mit Hilfe eines Analysator (FIA-LAB II, MLE Engineering GmbH, Deutschland) erfasst.

15g jeder Probe wurden in einen 100ml-Erlenmeyerkolben mit 30 ml 0,01 molarer CaCl₂-Lösung versetzt und 1h bei 300 U/min geschüttelt. Die Flüssigkeit wurde in 50 ml-Zentrifugengläser dekantiert und 10 min bei 4000 U/min (Laborfuge A, Heraeus-Christ GmbH, Deutschland) zentrifugiert. Der Überstand wurde in Szintillationsgefäßen bei -18°C gelagert bis zur Erfassung der Ammonium- und Nitrat-Gehalte durch continuous flow-Analyse (FIA-LAB II, MLE Engineering GmbH, Deutschland).

2.5 Datenverarbeitungen und statistische Analyse

2.5.1 Konkurrenzindex RNE

In allen vorgestellten Konkurrenzversuchen wurden additive Designs verwendet (siehe Kapitel 3, 4, 5), welches zur Bewertung der Konkurrenzintensität die Berechnung relativer Indices erlaubt (Weigelt 2003). Das hier verwendete Maß ist der Relative Nachbarliche Effekt (RNE; Relative Neighbour Effect). Der RNE ist eine Modifikation des RCI (von Relative Competitive Intensity, Wilson und Keddy, 1986) und ist identisch mit dem RCI im Fall von kompetitiven Interaktionen, weicht aber von diesem ab im Fall der förderlichen Interaktion. Der RNE berechnet sich als

$$\text{RNE} = (\text{P}_{\text{control}} - \text{P}_{\text{mix}})/x, \quad \text{mit } x = \text{P}_{\text{control}}, \text{ wenn } \text{P}_{\text{control}} > \text{P}_{\text{mix}}; x = \text{P}_{\text{mix}}, \text{ wenn } \text{P}_{\text{mix}} > \text{P}_{\text{control}}$$

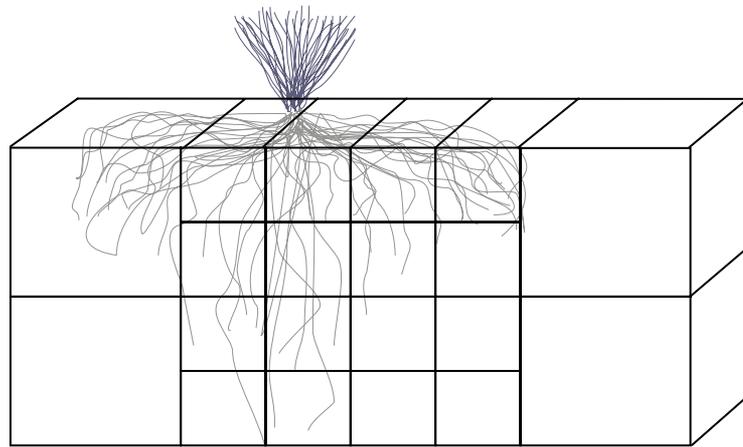
wenn $\text{P}_{\text{control}}$ die Performance der Kontrollpflanze ist, während P_{mix} die Performance der Zielpflanze in der Konkurrenzbehandlung darstellt. Der RNE kann Werte zwischen -1 und +1 einnehmen, d.h. er ist symmetrisch um die Null (Markham und Chanway, 1996). Der Performance-Parameter, der in dieser Studie Verwendung fand, war meist die Gesamtbiomasse, In Kapitel 3, wo aufgrund der fraktionierten Ernte der Parameter der gesamten Wurzelbiomasse nicht verfügbar war, die oberirdische Biomasse. In einem Fall (Kapitel 4) wurde zudem die Nitrataufnahme aus einer ^{15}N -Markierung als Performance Parameter P genutzt. Grundsätzlich lassen sich hiermit zwei Komponenten der Konkurrenzkraft analysieren: Auf Zielarten wirkende RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Toleranz gegenüber Nachbarn herangezogen, wobei hohe Werte eine schwache Leistung aufzeigen. Von Nachbararten hervorgerufene RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Effekt der Nachbarart herangezogen, wobei hohe Werte eine starke Leistung aufzeigten (Goldberg und Fleetwood, 1987).

2.5.2 Statistische Analysen

Statistische Analysen wurden durchgeführt mit STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA). Für Vergleiche zwischen zwei Stichproben erfolgten T-Tests, wenn angezeigt (Kapitel 3) gepaarte T-Tests, für Vergleiche zwischen mehreren Stichproben One-Way Varianzanalysen (ANOVAs mit nachgeschalteten post-hoc LSD-Test). Wenn die Annahmen der Normalverteilung und der Homogenität der Varianzen nicht erfüllt waren (überprüft durch Kolmogorov-Smirnov-Test und Fmax-Test), erfolgten Log- oder Quadratwurzel-Transformationen.

Kapitel 3

Die Rolle räumlicher Wurzelverteilungen für die Konkurrenzskraft von fünf Pflanzenarten auf Binnendünen



Kapitel 3: Die Rolle räumlicher Wurzelverteilungen für die Konkurrenzkraft von fünf Pflanzenarten auf Binnendünen

3.1 Einleitung

Kompetitive Interaktionen gehören zu den bedeutendsten Kräften, die die Häufigkeit und Verteilung von Pflanzenarten beeinflussen. Abhängig von den Ressourcen-Limitationen in den jeweiligen Ökosystemen ist entweder ober- oder unterirdische Konkurrenz vorherrschend (Casper und Jackson, 1997). In frühen Sukzessionsstadien gemäßiger offener Sandökosysteme sind typischerweise edaphische Ressourcen limitierend für das Pflanzenwachstum (Boorman, 1982, Weigelt 2005). Die Mechanismen und Pflanzeigenschaften, die zur unterirdischen Konkurrenzkraft von Pflanzen beitragen, sind bisher nicht vollständig verstanden und Gegenstand intensiver Diskussionen. Beispielsweise ist die Fähigkeit Ressourcenverluste, v.a. von Nährstoffen (Aerts 1999) zu verhindern von hoher Wichtigkeit für die Konkurrenz-Toleranz im Sinne von Goldberg (Goldberg and Fleetwood 1987), während bei den meisten Pflanzeigenschaften, die mit dem Konkurrenz-Effekt in ressourcenarmen Habitaten in Zusammenhang gebracht werden, die Ressourcen-Aufnahme im Vordergrund steht. Die Ausbreitung eines Wurzelsystems (Cahill JR and Casper 2000) und dessen räumlicher Einfluss (Casper et al. 2003) sowie Wurzelarchitektur (Fitter et al. 2002) und Ressourcenaufnahmekapazitäten (Caldwell et al. 1985) gelten aufgrund ihres offenkundigen Einflusses auf die Ressourcenaufnahme als solche Eigenschaften, die die unterirdische Konkurrenzkraft festlegen (aber siehe Cahill JR 2003b). Gleichermaßen anerkannt ist die Bedeutung symbiotischer Prozesse mit Mykorrhiza-Pilzen (Smith and Read 1997), die durch ihren Einfluss auf die oben aufgeführten Pflanzeigenschaften ganze Konkurrenzbeziehungen verschieben können oder, indem sie Wurzelsysteme verbinden, sogar Ressourcen zwischen Pflanzenarten transferieren (Carey et al. 2004). In letzter Zeit ist auch zunehmend die Bedeutung der Plastizität von Wurzelsystemen in den Vordergrund gerückt. Dazu gehören Foraging-Eigenschaften (Bliss et al., 2001, Hutchings et al. 2003), die Bedeutung plastischer Reaktionen der spezifischen Wurzellänge (specific root length = SRL) (Huber-Sannwald et al. 1996) sowie Variationen des Wurzel-Spross-Verhältnisses und die Wurzelproliferation (Robinson et al. 1999). Dies sind nur einige Beispiele, die klar die Reaktionsfähigkeit von Wurzelsystemen auf externe Einflüsse belegen.

Die größensymmetrischen Aufteilungen von Ressourcen entsprechend der relativen Größen von Wurzeln (Weiner 1986) ist das Prinzip, dem die meisten unterirdischen Konkurrenzprozesse unterliegen. Wenngleich einige Befunde, wie beispielsweise die Tatsache, dass hohe

Ressourcenheterogenität zu Größen-Asymmetrien führen kann, Ausnahmen von dieser Regel aufzeigen, bleibt doch die Annahme der Proportionalität weit verbreitet und gut fundiert. Es ist daher nicht überraschend, dass Segregation, also ein gegenseitiges Meiden von Wurzelsystemen häufig gefunden wird (Schenk et al. 1999), da eine betrachtete Pflanze von intensiver Durchwurzelung in unmittelbarer Nähe zum benachbarten Wurzelsystem keinen hohen Ressourcenertrag erwarten kann (Novoplansky und Cohen 1997, Sachs et al. 1993). Gleichwohl legen aktuelle Befunde nahe, dass Vermeidung und Segregation nur eine Seite der möglichen Reaktionen von Wurzeln auf benachbarte Wurzelsysteme darstellen. In Topf-Experimenten mit intraspezifischer Konkurrenz zwischen Sojabohnen konnten Gersani et al. (2001) zeigen, dass die Anwesenheit von nachbarlichen Wurzeln das Wurzelwachstum induzieren und intensivieren kann. Aufgrund von räumlicher Begrenzung in den Töpfen (McConnaughay und Bazzaz 1991) war die Möglichkeit der Vermeidung in diesem Versuch begrenzt und die Autoren argumentierten, dass unter solchen Bedingungen die Möglichkeit Ressourcen vom Nachbarn zu „stehlen“ zusätzliche Wurzelproduktion gefördert habe. Falik et al. (2003) zeigten, dass Erbsen-Wurzeln nicht nur zur Selbst-/Fremderkennung, aufgezeigt durch intensiviertes Wurzelwachstum, befähigt sind, sondern auch eine Richtungskomponente des Wurzelwachstums in Richtung des fremden Nachbarn aufwiesen. Da Segregation die Bezeichnung ist für das wohlbekannte Phänomen, dass Wurzeln in unbesetzten Boden wachsen und dabei die Proliferation in direkter Nachbarschaft anderer Pflanzen vermeiden, wird das gegenteilige Phänomen im Folgenden als Aggregation bezeichnet werden.

Aggregation bezeichnet hier eine Situation, in der eine Pflanze, ausgelöst durch die Anwesenheit eines benachbarten Wurzelsystems, mehr Wurzeln in direkter Nähe dieses Nachbarn bildet, als in einem vom Nachbarn entfernten, sonst aber völlig gleichwertigen Bodenbereich.

In diesem Versuch wird die relative Bedeutung von Aggregation und Segregation unter seminaturalen Bedingungen untersucht. In einem kontrollierten Freilandexperiment wurden intra- und interspezifische Paare sowie einzeln wachsende Kontrollen von fünf Pflanzenarten kultiviert, die auf frühen Sukzessionsstadien gemäßiger europäischer Sandökosysteme vorkommen. Durch fraktionierte Ausgrabung ihrer Wurzelsysteme nach einer Vegetationsperiode sollten die folgenden Fragen bearbeitet werden:

1. Zeigen die Wurzelsysteme Segregations- oder Aggregationsmuster in Anwesenheit konkurrierender Wurzeln?
2. Sind die verschiedenen Reaktionsweisen artspezifisch?
3. Welche unterirdischen Pflanzeigenschaften können als für die Konkurrenzkraft bestimmend identifiziert werden?

3.2 Methoden

3.2.1 Versuchsflächen

Der Versuch wurde während der Vegetationsperiode 2002 in dem unter 2.2.1 beschriebenen Sandbeet durchgeführt. Es war gewährleistet, dass die Pflanzenwurzeln in keiner Weise räumlicher Begrenzung ausgesetzt waren. Monatliche Analysen der Nitrat- und Ammoniumgehalte (siehe 2.4) des Sandes lagen zwischen $1,19 \pm 0,11 \text{ mg NO}_3^- \text{-N} \cdot \text{kg}^{-1}$ (MW \pm SE für $n = 4$) im Juni und $2,18 \pm 0,13 \text{ mg NO}_3^- \text{-N} \cdot \text{kg}^{-1}$ im Juli für Nitrat und zwischen $0,20 \pm 0,002 \text{ mg NH}_4^+ \text{-N} \cdot \text{kg}^{-1}$ (Juni) und $0,50 \pm 0,03 \text{ mg NH}_4^+ \text{-N} \cdot \text{kg}^{-1}$ (September) für Ammonium.

Klimabedingungen während der Vegetationsperiode im Jahr 2002 können aus Abb. 2.4 entnommen werden. Zudem wurde das Bodenwasserpotential aller Kammern kontinuierlich durch Equitensiometer in 15 cm Bodentiefe erfasst (EQ2 Delta-T Devices Ltd, Großbritannien). Das tiefste Wasserpotential des Bodens wurde im Monat Juli erfasst ($-31,9 \text{ kPa}$). Typische Bodenwasserpotentiale fielen allerdings sehr selten unter -25 kPa . Der Mittelwert aller erfassten Daten lag bei $-15,4 \pm 5,8 \text{ kPa}$ (MW \pm SD).

3.2.2 Experimentelles Design und Vorbereitungen der Versuchspflanzen

Für diese Untersuchung wurden fünf Arten verwendet, die in gemäßigten Binnen-Sandlebensräumen heimisch sind und in Kapitel 2 detailliert beschrieben sind: Das Silbergras *Corynephorus canescens* (L.) P.B kommt auf offenen Sanden vor und ist häufig vergesellschaftet mit den mehrjährigen Rosetten bildenden Arten *Hieracium pilosella* L. and *Hypochaeris radicata* L. (beides Asteraceae). Mit fortschreitender Sukzession kann *Festuca psammophila* (HACK. ex ČELAK.) FRITSCH erscheinen, ein mehrjähriges Horstgras mit schwerpunktmäßiger Verbreitung in Osteuropa (Pless 1995). *Conyza canadensis* (L.) CRONQ. ist eine ein- bis zweijährige Asteracee, die in Europa eingebürgert ist seit ca. 1700. Die Art ist heutzutage sehr verbreitet in ruderalen oder gestörten Gesellschaften und auf sandigen Böden (Hegi 1979).

Die Pflanzen wurden aus Samen gezogen (Herkunft: *C. canescens*, *H. pilosella*: Sammlungen von früheren Sandbeetpflanzen, die ihrerseits auf Samensammlungen von ca. 20 Pflanzen der Senne ($08^\circ 40'$ Ost $51^\circ 57'$ Nord) nahe Bielefeld (siehe 2.1) zurückgehen. *F. psammophila*: Botanischer Garten Gießen (Deutschland), *H. radicata*: Botanischer Garten Strassburg (Belgien), *C. canadensis*: Botanischer Garten Jena (Deutschland)), vier Wochen im Gewächshaus, zwei Wochen im Frühbeet und zwei Wochen im Freiland neben dem Sandbeet kultiviert. Am 22. und 23. April wurden die Pflanzen freigewaschen vom Bodensubstrat (mit

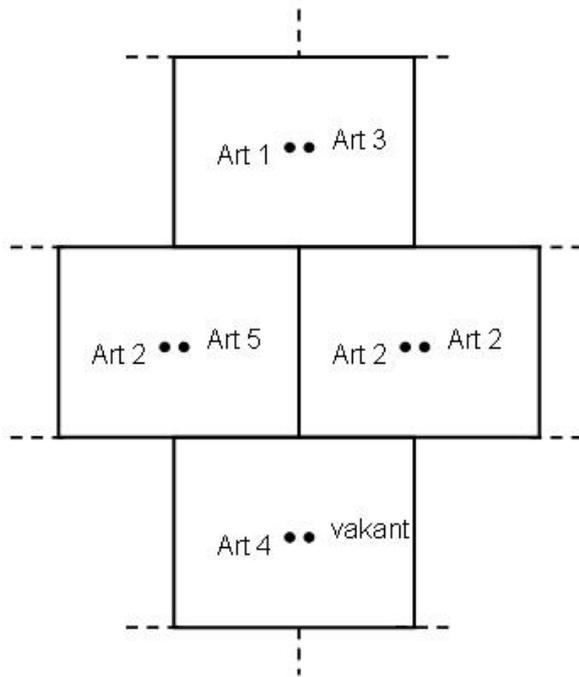


Abb. 3.1 Schematische Darstellung von vier im Sandbeet benachbarten Versuchspartzen zur Illustration des Versuchsdesigns. Eine Partze hatte die Abmessungen 50 * 40 cm und war in der Mitte mit (ein bis) zwei Pflanzen bestückt. Interspezifische Konkurrenzansätze (Partze oben und Partze mitte links) und intraspezifische Konkurrenzansätze (Partze mitte rechts) wurden ebenso gepflanzt wie Kontrollansätze ohne Konkurrenz (Partze unten).

Blumenerde angereicherter Sand) auf homogene Größen ober- und unterirdischer Pflanzenteile gestutzt und in die experimentellen Partzen auf dem Sandbeet gepflanzt.

Eine solche experimentelle Partze (Abb. 3.1) bestand aus einem 50 * 40 cm großen Rechteck in dessen Zentrum entweder ein Pflanzenpaar oder eine einzelne Kontroll-Pflanze gepflanzt wurde (einfaches additives Design). Der Abstand zwischen den Pflanzen innerhalb einer Partze betrug 7,5 cm, und die Position der einzelnen Pflanzen (rechts oder links in der Partze) wurde nach dem Zufallsprinzip festgelegt. Bei Kontrollpflanzen blieb eines der bereits vorbereiteten Pflanzlöcher unbesetzt und wurde mit Sand gefüllt. Kontrollen und alle möglichen intra- und interspezifischen Arten-

kombinationen wurden in jeder der vier Sandbeetkammern in zwei Replikationen gepflanzt mit einer resultierenden Anzahl von anfänglich 160 Partzen für 20 Kombinationen in acht Replikationen. Die Größe der Arten zur Pflanzzeit wurde an Hand des mittleren gesamten Trockengewichts von repräsentativen Pflanzen erfasst, die in gleicher Weise wie die ins Sandbeet gepflanzten Pflanzen behandelt waren ($MW \pm SE$, $n = 20$). Es lag bei $0,043 \pm 0,003$ g für *C. canescens*, $0,027 \pm 0,002$ g für *F. psammophila*, $0,114 \pm 0,005$ g für *C. canadensis*, $0,090 \pm 0,004$ g für *H. pilosella* und $0,111 \pm 0,005$ g für *H. radicata*.

3.2.3 Pflanzenernte

Vom 15. bis 26. Oktober 2002 wurden fünf Replikationen jeder Behandlung geerntet, also aus jeder Sandbeetkammer eine und zusätzlich eine, die nach dem Zufallsprinzip ausgewählt wurde. Die oberirdische Biomasse wurde direkt an der Bodenoberfläche abgeschnitten, bei 80°C im Trockenschrank getrocknet und später gewogen. Unterirdische Pflanzenteile wurden differenziell geerntet nach einer modifizierten Monolith-Methode (Böhm 1979, Caldwell and Richards 1986, Kücke et al. 1995). Dabei wurde das interessierende Bodenvolumen in Schichten aufgeteilt, die wiederum aus größeren lateralen und kleineren zentralen Quadern bestanden (Abb. 3.2).

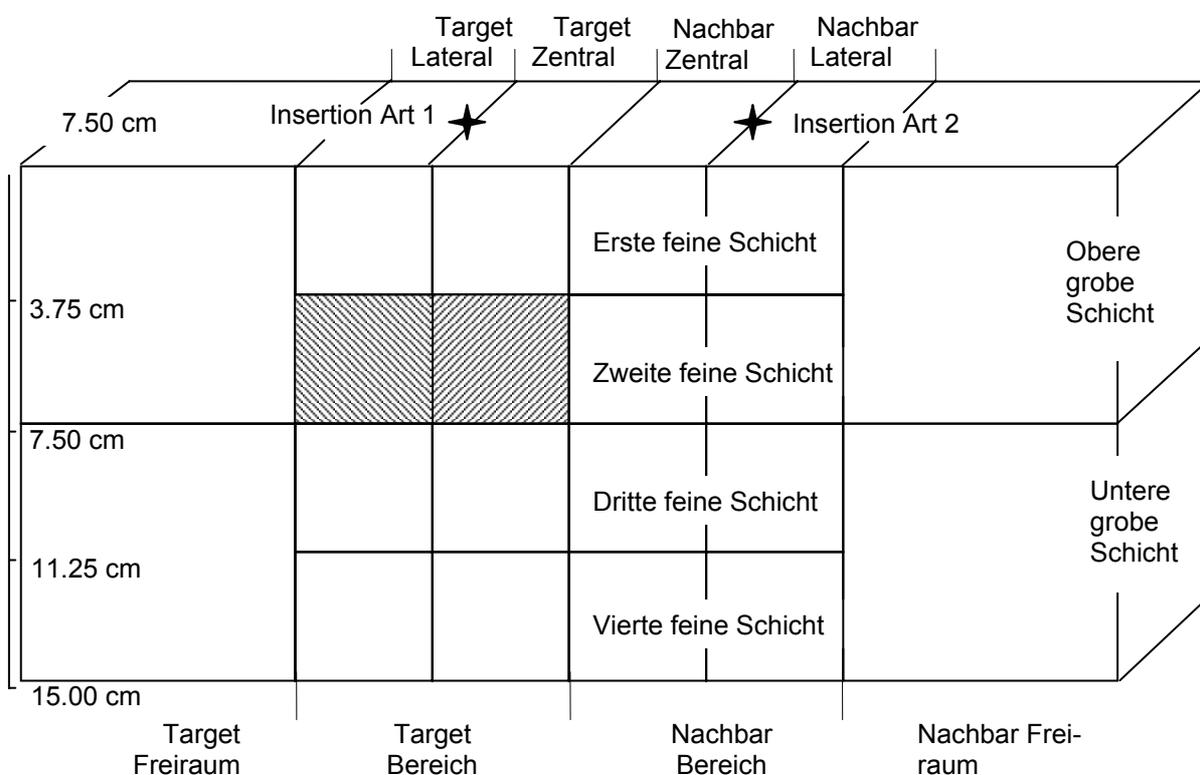


Abb. 3.2 Schematische Übersicht über Einteilung und Benennung der entnommenen Bodenquader. Sternsymbole zeigen die Position des Targets (oder der Kontrolle) und (wenn vorhanden) dessen jeweiliger Nachbarpflanze. Laterale Bereiche sind aufgeteilt in grobe Quader (7,5 * 7,5 * 7,5 cm), der zentrale Bereich ist in feinere Quader (3,75 * 7,5 * 3,75 cm) aufgeteilt. Die beiden schraffierten Quader zeigen exemplarisch ein Paar von lateralen und zentralen Quadern, wie sie typischerweise zum relativen Vergleich genutzt wurden.

Um die Wurzeln nicht in ihrer Position zu verändern, wurde zunächst ein offener Stahlrahmen von 30,0 * 22,5 * 15,0 cm in die Parzelle getrieben. Mit geschärften, einseitig offenen Stahlformen (7,5 * 7,5 * 7,5 cm für größere Quader und 3,75 * 7,50 * 3,75 cm für kleinere Quader) und geschärften Spateln wurden definierte Volumina aus dem Sand geschnitten (Abb. 3.3). Einige dickere Wurzeln, die nicht sauber durch die Stahlformen zu durchtrennen waren, wurden vorsichtig mit Scheren zerschnitten, und die resultierenden Wurzelstücke wurden den

entsprechenden Quadern zugeordnet. Die Wurzeln wurden unmittelbar vom Sand frei gewaschen (1 mm-Stahlsiebe) und in etwas Wasser gelagert bis sie zur Wurzelanalyse gescannt wurden (siehe unten).



Abb. 3.3 Methode der differenziellen Ernte des Wurzelraums einer Versuchsparzelle im Sandbeet. Oberirdische Pflanzenteile sind bereits geerntet, der Stahlrahmen eingesetzt und die ersten Quader der oberen Schicht entnommen. Zu erkennen sind die Stahlformen für größere sowie kleinere Quader sowie die Spatel.

3.2.4 Erfassung von Wurzelparametern

Die einzelnen Wurzelproben wurden weiter aufgesäubert, indem anhaftende Bodenpartikel u.a. mit Pinzetten abgenommen wurden. Es folgte ein sorgfältiges Ausbreiten auf einer flachen Glaswanne (Richner et al. 2000), die auf einem Flachbettscanner mit Durchlichteinheit (Snap Scan 1236, AGFA, Belgien) platziert wurde. Die maximale Wurzelichte beim Scannen überschritt nur in den seltensten Fällen den von Bouma et al. (2000) empfohlenen Wert (0.5 mm Wurzellänge / mm² Scanner-Oberfläche). Das Scannen erfolgte bei 300 dpi im Farbmodus; die Wurzelanalysen erfolgten mit WinRhizo Pro Software (Version 2002c; Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada). Dabei waren die Programmspezifikationen so eingestellt, dass Objekte mit Flächen kleiner als 0,01 cm² ignoriert wurden, die Identifikation von Wurzeln gegen den Hintergrund erfolgte durch Basierung auf Graustufen mit einem Schwellenwert 235, der konsistent klare und fehlerfreie Identifikationen lieferte. Versuche, einzelne Wurzelfragmente durch die Bildanalyse einzelnen Arten zuzuordnen stellten sich als undurchführbar heraus.

3.2.5 Datenverarbeitung und Analyse

Angesichts des für den Versuchsansatz verwendeten additiven Designs (s.o.) wurde als quantitatives Maß für die Intensität der Konkurrenz der Relative Nachbarliche Effekt (RNE; Relative Neighbour Effect) gewählt. Der RNE ist eine Modifikation des RCI (von Relative Competitive Intensity, Wilson und Keddy 1986) und ist identisch mit dem RCI im Fall von kompetitiven Interaktionen, weicht aber von diesem ab im Fall der förderlichen Interaktion. Der RNE berechnet sich als

$$\text{RNE} = (P_{\text{control}} - P_{\text{mix}})/x, \quad \text{mit } x = P_{\text{control}}, \text{ wenn } P_{\text{control}} > P_{\text{mix}}; x = P_{\text{mix}}, \text{ wenn } P_{\text{mix}} > P_{\text{control}}$$

wenn P_{control} die Performance der Kontrollpflanze ist, während P_{mix} die Performance der Zielpflanze in der Konkurrenzbehandlung darstellt.

Der RNE kann Werte zwischen -1 und +1 einnehmen, d.h. er ist symmetrisch um die Null (Markham und Chanway 1996). Der Performance-Parameter, der in dieser Studie Verwendung fand, war die oberirdische Biomasse, da aufgrund der fraktionierten Ernte der Parameter der gesamten Wurzelbiomasse nicht verfügbar war. Von Konkurrenzansätzen mit interspezifischer Konkurrenz wurde die oberirdische Biomasse beider Pflanzen zur Berechnung des jeweiligen RNEs genutzt. Bei intraspezifischen Ansätzen wurden Abhängigkeiten von Proben vermieden, indem nur eine der beiden Pflanzen durch Zufallsprinzip für die nachfolgenden Analysen ausgewählt wurde (nach Law und Watkinson 1987). Die Verwendung eines Konkurrenzindex erlaubt grundsätzlich die Analyse von zwei Komponenten der Konkurrenzkraft: Auf Zielarten wirkende RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Toleranz gegenüber Nachbarn herangezogen, wobei hohe Werte eine schwache Leistung aufzeigen. Von Nachbararten hervorgerufene RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Effekt der Nachbarart herangezogen, wobei hohe Werte eine starke Leistung aufzeigten (Goldberg und Fleetwood 1987).

Da die Wurzeln nicht nach Arten getrennt werden konnten, werden hier immer zwei verflochtene Wurzelsysteme als Ganzes betrachtet und verglichen mit einer berechneten Kontrolle, die auf Addition der einzeln wachsenden Kontrollen ($n = 5$) der zwei konstituierenden Arten beruht (s.u.). Diese theoretische Kontrolle entspricht dann der Referenz nach der Nullhypothese H_0 : Benachbarte Pflanzen beeinflussen sich nicht in der Verteilung ihrer Wurzeln.

Zu diesem Zweck wurden die Wurzelflächendaten der zwei jeweiligen Kontrollen ($n = 5$), die ohne Nachbar wuchsen, verwendet und, bildlich ausgedrückt, übereinander gelegt (Abb. 3.4).

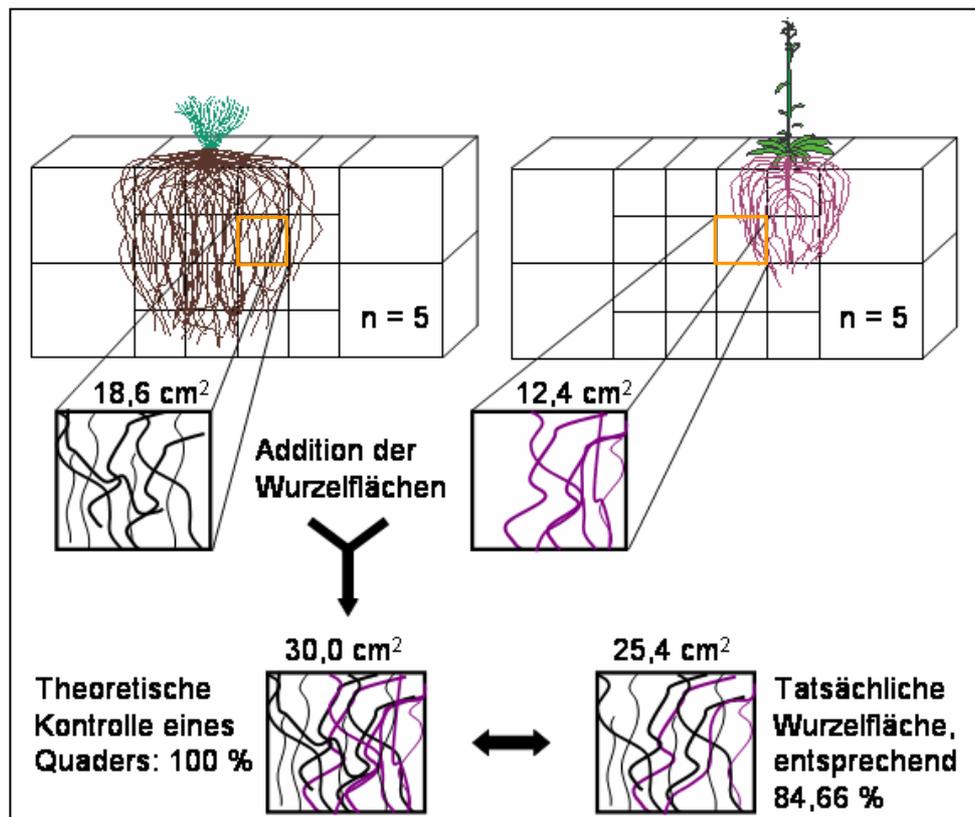


Abb. 3.4 Schemadarstellung zur Illustration der Berechnung und Verwendung der Theoretischen Kontrolle. Die Wurzelverteilungen der tatsächlichen Kontrollen, hier von *Festuca psammophila* (linke Seite) und *Conyza canadensis* (rechte Seite) dienen als Datengrundlage. Wurzelflächen sich entsprechender Quader werden aufaddiert zur Theoretischen Kontrolle für die Wurzelflächen im fraglichen Quader. Hiermit erfolgt die Verrechnung mit der tatsächlich bei dieser Artkombination in diesem Quader gemessenen Fläche.

Für jeden hypothetischen Quader wurden die Wurzelflächen, die sich in den jeweiligen Quadern der Kontrollen der zwei betrachteten Arten fanden, addiert. D.h. es wurde eine Situation erstellt, wie sie in Abb. 3.4 herausgestellt ist, in der jeder Quader die summierten Wurzelflächen der entsprechenden Quader der beiden verwendeten Kontrollen enthält. Für jeden einzelnen Quader wurde berechnet

$$WFI(\text{Art1};2)_0 = 1/n * \sum_{i=1}^n WFI(\text{Art1})_i + 1/n * \sum_{i=1}^n WFI(\text{Art2})_i \quad (2)$$

mit $WFI(\text{Art1};2)_0$: Der Nullhypothese H_0 entsprechend berechnete theoretische Kontrolle für die Wurzelfläche in einem bestimmten Quader für eine bestimmte Artkombination.

Für die Untersuchung des Einflusses eines Nachbarn auf die horizontale Wurzelverteilung einer Pflanze wurden die Quader im Target-Bereich (siehe Abb. 3.3) verwendet. Für jede feinskalierte Schicht wurden der Target-Zentral-Quader und der Target-Lateral-Quader ver-

glichen (siehe schraffierte Quader in Abb. 3.3), die jeweils einen, in Bezug auf die Nachbarpflanze, proximalen bzw. distalen Bodenbereich repräsentieren. Dieser Test beinhaltete für jede Schicht einen relativen Vergleich zwischen den beiden Quadern. Dabei entsprachen die verglichenen Werte Prozentwerten der tatsächlich gebildeten Wurzelflächen in Relation zum Erwartungswert für H_0 :

$$\text{Prozentsatz}_{\text{WFI}} [\%] = \text{WFI}(\text{Art1};2) / \text{WFI}(\text{Art1};2)_0 * 100 \quad (3)$$

mit $\text{Prozentsatz}_{\text{WFI}}$: In Relation zur theoretischen Kontrolle erreichter Prozentwert; $\text{WFI}(\text{Art1};2)$: Tatsächliche in einem bestimmten Quader von der betrachteten Artkombination gebildete Wurzelfläche; $\text{WFI}(\text{Art1};2)_0$: Theoretische Kontrolle für die Wurzelfläche in einem bestimmten Quader für eine bestimmte Artkombination.

Aufgrund der Konkurrenz sollten diese Werte typischerweise unter 100 % liegen, jedoch sollten die durchgeführten relativen Vergleiche robust gegen solche Größeneinflüsse sein: Höhere Werte im Target-Lateral-Quader (z.B. 80 %) als im Target-Zentral-Quader (z.B. 60 %) sind zu deuten als segregative Wurzel-Platzierung. Umgekehrt zeigen höhere Werte im Target-Zentral-Quader gegenüber dem Target-Lateral-Quader Aggregation an: Beide Werte sind reduziert in Relation zur theoretischen Kontrolle, aber die Reduktion ist schwächer im Target-Zentral-Quader.

Um auf Änderungen in der vertikalen Wurzelplatzierung zu untersuchen, wurden Prozentwerte der vier feinskalierten Schichten verglichen. Diese Analyse wurde auf die Target-Zentral-Quader beschränkt, wo das Ineinanderwachsen der beiden Wurzelsysteme mutmaßlich am intensivsten war.

Die statistische Analysen dieses Experimentes wurden mit STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA) durchgeführt. Für Vergleiche zwischen Zentral- und Lateral-Quadern wurden gepaarte T-Tests durchgeführt, für andere Vergleiche one-way ANOVAs mit nachgeschalteten post-hoc LSD-Tests. Wenn die Annahmen der Normalverteilung und der Homogenität der Varianzen nicht erfüllt waren, erfolgten Log- oder Quadratwurzel-Transformationen.

3.3 Ergebnisse

Um kompetitive Interaktionen und Wurzelverteilungen sowie veränderte Wurzelplatzierungen in Verbindung zu bringen erfolgte die Evaluierung von Konkurrenzintensitäten und der Wurzelverteilungen in An- oder Abwesenheit von Nachbarn.

Die Konkurrenzkraft einer Art wurde charakterisiert durch ihre Fähigkeit andere Pflanzen zu beeinträchtigen (Konkurrenz-Effekt) und durch ihre Fähigkeit den Einfluss von Nachbarn zu tolerieren (Konkurrenz-Toleranz, Goldberg und Fleetwood 1987). Abb. 3.5 zeigt beide Komponenten für die fünf untersuchten Arten.

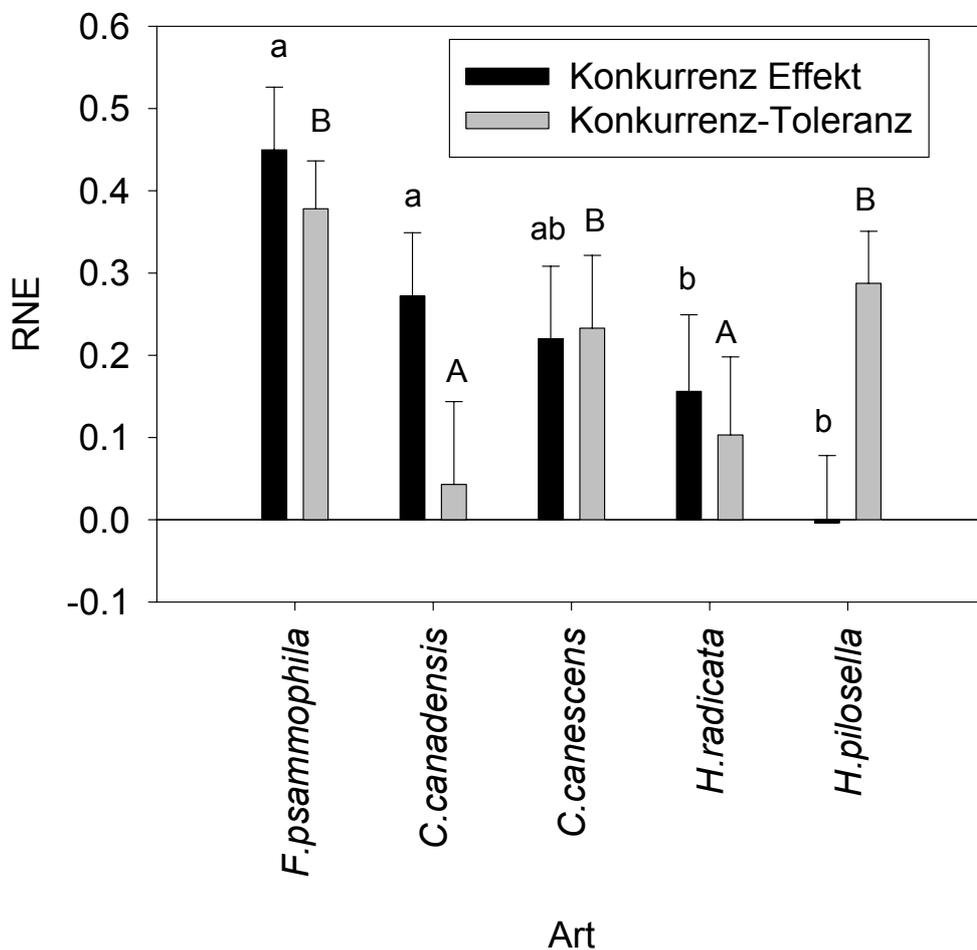


Abb. 3.5 Übersicht zu den allgemeinen kompetitiven Fähigkeiten der untersuchten Art, erfasst als nach oberirdischer Biomasse berechneter Relative Neighbour Effect RNE (MW + SE für $n = 25$). Werte mit gleichen Buchstaben sind nicht signifikant verschieden im ANOVA-Vergleich mit nachgeschaltetem Fischer LSD-Test ($p < 0,05$): a, b für Artvergleiche bezüglich des Konkurrenz-Effekts; A, B für Artvergleiche bezüglich der Konkurrenz-Toleranz.

Erstellt man für die fünf untersuchten Arten eine Rangfolge entsprechend ihrer generellen Effekt-Konkurrenzskraft, so lässt sich *F. psammophila* als stärkster Effekt-Konkurrent charakterisieren, *C. canadensis* und *C. canescens* hatten intermediäre Effekte auf die unterschiedlichen Nachbarn, während *H. radicata* und besonders *H. pilosella* nur geringe oder gar keine Netto-Effekte bewirken konnten. Viele Unterschiede waren nicht signifikant, was größtenteils in hohen Standardfehler begründet ist, die darauf zurückgehen, dass für eine Art die Werte aus allen Konkurrenzansätzen, also mit fünf verschiedenen Nachbararten, gepoolt wurden. Gleichwohl gibt diese generalisierte Auswertung einen klaren Überblick über Konkurrenzfähigkeiten, besonders über die Konkurrenz-Toleranz. Wie im Methodenteil ausgeführt und im Gegensatz zu den RNE-Werten des Konkurrenz-Effekts, repräsentieren hohe RNE-Werte im Falle der Konkurrenz-Toleranz eine schwache Konkurrenz-Leistung. *F. psammophila* kann also als starker Effekt- aber schwacher Toleranz-Konkurrent dargestellt werden. Das andere Gras in diesem Versuch, *C. canescens* zeigte ähnliche Tendenzen, allerdings auf einem niedrigeren RNE-Niveau. *C. canadensis* ist hier ein recht starker Effekt- und Response-Konkurrent und die Werte für *H. radicata* lagen in dem gleichen Bereich. *H. pilosella* zeigte eine schwache Leistung im Konkurrenz-Effekt wie auch in der –Toleranz.

3.3.1 Vergleichende Morphologie von Wurzelsystemen der Kontrollen (ohne Nachbarn)

Wurzelverteilungsmuster

Abb. 3.6 gibt detaillierte Informationen über die vertikale und horizontale Wurzelverteilung der fünf untersuchten Arten, wie sie benötigt wird für die Analyse des Einflusses von Konkurrenz auf die Wurzelplatzierung. Bei der vertikalen Verteilung zeigte *F. psammophila* hohe Wurzelflächen in der oberen Schicht und eine schnelle Abnahme mit der Bodentiefe (gesamte Schicht 4 = 9,0 % der gesamten Schicht 1). *C. canadensis* zeigt eine sanfte Abnahme (Schicht 4 = 25,9 % von Schicht 1). *C. canescens* hat eine ähnliche Wurzelverteilung wie *F. psammophila*, allerdings mit einer sogar noch deutlicheren Abnahme der Wurzeldichte mit der Bodentiefe (Schicht 4 = 3,6 % von Schicht 1).

H. radicata und *H. pilosella* besitzen kleine allorhize Wurzelsysteme (Kutschera und Lichtenegger 1992) mit maximalen Wurzeldichten in der zweiten Schicht. In Verbindung mit Abb. 3.6 wird ersichtlich, dass die Arten mit den höchsten Wurzeldichten in der oberen Schicht (*F. psammophila*, *C. canadensis*, *C. canescens*) gleichzeitig die Arten mit dem stärksten allgemeinen Konkurrenz-Effekt sind.

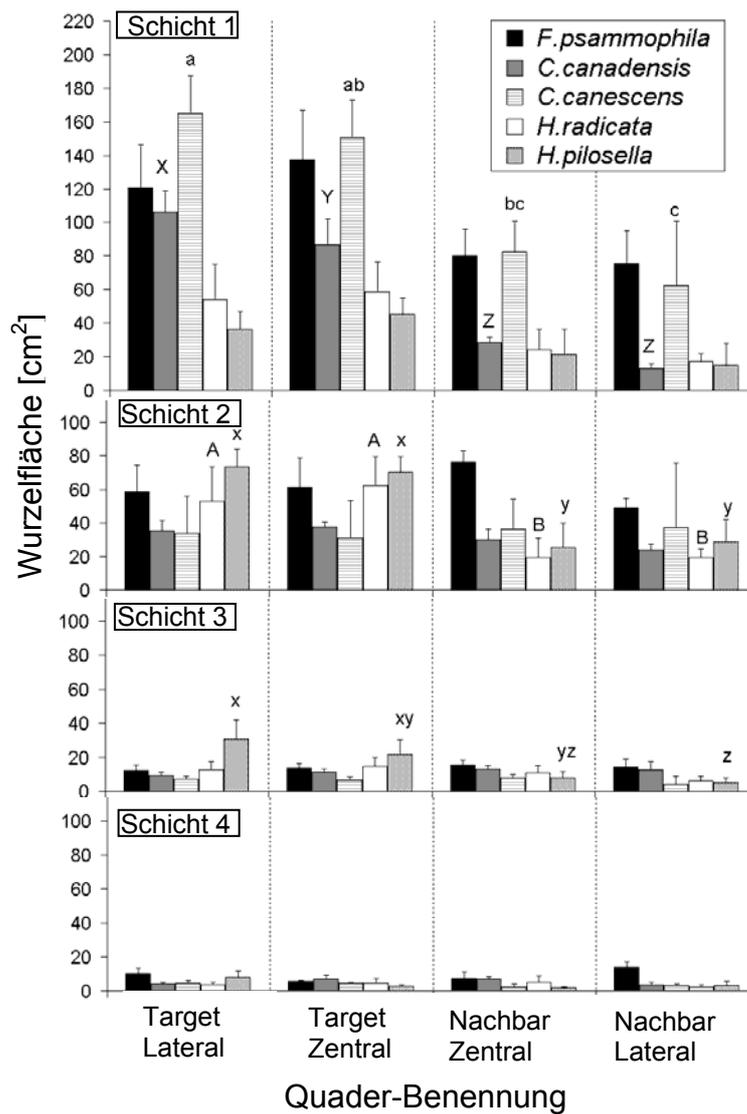


Abb. 3.6 Feinskalierte Verteilung der Wurzeloberflächen bei den Kontrollbehandlungen (MW + SE für $n = 5$). Zum Zweck der besseren Vergleichbarkeit erfolgt eine Anordnung der Werte so als seien alle Kontrollpflanzen immer auf der linken Seite (Target Bereich) inseriert gewesen. ANOVA-Vergleiche mit Fischer LSD-Test beziehen sich jeweils auf eine Art innerhalb einer Schicht. Unterschiedliche Buchstaben zeigen statistisch signifikante Unterschiede mit a, b, c für *C. canescens*, X, Y, Z für *C. canadensis*, x, y, z für *H. pilosella* und A, B für *H. radicata*. Posten ohne Buchstaben hatten innerhalb von Schichten keine Signifikanzen.

In der horizontalen Wurzelverteilung ist für *F. psammophila* in der obersten Schicht eine starke Ausdehnung zu verzeichnen, da die Wurzeln vergleichsweise hohe Flächen in Nachbarbereichen (Nachbar-Zentral und Nachbar-Lateral, siehe Abb. 3.2) erreichen. Dies zeigt eine hohe potentielle Interaktion mit benachbarten Wurzeln an. In tieferen Schichten ging die Entfer-

nung vom Horst nicht mit reduzierter Wurzelfläche einher. *C. canadensis* entwickelte in der obersten Schicht nahe beim Spross recht hohe Wurzelichten (ca. 100 cm² pro Quader im Target-Bereich), allerdings mit signifikant weniger Wurzeln, die in den Nachbarbereich hineinwuchsen. In tieferen Schichten war die Wurzelverteilung allerdings relativ gleichmäßig über verschiedene Bereiche. *C. canescens* entwickelte besonders viele Wurzeln in der obersten Schicht mit signifikanter Abnahme in Richtung des Nachbarbereichs. Darüber hinaus zeigte *C. canescens* ein ähnliches Muster wie *F. psammophila*, dabei ist allerdings bemerkenswert, dass aufgrund der starken vertikalen Abnahme die Wurzelichten von der zweiten Schicht an in die Tiefe geringer ausfallen als bei *F. psammophila*. Die horizontalen Muster von *H. radicata* und *H. pilosella* ähneln sich untereinander. Mit steigender Distanz vom Spross vermindert sich in der ersten Schicht die Wurzelichte nur in geringem Ausmaß. In der zweiten und, im Falle von *H. pilosella*, auch in der dritten Schicht allerdings ist die Abnahme mit der Entfernung signifikant.

3.3.2 Vergleichende Morphologie von konkurrierenden Wurzelsystemen

Wurzelfläche innerhalb des Target-Bereichs

Abb. 3.7 stellt eine Übersicht dar über die gepoolten Daten zur Wurzelverteilung aus allen Konkurrenzansätzen zusammen. Wie zu erwarten zeigte die Wurzelfläche sowohl im zentralen wie auch im lateralen Target-Bereich eine klare Verringerung mit der Bodentiefe. In den beiden oberen Bodenschichten war desgleichen ein klarer horizontaler Abfall vom zentralen zum lateralen Bereich zu erkennen, der sich in den tieferen Schichten nicht mehr zeigte. Weitere Analysen bezüglich horizontaler Reaktionen sind aus diesem Grunde beschränkt auf die beiden oberen Bodenschichten.

Um herauszufinden, ob es Tendenzen zur horizontalen Segregation oder Aggregation in Reaktion auf nachbarliche Wurzelsysteme gab, wurden relative Änderungen zwischen dem Target-Lateral-Bereich und dem Target-Zentral-Bereich (bezogen auf die theoretische Kontrolle) verglichen. Dabei wurde nach intra- und interspezifischen Kombinationen differenziert. Tabelle 3.1 zeigt auf, dass die Wurzelsysteme in intraspezifischer Konkurrenz eine leichte Tendenz zur Segregation aufweisen, was sich in einer stärkeren Reduktion im Target-Zentral-Bereich gegenüber dem Target-Lateral-Bereich zeigt. Diese Tendenz war in der zweiten, tieferen Bodenschicht etwas ausgeprägter.

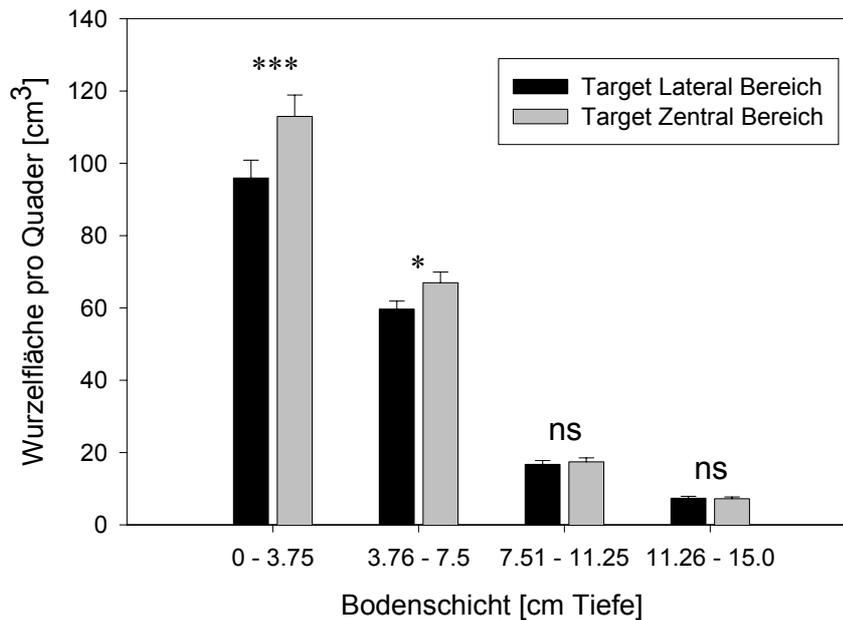


Abb. 3.7 Allgemeiner Vergleich der gesamten Wurzelfläche pro Quader zwischen Target-Lateral-Bereich und Target-Zentral-Bereich (MW + SE, n = 122). Sternsymbole bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede in gepaarten T-Tests zwischen lateralen und zentralen Quadern mit *: $p < 0,05$, ***: $p < 0,001$.

Tab. 3.1 Vergleich der Target-Lateral- und Target-Zentral-Quader zur Detektion möglicher Änderungen in der horizontalen Wurzelverteilung der Targets in Reaktion auf ein nachbarliches Wurzelsystem bei intraspezifischer Konkurrenz. Dargestellte Werte sind Prozentwerte (MW \pm SE) der im Vergleich zur entsprechenden theoretischen Kontrolle produzierten Wurzelflächen.

Targetart	Schicht	Feinskalierte Quader [%]		n	Statistik p (gepaarter T-Test)
		Target Lateral	Target Zentral		
alle Arten	1	68,23 \pm 7,49	66,55 \pm 7,01	22	0,7735
alle Arten	2	75,56 \pm 7,75	67,03 \pm 7,37	24	0,2506

Aus Tabelle 3.2 wird dagegen ersichtlich, dass in interspezifischer Konkurrenz alle Targets zusammen eine leichte allgemeine Tendenz zur horizontalen Aggregation aufweisen, die sich in einer stärkeren Reduktion im Target-Lateral-Bereich gegenüber dem Target-Zentral-Bereich zeigt.

Tab. 3.2 Vergleich der Target-Lateral- und Target-Zentral-Quader zur Detektion möglicher Änderungen in der horizontalen Wurzelverteilung der Targets in Reaktion auf ein nachbarliches Wurzelsystem bei interspezifischer Konkurrenz. Dargestellte Werte sind Prozentwerte (MW \pm SE) der im Vergleich zur entsprechenden theoretischen Kontrolle produzierten Wurzelflächen.

Targetart	Schicht	Feinskalierte Quader [%]		n	Statistik p (gepaarter T-Test)
		Target Lateral	Target Zentral		
alle	1	79,45 \pm 4,35	82,94 \pm 4,29	100	0,3767
<i>F. psammophila</i>	1	61,93 \pm 7,21	64,82 \pm 5,51	20	0,6947
<i>C. canadensis</i>	1	88,38 \pm 12,35	103,21 \pm 13,63	20	0,0919
<i>C. canescens</i>	1	82,91 \pm 8,56	90,15 \pm 10,00	20	0,3961
<i>H. radicata</i>	1	97,13 \pm 10,64	76,02 \pm 7,88	20	0,0520
<i>H. pilosella</i>	1	66,88 \pm 7,52	80,52 \pm 7,59	20	0,1036
Gepoolte Daten					
von <i>C. canadensis</i> , <i>C. canescens</i> und <i>H. pilosella</i>	1	75,03 \pm 4,65	84,67 \pm 4,99	80	0,0170
alle	2	74,02 \pm 2,97	77,55 \pm 3,79	100	0,4040
<i>F. psammophila</i>	2	81,15 \pm 8,62	70,08 \pm 6,90	20	0,1692
<i>C. canadensis</i>	2	86,64 \pm 6,31	91,63 \pm 7,90	20	0,5676
<i>C. canescens</i>	2	68,90 \pm 4,84	79,07 \pm 13,57	20	0,4541
<i>H. radicata</i>	2	80,94 \pm 6,01	78,70 \pm 5,95	20	0,8188
<i>H. pilosella</i>	2	52,50 \pm 4,16	68,30 \pm 5,05	20	0,0133
Gepoolte Daten					
von <i>C. canadensis</i> , <i>C. canescens</i> und <i>H. pilosella</i>	2	69,34 \pm 3,45	79,66 \pm 5,54	60	0,0683

Dieser allgemeine Trend war beständig für beide Schichten, allerdings ohne deutliches Signifikanzniveau. Bei einer Differenzierung der interspezifischen Kombinationen nach Target-Arten zeigten *C. canadensis*, *C. canescens* und *H. pilosella* beständig Aggregation in beiden untersuchten Schichten mit signifikant oder marginal signifikant reduzierten Werten (geringere Werte im Target-Lateral-Bereich gegenüber dem Target-Zentral-Bereich) bei *H. pilosella* in Schicht 2 und bei *C. canadensis* in Schicht 1. *F. psammophila* zeigte keine beständige Reaktion über die beiden gezeigten Schichten, während *H. radicata* recht deutlich und teils marginal signifikant Segregation zeigte. Ein Poolen der Daten aller aggregierenden Arten (*C. canadensis*, *C. canescens* und *H. pilosella*) führte zu signifikanter bzw. marginal signifikanter Detektion von Aggregation in beiden Schichten.

Die Tatsache, dass *H. radicata* beständig Wurzelsegregation zeigte, kann genutzt werden, um zu untersuchen, ob hohe Prozentwerte im Target-Zentral-Bereich vornehmlich auf Durchwurzelung durch die Targetpflanze zurückgehen oder ob sie das Resultat der Aktivitäten beider Konkurrenten darstellen (Abb. 3.8).

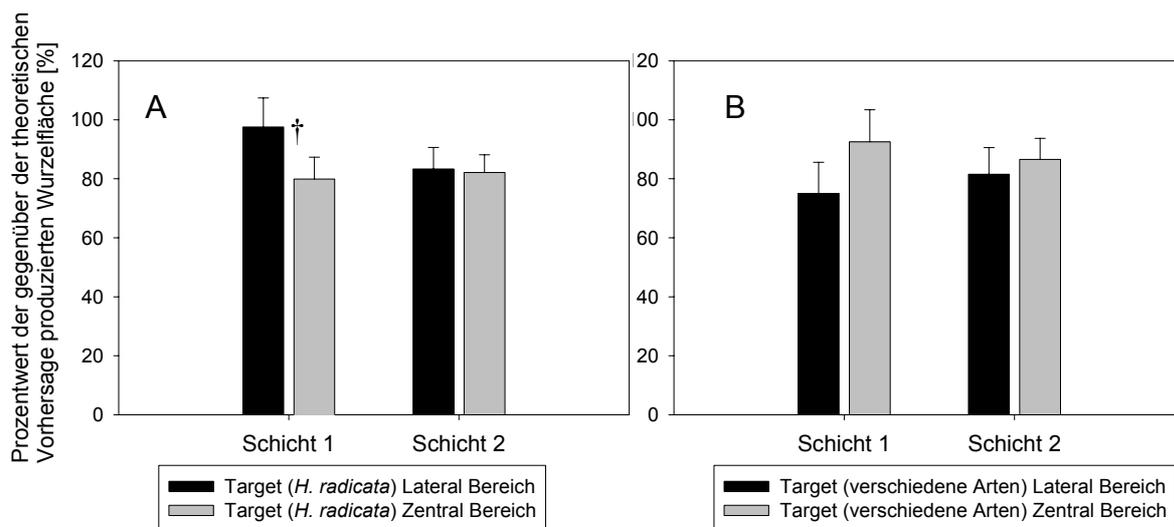


Abb. 3.8 Differenzielle horizontale Wurzelverteilung im Target-Bereich wenn *H. radicata* in interspezifischen Behandlungen A. als Target fungiert oder B. als Nachbar fungiert. Daten aller untersuchten Arten wurden gepoolt und dargestellt in Prozent der relativ zur entsprechenden theoretischen Kontrolle produzierten Wurzelfläche (MW + SE für $n = 23$ für Schicht 1 und $n = 24$ für Schicht 2). Kreuze zeigen marginal signifikante Unterschiede in gepaarten T-Tests mit †: $p < 0,1$.

Ist *H. radicata* die Target-Art (Abb. 3.8 A), so zeigt der Target-Bereich Segregation an. Ist *H. radicata* die Nachbarart (Abb. 3.8 B), so zeigt der Target-Bereich Aggregation auf. Somit kann man, da *H. radicata* generell segregiert, den Anstieg der Wurzelfläche im Target-Bereich den Target-Arten zuschreiben, während die Randart hieran nicht beteiligt ist.

3.3.3 Vertikale Segregation und Aggregation

Zusätzlich zur horizontalen Dimension wurden, wiederum unter Differenzierung nach intra- bzw. interspezifischer Konkurrenz, mögliche Veränderungen der Wurzelplatzierung in der vertikalen Dimension untersucht. Zu diesem Zweck wurde die Analyse auf den Target-Zentral-Bereich begrenzt, in dem aufgrund der Nähe zu beiden Pflanzen die Überlappung von Wurzelsystemen und deren Interaktionen am größten sein sollten. Da Wurzeldichten u.a. der Nachbarpflanzen in oberen Schichten besonders hoch sind (siehe Abb. 3.6) wären höhere Werte in tiefen gegenüber oberflächennahen Schichten als vertikale Segregation, der umgekehrte Fall als Aggregation zu werten. Weder Segregations- noch Aggregations-Tendenzen konnten identifiziert werden, weder für intra- noch für interspezifische Kombinationen (ohne Abbildungen). Allein die Target-Art *C. canadensis* zeigte in interspezifischer Konkurrenz klar eine Reaktion der Aggregation in den oberflächennahen Bodenschichten (Abb.3.9).

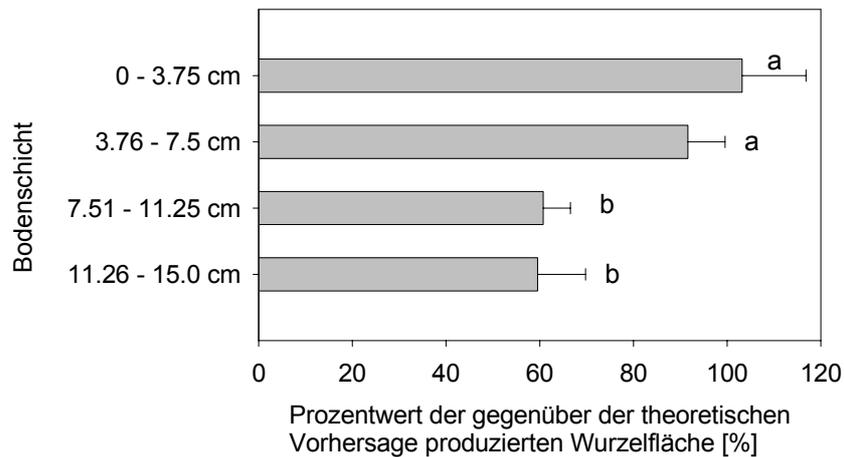


Abb. 3.9 Nm Vertikale Reaktion der Target-Art *C. canadensis* auf die Anwesenheit eines benachbarten Wurzelsystems, dargestellt als Prozentwert der im Vergleich zur entsprechenden theoretischen Kontrolle produzierten Wurzelfläche innerhalb des Target-Zentral-Bereichs (MW + SE für $n = 24$). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit nachgeschaltetem Fischer LSD-Test mit $p < 0,05$.

3.4 Diskussion

Die Untersuchung von Wurzelkonkurrenz beinhaltet nicht nur arbeitsintensive Methoden sondern produziert aufgrund verschiedener unkontrollierbarer Einflüsse recht variable Daten. Wie verschiedene Autoren herausstellen (z.B. Agrawal 2003, Schenk 2004, Zobel 2003) sind gerade unter Freilandverhältnissen Untersuchungen zu unterirdischen Prozessen vonnöten, so dass Studien, die wie die vorliegende nicht immer signifikante Effekte aber dennoch klare Tendenzen zeigen, ein wichtiger Weg sein können, um neue Erkenntnisse zu erzielen.

3.4.1 Segregation oder Aggregation?

Die Analyse der Veränderlichkeit der Wurzelverteilungen in Reaktion auf ein benachbartes Wurzelsystem brachte ein differenziertes Bild hervor. Intra- und interspezifische Konkurrenz führten zu den gegensätzlichen Reaktionen der Segregation bzw. der Aggregation der Wurzelsysteme. Wurzelsegregation von Wurzelsystemen gleicher Arten, wie sie auch hier gefunden wurde (Tab. 3.1), ist ein lange bekanntes und gut dokumentiertes Phänomen. Nach gängiger Erkenntnis vermeiden sich Wurzeln gegenseitig (Krannitz und Caldwell 1995) und betreiben foraging nach ressourcenreichen Bodenbereichen, um sich dort zu proliferieren (Hutchings und de Kroon 1994). Hierbei wird die Meidung anderer Wurzeln v.a. zwei Prozessen zugeschrieben, der Meidung von durch andere Wurzeln entstandenen Abreicherungs-zonen (Bunce et al. 1977, Novoplansky und Cohen 1997, Schenk et al. 1999) und der Meidung von hemmenden oder toxischen Exsudaten anderer Wurzeln wie Prunasin oder Phlorizin (Webb et al. 1967, Gur und Cohen 1989, Inderjit und Weston 2003). Der biologische Sinn der Segregation besteht sicherlich in der effektiveren Investition in ressourcenreichere Bodenbereiche und, v.a. im Falle von Exsudat-vermittelter Segregation, im Fernhalten von Konkurrenten.

Auch für eine Reihe von interspezifischen Artkombinationen wurde Wurzelsegregation beschrieben (z.B. Jameson 1970, Callaway et al. 1991). Angesichts der im Sandbeet uneingeschränkt möglichen freien Wurzelentwicklung wäre demnach auch für interspezifische Artkombinationen segregative Wurzelplatzierung als Reaktion auf die Anwesenheit nachbarlicher Wurzelsysteme erwartet worden. Im Gegensatz hierzu fand sich eine allgemeine Tendenz der aggregativen Wurzelplatzierung in Richtung benachbarter Wurzelsysteme (Tab. 3.2). Weder proximate noch ultimate Faktoren dieses nicht-kognitiven Verhaltens sind offensichtlich. Bezüglich der proximatoren Faktoren, also der Stimuli für Aggregation, bieten sich auch hier Wurzelexsudate als Erklärung an: Es ist bekannt, dass das Wurzelwachstum intern durch Auxin kontrolliert ist (Fu und Harberd 2003). Gleichzeitig ist z.B. für die Initiation der intensiven Wurzelproliferation bei Wurzelclustern der Proteaceen ein externer, ebenfalls chemi-

scher Stimulus vorgeschlagen (Lamont 2003). Für ein Wurzelexsudat, das Sojasaponin I, konnte eine Förderung des Wurzelwachstums bei Weizenkeimlingen gezeigt werden (Oleszek et al. 1999 485). Darüber hinaus konnte für Wurzelexsudate bereits ein Einfluss auf die Selbst-/Fremderkennung nachgewiesen werden: In Rhizotronexperimenten konnten Mahall und Callaway (1991) eine Wachstumshemmung bei Wurzeln von *Ambrosia dumosa* feststellen, wenn sich diese den Wurzeln von *Larrea tridentata* näherten und diese noch nicht einmal berührten. Durch die Verwendung von Aktivkohle konnten die Autoren dabei die Bedeutung von Wurzelexsudaten als Vermittler zeigen (Mahall und Callaway 1992). In einem ähnlichen Experiment wurde auch eine Rolle von Exsudaten in der Vermeidung von Hindernissen entdeckt (Falik et al. 2005).

Für die Diskussion der ultimativen Faktoren, also des biologischen Sinnes der Aggregation ist es wichtig anzumerken, dass die meisten untersuchten Interaktionen kompetitiv waren (Abb. 3.5), sich also nicht förderlich sondern mindern auf das Wachstum der Pflanzen auswirkten. Günstige kleinräumige Bedingungen nahe bei nachbarlichen Wurzeln einschließlich Interaktionen mit Mykorrhiza (Zobel und Moora 1997) oder hydraulischer Hub (Caldwell et al. 1998) können hierbei also kaum die treibenden Kräfte sein. Wardle und Peltzer (2003) fanden bestimmte Fälle intensivierten Wurzelwachstums durch die Anwesenheit von Nachbarn, führten dies aber auf allgemeine Wachstumsförderung durch die Nachbarn zurück. Einer der ganz wenigen Befunde, die den vorliegenden Ergebnissen ähneln wurden von Gersani et al. (2001) gezeigt, die in einem Topfexperiment eine Steigerung der Wurzelbiomasse bei konkurrierenden Pflanzen fanden. Wie eingangs beschrieben scheint das hintergründige Prinzip solchen nichtkognitiven Verhaltens zu sein „Ressourcen vom Nachbarn zu stehlen“ (Maina et al. 2002) und damit den Konkurrenzeffekt zu verstärken. Im Gegensatz zu Vorhersagen für die optimale Ressourcenaufnahme durch Gersani et al. (2001) bevorzugten die Pflanzen in diesem Versuch nicht unbesetzten Raum (Target Freiraum Abb. 3.2), in dem Ressourcen verfügbar waren, sondern besetzten Raum (Target-Zentral-Quader), in dem die Interaktionen mit Nachbarn am intensivsten waren. Die größere Bedeutung des Wettbewerbs um Ressourcen (Callaway 2002) gegenüber der einfachen Ressourcenaufnahme ist dadurch umso mehr herausgestellt. In einer kompetitiven Situation kann der Verlust einer Ressource an einen Nachbarn im Falle eines Feedbacks auf die Konkurrenzkraft größere Auswirkung haben als der Verlust an die abiotische Umgebung (z.B. durch Auswaschung (Lundell et al. 2001)). Dadurch könnte es vorteilhaft sein, Nachbarn Ressourcen zu entziehen (Callaway 2002).

Aggregation könnte auch als Verteidigungsstrategie aufgefasst werden. Die Entwicklung von hohen Wurzeldichten in der Nähe von Nachbarn sollte als eine effektive Barriere für fremde

Wurzeln wirken (d'Antonio und Mahall 1991), da diese unter hoher Ressourceninvestition in stark abgereicherten Boden vordringen müssten (Novoplansky und Cohen 1997). Kosten und Nutzen von Wurzeln sind besonders auf sandigen Böden ein wichtiger Punkt, wo die Aufnahme durch Ressourcenmangel und teilweise auch ephemerer Verfügbarkeit erschwert ist (Cain et al. 1999, Storm et al. 1998). Solche Kosten-Nutzen-Relationen könnten ebenfalls ein Grund dafür sein, dass Aggregation ein eher seltenes Phänomen zu sein scheint (Krannitz und Caldwell 1995).

3.4.2 Unterschiede in der Wurzelplatzierung bei intra- und interspezifischer

Konkurrenz

Wie ist es nun zu interpretieren, dass bei intraspezifischer Konkurrenz Segregation, bei interspezifischer Konkurrenz eher Aggregation vorherrschte? Während die intraspezifische Konkurrenzintensität mit einem RNE von $0,31 \pm 0,08$ (MW \pm SE für $n = 24$) in einem mit den anderen Konkurrenzbeziehungen vergleichbaren Rahmen lag (siehe Abb. 3.5) und somit keinen klaren Erklärungsansatz bietet, liegt ein möglicher Grund in der Ähnlichkeit von Wurzelsystemen. Eine Zusammenstellung bei Schenk et al. (1999) zeigt auf, dass die Anzahl dokumentierter Fälle von Segregation deutlich höher bei intraspezifischen als bei interspezifischen Pflanzenpaaren lag. Laut Schenk et al. (1999) legt dies nahe, dass eine gegenseitige Meidung gerade bei ähnlichen Wurzelsystemen vorteilhaft sein könnte.

Bei intraspezifischer Konkurrenz gleichen sich anders als bei interspezifischer Konkurrenz die Wurzelsysteme in Ansprüchen, Morphologie und Lebensrhythmus sowie in Zusammensetzung und Konzentration von Wurzelexsudaten; bei gleichen Größen ist häufig sogar die Konkurrenzkraft ähnlich. Die Möglichkeit der Erkennung von Artgenossen ist somit gegeben: Für intraklonale Interaktionen schrieben Falik et al. (2003) und Holzapfel und Alpert (2003) Selbst-/Fremderkennung der physiologischen Integration zu, Gruntman und Novoplansky (2004) schlugen für intraspezifische Fremderkennung ungleiche interne Oszillationen von Hormonen und/oder Elektrizität vor, Falik et al. (2005) zeigten die Bedeutung von Exsudatanreicherungen für die Wuchsrichtung von Wurzeln. Nun würde Aggregation bei sich stark gleichenden Pflanzen unweigerlich für beide Pflanzen zu intensiver Konkurrenz führen, zumal Nischendifferenzierung zwischen Artgenossen praktisch ausgeschlossen ist. Ähnlich wie Gruntman und Novoplansky (2004) für intraklonale Konkurrenz argumentieren, dürfte für die natürlicherweise häufig vorkommende intraspezifische Konkurrenz der Selektionsdruck gegen Wurzelaggregation gewirkt haben.

In Gegensatz dazu könnte bei interspezifischer Konkurrenz nach den oben angeführten Betrachtungen ein konkurrenzstarker Interaktionspartner von Wurzelaggregation profitieren, der Selektionsdruck entsprechend wirken. Fremderkennung sollte aufgrund von Unterschieden in Morphologien und Exsudaten möglich sein (Mahall und Callaway 1991, 1992).

3.4.3 Artspezifität der Wurzelplatzierung

Um unterschiedliche Wurzelplatzierungsmuster einzelnen Arten zuordnen zu können, muss zunächst nachgewiesen werden, dass die Wurzelintensitäten in den Target-Zentral-Quadern die Wurzelplatzierung des Targets und nicht auf die der Nachbarpflanze zurückgeht. Wenn gleich es keine Möglichkeit gibt dies statistisch abzusichern, erhalten wir doch klare Hinweise von *H. radicata*, der Art die im Target-Bereich Segregation zeigte (Abb. 3.8). Im Gegensatz dazu fand sich, wenn *H. radicata* die Nachbarart stellte, Aggregation im Target-Bereich. Zumindest in diesem Fall fand sich also Aggregation, obwohl die Nachbarpflanze nur sehr wenige Wurzeln in den Target-Zentral-Quader platzieren konnten. Dies kann als klarer Hinweis gewertet werden, dass die in dieser Studie erfolgte Zuordnung von Aggregation oder Segregation zu bestimmten Arten (Tab. 3.2, Abb. 3.9) zulässig und sinnvoll ist. Hierbei wurde für *C. canadensis*, *C. canescens* und *H. pilosella* Aggregation festgestellt. In diesem Zusammenhang ist die Feststellung bedeutend, dass die genannten Arten im Rahmen der untersuchten Wurzeleigenschaften (Typ des Wurzelsystems, vertikale oder laterale Ausdehnung (Abb. 3.6), Wurzeldurchmesser (ohne Abbildung)) kaum Gemeinsamkeiten aufweisen. Die Fähigkeit zur Aggregation von Wurzeln war nach den vorliegenden Erkenntnissen somit nicht verbunden mit bestimmten wurzelmorphologischen Eigenschaften. In vertikaler Richtung zeigte nur *C. canadensis* aggregative Wurzelplatzierung (Abb. 3.9). Eine hohe Artspezifität der beobachteten Effekte kann insgesamt festgestellt werden.

3.4.4 Konkurrenzkraft und unterirdische Pflanzeigenschaften

Beim Versuch, Verknüpfungen zu finden zwischen der Konkurrenzkraft von Arten und ihren Wurzeleigenschaften wurden sowohl Konkurrenz-Effekt und –Toleranz (Goldberg 1990) als auch unterschiedliche Wurzeleigenschaften untersucht. Zwischen Konkurrenz-Effekt und –Toleranz konnte keine enge Verbindung festgestellt werden. Dieser Befund deckt sich mit den Untersuchungen von Keddy et al. (1994), die ebenfalls betonen, dass separate Untersuchungen wichtig sind für diejenigen Pflanzeigenschaften, die mit der Effekt-Konkurrenzkraft verbunden sind und diejenigen, die Konkurrenz-Toleranz vermitteln. Entsprechend wurde hier differenziert. Für den Konkurrenz-Effekt zeigte sich offenbar eine Verbindung zwischen der

Konkurrenzstärke und der Wurzelmenge, die von den Arten (repräsentiert durch die Kontrollpflanzen, siehe Abb. 3.5 und 3.6) in den beiden oberen Schichten gebildet wurden. Resultate aus anderen Konkurrenzexperimenten auf nährstoffarmen Sand (Weigelt, 2001) decken sich mit diesen Ergebnissen. Eine enge Beziehung zwischen der Größe eines Wurzelsystems und der Konkurrenzstärke wurde schon häufiger gezeigt (Cahill JR und Casper 2000, Caldwell et al. 1996, Purves und Law 2003) was ebenfalls nahe legt, dass ein starkes Überlappen mit anderen Wurzelsystemen in diesem Zusammenhang das wichtigste Merkmal darstellt.

Für die Konkurrenz-Toleranz könnte sich ein starkes Überlappen mit nachbarlichen Wurzelsystemen als nachteilig erweisen (Cahill JR 2003 a). Damit übereinstimmend konnte für die Konkurrenz-Toleranz weder eine Verbindung zur Wurzelsystemgröße noch zu einem anderen der untersuchten Wurzelparameter gefunden werden. Auf der anderen Seite konnte gezeigt werden, dass die Arten mit der stärksten Konkurrentoleranz (*C. canadensis* und *H. radicata*) bei Anwesenheit von Nachbarn die ausgeprägtesten Reaktionen in der Wurzelplatzierung hervorbrachten. Der Vorteil der Segregation bei *H. radicata* liegt wie in den intraspezifischen Ansätzen sicherlich in der Meidung abgereicherter Bodenbereiche (Schenk et al. 1999). Für *C. canadensis* fällt die Interpretation anders aus: Die Tatsache, dass *C. canadensis* als Reaktion auf benachbarte Wurzeln die klarste Aggregation zeigte und gleichzeitig den stärksten Toleranz-Konkurrenten darstellt unterstützt die Hypothese, dass Aggregation in erster Line eine Verteidigungsstrategie darstellt.

3.5 Schlussfolgerungen

Unter freilandähnlichen Bedingungen sind Änderungen in der Wurzelverteilung als Reaktion auf die Anwesenheit von benachbarten Wurzelsystemen eine wichtige Komponente der Konkurrenzfähigkeit einer Art. Wurzelaggregation in Richtung eines Nachbarn erscheint in diesem Zusammenhang als wichtiges aber bisher weitgehend unbeachtetes Phänomen in interspezifischen Konkurrenzbeziehungen. Die Tatsache, dass Aggregation sogar trotz der Verfügbarkeit von unbesetzten Bodenbereichen auftritt, betont die Wichtigkeit des Wettbewerbs um Ressourcen gegenüber der einfachen Aufnahme von Ressourcen. Es kann geschlossen werden, dass Pflanzen bei Anwesenheit eines Konkurrenten Wurzelaggregation als Mechanismus nutzen, um Konkurrenz durch Nachbarn zu vermindern sowie den exklusiven Zugang zu bereits besetzten Bodenbereichen aufrecht zu erhalten.

Kapitel 4

Versuche zur Bedeutung von Konkurrenz um Nitrat in Sandökosystemen



Kapitel 4: Versuche zur Bedeutung der Konkurrenz um Nitrat in Sandökosystemen

4.1 Einleitung

Stickstoff als eines von sechs Makronährelementen ist eine der wichtigsten Ressourcen der Pflanzenernährung (Marschner 1997). Reine Sandböden früher Sukzessionsstadien in Binnen-Sandökosystemen weisen besonders geringe Stickstoffgehalte auf ($0,64 - 1,46 \text{ mg N kg}^{-1}$), während Phosphorgehalte mit Werten von $11 - 23 \text{ mg P kg}^{-1}$ häufig weit höher liegen (Weigelt 2001). Für die Pflanzen solcher Sandökosysteme sind die wichtigsten Stickstoffquellen die Zersetzung organischen Materials ($10 - 40 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) (Berendse 1990, van Mierlo et al. 2000) und die nasse sowie trockene Deposition (bis zu $40 \text{ kg N * ha}^{-1} * \text{a}^{-1}$, Kuntze et al (1994), Ellenberg 1996, Faust 1997). Pflanzenverfügbare Formen des Stickstoffs sind neben organisch gebundenem Stickstoff (Näsholm et al. 1998) in erster Linie Ammonium und Nitrat (Binkley und Vitousek 1991, Schopfer und Brennicke 1999). Bedingt durch die gute Durchlüftung von Sandböden (Scheffer et al. 1998) und daraus resultierender intensiver Nitrifikation stellt Nitrat die verfügbarste Form in Sandökosystemen im Allgemeinen (siehe ausführliche Zusammenstellung bei Weigelt (2001) und im Sandbeet im Speziellen dar, wobei es aber trotzdem Mangelressource ist (Weigelt 2001, Peperkorn 2004 und Abb. 1): Sehr frühe Sukzessionsstadien auf Binnendünen sind angesichts geringer Ton- und Humusgehalte im Oberboden (Berendse 1990) dadurch gekennzeichnet, dass ein hoher Anteil des Nitrats nur kurzzeitig verfügbar ist, da es mit der nassen Deposition eingetragen wird und schneller Versickerung unterliegt (Scheffer und Schachtschabel 1998). Die Wurzelsysteme von Pflanzen besitzen gewisse Einflussbereiche, ‚zones of influence‘ (ZOI) (Casper et al. 2003) aus denen sie Ressourcen, im vorliegenden Fall Nitrat aufnehmen können. Bei überlappenden ZOI entsteht Konkurrenz. Form und Größe der ZOI für eine bestimmte Ressource werden im Wesentlichen bestimmt durch die Mobilität der Ressource einerseits und der Ausdehnung des Wurzelsystems andererseits. Nitrat ist im Boden sehr mobil und gelangt durch Diffusion und Massenstrom mit dem Wasser zur Wurzel (Strebel und Duynisfeld 1989). Der Einzugsbereich der Wurzel für Nitrat ist entsprechend weit (Tinker und Nye 2000). Die Ausdehnung und Größe eines Wurzelsystems legt das erfasste Bodenvolumen fest und bestimmt zusammen mit der spezifischen Wurzelfläche die Fläche zur Absorption, denn die meisten Ressourcen inklusive Nitrat können über die gesamte nicht-

suberinisierte Wurzelfläche absorbiert werden (Clarkson und Hanson 1980, Brady et al. 1993, Tinker und Nye 2000).

Da sich edaphische Ressourcen im Gegensatz zu Licht nicht unidirektional verteilen, konnte schon häufig aufgezeigt werden, dass sie zwischen konkurrierenden Individuen proportional zur deren Größe aufgeteilt werden. Entsprechend gilt die unterirdische Konkurrenzkraft als größensymmetrisch (Weiner 1986, Weiner et al. 1997, von Wettberg und Weiner 2003). Allen diesen Untersuchungen ist allerdings gemein, dass unterirdische Konkurrenz integrativ über alle Wechselwirkungen und Ressourcen betrachtet wird und in bisher keinem Fall nach einzelnen Ressourcen differenziert. Bei einem solchen integrativen Maß könnten möglicherweise ressourcenspezifische Interaktionen nicht spezifisch erfasst werden. In diesem Experiment soll deshalb die Größensymmetrie der Konkurrenz sowohl an Hand eines integrativen Maßes (Biomasse) als auch eines speziellen Maßes (Nitrataufnahme) untersucht werden.

Zur Klärung solcher Zusammenhänge, die die Konkurrenz um die Aufnahme kurzzeitig verfügbaren Nitrats umfassen, bieten sich grundsätzlich Markierungs-Experimente mit ^{15}N -angereichertem Nitrat an (Chapin III 1989, Binkley und Vitousek 1991), welches mit massenspektrometrischen Methoden quantifiziert werden kann. Im vorliegenden Fall wird unter Sicherstellung der unbeschränkten Entwicklung der Wurzelsysteme ein kurzzeitig verfügbarer ^{15}N -Nitratpuls der Aufnahme zweier konkurrierender Pflanzen ausgesetzt.

Mit diesem Experiment sind somit folgende Fragen verbunden:

- Wie sind die unterschiedlichen Arten in ihren unterirdischen Eigenschaften (Größe der Wurzelsysteme, Wurzel-Spross-Verhältnis, Nitrataufnahme etc.) charakterisiert und wie verändern sich diese im Verlauf der Vegetationsperiode?
- Führen die Analysen von Lang- und Kurzzeitkonkurrenz zu unterschiedlichen Aussagen über die Konkurrenzkraft der Arten?
- Lässt es sich bestätigen, dass unterirdische Konkurrenzkraft um die Ressource Nitrat größensymmetrisch ist?
- Lässt sich bestätigen, dass die unterirdische Konkurrenzkraft, betrachtet als integratives Maß, größensymmetrisch ist?

4.2 Methoden

4.2.1 Versuchskonzeption und Freilandversuchsanlage

Bei der vorliegenden Untersuchung handelt es sich um ein im Jahr 2003 durchgeführtes Freilandexperiment, das in drei Telexperimente gegliedert war. Um Aussagen über den zeitlichen Verlauf der untersuchten Interaktionen zu ermöglichen, wurden alle drei Teile zwar zeitgleich gepflanzt, jedoch zu unterschiedlichen Zeitpunkten (Anfang August, Mitte September und Mitte Oktober) geerntet. Abgesehen von den Erntezeitpunkten und damit verbundenen klimatischen Bedingungen wurden im Sinne der Vergleichbarkeit der Daten bei allen drei Teilen die identischen Designs und Methoden verwendet. Hierbei ist als wichtigste Einschränkung zu nennen, dass aus Platzgründen der im August geerntete Teil in einem Tonnenexperiment, die beiden anderen Teile in einem direkt benachbarten Sandbeet (siehe Abb. 2.1) kultiviert wurden. Prinzipiell können dadurch trotz des identischen Kultursubstrats (Wesersand) Wasser- und Nährstoffflüsse beeinflusst sein, während die als besonders wichtig erachtete uneingeschränkte Entwicklung der Wurzeln sichergestellt war durch den Umstand, dass das Tonnenexperiment schon Anfang August bei geringen Pflanzengrößen geerntet wurde, bevor Wurzeln den Topfrand oder -boden erreicht hatten. Insgesamt dürfte eine Vergleichbarkeit der drei Telexperimente vorliegen, wenngleich mögliche Unterschiede zwischen dem Tonnen- und Sandbeeteil nicht völlig auszuschließen sind.

Das Mitte August geerntete Telexperiment wurde in den unter 2.2.2 beschriebenen **Sandtonnen** durchgeführt. Jede der 150 Tonnen beinhaltet neben einer effektiven Kiesdrainage 50 l Wesersand. Dieser war noch vom Vorjahresexperiment vorhanden. Um eventuell daraus resultierende Unterschiede des Bodens zu verhindern, wurde der Sand vor der Verwendung aus den Tonnen entnommen und intensiv durchmischt.

Bei dem genutzten **Sandbeet** handelt es sich um die unter 2.2.1 Versuchsflächen, die in ihrer Konstruktion und Ausführung auf die Nachahmung natürlicher Bedingungen in nährstoffarmen Sandökosystemen ausgelegt sind. Das Sandbeet besteht aus vier sandgefüllten Kammern von ca. 5 * 6 m Fläche. Die nördliche Hälfte (siehe Abb. 2.1) jeder Sandbeetkammern war im Jahr 2003 von einem anderen Experiment belegt. Um dessen Einflüsse auf das vorliegende Experiment zu minimieren, wurde zwischen die Experimente eine Reihe junger Pflanzen der Art *C. canescens* als Pufferzone gepflanzt, wie sie auch in diesem Versuch Verwendung fanden. Die Kammern III und IV enthielten das im September

geerntete Teilexperiment, während in den Kammern I und II der im Oktober geerntete Teil kultiviert wurde.

Die Klimabedingungen im Jahr 2003 (siehe auch Abb. 2.4) waren besonders durch die lange trockenwarme Phase von Juni bis einschließlich August charakterisiert, was sich im Bodenwasserpotential des Sandbeets (EQ2 Equitensimeter Delta-T Devices, Großbritannien, Abb. 4.1) widerspiegelte sich dies wider. Da der Wassergehalt des Bodens prinzipiell großen Einfluss auf die Mobilität von Nitrat im Boden hat, wurde vorsorglich vor der ^{15}N -Markierung und Ernte im August der trockene Boden angefeuchtet (1 l Wasser pro Tonne), um die Vergleichbarkeit mit den für September und Oktober zu erwartenden Bodenfeuchteverhältnissen zu gewährleisten. Zu den späteren Ernten war der Boden tatsächlich feucht (Theta Probe ML2x, Delta-T Devices Ltd., Großbritannien, siehe auch Tab. 4.1) so dass hier keine Manipulationen notwendig waren.

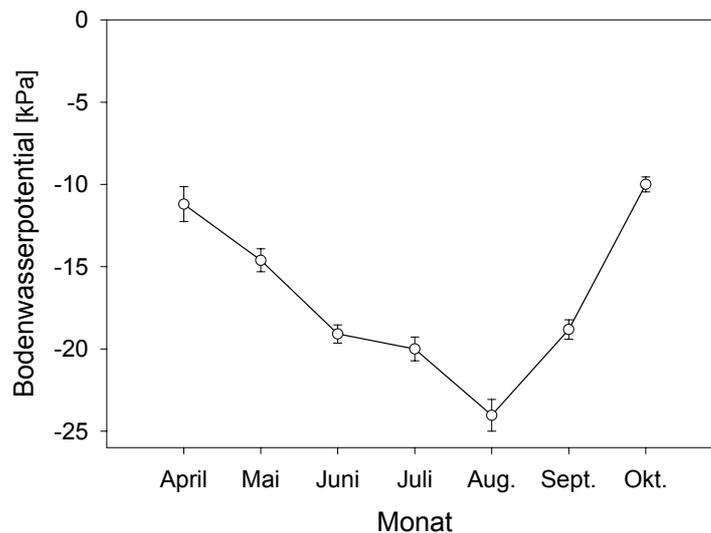


Abb. 4.1 Darstellung des Bodenwasserpotentials im Sandbeet im Verlauf der Vegetationsperiode 2003 (Mittelwerte der Tagesmittelwerte \pm SE, Delta-T Equitensimeter in 15 cm Bodentiefe).

Weitere Bodenparameter, insbesondere der Gehalt an anorganisch gebundenem Stickstoff, sind im Ergebnisteil (Abb. 4.5) dargestellt.

4.2.2 Experimentelles Design und Vorbereitung der Versuchspflanzen

Um Ergebnisse aus verschiedenen Untersuchungen auf einander beziehen zu können, entsprechen verschiedene wichtige Aspekte des gewählten Designs denen des in Kapitel 3 vorgestellten Versuchs aus dem Jahr 2002. Es wurden dieselben fünf Arten verwendet, welche in gemäßigten Binnen-Sandlebensräumen heimisch sind und in Kapitel 2 detailliert

beschrieben sind: Das Silbergras *Corynephorus canescens* (L.) P.B kommt auf offenen Sanden vor und ist häufig vergesellschaftet mit den mehrjährigen Rosetten bildenden Arten *Hieracium pilosella* L. and *Hypochoeris radicata* L. (beides Asteraceae). Mit fortschreitender Sukzession kann *Festuca psammophila* (HACK. ex ČELAK.) FRITSCH erscheinen, ein mehrjähriges Horstgras mit schwerpunktmäßiger Verbreitung in Osteuropa (Pless, 1995). *Coryza canadensis* (L.) CRONQ. ist eine ein- bis zweijährige Asteracee, die in Europa seit ca. 1700 eingebürgert ist. Die Art ist heutzutage sehr verbreitet in ruderalen oder gestörten Gesellschaften und auf sandigen Böden (Hegi 1979).

Ähnlich wie im Jahr 2002 wurden die Pflanzen aus Samen gezogen (Herkunft wie 2002: *C. canescens*, *H. pilosella*: Sammlungen von früheren Sandbeetpflanzen, die ihrerseits auf Samensammlungen von ca. 20 Pflanzen der Senne (08°40'Ost 51°57'Nord) nahe Bielefeld (siehe 2.1) zurückgehen. *F. psammophila*: Botanischer Garten Gießen (Deutschland), *H. radicata*: Botanischer Garten Strassburg (Belgien), *C. canadensis*: Botanischer Garten Jena (Deutschland)), drei (Asteraceen) bis vier Wochen (Poaceen) im Gewächshaus, zwei Wochen im Frühbeet und zwei Wochen im Freiland neben dem Sandbeet kultiviert. Am 24. und 25. April wurden die Pflanzen vom Bodensubstrat (mit Blumenerde angereicherter Sand) freigewaschen, auf homogene Größen ober- und unterirdischer Pflanzenteile gestutzt und in die Sandtonnen bzw. in Parzellen des Sandbeets gepflanzt.

Die Sandtonnen umfassten mit einem oberen Durchmesser von 39 cm eine Bodenoberfläche von 0,12 m², eine Parzelle des Sandbeets (siehe auch Abb. 3.1) bestand aus einem 0,2 m² (50 * 40 cm) großen Rechteck. In beiden Fällen wurde in Ost-West-Ausrichtung im Zentrum entweder ein Pflanzenpaar oder eine einzelne Kontroll-Pflanze gepflanzt (einfaches additives Design). Der Abstand zwischen den Pflanzen innerhalb einer Parzelle oder Tonne betrug 7,5 cm, und die Position der einzelnen Pflanzen (östlich oder westlich) wurde nach dem Zufallsprinzip festgelegt. Bei Kontrollpflanzen blieb eines der bereits vorbereiteten Pflanzlöcher unbesetzt und wurde mit Sand gefüllt. Kontrollen und alle möglichen intra- und interspezifischen Artenkombinationen wurden im Tonnenexperiment in fünf, in den beiden Telexperimenten im Sandbeet jeweils in sechs Replikationen gepflanzt. Somit entfiel im Tonnenexperiment auf jede Tonnenreihe (siehe 2.2.2) eine Replikation aller 20 verschiedenen Ansätze, in jede Sandbeetkammer wurden drei Replikationen jedes Ansatzes gepflanzt. Jegliche Positionen innerhalb der Tonnenreihen oder Sandbeetkammern wurden nach dem Zufallsprinzip festgelegt.

Das mittlere gesamte Trockengewicht zur Pflanzzeit wurde an Hand von repräsentativen Pflanzen erfasst (MW ± SE, n = 10) und lag bei 0,045 ± 0,003 g für *C. canescens*, 0,054 ±

0,004 g für *F. psammophila*, $0,114 \pm 0,005$ g für *C. canadensis*, $0,048 \pm 0,003$ g für *H. pilosella* und $0,069 \pm 0,015$ g für *H. radicata*.

4.2.3 Methodenoptimierung

Da diese Untersuchung als einen wesentlichen Aspekt die Aufnahme von appliziertem ^{15}N -markiertem Nitrat thematisiert, wurde durch Voruntersuchungen eine geeignete Methodik der Applikation und Analyse ermittelt. Um eine sinnvolle Tracermenge zu verwenden, erfolgte in kleinem Maßstab ein Markierungsexperiment mit einzeln in Tonnen wachsenden Pflanzen der Art *H. pilosella*, die zum gleichen Zeitpunkt wie das gesamte Experiment gepflanzt worden waren. Die Art der Applikation entsprach der unter 4.2.4 beschriebenen Methode, die getesteten Tracermengen (Abb. 4.2) gründete auf Literaturwerten (Buchmann 1995, McKane et al 2002, Fotelli et al. 2002, Genenger et al. 2003).

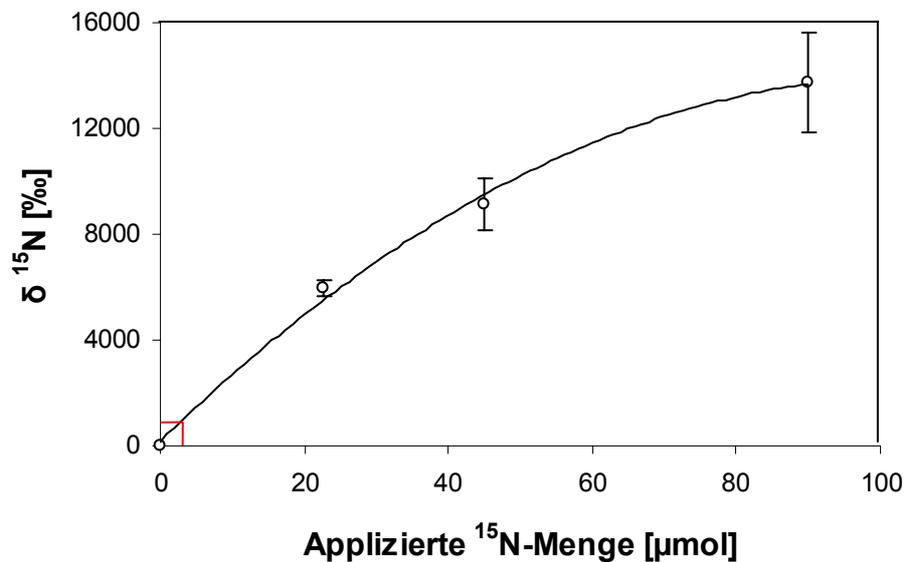


Abb. 4.2 Ergebnisse des Vorversuchs zur Ermittlung der geeigneten ^{15}N -Nitratmenge. Dargestellte Punkte entsprechen Mittelwerten \pm SE ($n = 3$). Die entsprechend dem angestrebten $\delta^{15}\text{N}$ -Wert von ca. 1000 ‰ erfolgte Ableitung der später verwendeten Menge ist graphisch (rote Linien) gekennzeichnet.

Angesichts sehr hoher $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Abb. 4. 2 wurde für die Applikation im Hauptversuch pro Plot eine in 100 ml deionisiertem Wasser gelöste ^{15}N -Nitratmenge von $3,02 \mu\text{mol}$ in Form von $3,08 \text{ mg K}^{15}\text{NO}_3$ festgelegt. Die damit zu erreichenden $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von ca. 1000 ‰ liegen in einem Bereich, der aufgrund der Empfehlungen von Buchmann (1995) angestrebt wurde, da er eine klare Auftrennung verschiedener Gehalte ermöglicht, während die applizierte Nitratmenge gleichzeitig sehr gering gegenüber der natürlicherweise im



Abb. 4.3 Fotografie eines Längsprofils durch einen zur Illustration mit 100 ml blauer Tinte nach der im Versuch verwendeten Applikationsmethode versetzten Bodenbereich. Das Profil entstand durch Spatenstich im Sandbeet 48 h nach der Markierung.

Kultursubstrat vorhandenen Nitratmenge ist (z.B. ca. 0,27 % des Nitratgehaltes einer ganzen Sandtonne im August nach Abb. 4.5).

Um einen Eindruck über die Fließeigenschaften von wie unten beschrieben applizierten 100 ml Lösung zu gewinnen, wurde wie in Abb. 4.3 illustriert in einer freien Parzelle im Sandbeet nach 48 h die Ausbreitung von 100 ml Tinte dokumentiert. Dabei wurde ersichtlich, dass der Hauptanteil der Tinte in ca. 6 cm Breite bis in ca. 10 cm Tiefe fließt.

4.2.4 Nitratapplikation und Ernte



Abb. 4.4 Fotografie zur Illustration der Markierungsmethode für eine einzelne Sandbeetparzelle. Zu erkennen sind die beiden benachbarten Arten *F. psammophila* (links) und *C. canescens* (rechts) und das zum Markieren in deren Mittel eingesetzte Eppendorf Retip, durch das sukzessive 100 ml Lösung in den Boden applizierte wurden. Nach 48 h erfolgte die Ernte der jeweiligen Parzelle.

Die Ernte des Tonnenexperiments (04. – 07. August 2003) wurde blockweise durchgeführt, d.h. eine Zweierreihe nach der anderen wurde geerntet. Die Sandbeetexperimente (08. – 12. September bzw. 13. – 17. Oktober) wurden in den jeweils zwei Sandbeetkammern gleichzeitig durchgeführt und zwar von mehreren Seiten von außen nach innen.

In Anlehnung an Caldwell et al. (1987) erfolgte die Nitratapplikation punktuell zwischen den Pflanzen. Die Prozedur hatte für eine einzelne Tonne bzw. für eine einzelne Parzelle folgenden Ablauf: Genau in die Mitte zwischen den zwei Pflanzen bzw. zwischen der Kontrollpflanze und der vakanten Pflanzposition (siehe auch Abb. 3.1) wurde ein 50ml Retip (Eppendorf AG, Deutschland) so eingesetzt, dass die 4 cm

lange Spitze senkrecht im Boden inseriert war (Abb. 4.4). 100 ml einer $30,2 \mu\text{M K}^{15}\text{NO}_3$ -Lösung (99 % Anreicherung, Fa. Chemotrade, Deutschland) wurden so über einen Zeitraum von etwa fünf Minuten in den Boden geleitet.

Nach 48 h wurden die Pflanzen ausgegraben, eine Zeitspanne, die bei Genenger et al. (2003) für Experimente empfohlen wird, bei denen auch Wurzeln geerntet werden. Dazu wurden sie im Falle der Kultur in Sandtonnen samt des Großteils der Wurzeln mit den Händen herausgenommen. Im Falle der Kultur im Sandbeet wurde die Versuchspartzeile von einer Seite mit dem Spaten freigelegt, nicht durchwurzelter Sand wurde vorsichtig mit den Händen abgenommen. Der durchwurzelte Bodenbereich mitsamt den oberirdischen Pflanzenteilen wurde in Plastiksäcken zügig ins Labor verbracht, wo die Pflanzen auf einem Sieb (4mm) mit deionisiertem Wasser vom Sand freigewaschen wurden. Das Trennen der Wurzeln bei gleichzeitigem zweitem Waschen erfolgte in einer Spülschüssel mit deionisiertem Wasser. Die Verwendung von deionisiertem Wasser verhindert hierbei eine Aufnahme von im Waschwasser enthaltenem Nitrat (Fotelli et al. 2002, Genenger et al. 2003). Nach Trennen in unter- und oberirdische Biomasse wurde vier Tage bei 80°C getrocknet, über Trockenmittel abgekühlt und zügig gewogen. Nach Mahlen zu staubfeinem Material (Retsch Schwingmühle, 5 min 8000 Schwingungen pro min.) wurden ca. 20 mg für die Massenspektrometrie eingewogen.

4.2 5 Handhabung ungelabelter Pflanzen und Ermittlung von Wurzeleigenschaften

Als geeignetes Maß der ^{15}N -Nitrataufnahme bei Markierungsversuchen gilt der ^{15}N -Gehalt im Überschuss zum natürlichen ^{15}N -Gehalt (Robe et al. 1994, Näsholm et al. 2000). Nicht gelabelte einzeln wachsende Kontrollpflanzen aller fünf Arten ($n = 1$ für jedes Telexperiment) wurden zu diesem Zweck vor den eigentlichen Ernten geerntet und aufgearbeitet wie oben beschrieben.

Die Erfassung von Wurzeleigenschaften der Arten erfolgte an Hand von repräsentativen, ungelabelten Pflanzen jeder Art ($n = 3$), nicht an Hand der gelabelten Pflanzen, da die Prozedur beim Scannen von Wurzeln deren Zerschneiden beinhaltet, mit unbekanntem Einflüssen auf die Gehalte beider Stickstoffisotope (Chapin III 1989). Die angewandte Methode mit Flachbettscanner und WinRhizo Pro Software (Version 2002c; Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada) entsprach der unter 3.2.4 beschriebenen Vorgehensweise. An Hand der Wurzelbiomassen der Pflanzen erfolgten die entsprechenden Hochrechnungen.

4.2.6 Massenspektrometrische Analysen, Datenverarbeitung und statistische Analysen

Von den oben beschriebenen Proben wurden für die massenspektrometrische Analyse etwa 10 mg eingewogen und mit einem continuous flow-Massenspektrometer (IsoPrime, GV Instruments, Manchester, Großbritannien) dem als Verbrennungseinheit ein C/N-Analysator (vario EL, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland) vorgeschaltet war, vermessen.

Neben dem relativen Stickstoffgehalt der Probe in Gewichtsprozent liefert diese Analyse eine Relation zum Isotopenverhältnis (s.u.) mit einer Analysengenauigkeit von $\pm 0,2 \text{ ‰}$. Mit dem Trockengewicht der Probe, der molaren Masse des Stickstoffs und dem relativen Stickstoffgehalt berechnet sich der absolute Stickstoffgehalt als

$$\text{N-Geh.}_{\text{abs}} [\text{mol}] = (\text{N-Geh.}_{\text{rel}} [\%] * \text{TG}_{\text{Probe}} [\text{g}] / 100) / 14,00674 [\text{mol/g}]. \quad (1)$$

mit $\text{N-Geh.}_{\text{abs}}$: absoluter Stickstoffgehalt der Probe, $\text{N-Geh.}_{\text{rel}}$: relativer Stickstoffgehalt der Probe, TG_{Probe} : Gesamtrockengewicht der Probe.

Die oben angesprochene Relation ist eine Berechnung der Isotopenverhältnisse eines Standards und der Probe:

$$\delta [\text{‰}] = (\text{R}_{\text{Probe}} - \text{R}_{\text{Ref}}) / \text{R}_{\text{Ref}} * 1000 [\text{‰}] \quad (2)$$

mit R_{Probe} : Verhältnis des seltenen zum häufigen Isotop in der Probe, R_{Ref} : Verhältnis des seltenen zum häufigen Isotop im Standard (User's guide for Masslynx™ 3.6i, S.123).

Im Falle von Stickstoff mit dem natürlichen Isotopenverhältnis der Luft (^{14}N : 99,63 %, ^{15}N : 0,37 %) als Standard ergibt sich

$$\delta^{15}\text{N} [\text{‰}] = ((\text{R}_{\text{Probe}} - 0,37/99,63) / 0,37/99,63) * 1000 [\text{‰}]. \quad (3)$$

Mit $\text{R}_{\text{Probe}} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (s.o.) lässt sich umformen:

$$^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = (\delta^{15}\text{N} + 1000) * 3,7137 * 10^{-6}. \quad (4)$$

Aus (1) und (4) ergibt sich die Berechnung des ^{15}N -Gehalts:

$$^{15}\text{N-Geh. [mol]} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N} * \text{N-Geh.}_{\text{abs}} [\text{mol}]. \quad (5)$$

Aus der Beprobung ungelabelter Kontrollen jeder Art (s.o.) ist auch das Isotopenverhältnis der Pflanzen ohne, also vor dem Labelling bekannt und berechnet sich analog (5) als

$$^{15}\text{N-Geh.}_{\text{nat}} [\text{mol}] = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{nat}} * \text{N-Geh.}_{\text{abs}} [\text{mol}] \quad (6)$$

mit $\text{N-Geh.}_{\text{nat}}$: absoluter Stickstoffgehalt der ungelabelten Probe, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{nat}}$: Isotopenverhältnis der ungelabelten Probe.

Die Differenz aus natürlichem Gehalt und Gehalt nach Labelling wird als Überschuss gegenüber dem natürlichen Gehalt bezeichnet und entspricht der Aufnahme aus dem Labelling:

$$\text{Überschuss [mol]} = ^{15}\text{N-Geh.}_{\text{abs}} [\text{mol}] - ^{15}\text{N-Geh.}_{\text{nat}} [\text{mol}]. \quad (7)$$

Der hier verwendete Konkurrenzindex RNE (für Relative Neighbour Effekt, Markham und Chanway, 1996) und dessen Vorzüge wurde bereits unter 2.5.1 beschrieben. Er berechnet sich als

$$\text{RNE} = (\text{P}_{\text{control}} - \text{P}_{\text{mix}})/x, \quad \text{mit } x = \text{P}_{\text{control}}, \text{ wenn } \text{P}_{\text{control}} > \text{P}_{\text{mix}}; x = \text{P}_{\text{mix}}, \text{ wenn } \text{P}_{\text{mix}} > \text{P}_{\text{control}} \quad (8)$$

wenn $\text{P}_{\text{control}}$ die Performance der Kontrollpflanze ist, während P_{mix} die Performance der Zielpflanze in der Konkurrenzbehandlung darstellt. Als Performance-Parameter können unterschiedliche Parameter Anwendung finden, im vorliegenden Experiment wurden einerseits Gesamtbiosmassen, andererseits Nitrataufnahmen aus der ^{15}N -Markierung verwendet. Der RNE kann Werte zwischen -1 und +1 annehmen und zeigt somit sowohl förderliche Interaktionen (negative Werte) als auch kompetitive Interaktionen (positive Werte) an. Grundsätzlich lassen sich hiermit zwei Komponenten der Konkurrenzkraft analysieren: Auf Zielarten wirkende RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Toleranz gegenüber Nachbarn herangezogen, wobei hohe Werte eine schwache Leistung aufzeigen. Von Nachbararten hervorgerufene RNE-Werte wurden als Konkurrenz-Effekt der Nachbarart herangezogen, wobei hohe Werte eine starke Leistung aufzeigten (Goldberg und Fleetwood 1987). Bei intraspezifischen Ansätzen wurden Abhängigkeiten von Proben vermieden, indem

nur eine der beiden Pflanzen durch Zufallsprinzip für die nachfolgenden Analysen ausgewählt wurde (nach Law und Watkinson, 1987 75).

Statistische Analysen wurden durchgeführt mit STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA). Für Vergleiche zwischen zwei Stichproben erfolgten T-Tests, für Vergleiche zwischen mehreren Stichproben One-Way Varianzanalysen (ANOVAs mit nachgeschalteten post-hoc LSD-Test). Wenn die Annahmen der Normalverteilung und der Homogenität der Varianzen nicht erfüllt waren (überprüft durch Kolmogorov-Smirnov-Test und Fmax-Test), erfolgten Log- oder Quadratwurzel-Transformationen.

4.3 Ergebnisse

Die im Jahr 2003 durchgeführten Untersuchungen zur Konkurrenz und der Bedeutung der Nitrataufnahme in nährstoffarmen Sandökosystemen umfassten insgesamt drei Teilerperimente, die zeitgleich im April angepflanzt, aber zu drei unterschiedlichen Zeitpunkten (August, September, Oktober) geerntet wurden. Hierdurch wird dem Umstand Rechnung getragen, dass im Oktober geerntete Biomasse zwar ein sinnvolles integrierendes Maß für die gesamte Konkurrenz darstellt, aber kaum Rückschlüsse über den zeitlichen Verlauf und physiologische Grundlagen der Interaktionen erlaubt.

Diese Auswertung ist deshalb so aufgebaut, dass im ersten Teil die zeitlichen Verläufe verschiedener Parameter vornehmlich deskriptiv an Hand von Kontrollpflanzen dargestellt werden. Dann folgen die z.T. schlussfolgernden Auswertungen der drei Teilerperimente in ihrer zeitlichen Reihenfolge, wobei bei den beiden ersten Teilerperimenten ein Schwerpunkt auf der Nitratkonkurrenz liegt, während das im Oktober geerntete Experiment vor allem bezüglich der Biomassen ausgewertet wird.

4.3.1 Sukzessive Untersuchungen über den Verlauf der Vegetationsperiode 2003

Als ein für diese Untersuchung wichtiger Parameter ist hier zunächst der Gehalt des Sandes an Nitrat und Ammonium dargestellt (Abb. 4.5). Es wird deutlich, dass die Gehalte in den Tonnen und im Sandbeet im gleichen, ausgesprochen niedrigen Bereich von maximal 0,5 mg * kg⁻¹ liegen und das Verhältnis von Nitrat zu Ammonium in etwa ausgeglichen ist. Zudem ist neben deutlichen Schwankungen insgesamt eine Abnahme im Laufe der Vegetationsperiode zu erkennen. Außer für den Monat Mai wurden pro Sandbeetkammer fünf Einzelproben entnommen. Für keinen der Monate wurden zwischen den Kammern signifikante Unterschiede festgestellt (ANOVA mit post hoc LSD-Test), so dass die Daten jeweils gepoolt werden konnten.

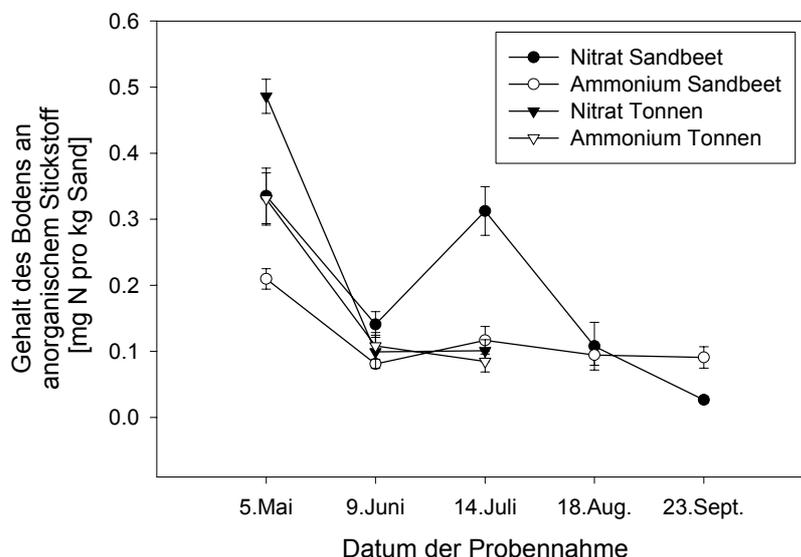


Abb. 4.5 Bodengehalte an anorganischem Stickstoff im Verlauf der Vegetationsperiode 2003. Dargestellt sind Mittelwerte (\pm SE) für $n = 20$ (Juni bis August) bzw. $n = 5$ (Mai) oder $n = 10$ (September).

Um mögliche Einflüsse der Bodenfeuchte auf die Aufnahme des applizierten ^{15}N berücksichtigen zu können, wurde die Bodenfeuchte unmittelbar vor jeder Applikation erfasst. Nach Tab. 4.1 zeigte sich aber keine signifikante Korrelation, so dass die Bodenfeuchte in der folgenden Auswertung nicht weiter behandelt wird.

Tab. 4.1 Zusammenstellung zur Güte der Korrelationen zwischen Bodenfeuchte und den von den Pflanzen aufgenommenen ^{15}N -Mengen in den drei sukzessiven Erntemonaten.

Erntemonat	Mittlere Bodenfeuchte [l * m ⁻³]	Anzahl Wertepaare (n)	R ²	p
August	41,54 ± 1,30	136	0,011	0,22
September	94,72 ± 1,72	119	0,014	0,20
Oktober	49,45 ± 1,05	29	0,019	0,47

In den Gesamtbiomassen zeigen *F. psammophila*, *C. canadensis* und *C. canescens* das erwartete Bild einer Zunahme mit fortschreitender Zeit (Abb. 4.6). Diese Arten entsprechen auch im Wurzel-Spross-Verhältnis (Abb. 4.7) der Erwartung von hohen Werten bei jüngeren, also kleineren Pflanzen. Bei *H. radicata* und *H. pilosella* waren die größten Biomassen im Tonnenexperiment zu verzeichnen, so dass auch hier eine Verbindung von Pflanzengröße und Wurzel-Spross-Verhältnis erkennbar wird.

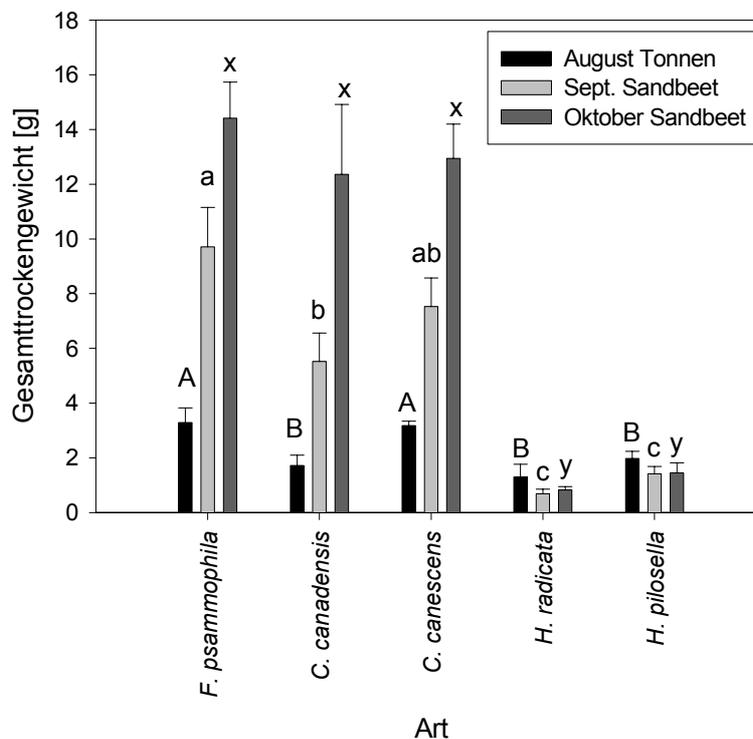


Abb. 4.6 Vergleich der Gesamtbiomassen der verwendeten Arten im Verlauf der Vegetationsperiode an Hand der Kontrollpflanzen (n = 5 für August, n = 6 für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Telexperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$).

Die absolute Wurzelfläche der Arten definiert sich durch Biomasse und spezifische Wurzelfläche. Für die Art *C. canescens* ($2039 \pm 267 \text{ cm}^2 \cdot (\text{g Wurzeltrockengewicht})^{-1}$) wurde die höchste spezifische Wurzelfläche ermittelt, gefolgt von *C. canadensis* ($1440 \pm 67 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), *F. psammophila* ($1101 \pm 27 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), *H. pilosella* ($984 \pm 138 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) und *H. radicata* ($267 \pm 41 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$).

Abb. 4.8 zeigt, dass die Gräser die höchsten Wurzelflächen entwickeln, gefolgt von den Arten *C. canadensis* und *H. pilosella*. *H. radicata* bildete die geringsten Flächen bei allen drei Ernten.

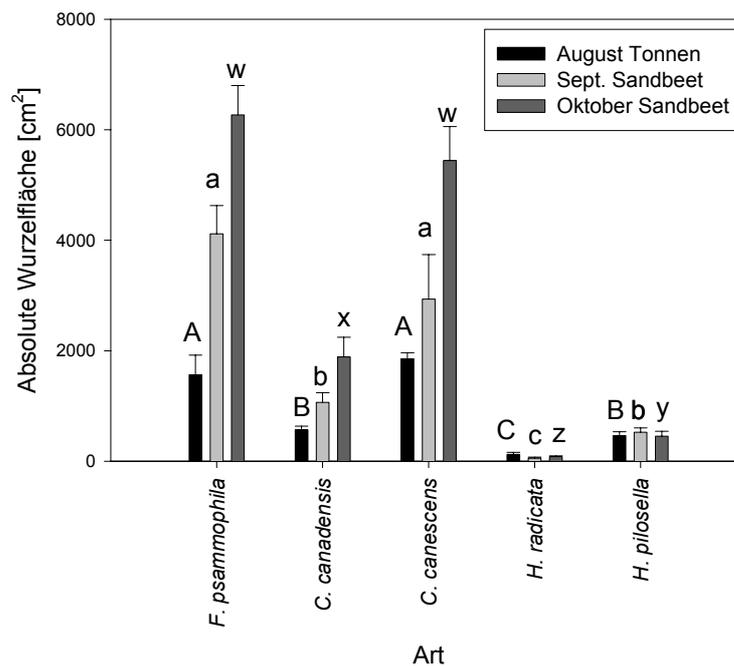


Abb. 4.8 Vergleich der Wurzelflächen der verwendeten Arten im Verlauf der Vegetationszeit an Hand der Kontrollpflanzen ($n = 5$ für August, $n = 6$ für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Telexperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$).

Tabelle 4.2 gibt mit der Darstellung von Effekt-Rangfolgen im zeitlichen Verlauf eine Übersicht über die Konstanz im Verhältnis der allgemeinen Konkurrenzkräfte. Es wird einerseits deutlich, dass *H. radicata* und *H. pilosella* im erfassten Zeitraum durchgängig geringen Konkurrenzeffekt auf die unterschiedlichen Targets bewirken konnten. Unter den anderen Arten findet sich im Zeitverlauf von August bis Oktober eine zunehmende Stärkung der Gräser, d.h. *C. canadensis* und *F. psammophila* befinden sich ab September in der Effekt-Rangfolge vor *C. canadensis*.

Tabelle 4.2 Zeitliche Entwicklung der Effekt-Rangfolgen im Verlauf der Vegetationsperiode 2003. Die zu Grunde liegenden RNE-Werte wurden auf Grundlage des Gesamtrockengewichts berechnet. Pfeil-Symbole bezeichnen Unterschiede in der Konkurrenzfähigkeit mit \geq : "stärker oder gleich", $>$: "stärker", $>>$: "viel stärker".

Erntezeit	Konkurrenz-Effekt-Rangfolge								
August	<i>C.canadensis</i>	$>$	<i>C.canescens</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	$>>$	<i>H.pilosella</i>	\geq	<i>H.radicata</i>
September	<i>C.canescens</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	$>$	<i>C.canadensis</i>	$>>$	<i>H.radicata</i>	\geq	<i>H.pilosella</i>
Oktober	<i>C.canescens</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	$>$	<i>C.canadensis</i>	$>$	<i>H.pilosella</i>	\geq	<i>H.radicata</i>

Für die Rangfolgen in der Konkurrenz-Toleranz (Tab. 4.7) lässt sich herausstellen, dass *H. radicata* durchgehend geringe, *C. canadensis* durchgehend starke Toleranz aufweisen. Unter den drei intermediären Arten findet sich wiederum im Verlauf der Vegetationsperiode eine Stärkung der Gräser, d.h. *F. psammophila* und *C. canescens* weisen im August noch eine geringere, in den Folgemonaten dann eine größere Konkurrenz-Toleranz auf als *H. pilosella*. Dieser Trend lässt sich auch für die ^{15}N -Gehalte zeigen.

Tabelle 4.3 Zeitliche Entwicklung der Toleranz-Rangfolgen im Verlauf der Vegetationsperiode 2003. Die zu Grunde liegenden RNE-Werte wurden aufgrund des Gesamtrockengewichts berechnet. Pfeil-Symbole bezeichnen Unterschiede in der Konkurrenzfähigkeit mit \geq : "stärker oder gleich", $>$: "stärker".

Erntezeit	Konkurrenz-Toleranz-Rangfolge								
August	<i>C.canadensis</i>	$>$	<i>H.pilosella</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	$>$	<i>C.canescens</i>	\geq	<i>H.radicata</i>
September	<i>C.canadensis</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	\geq	<i>C.canescens</i>	\geq	<i>H.pilosella</i>	\geq	<i>H.radicata</i>
Oktober	<i>C.canadensis</i>	\geq	<i>F.psammophila</i>	\geq	<i>C.canescens</i>	$>$	<i>H.pilosella</i>	\geq	<i>H.radicata</i>

Im Absolutgehalt an ^{15}N -Nitrat (Abb. 4.9) lässt sich zwar kein deutlich nach Erntezeitpunkt differenziertes Bild darstellen. Tendenziell wurden aber im Oktober bei vielen Arten vergleichsweise geringe Mengen aufgenommen, dies gilt vor allem für die dikotylen Arten. Bei den Gräsern zeigt sich in der aufgenommenen Gesamtmenge Konstanz (*C. canescens*) oder eine Steigerung im Verlauf der Vegetationsperiode (*F. psammophila*).

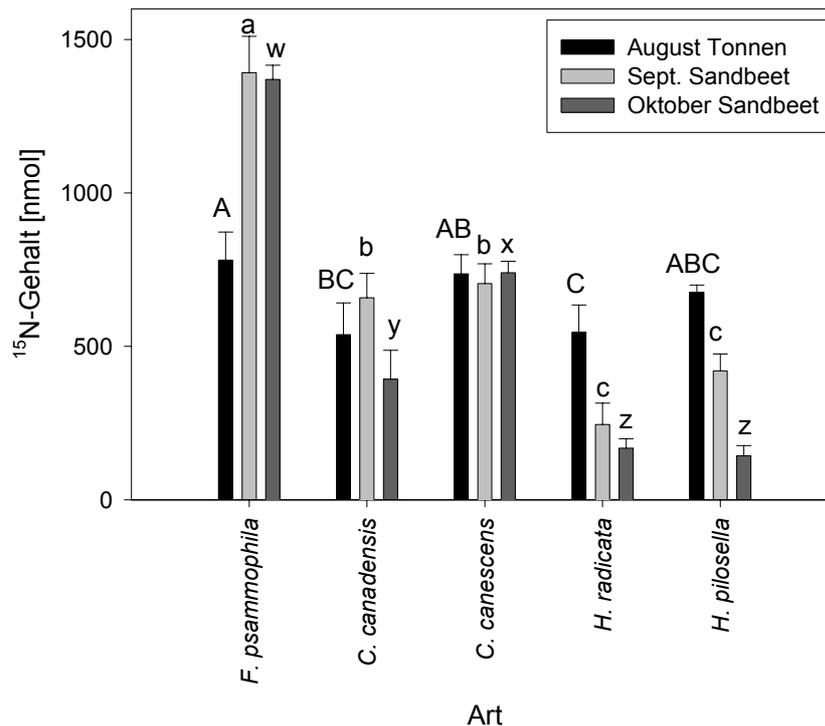


Abb. 4.9 Artvergleich bezüglich des während der 48-stündigen Exposition aufgenommenen ^{15}N im Verlauf der Vegetationszeit an Hand der Kontrollpflanzen ($n = 5$ für August, $n = 6$ für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Telexperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$).

Die absoluten Stickstoffgehalte der Arten aus der langfristigen Aufnahme (^{14}N -Gehalt) sind im Wesentlichen durch die Gesamtbiosmassen festgelegt (Korrelationskoeffizient von Gesamtrockengewicht und gesamtem Stickstoffgehalt $R^2 = 0,64$ (***) für das im August geerntete Experiment, $R^2 = 0,73$ (***) für das im September geerntete Experiment, $R^2 = 0,89$ (***) für das im Oktober geerntete Experiment). Ein als Verhältnis von Biomasse und Stickstoffgehalt berechneter Parameter ist die Stickstoffnutzungseffizienz (NNE, Abb. 4.6). Die NNE gibt an, wie viel Biomasse mit einer bestimmten Menge Stickstoff gebildet werden kann. Es zeigt sich einerseits, dass die Arten in der NNE alle in der selben Größenordnung liegen. In der zeitlichen Entwicklung zeigt sich, dass zunächst die Gräser, später *H. radicata* und *H. pilosella* die höchsten NNE zeigen. *C. canadensis* hat durchgehend die signifikant geringste NNE.

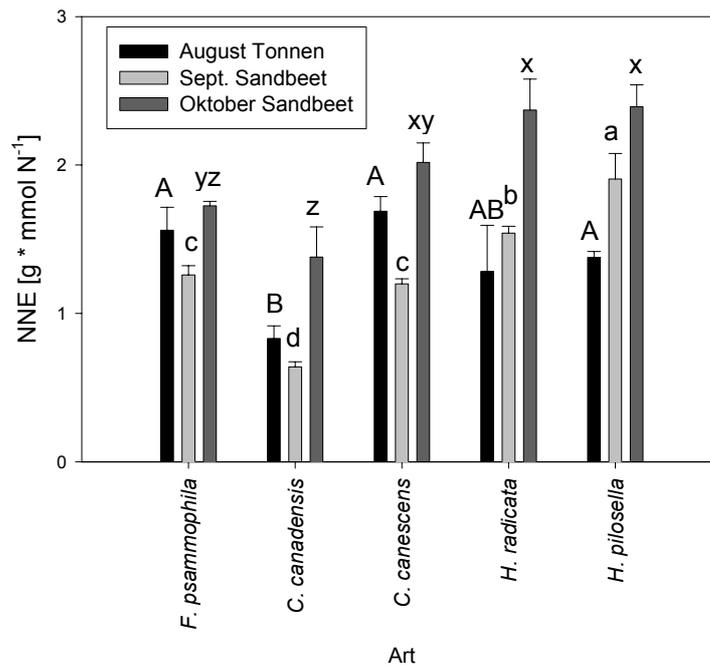


Abb. 4.10 Vergleich der Stickstoffnutzungseffizienzen der verwendeten Arten im Verlauf der Vegetationsperiode an Hand der Kontrollpflanzen (n = 5 für August, n = 6 für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Teilerperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test (p < 0,05).

Aus Abb. 4.11 wird deutlich, dass alle Arten mit Ausnahme von *C. canadensis* im August einen relativ kleinen Teil des aufgenommenen Nitrats direkt wieder in die Wurzeln investieren, im späteren Jahr dagegen die Investition in unterirdische Pflanzenteile zunimmt. Bei *C. canadensis*, der einzigen annuellen Art im Experiment, lässt sich dagegen mit fortschreitender Vegetationsperiode eine zunehmende Investition in oberirdische Pflanzenteile finden. Im Artvergleich ist zudem sehr bemerkenswert, dass *H. radicata* und *H. pilosella* vor allem ab September besonders hohe Werte erreichen. Erklärungsansätze, die u. a. die winterliche Stoffspeicherung berücksichtigen, werden in der Diskussion aufgegriffen.

Bei der Aufnahmeeffizienz (Abb. 4.12) zeigen sich besonders klare Unterschiede zwischen den drei Erntezeitpunkten. Höchste Aufnahmeeffizienzen fanden sich im August, besonders geringe Effizienzen im Oktober. Bei den Artvergleichen zeigen sich zu den ersten beiden Erntezeitpunkten deutliche Unterschiede: Die dikotylen Arten erreichen höhere Werte als die Gräser. Im Oktober sind die Unterschiede dann nivelliert. Zu beachten ist die hohe Aufnahmeeffizienz der Arten mit kleinen Wurzelsystemen, ein Zusammenhang mit der geringen horizontalen und vertikalen Ausdehnung des Nitratpulses (Abb. 4.3 und Abb. 4.13) wird im Diskussionsteil besprochen.

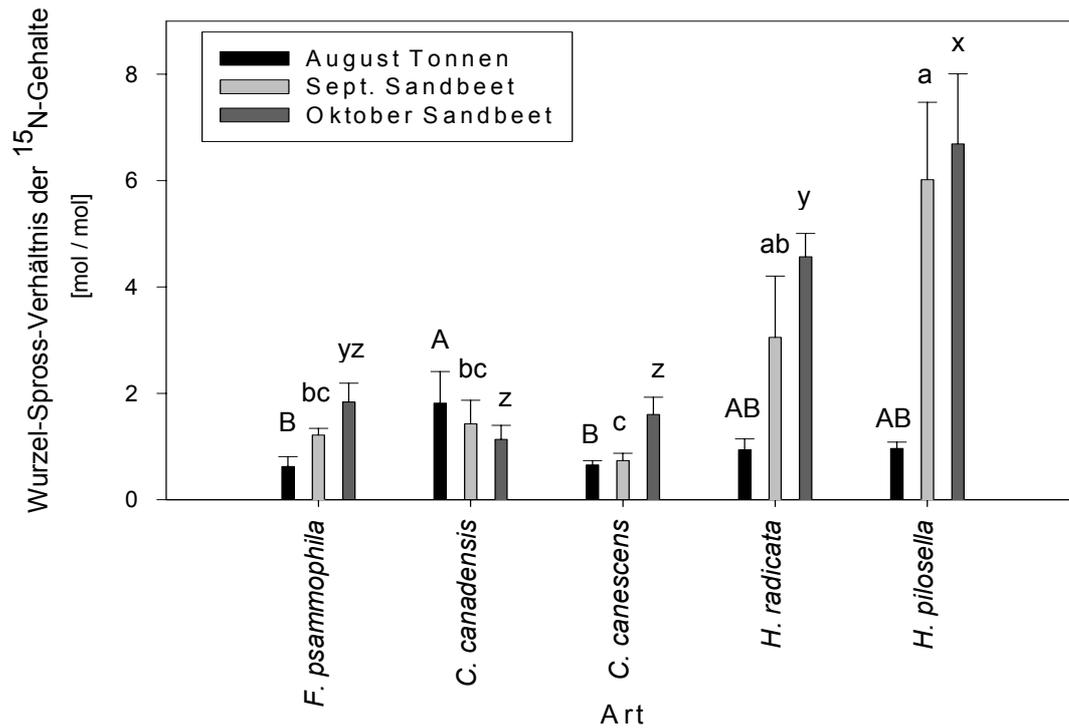


Abb. 4.11 Artvergleich zur Veränderlichkeit der Wurzel-Spross-Allokation des aufgenommenen ^{15}N -Nitrats im Verlauf der Vegetationsperiode an Hand der Kontrollpflanzen ($n = 5$ für August, $n = 6$ für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Telexperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$).

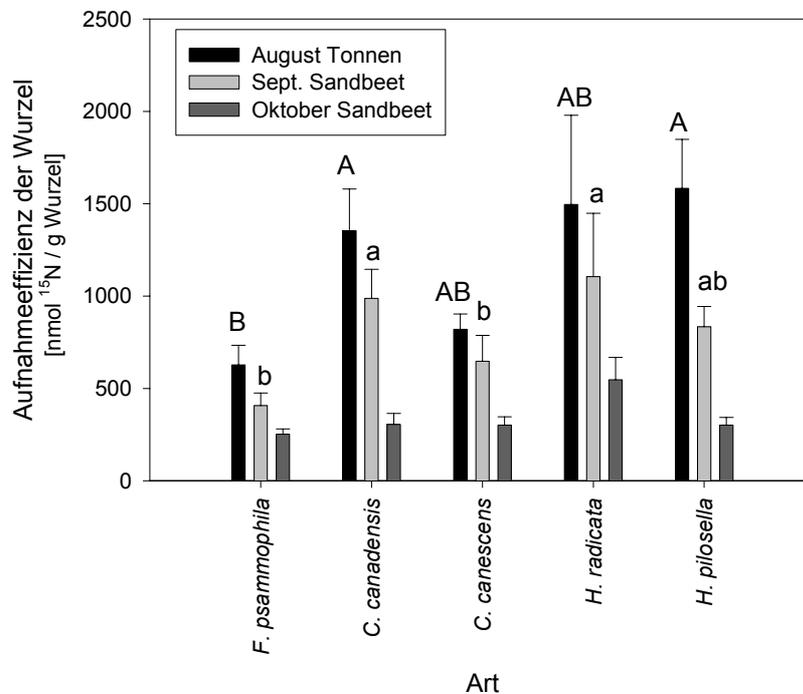


Abb. 4.12 Artvergleich der Aufnahmeeffizienz der Wurzel über den Verlauf der Vegetationsperiode an Hand der Kontrollpflanzen ($n = 5$ für August, $n = 6$ für September bzw. Oktober). Unterschiedliche Buchstaben bezeichnen innerhalb eines Telexperiments statistisch signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$).

4.3.2 Analyse der kompetitiven Interaktionen

Tonnenexperiment mit Nitratapplikation und Ernte im August 2003

Das Tonnenexperiment wurde nach fünfmonatiger Kultur ^{15}N -Puls-markiert und geerntet, um auch relativ früh im Jahr Aufschluss über Interaktionen und Adaptationen der einzelnen Arten zu erhalten.

In Abb. 4.13 ist aufgezeigt, dass im Kultursubstrat ohne Pflanze das ^{15}N -Nitrat nach 48 h in hohem Maße im oberen zentralen Bereich der Tonne befand (hohe positive δ -Werte) und z.T. in tiefere Bereiche gelangt war. Ein Fluss in laterale Bereiche war nur schwach erfolgt (negative δ -Werte).

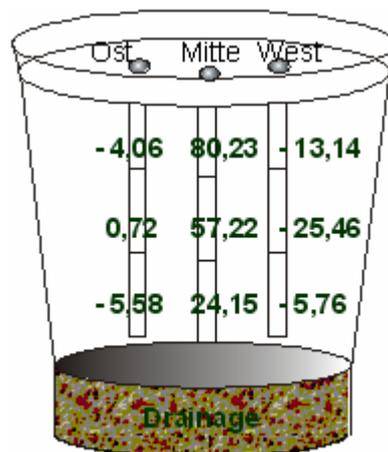


Abb. 4.13 Schematisierte Darstellung zur Verteilung des ^{15}N -Nitratmarkers 48 h nach der Applikation. Zahlenwerte geben den $\delta^{15}\text{N}$ -Wert der jeweiligen Sandprobe (Bohrkerne aus 0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm) wieder. Hohe positive Werte zeigen eine hohe Markerkonzentration auf.

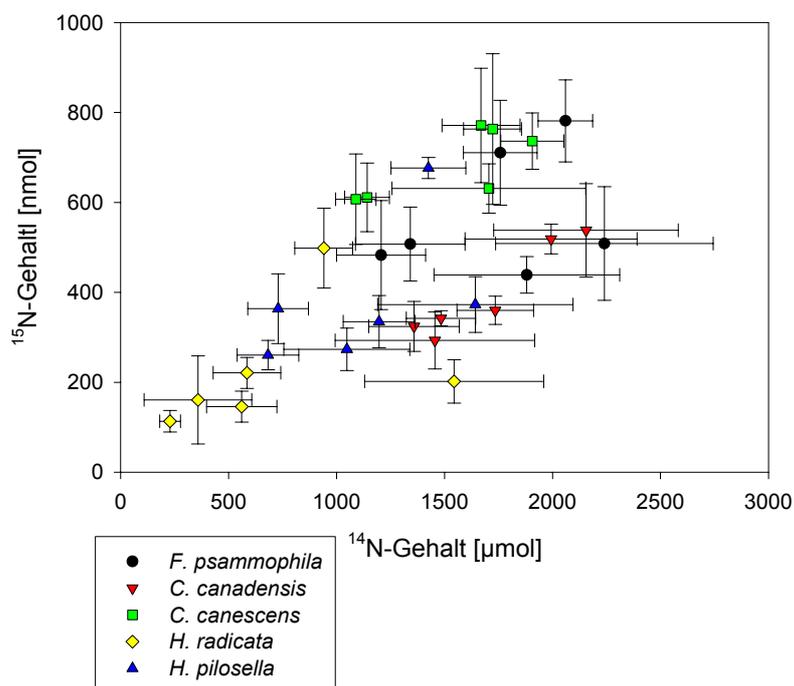


Abb. 4.14 Zusammenhang zwischen ^{14}N -Gehalt und ^{15}N -Gehalt der verwendeten Arten in ihren unterschiedlichen Behandlungen. Einzelne Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte (\pm SE, $n = 5$) einer Art in einer bestimmten Behandlung.

An Hand von Abb. 4.14 lässt sich zunächst zeigen, dass zwischen dem ^{14}N -Stickstoffgehalt und dem (fast ausschließlich aus der Puls-Markierung stammende) ^{15}N -Gehalt im Allgemeinen ein positiver Zusammenhang besteht, der allerdings v.a. bei der Betrachtung einzelner Arten nicht hoch ist. Die kurzzeitige Stickstoffaufnahme kann dementsprechend neben der Biomasse als ein zweites Maß für kompetitive Interaktionen herangezogen werden.

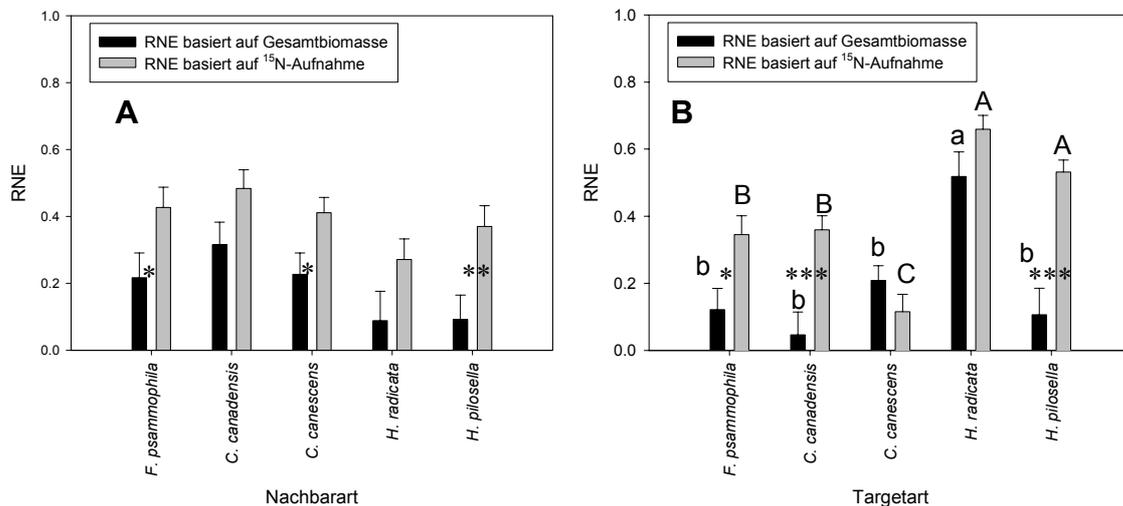


Abb. 4.15 Gegenüberstellung der auf Gesamttrockengewicht bzw. ^{15}N -Gehalt basierten generellen **Konkurrenz-Effekte (A)** und **Konkurrenz-Toleranzen (B)** der verwendeten Arten (Mittelwerte \pm SE für $n = 25$). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede bei Basierung auf Biomasse, unterschiedliche Großbuchstaben zeigen Artunterschiede bei Basierung auf ^{15}N -Aufnahme (ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$)). Sternsymbole markieren statistisch signifikante Unterschiede zwischen den nach den beiden verschiedenen Maßen ermittelten RNE-Werten innerhalb einer Art (T-Test mit *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$).

In Abb. 4.15 sind die RNE-Werte (genereller Effekt, generelle Toleranz) der verschiedenen Arten dargestellt. Ganz allgemein sind die erreichten RNE-Werte mit der Basis Biomasse hier als gering anzusehen, die Anwesenheit von Nachbarn hat die Biomassen (noch) nicht deutlich beeinträchtigt. Bei der Basierung des RNE auf die Nitrataufnahme sind die Auswirkungen deutlicher. Im Konkurrenzeffekt (Abb. 4.15 A) sind die kurzfristigen Interaktionen um Stickstoff intensiver als durch das integrierende Maß der Biomassen aufzeigt. *C. canadensis*, gefolgt von *C. canescens* und *F. psammophila* bewirken in der Tendenz etwas stärkerer Effekte als *H. pilosella* und *H. radicata*. Artunterschiede treten hier bei der Basierung auf Biomasse deutlicher hervor. Ein positiver Zusammenhang zwischen lang- und kurzfristiger Effekt-Konkurrenzkraft deutet sich gleichwohl an. Für die Konkurrenz-Toleranz (Abb. 4.16 B) zeigt sich in den meist geringen biomassebasierten RNE-Werten (langfristiges Maß) eine hohe Toleranz der Arten gegenüber der Anwesenheit einer Nachbarpflanze. Allein für *H. radicata* ist eine signifikant schwächere Konkurrenz-Toleranz zu verzeichnen. Bei der

Basierung auf die kurzzeitige Stickstoffaufnahme finden sich außer bei *C. canescens* durchweg höhere Werte.

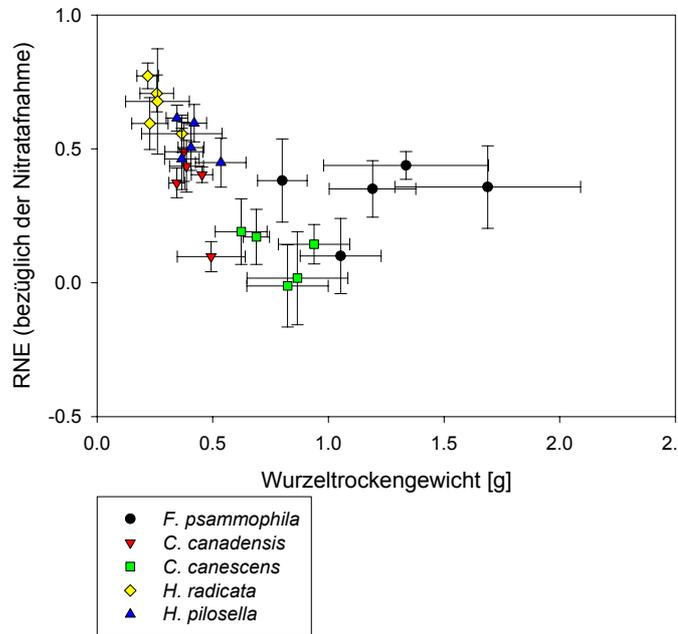


Abb. 4.16 Zusammenhang zwischen Wurzeltrockengewicht der Targetpflanze und Konkurrenztoleranz bezüglich der Nitrataufnahme. Gleiche Punktsymbole bezeichnen gleiche Targetarten, jeweils als Mittelwerte (\pm SE, $n = 5$) in einer bestimmten Behandlung.

In Abb. 4.16 wird ersichtlich, dass Pflanzen mit großen Wurzelsystemen gleichzeitig eine starke Konkurrenz-Toleranz bezüglich der kurzzeitigen Nitrataufnahme aufweisen. Allein *F. psammophila* folgt diesem Zusammenhang nicht.

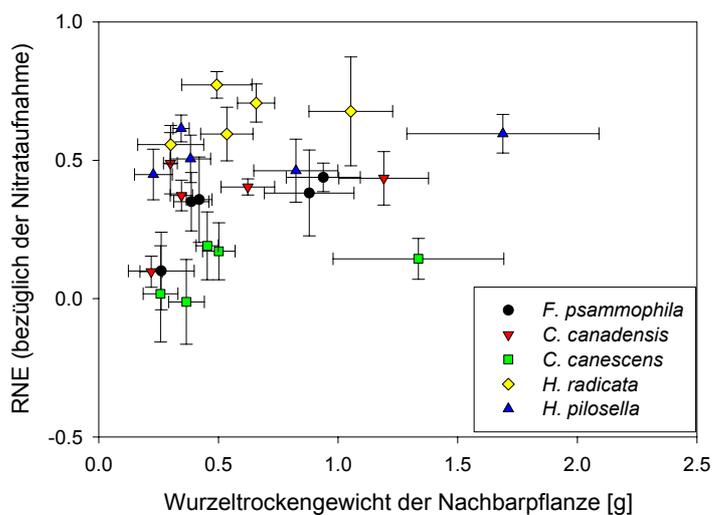


Abb. 4.17 Zusammenhang zwischen Wurzeltrockengewicht der Nachbarpflanzen und Konkurrenzeffekt auf die verwendeten Arten. Einzelne Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte (\pm SE, $n = 5$) einer Art in einer bestimmten Behandlung.

Der Einfluss der Größe des benachbarten Wurzelsystems muss nach Abb. 4.17 als gering eingestuft werden, wenngleich sich eine leichte Tendenz andeutet, dass Targetarten bei großen nachbarlichen Wurzelsystemen stärkere Konkurrenz bei der kurzzeitigen Nitrataufnahme erfahren.

Die Wurzel-Spross-Verhältnisse des kurzfristig aufgenommenen Nitrats (Abb. 4.18) sind stark von der Anwesenheit einer Nachbarpflanze beeinflusst: Mit Konkurrenz wird bei allen Arten tendenziell mehr, bei den Gräsern signifikant mehr ^{15}N in den Wurzeln belassen, als bei den Kontrollen.

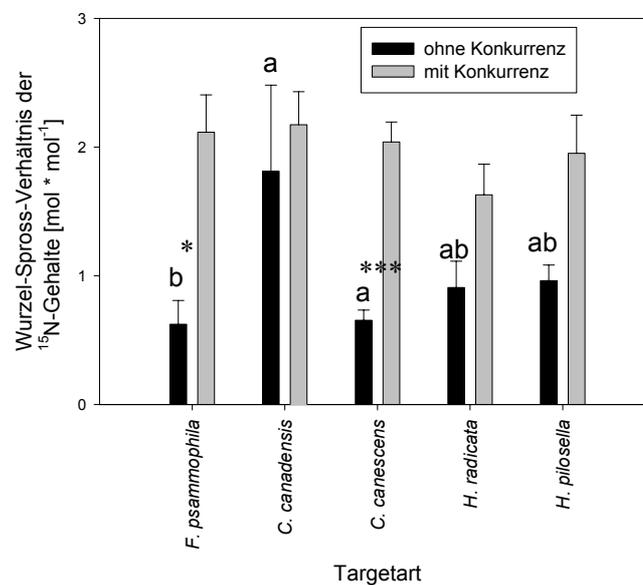


Abb. 4.18 Gegenüberstellung der Wurzel-Spross-Verhältnisse der verwendeten Arten für absolute ^{15}N -Gehalte (Mittelwerte \pm SE mit $n = 5$ für Kontrollen und $n = 25$ für Konkurrenzbehandlungen). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Artunterschiede der Kontrollen, (ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$)). Sternsymbole markieren statistisch signifikante Unterschiede zwischen Kontrollen und Konkurrenzbehandlungen innerhalb einer Art (T-Test mit *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$).

Sandbeetexperiment mit Nitratapplikation und Ernte im September 2003

Korreliert man ^{14}N - und ^{15}N -Gehalte der Arten in den unterschiedlichen Behandlungen (Abb. 4.19), so lässt sich für alle Arten ein positiver Zusammenhang der Gehalte der beiden Isotope feststellen. Dieser ist allerdings in einigen Fällen (*C. canadensis*) von hohen Standardfehlern unterlegt. Pflanzen, die im Verlauf der Vegetationszeit viel Stickstoff aufnehmen konnten, nehmen tendenziell also auch bei der kurzzeitigen Markierung viel ^{15}N auf. Gleichzeitig lässt sich erkennen, dass im ^{14}N -Gehalt *C. canadensis*, gefolgt von *F. psammophila* und *C. canescens* die höchsten Werte erreichen, während im ^{15}N -Gehalt *F. psammophila* vor *C. canescens* und *C. canadensis* und, mit etwas Abstand, vor *H. pilosella* liegt.

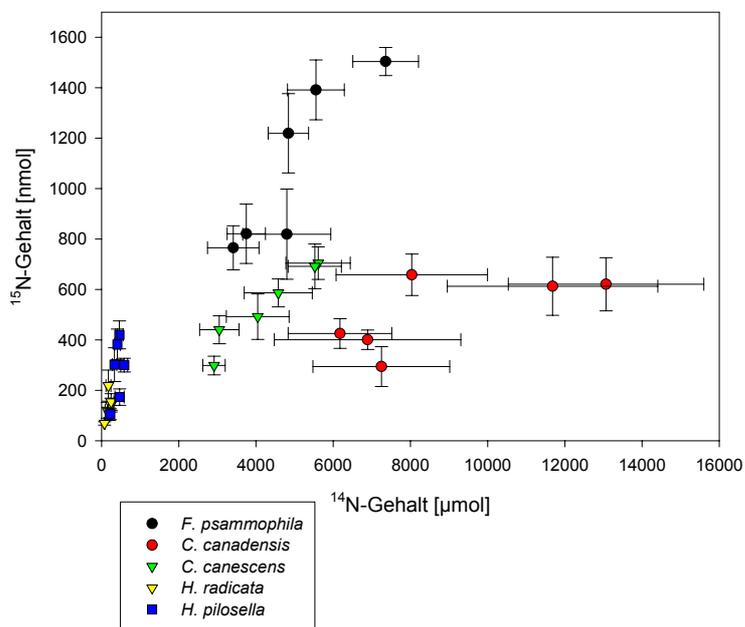


Abb. 4.19 Zusammenhang zwischen ^{14}N -Gehalt und ^{15}N -Gehalt der verwendeten Arten in ihren unterschiedlichen Behandlungen. Einzelne Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte (\pm SE, $n = 6$) einer Art in einer bestimmten Behandlung.

Abb. 4.20 A zeigt den Konkurrenz-Effekt. Vergleicht man die Arten zunächst bezüglich des Trockengewichtbasierten RNEs, so sind *F. psammophila*, *C. canadensis* und *C. canescens* mit bewirkten RNE-Werten um 0,25 als Arten mit vergleichsweise hohem Effekt den Arten *H. radicata* und *H. pilosella* gegenüber zu stellen, welche keinen oder förderlichen Effekt auf ihre Targets bewirkten. Bei zusätzlicher Betrachtung der Nitrat-Aufnahme-basierten RNE-Werte zeigen sich wiederum deutlichere Ergebnisse als bei der Basierung des RNE auf das Trockengewicht. Zudem werden hier Artunterschiede zwischen *F. psammophila*, *C. canadensis* und *C. canescens* deutlich: *F. psammophila* bewirkt einen größeren Effekt als *C. canadensis*. Für die Arten *H. radicata* und besonders *H. pilosella* ist ein Übergang von keinem oder förderlichem Effekt zu geringem aber signifikantem Konkurrenzeffekt zu verzeichnen.

In Abb. 4.20 B zeigen alle fünf Arten bei der Basierung des RNE auf die Biomasse eine sehr gute (*C. canadensis*) bis gute Toleranz gegenüber der Anwesenheit von Nachbarpflanzen. Basiert auf der kurzfristigen Aufnahme von Nitrat ist die generelle Konkurrenz-Toleranz der Arten dagegen deutlicher zu erkennen, vor allem *H. radicata* und *H. pilosella* sind in ihrer ^{15}N -Aufnahme eingeschränkt.

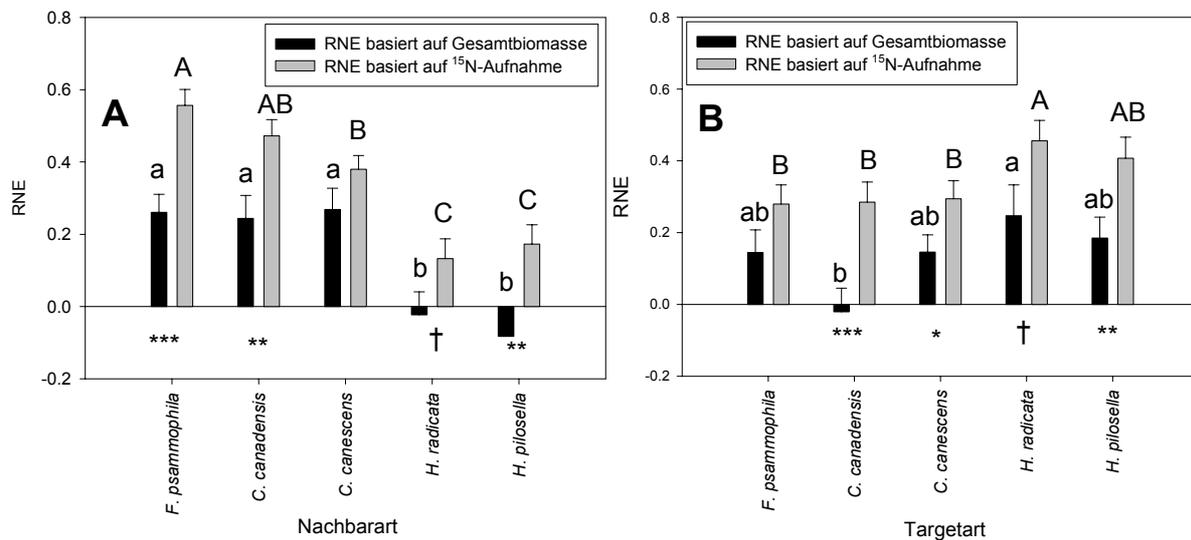


Abb. 4.20 Gegenüberstellung der auf Gesamtrockengewicht bzw. ^{15}N -Gehalt basierten generellen **Konkurrenz-Effekte (A)** und **Konkurrenz-Toleranzen (B)** der verwendeten Arten (Mittelwerte \pm SE für $n = 30$). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede bei Basierung auf Biomasse, unterschiedliche Großbuchstaben zeigen Artunterschiede bei Basierung auf ^{15}N -Aufnahme (ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$)). Sternsymbole markieren statistisch signifikante Unterschiede zwischen den nach den beiden verschiedenen Maßen ermittelten RNE-Werten innerhalb einer Art (T-Test mit †: $p < 0,1$, *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$).

An Hand von Abb. 4.21 wird deutlich, dass die Konkurrenz-Toleranz zur Nitrataufnahme deutlich abhängig ist von der Größe des Wurzelsystems. Für alle Arten zeigt sich, dass eine Verringerung der Wurzelgröße mit erhöhtem RNE einhergeht. Es ist aber artspezifisch, wie stark sich die Größe des Wurzelsystems in reduzierter Aufnahme bemerkbar macht (Steigung der angedeuteten Ausgleichsgeraden). So führt eine Reduktion des Wurzeltrockengewichts bei den Arten *H. radicata* und *H. pilosella* zu drastisch schlechterer Konkurrenz-Toleranz, während v.a. *F. psammophila* nur bei starker Reduktion der Wurzelbiomasse deutlich schlechtere Toleranz zeigt. Die Identität der Nachbarn macht sich in den Abweichungen von der angedeuteten Trendlinie bemerkbar.

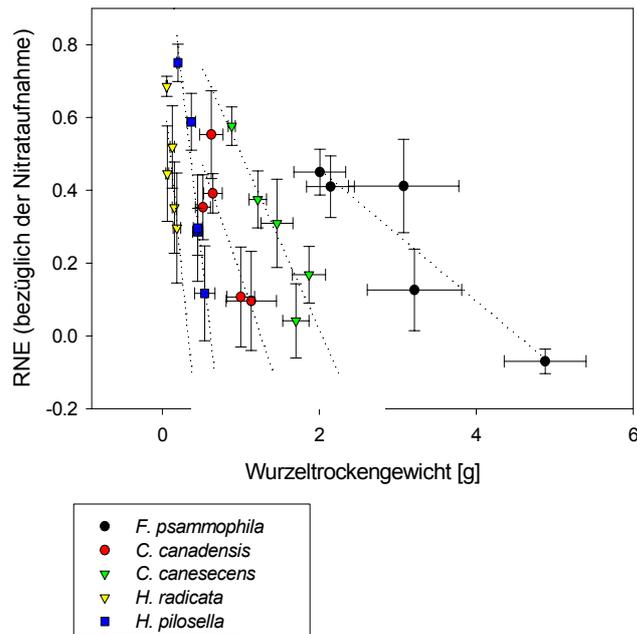


Abb. 4.21 Zusammenhang zwischen Wurzeltrockengewicht der Targetpflanze und Konkurrenztoleranz bezüglich der Nitrataufnahme. Gleiche Punktsymbole bezeichnen gleiche Targetarten, jeweils als Mittelwerte (\pm SE, $n = 6$) in einer bestimmten Behandlung. Gestrichelte Linien sind jeweils Trendlinien zu den Mittelwerten innerhalb einer Art.

Um zu erfassen, ob die Größe des Wurzelsystems und der von diesem bewirkte Konkurrenzeffekt bezüglich der Nitrataufnahme verbunden sind, ist in Abb. 4.22 das Wurzeltrockengewicht der Nachbarpflanzen aller Konkurrenzbehandlungen gegen die RNE-Werte der korrespondierenden Target-Pflanzen aufgetragen. Ganz allgemein zeigt sich hier, dass die Größe der Wurzelsysteme und deren bewirkte Konkurrenzeffekte positiv zusammenhängen. In der Darstellung dieses Zusammenhangs deutet sich tendenziell eine Sättigungskurve an. Für Wurzelgrößen bis etwa 0,7 g Trockengewicht steigert sich der bewirkte Konkurrenzeffekt mit steigender Biomasse recht drastisch, während darüber hinaus eine weitere Steigerung nur undeutlich zu erkennen ist. Nach Target-Arten differenziert zeichnet sich z.B. für *C. canescens* eine Abhängigkeit von der Größe des benachbarten Wurzelsystems recht deutlich ab, während sich für andere Arten wiederum die Bedeutung weiterer Zusammenhänge andeutet.

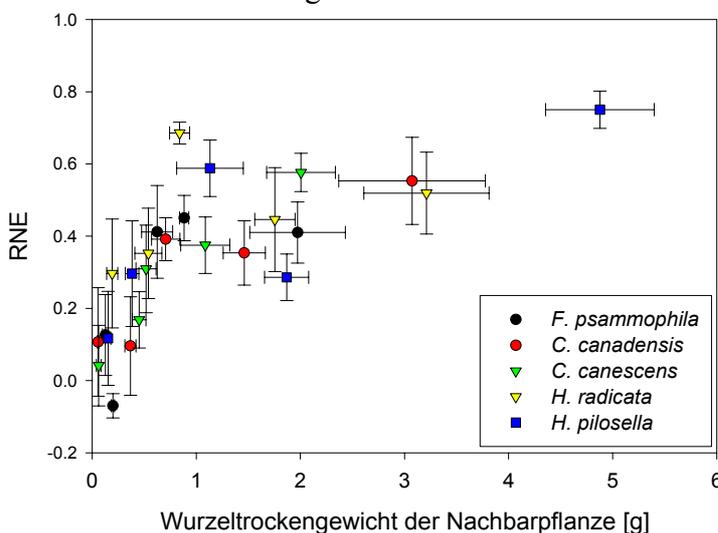


Abb. 4.22 Zusammenhang zwischen Wurzeltrockengewicht der Nachbarpflanzen und Konkurrenzeffekt auf die verwendeten Arten. Einzelne Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte (\pm SE, $n = 6$) einer Art in einer bestimmten Behandlung.

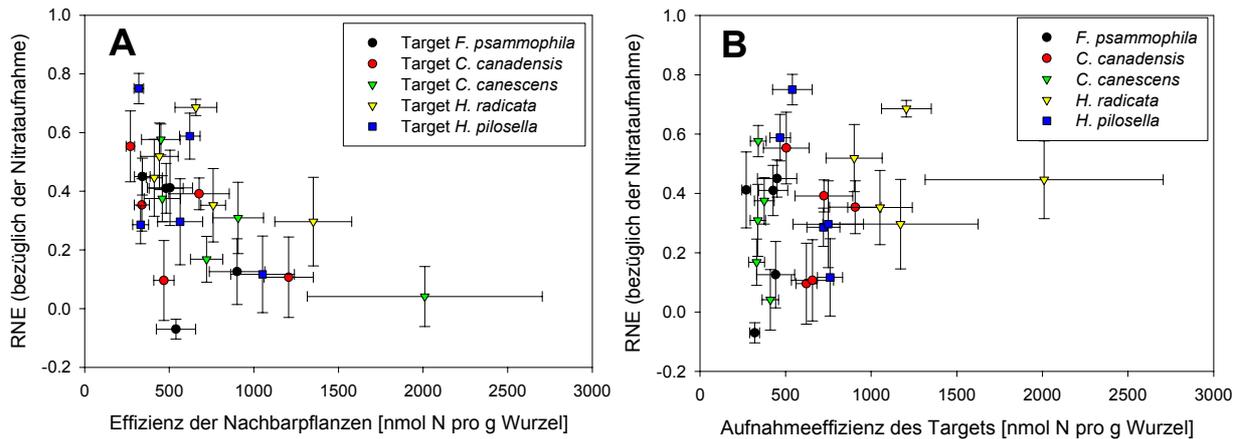


Abb. 4.23 Zusammenhang zwischen der Aufnahmeeffizienz der Wurzeln für ^{15}N und der Konkurrenzeffekt in Form von A: Konkurrenz-Effekt und B: Konkurrenztoleranz. Einzelne Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte (\pm SE, $n = 6$) einer Art in einer bestimmten Behandlung.

Aus Abb. 4.23 wird ersichtlich, dass hohe Aufnahmeeffizienzen (^{15}N -Aufnahme pro Gramm Wurzel) keine positiven Auswirkungen auf die Konkurrenzstärke hatten.

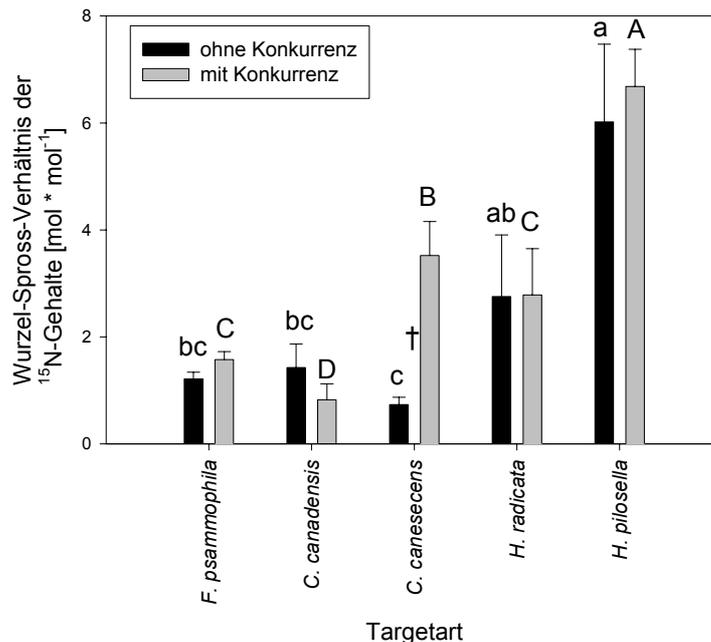


Abb. 4.24 Gegenüberstellung der **Wurzel-Spross-Verhältnisse der verwendeten Arten für absolute ^{15}N -Gehalte** (Mittelwerte \pm SE mit $n = 6$ für Kontrollen und $n = 30$ für Konkurrenzbehandlungen). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Artunterschiede der Kontrollen, unterschiedliche Großbuchstaben zeigen Artunterschiede der Konkurrenzbehandlungen auf (ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$)). Sternsymbole markieren statistisch signifikante Unterschiede zwischen Kontrollen und Konkurrenzbehandlungen innerhalb einer Art (T-Test mit †: $p < 0,1$).

Der Konkurrenz-Effekt (Abb. 4.23 A) war sogar eher höher bei Pflanzen mit geringen Aufnahmeeffizienzen, und analog zeigt Abb. 4.23 B, dass Pflanzen mit hoher Aufnahmeeffizienz eine schwache Konkurrenz-Toleranz aufweisen. Dabei ist zu bedenken, dass schon in Abb. 4.12 deutlich wurde, dass gerade die Arten mit hohen Biomassen eine geringe Aufnahmeeffizienz aufwiesen. Hohe Biomassen waren wie oben ausgeführt wiederum positiv mit der Konkurrenzkraft korreliert.

Die in Abb. 4.24 gezeigte Reaktion in den Wurzel-Spross-Verhältnissen der ^{15}N -Allokation auf die Anwesenheit von Nachbarn führt anders als das entsprechende Diagramm zu den im August geernteten Pflanzen zu keiner klaren Aussage. Allein bei *C. canescens* kommt es durch Konkurrenz zu einer marginal signifikanten Erhöhung der ^{15}N -Allokation in die Wurzel.

Sandbeetexperiment mit Nitratapplikation und Ernte im Oktober 2003

Der RNE zum Trockengewicht kann als integratives Maß verwendet werden, das die Konkurrenz über den Verlauf der gesamten Vegetationsperiode zusammenfasst. Bei diesem zum Ende der Vegetationszeit gelegenen Teilversuch liegt deshalb der Schwerpunkt auf der

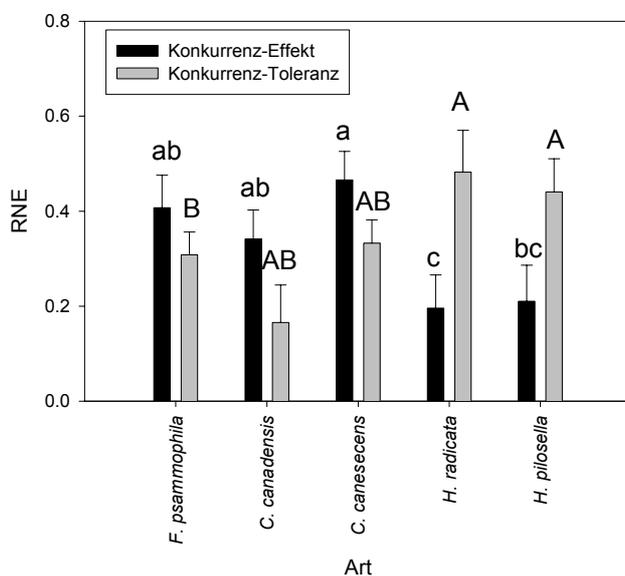


Abb. 4.25 Auf Gesamttrockengewicht basierte generelle **Konkurrenz-Effekte** und **-Toleranzen** der verwendeten Arten (Mittelwerte \pm SE für $n = 30$). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen statistisch signifikante Unterschiede im Konkurrenz-Effekt, unterschiedliche Großbuchstaben zeigen Unterschiede in der Konkurrenz-Toleranz (ANOVA-Vergleich mit post-hoc LSD-Test ($p < 0,05$)).

Auswertung der Biomassen. Der generelle Konkurrenz-Effekt der Arten, wie er in Abb. 4.25 dargestellt ist, lässt eine Differenzierung zu nach starken Effekt-Konkurrenten (*C. canescens*, *F. psammophila* und *C. canadensis*) und schwachen Effekt-Konkurrenten (*H. pilosella* und *H. radicata*). Gleichzeitig wird deutlich, dass *F. psammophila* und *C. canadensis* recht starke generelle Konkurrenz-Toleranz aufweisen, während *H. pilosella* und *H. radicata* auch hier als relativ schwach eingestuft werden können. Gleichzeitig wird ersichtlich, dass *C. canadensis* in beiden Komponenten als stark, die beiden anderen dikotylen Arten in beiden Komponenten als schwach einzustufen sind.

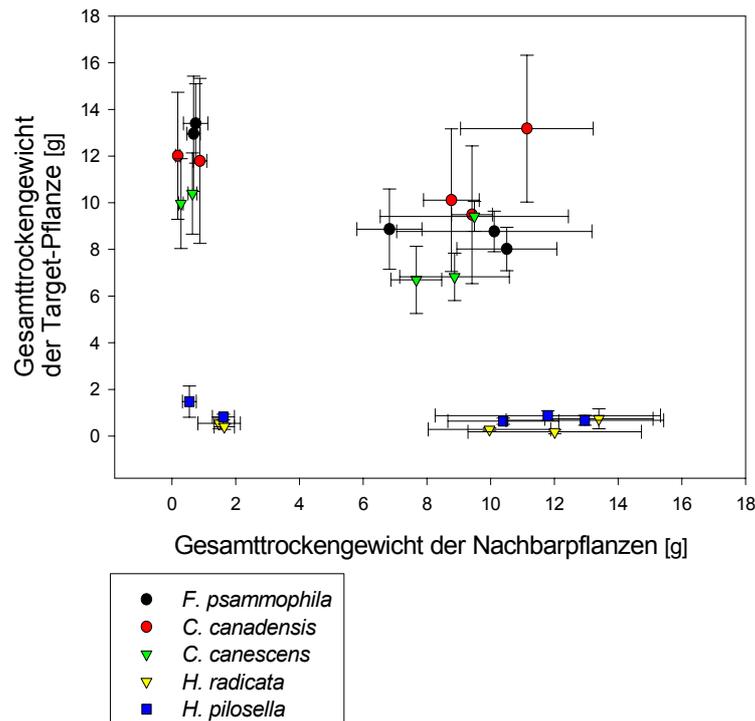


Abb. 4.26 Zusammenhang zwischen den Größen konkurrierender Versuchspflanzen. Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte \pm SE (n = 6).

Wie Abb. 4.26 erkennen lässt, ist eine Korrelation der Biomassen benachbarter Pflanzen nicht gegeben. Allenfalls für *F. psammophila* deutet sich ein negativer Zusammenhang an. Darüber hinaus spiegeln sich in der Verteilung der Mittelwerte in x- und y-Richtung im Wesentlichen die artspezifischen Größen wider. So besitzen z.B. *H. radicata* und *H. pilosella* unabhängig von den Größen der Nachbarpflanzen geringe Biomassen, während z.B. *F. psammophila* und *C. canadensis* durchgehend recht hohe Biomassen aufweisen.

Der erwartete Zusammenhang zwischen der Größe des benachbarten Wurzelsystems und dem Konkurrenzeffekt auf die Target-Pflanzen kann ebenfalls nicht nachgewiesen werden (Abb.4.27). Die zu erkennende Aufteilung der Werte in zwei distinkte Gruppen geht auf die klaren Artunterschiede in der Größe der Wurzelsysteme zurück (*H. radicata* und *H. pilosella* besitzen deutlich kleinere Wurzelsysteme als die anderen Arten.).

Eine Verbindung zwischen der Intensität der Konkurrenz und der Wurzel-Spross-Allokation der Biomassen (Abb. 4.28) findet sich ebenfalls für keine Art.

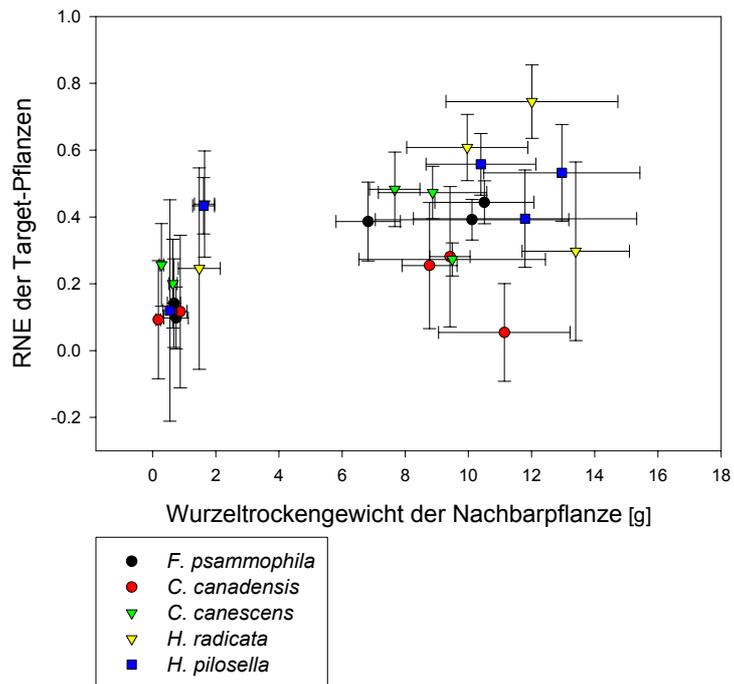


Abb. 4.27 Zusammenhang zwischen dem Wurzelrockengewicht von Sandbeet-Pflanzen und dem von diesen hervorgerufenen Konkurrenzeffekten. Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte \pm SE (n = 6).

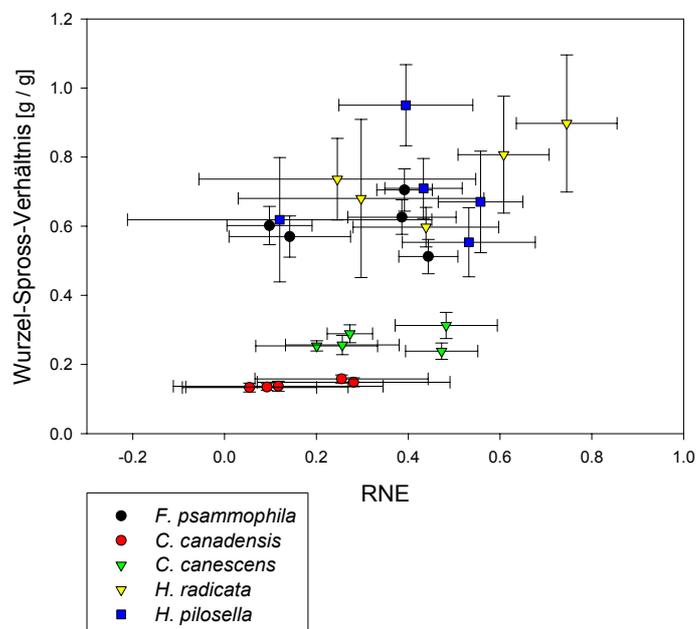


Abb. 4.28 Zusammenhang zwischen den auf die Versuchspflanzen wirkenden Konkurrenzeffekten und ihren Wurzel-Spross-Verhältnissen. Punkte repräsentieren jeweils Mittelwerte \pm SE (n = 6).

4.4 Diskussion

4.4.1 Zusammenhänge zwischen Pflanzeigenschaften der Arten und der Nitrataufnahme im Verlauf der Vegetationsperiode 2003

Durch eine Zusammenstellung der erfassten Eigenschaften lassen sich die Arten übersichtlich charakterisieren (Tab. 4.4): Die Gräser nehmen aufgrund der hohen Wurzelflächen die höchsten Absolutmengen an ^{15}N -Nitrat auf. Eine mittlere bis hohe NNE reicht hier aus für die Entwicklung hoher Biomassen. *C. canadensis* kommt mit einer mittleren Wurzelfläche aufgrund einer hohen Aufnahmeeffizienz auf eine mittelmäßige Aufnahme, und entsprechend liegen die Pflanzengrößen auch im mittleren Bereich. Für *H. radicata* und *H. pilosella* sind aufgrund geringer Wurzelflächen die Aufnahmen für Nitrat gering, durch recht hohe NNE erfolgt hier Kompensation.

Tabelle 4.4 Zusammenstellung der ermittelten Pflanzeigenschaften der verwendeten Arten an Hand der Kontrollen. Klassifizierungen erfolgten im relativen Vergleich der fünf Arten untereinander.

Art	Pflanzen- größe	Wurzel- Spross- Verh.	spez. Wurzel- fläche	abs. Wurzel- fläche	NNE	Aufnahme- effizienz	abs. Aufnahme ^{15}N -Nitrat
<i>F.psamphila</i>	hoch	hoch	mittel	hoch	mittel	gering	hoch
<i>C.canadensis</i>	mittel	gering	hoch	mittel	gering	hoch	mittel
<i>C.canescens</i>	hoch	gering	sehr hoch	hoch	mittel	gering	mittel
<i>H.radicata</i>	gering	hoch	gering	sehr gering	hoch	hoch	gering
<i>H.pilosella</i>	gering	mittel	mittel	gering	hoch	hoch	gering

Neben dieser stark zusammenfassenden Aufstellung sind einige Befunde näher zu betrachten. So zeigte sich beispielsweise in Abb. 4.6 für die Arten *F. psammophila*, *C. canadensis* und *C. canescens* eine kontinuierliche Zunahme der Biomassen im Verlauf der Vegetationszeit, während dies für die Arten *H. radicata* und *H. pilosella* nicht zutraf. Hier sind unterschiedliche Wachstumsbedingungen in den Tonnen und im Sandbeet anzuführen: Wie auch das Klimadiagramm (Abb. 2.4) aufzeigt, war der Sommer 2003 extrem trocken. Trotz effektiver Drainage der Tonnen war der Sand in den Tonnen immer spürbar feuchter (Fingerprobe, tägliche Beobachtungen) als im Sandbeet, was offenbar besonders die beiden oben genannten Arten im Sandbeet stark beeinträchtigt hat.

Der in Abb. 4.9 aufgezeigte Absolutgehalt an ^{15}N bei den Kontrollpflanzen zeigt zwar im Großen und Ganzen auf, dass die Arten mit hohen Biomassen (Abb. 4.6) bzw. großen Wurzelflächen (*F. psammophila*, *C. canescens* und auch *C. canadensis*, Abb. 4.8) hohe ^{15}N -Aufnahmen erreichten, was auf einen positiven Zusammenhang von Pflanzengröße und Ressourcenaufnahme hindeutet. Im Detail lässt sich aber dieser einfache Zusammenhang nicht für jeden Fall zeigen, denn wenngleich *C. canadensis* und *H. radicata* von September zu Oktober in der absoluten Wurzelfläche zunahm (Abb. 4.8) und *H. pilosella* annähernd konstant blieb, sank von September nach Oktober die ^{15}N -Aufnahme für diese drei Arten. In den Aufnahmeeffizienzen (Abb. 4.12) wird die geringere pro-Gramm-Aufnahme in den Monaten September und Oktober besonders deutlich. Die im Vergleich zum August tiefen Temperaturen (siehe auch Abb. 2.4) können hier als Erklärung herangezogen werden, da temperaturabhängige Prozesse wie Transpirationsstrom und transmembranaler Transport (siehe auch Kapitel 5) die Aufnahme beeinflussen.

Im Zeitverlauf der Wurzel-Spross-Allokation des ^{15}N (Abb. 4.11) zeigte sich, dass außer bei *C. canadensis* bei allen Arten mit fortschreitender Zeit verstärkt in die Wurzel translociert wurde, bzw. hohe ^{15}N -Mengen direkt in der Wurzel verblieben. Die preferentielle Allokation in die Wurzel im Herbst kann nicht in erster Linie an kühler Witterung und geringem Transpirationsstrom liegen, denn *C. canadensis* ist denselben Gegebenheiten ausgesetzt. Die Allokation des ^{15}N folgte auch nicht einfach dem Wurzel-Spross-Verhältnis der Biomassen, denn Abb. 4.7 zeigt, dass Pflanzen in frühen Wachstumsphasen, u.a. in der Etablierungsphase und während des frühen Expansionswachstums (Urbanska 1992), höhere Werte des Wurzel-Spross-Verhältnisses aufwiesen (Gedroc 1996). Bei den meisten der untersuchten Arten läuft aber die Allokation des ^{15}N -Nitrats dem entgegen, indem im August relativ weniger in den Wurzeln verbleibt, als im September oder Oktober. Eine nahe liegende Erklärung wäre allerdings die zunehmende Stoffspeicherung gegen Ende der Vegetationszeit, denn diese ist für die zwei- bis mehrjährigen Arten sinnvoll, nicht aber für die einjährige *C. canadensis*. In den besonders hohen Werten bei *H. radicata* und *H. pilosella* spiegelt sich zudem wider, dass die winterliche Speicherung ganz vornehmlich in den Wurzeln erfolgt, bei den Gräsern sind die Horste dagegen stärker beteiligt, zumal bei den vorliegenden Arten keine Rhizome vorhanden sind.

Eine der ganz wichtigen Folgerungen, die schon aus Abschnitt 4.3.1 zu ziehen waren, ist, dass die ^{15}N -Aufnahme (Abb. 4.9) zwar allem Anschein nach mit der Größe der Pflanze (Abb. 4.6)

bzw. mit der absoluten Wurzelfläche (Abb. 4.8) steigt, allerdings angesichts von Abb. 4.12 offensichtlich unterproportional. Kleinere Wurzelsysteme erreichen höhere Effizienzen in der Aufnahme. Die gängige Annahme der größensymmetrischen, also proportionalen Aufnahme edaphischer Ressourcen (Cahill und Casper 2000 und von Wettberg und Weiner 2003) ist hiermit allerdings problemlos vereinbar, denn wie die Abb. 4.3 und Abb. 4.13 nahe legen, war die Ausbreitung des ^{15}N -Markers lokal sehr begrenzt und lag im zentralen Bereich zwischen den Pflanzen in den höchsten Konzentrationen vor. In peripheren Bereichen, die nur von größeren Wurzelsystemen erreicht wurden, war hingegen die Markerkonzentration geringer. Dieser Zusammenhang ist v. a. auch für die kompetitiven Interaktionen von Bedeutung (s.u.).

Die Aufstellung nach Tab. 4.3 entspricht nun weitgehend der verbreiteten Sichtweise, dass die Ressourcenaufnahme in erster Linie von der absorbierenden Fläche festgelegt sei (Eissenstat 1992, Tinker und Nye 2000, Casper und Jackson 1997, Berntson und Wayne 2000). Die überlegene Konkurrenzfähigkeit großwüchsigerer Arten ist hierdurch allerdings noch keineswegs vorweggenommen, da bei Konkurrenz eine Vielzahl weiterer Zusammenhänge (z.B. symbiotische Interaktionen, Wurzelverteilung, Aufnahmekapazitäten für limitierende Ressourcen) Bedeutung besitzen können.

4.4.2 Die Bedeutung der Größe von Wurzelsystemen für die Konkurrenzkraft

In Abschnitt 4.3.1 deutet sich in Tab. 4.2 ein Zusammenhang von Pflanzengröße und Konkurrenz-Effekt an, denn die Arten mit hohem Effekt waren gleichzeitig diejenigen mit hohen Biomassen. In der Konkurrenz-Toleranz erschien dieser Zusammenhang nicht so deutlich, *C. canadensis* zeigte die höchste Konkurrenz-Toleranz, obwohl sie nach Abb. 4.6 im Artvergleich der Pflanzengrößen eher nur im mittleren Bereich lag. Während die ^{15}N -Aufnahme in hohem Maße von der Pflanzengröße beeinflusst wird (s.u.), zeigt der explizit auf die Analyse der Bedeutung von Pflanzengröße in Konkurrenz ausgelegte Abschnitt 3.3 unerwartete Ergebnisse auf. Für keine Art gibt es eine Korrelation zwischen den Größen benachbarter Pflanzen, und eine Korrelation zwischen der Größe eines Wurzelsystems und dem bewirkten Konkurrenz-Effekt lässt sich nicht nachweisen. Ebenso wenig findet sich ein Zusammenhang zwischen der Konkurrenz, der eine Pflanze ausgesetzt ist und ihrer Wurzel-Spross-Allokation der Biomassen. Offensichtlich entsprechen diese Ergebnisse nicht den Erwartungen und auch nicht den in der Literatur beschriebenen Ergebnissen. So konnten Purves und Law (2002) klar aufzeigen, dass kleinere Nachbarn geringeren Einfluss auf das Wachstum von Pflanzen nehmen. Bei Limitierung durch edaphische Ressourcen wird

allgemein allenfalls diskutiert, ob die Konkurrenzkraft von Pflanzen proportional (Weiner 1986, Cahill und Casper 2000) oder überproportional (Hikosaka und Hirose 2001, Rajaniemi 2003) zur Wurzelgröße zunimmt. Für das Wurzel-Spross-Verhältnis wäre eine Erhöhung aus zwei Gründen erwartet worden: Zum einen hätte eine Erhöhung der ‚optimal growth‘-Hypothese entsprochen (Bloom et al 1985, van der Werf et al. 1993, Gedroc 1996), die ausgeht von der relativen Förderung der Organe, die für die Aufnahme der limitierenden Ressourcen verantwortlich sind. Zum anderen zeigen kleinere Pflanzen, also auch diejenigen, die starke Konkurrenz erfahren, ein hohes Wurzel-Spross-Verhältnis (Müller et. al. 2000, 301). Beispiele für eine Reaktion des Wurzel-Spross-Verhältnisses auf Konkurrenz sind allerdings relativ selten nachgewiesen. Weigelt et al. (2005) fanden solche Zusammenhänge für einige Arten und Wilson und Tilman (1995) konnten dies für vier von acht untersuchten Arten nachweisen. Gleichwohl stehen solche Zusammenhänge im Verdacht, auf ontogenetische Verschiebungen zurück zu gehen (Cahill 2003), da Pflanzen durch Konkurrenz häufig kleiner bleiben und kleine Pflanzen zu höheren Wurzel-Spross-Verhältnissen tendieren (Gedroc 1996).

Betrachtet man nun die Zusammenhänge zwischen Konkurrenz und kurzfristiger Nitrataufnahme, so findet sich ein anderes Bild mit deutlicheren Verbindungen. Erstens zeigte sich in den Abb. 4.15 und 4.20 jeweils deutlich, dass die Konkurrenzintensität bei Basierung auf ^{15}N -Aufnahme statt auf Biomassen deutlich höhere, in den meisten Fällen signifikant höhere Werte hervorbrachte. Zweitens zeigte sich in den Abb. 4.16 und 4.21, dass die Größe des Wurzelsystems und die Konkurrenztoleranz deutlich positiv verbunden waren (kleine RNE-Werte zeigen eine starke Toleranz an). Die Deutlichkeit dieser Verbindung und die artspezifische Proportionalität dieses Zusammenhangs waren mit fortschreitender Vegetationszeit (im September, Abschnitt 4.3.2, Abb. 4.21) höher und distinkter. Die Aufnahmeeffizienz der Wurzeln war nicht positiv mit der Konkurrenzkraft korreliert (Abb. 4.23). Drittens waren die Größe von Wurzelsystemen und der bewirkte Konkurrenz-Effekt bezüglich der ^{15}N -Aufnahme positiv verbunden (Abb. 4.17 und 4.22). Die Güte der Korrelation und wichtigerweise die Art des funktionellen Zusammenhangs (Sättigungskurve) sind später in der Vegetationsperiode größer bzw. deutlicher (im September, Abschnitt 4.3.2, Abb. 4.22).

Der erste Punkt, die höheren RNE-Werte bei Basierung auf die ^{15}N -Aufnahme zeigt auf, dass die Konkurrenz um kurzzeitig verfügbares Nitrat betrachtet werden muss als ein Aspekt unter mehreren Interaktionen, die zwischen zwei benachbarten Pflanzen ablaufen. Angesichts der

besonders niedrigen Stickstoff-Gehalte des verwendeten Sandes (Abb. 4.5) gegenüber anderen Böden (Scheffer et al. 1998 496) und des recht ausgewogenen Nitrat-Ammonium-Verhältnisses (Abb. 4.5) kann Nitrat besonders auf nährstoffarmen Sanden und eben auch in den vorliegenden Experimenten als besonders wichtige Ressource angesehen werden. Gleichwohl war aber der Faktor Wasser gerade in dem ausgesprochen niederschlagsarmen und warmen Sommer 2003 (Klimadiagramm 2.4) von hoher Bedeutung. Nun sind Pflanzeigenschaften, die für die Konkurrenz um eine bestimmte edaphische Ressource effizient sind, nicht per se auch effizient für die Konkurrenz um eine andere Ressource, beispielsweise, weil die Mobilität verschiedener Ressourcen im Boden unterschiedlich sein kann (Goldberg 1990). Unterschiedliche Bindungen an Bodenkolloide bzw. die Bildung schwer löslicher Salze führen zu unterschiedlichen Mobilitäten und Pflanzenverfügbarkeiten von unterschiedlichen Ionenspezies (Binkley und Vitousek 1991). So konnten Fitter et al. (2002) Nachteile durch ein eingeschränktes Feinwurzelsystem nur bei Phosphat-Konkurrenz (Ressource mit geringer Mobilität), nicht bei Nitrat-Konkurrenz (Ressource mit hoher Mobilität) nachweisen. Gleichsam ist anzunehmen, dass eine Pflanze, die ihre Wurzeigenschaften für die Konkurrenz um Wasser optimiert, nicht gleichzeitig optimal für die Nitratkonkurrenz eingestellt sein dürfte (Goldberg 1990, Eissenstat, 1992, Casper und Jackson 1997). Hinzu kommt, dass die kurzzeitige Nitratkonkurrenz nur eine Momentaufnahme aufzeigt, während die Basierung auf Biomassen eine Integration über die gesamte Vegetationsperiode beinhaltet. So können zu unterschiedlichen Jahreszeiten sogar unterschiedliche Ressourcen limitierend wirken (Sher et al. 2004), oder zwischenzeitlich fördernde Effekte von Nachbarpflanzen wirksam werden (Stone und Roberts 1991, Caldwell et al. 1998, Callaway et al. 2002). Neben der zeitlichen ist nach den Abbildungen 4.3 und 4.13 auch die räumliche Begrenzung des Nitratpulses zu bedenken, der sich v. a. über den zentralen Bereich zwischen den Pflanzen beschränkt. Hier ist die intensivste Interaktion zwischen den Individuen zu vermuten (Caldwell und Richards 1986). Es lässt sich folgern, dass die kurzzeitige Konkurrenz um Nitrat unmittelbarer erfolgt, als es die Biomassen aufzeigen können. Mechanismen, die die Interaktionen abschwächen könnten, greifen hier nicht. In dieses Bild passt auch, dass der ^{15}N -Gehalt (aus kurzfristiger Aufnahme) und der ^{14}N -Gehalt (aus langfristiger Aufnahme) zwar positiv verbunden sind, aber keine enge Korrelation besteht. Diese Bewertung der ^{15}N -Aufnahme bietet somit die Möglichkeit, die kompetitive Aufnahme einer Ressource bei geringem Einfluss von Störgrößen zu untersuchen und kann somit zusätzliche Aussagen über kurzzeitige und räumlich eng begrenzte Interaktionen ermöglichen.

Die Aussagekraft des zweiten Punkts, der Verbindung der Größe der Wurzelsysteme mit der Konkurrenz-Toleranz bezüglich kurzzeitiger ^{15}N -Aufnahme, beinhaltet mehr als dass die Nitrataufnahme in Konkurrenz mit der Wurzelfläche ansteigt. Eine diesbezügliche Proportionalität wurde schon bei Hodge et al. (1999) und Robinson et al. (1999) beschrieben. Der neue Aspekt ist hier, dass große Arten relativ zu ihrer (ebenfalls großen) Kontrolle in der Aufnahme wenig eingeschränkt sind (Abb. 4.16). Kleine Arten dagegen sind auf ihrem niedrigen Niveau nochmals weiter eingeschränkt durch Konkurrenz. Für August findet sich in dem Zusammenhang eine Differenzierung nach Arten (Arteigenschaften wirken hier bestimmend für die Größe). Für September (Abb. 4.21) findet sich schon eine innerhalb der Arten nach Behandlungen aufgetrennte Differenzierung der RNEs, mit der im Prinzip ähnlichen Grundaussage der starken Toleranz durch große Wurzelsysteme. Hier machen sich aber Auswirkungen der unterschiedlichen Nachbarn auf die Wurzelsysteme bemerkbar. Die Anwesenheit von Nachbarn hat also über die langfristige Wirkung auf die Wurzelgrößen auch indirekte Wirkung auf die Konkurrenzfähigkeit um ^{15}N . Die Aufnahmeeffizienz, die nach Abb. 4.12 bei kleineren Arten höher ist als bei großen und zumindest z. T. in der relativen Nähe vieler Wurzeln zum Nitratpuls begründet ist, verleiht keine Toleranz (Abb. 4.23). Große Wurzelsysteme dagegen halten die ohnehin schon hohe Aufnahme auch bei Konkurrenz aufrecht. An Hand von Abb. 4.29 lassen sich die möglichen Zusammenhänge von Wurzelgröße und Konkurrenztoleranz in der ^{15}N -Aufnahme entwickeln.

Eine Art mit großem Wurzelsystem (Abb. 4.29 A), hier *C. canescens* als Kontrollpflanze, besitzt einen weiten unterirdischen Einflussbereich („zone of influence“ (ZOI) Casper et al. 2003) mit einer großen Überlappung mit dem ^{15}N -markierten Bereich (15N-Abreicherungszone), die absolute Aufnahme liegt hoch. Eine Art mit kleinem Wurzelsystem (Abb. 4.29 B), hier *H. pilosella* als Kontrollpflanze, besitzt eine recht begrenzte unterirdische ZOI und kann nur aus einer kleinen Abreicherungszone ^{15}N -Tracer absorbieren, die absolute Aufnahme ist gering. Konkurrieren die beiden Arten (Abb. 4.29 C), so ist der Einflussbereich von *C. canescens* in der 15N-Abreicherungszone von *H. pilosella* recht hoch (im Beispiel ca. 70 % des Aufnahmebereichs), der Einflussbereich von *H. pilosella* nimmt aber in der 15N-Abreicherungszone von *C. canescens* relativ wenig Raum (hier ca. 20 %) ein. An Hand dieser exemplarischen Relationen werden mögliche Gründe für die hohe Toleranz großer Wurzelsysteme in der ^{15}N -Aufnahme ersichtlich. Da sich die Größenunterschiede der Wurzelsysteme von August zu September manifestieren (Abb. 4.8) und die Pflanzen wachsen (Abb. 4.6), erklärt sich zudem, warum der Zusammenhang zwischen Wurzelgröße und Toleranz mit fortschreitender Vegetationsperiode größer wird: Die ZOI weiten sich aus und

überlappen stärker (Weiner et al. 2001). Die Überlappungen wirken sich für kleine Arten relativ viel stärker aus (siehe auch Schwinning und Weiner 1998). Es ist zu beachten, dass in der gegenüber Abb. 4.29 naturnäheren Situation einer gleichmäßigen und weiten Verteilung der betrachteten Ressource die aufgezeigten Aussagen nicht im Wesentlichen verändert wären. Eine Übertragung der diskutierten Mechanismen auf die natürliche Situation der Ressourcenkonkurrenz ist ohne weiteres möglich.

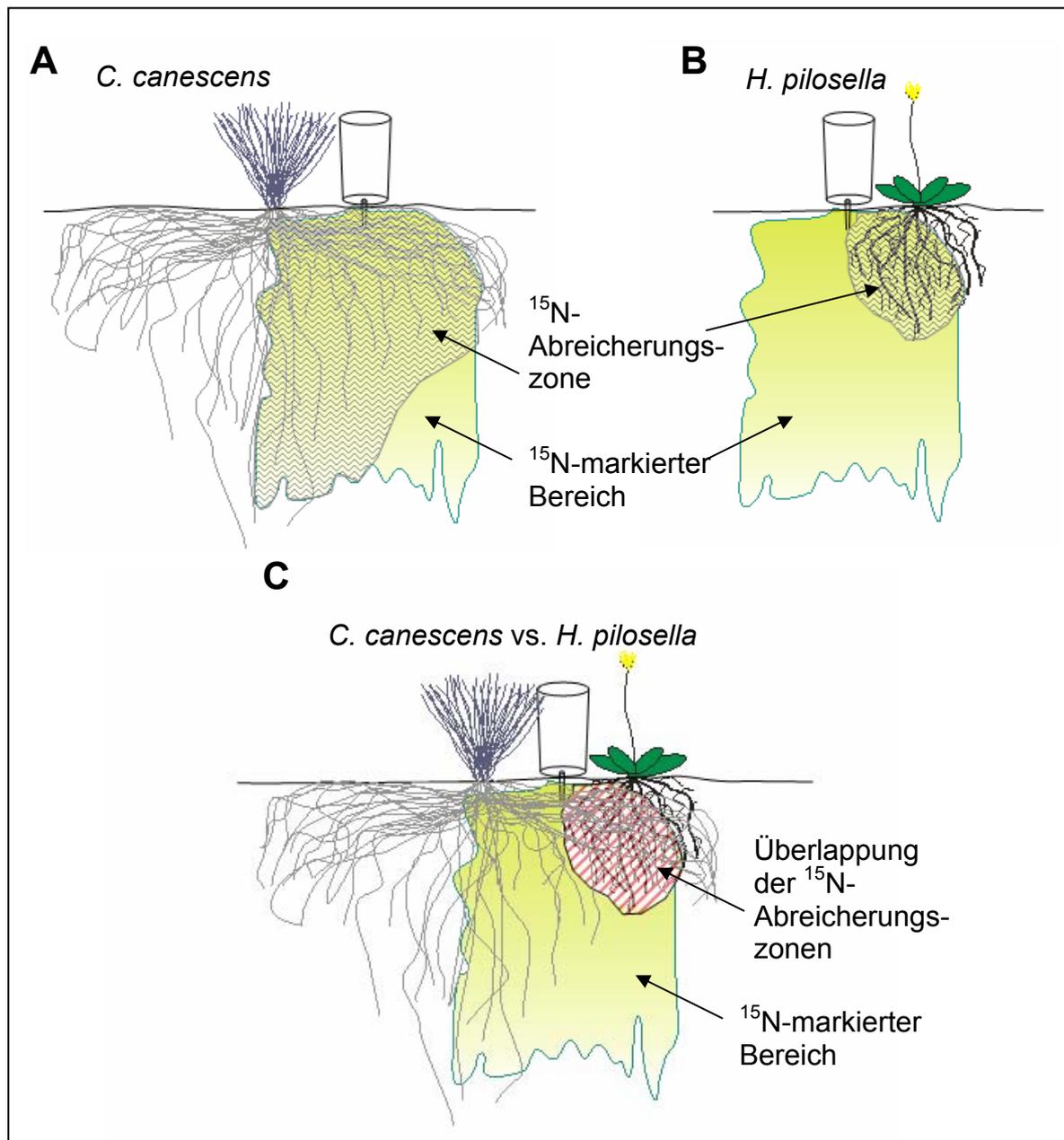


Abb. 4.29 Hypothetisches Schema zu Überschneidungen des ^{15}N -markierten Bereichs mit den unterirdischen Einflussbereichen der Arten *C. canescens* als Kontrolle (A), *H. pilosella* als Kontrolle (B) sowie der Überlappungszone der ^{15}N -Abreicherung beider Arten in Konkurrenz (C).

Beim dritten Punkt, der positiven Verbindung von Wurzelgröße und Konkurrenz-Effekt gelten die zu Abb. 4.29 ausgeführten Diskussionen entsprechend. Sehr wichtig ist hier, dass der in den Abb. 4.17 und 4.22 dargestellte Zusammenhang dem Verlauf einer Sättigungskurve folgt und zwar im September deutlicher als im August. Wie in Abb. 4.30 dargestellt, lässt sich an Hand dessen die Frage der Größen-Symmetrie oder –Asymmetrie klären.

Nach Cahill und Casper (2000) zeigt eine Sättigungskurve hier Größensymmetrie im Sinne Weiners (1986) an: Die Erhöhung einer, relativ zum Target, geringen nachbarlichen Wurzelbiomasse sollte bei Symmetrie direkt (Sättigungskurve) und bei Asymmetrie erst deutlich verzögert (sigmoidale Kurve) zu erhöhtem Konkurrenzeffekt führen (Conolly und Wayne 1996, Cahill und Casper 2000). Größensymmetrie bei unterirdischer Konkurrenz wurde schon häufig aufgezeigt (Weiner 1986, Weiner et al. 1997, von Wettberg und Weiner 2003). Berntson und Wayne (2000) konnten nachweisen, dass die ^{15}N -Aufnahme bei intraspezifischer Konkurrenz von Birkenkeimlingen größensymmetrisch erfolgte, sie erfassten allerdings nicht die Konkurrenzintensität selbst. Die Größensymmetrie des Konkurrenz-Effekts bezüglich einer ganz bestimmten Ressource (hier Nitrat) ist in diesem Experiment erstmals nachgewiesen und zugleich auch für interspezifische Konkurrenz aufgezeigt.

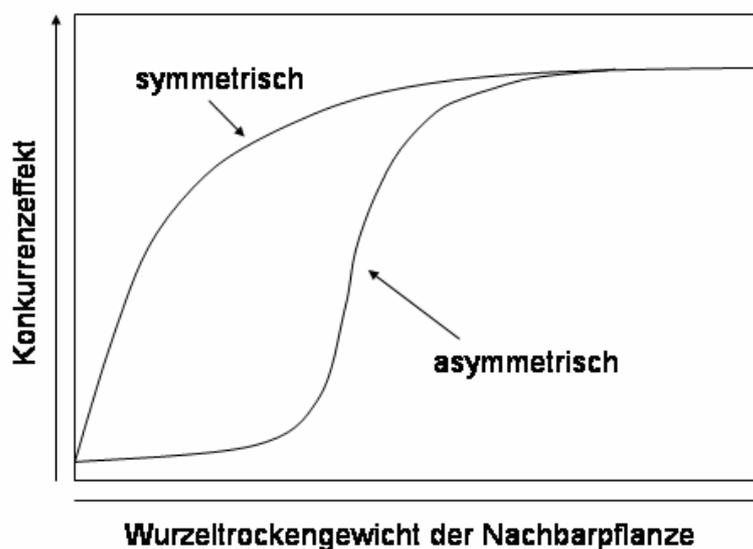


Abb. 4.30 Hypothetische Beziehung zwischen nachbarlicher Wurzelbiomasse und Konkurrenzintensität. Wenn die Konkurrenz größensymmetrisch ist, sollten Nachbarwurzeln das Wachstum der Target-Pflanzen bei allen auftretenden Wurzelgrößen vermindern (Sättigungskurve). Wenn die Konkurrenz größenasymmetrisch ist, sollten relativ kleine Nachbarwurzeln keinen Effekt auf die Targets haben, ab einer bestimmten Größe aber stark negativen Einfluss besitzen (sigmoidale Kurve). Umfassen nachbarliche Ressourcen-Ausbeutungszonen die gesamte ZOI der Target-Pflanze, kommt es in beiden Fällen zu keiner weiteren Steigerung (nach Cahill und Casper 2000, 319 verändert).

4.4.3 Selbstverstärkende Prozesse bei der Ressourcenkonkurrenz

Unter einer Selbstverstärkung der Ressourcenaufnahme ist zu verstehen, dass eine hohe Aufnahme von Ressourcen die Pflanze befähigen würde, etwa durch Reinvestition in absorbierende Organe, umso mehr von der fraglichen Ressource aufzunehmen (Tjoelker 1998). Für das Wachstum einer Pflanze und ihren unterirdischen ZOI werden entsprechende Zusammenhänge von Simulationsmodellen bestätigt (Bonan 1993). Für die allgemeine (nach Biomassen ermittelte) Konkurrenzkraft hatte sich die Bedeutung der Pflanzengröße zwar angedeutet (Tab. 4.1 und 4.2), konnte aber nicht eindeutig belegt werden (Abb. 4.26 und 4.27). Klarer wurde die Bedeutung der Pflanzengröße und der absorbierenden Organe (Wurzelgröße, z.B. Abb. 4.21 und 4.22) bei der Nitratkonkurrenz; Asymmetrie, die eine Selbstverstärkung von Pflanzengröße und Ressourcenaufnahme nahe legen würde, lag hier aber nicht vor. Größere Pflanzen konnten zwar mehr Ressourcen aufnehmen (hier ^{15}N), müssen aber auch mehr Ressourcen für den Unterhalt des Pflanzenkörpers aufwenden (Eissenstat 1992, Aerts 1999). Hier sind z.B. zu nennen der Ersatz von Organen mit hohem turn-over (namentlich Wurzelhaare Schlöpfer und Ryser 1996, Vazquez de Aldana et al. 1996, Fransen und de Kroon 2001), Exsudate (Vazquez de Aldana et al. 1996, Inderjit 2003) und die Kompensation von leaching (Chapin III 1989, Vazquez de Aldana et al. 1996, Hooper und Vitousek 1998). Gleichwohl deutet sich in den Wurzel-Spross-Verhältnissen der ^{15}N -Gehalte ein Mechanismus an, der gerade bei unterirdischer Konkurrenz die Bedeutung der Investition in große Wurzelsysteme unterstreicht. Namentlich vergleichsweise früh in der Vegetationsperiode (August, Abb. 4.18) zeigen alle Arten, besonders die konkurrenzstarken Gräser, eine durch Konkurrenz deutlich verstärkte ^{15}N -Investitionen in die Wurzeln. Im September war dies kaum noch zu beobachten (Abb. 20). Eissenstat und Caldwell (1988) konnten für das Gras *Agropyron desertorum* ebenfalls Vorteile frühen Wurzelwachstums für die Konkurrenzfähigkeit aufzeigen. Ganz ähnlich fanden Bilbrough und Caldwell (1997) für *Artemisia tridentata* eine besonders starke Steigerung im Wurzelwachstum in Reaktion auf einen Nährstoffpuls im Frühjahr, weniger ausgeprägt später im Jahr. Sie interpretierten dies als Raumbesetzung mit hoher Bedeutung für die Konkurrenzkraft, was auch für die hier gefundenen Daten zutreffen könnte. In der Veränderung der Wurzel-Spross-Allokation des kurzzeitig aufgenommenen ^{15}N in Reaktion auf Konkurrenz (Abb. 4.18) könnte also besonders zu einem frühen Zeitpunkt im Jahr ein sinnvoller physiologischer Prozess liegen, der Nachteile im Wettbewerb mit nachbarlichen Wurzelsystemen vermindert. Wenngleich es sich hier nicht um einen selbstverstärkenden Prozess im engeren Sinne handelt, so zielt diese Investition doch auf einen pay-off in Form von gesteigerter Konkurrenzkraft.

Bezüglich der physiologischen Steuerung der Allokation ist hier nahe liegend, dass die durch Konkurrenz verringerte absolute Menge an ^{15}N die Hauptursache für einen geringeren Transport zu den oberirdischen Pflanzenteilen darstellt. Hierin deutet sich an, dass bei der Aufnahme und Weiterleitung von Nitrat zunächst der Bedarf der Wurzel gedeckt wird, bevor eine Weiterleitung in Richtung des Zentralzylinders erfolgt (siehe auch Bilbrough und Caldwell 1997). Der sich andeutende Mechanismus spricht klar gegen eine koordinierte Allokation, wie sie von Maina et al. (2002) vorgeschlagen ist, sondern eher für eine passive Verteilung, wie sie bei (Sachs 1993) angenommen wird.

4.4.4 Artspezifischen Besonderheiten bei *C. canadensis*

Bezüglich der nach Biomassen erfassten Konkurrenz-Toleranz zeigt die Art *C. canadensis* ein von den oben dargestellten und diskutierten Zusammenhängen abweichendes Bild: Im Artvergleich liegt die absolute Wurzelfläche von *C. canadensis*-Kontrollen im mittleren Bereich mit deutlichem Abstand zu den Gräsern. Dennoch ist zu beobachten, dass die Konkurrenz-Toleranz bei *C. canadensis* in allen Zeitschritten besonders stark war (Tab. 4.2). Außerdem war bei dieser Art das Verhältnis von bewirktem Konkurrenz-Effekt und gezeigter Konkurrenz-Toleranz besonders günstig (Abb. 4.15, 4.20, 4.25). Allem Anschein nach erweist sich somit *C. canadensis* als insgesamt sehr konkurrenzstark, ohne dass dies auf hohe Biomassen gegründet sein könnte. Da mögliche Erklärungsansätze hierfür auch Ergebnisse aus anderen Kapiteln beinhalten, wird dieser Sachverhalt in der Gesamtdiskussion (siehe Abschnitt 6.2) thematisiert.

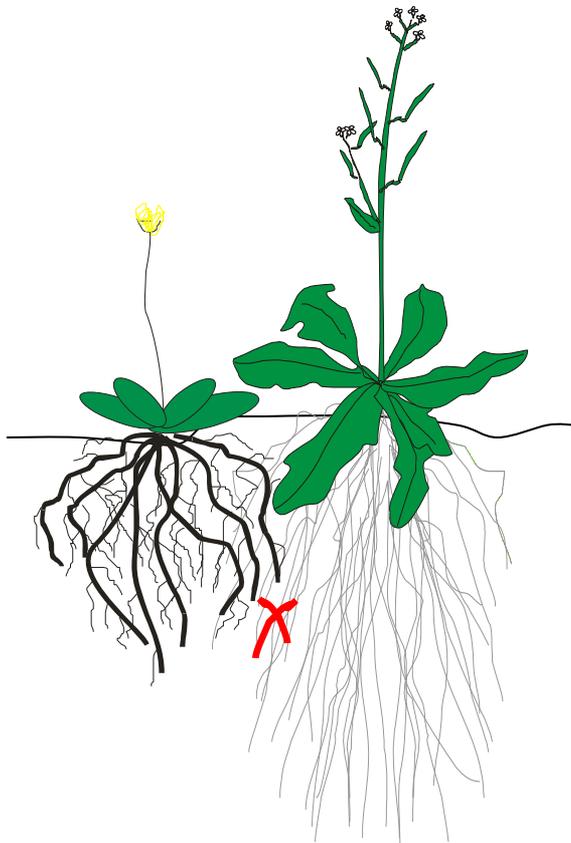
4.4.5 Fazit

In diesem Teil der Untersuchung konnte herausgestellt werden, dass die Konkurrenz um Nitrat, repräsentiert durch lokal begrenztes ^{15}N -Nitrat nicht den einzigen aber einen sehr wichtigen Aspekt in der Konkurrenz zwischen den untersuchten Arten darstellt. Hierbei konnte die Größe von Wurzelsystemen als die bestimmende Pflanzeigenschaft identifiziert werden, wenngleich Größensymmetrie im Sinne Weiners (Weiner 1986, Weiner et al. 1997, Stoll und Weiner 2000) hier eindeutig vorliegt und auch selbstverstärkende Prozesse eine gewisse Rolle zu spielen scheinen. Die Aufnahmeeffizienz als ein Maß für die aufgenommene Nitratmenge durch eine definierte Wurzelmenge spielte dagegen eine untergeordnete Rolle. Die unterirdischen Einflussbereiche der Pflanzen und das Ausmaß ihrer Überlappung bei Konkurrenz stellt eine eingängige Möglichkeit dar, unterirdische Interaktionen zu diskutieren. Die hohe Konkurrenzkraft der Arten *C. canescens* und *F. psammophila* und die geringen

Konkurrenzkräfte von *H. pilosella* und *H. radicata* konnten so jeweils mit Wurzelgrößen und unterirdischen Einflussbereichen in Verbindung gebracht werden. Für *C. canadensis* fand sich ein besonders günstiges Verhältnis von Konkurrenz-Effekt und –Toleranz. Für diese Art sind darüber hinaus gehende Gründe für die hohe Konkurrenzkraft zu vermuten.

Kapitel 5

Experimente zur Bedeutung von Nitrattransportern für die Konkurrenzfähigkeit



Kapitel 5: Experimente zur Bedeutung von Nitrattransportern für die Konkurrenzfähigkeit

5.1 Einleitung

Nitrat ist ein mit der Bodenlösung hochmobiles Ion und gelangt per Massenfluss und im Nahbereich auch per Diffusion zur Wurzel (Strebel und Duynisveld 1989). Über die gesamte nicht-suberinierte Wurzelfläche (Clarkson und Hanson 1980, Brady et al. 1993, Tinker und Nye 2000) gelangt es in den Apoplasten. Vor allem in den Zellen der Rhizodermis und des Cortex, spätestens aber der Durchlasszellen erfolgt die Transporter-vermittelte, regulierte Aufnahme in den Symplasten (Buchanan et al. 2000).

Bei nitratarmen Böden ist der geschwindigkeitsbestimmende Schritt der Fluss des Nitrats zur Wurzel, nicht die Aufnahme selbst (Nye 1977, Chapin 1980, 1989, Tinker und Nye 2000). Hohe Aufnahmekapazitäten sollten daher von untergeordneter Bedeutung sein. Gleichwohl findet man bei Stickstoffmangel-Pflanzen gesteigerte Kapazitäten für den Transport von Nitrat (Clarkson 1985) und bei fleckhafter Verfügbarkeit von Nitrat finden sich Wurzelproliferationen in nitratreicheren Bereichen, also jeweils Mechanismen, die die Aufnahmekapazität erhöhen können (Robinson 1996). Dieser scheinbare Widerspruch könnte darauf begründet sein, dass Nitrat unter natürlichen Bedingungen aufgrund von jahreszeitlicher Variation, unregelmäßiger nasser Deposition und möglicher Versickerung (Farley und Fitter 1999) häufig nur sehr kurzzeitig zur Verfügung steht, so dass die zeitliche Komponente der Nitrataufnahme an Wichtigkeit gewinnt (Robinson et al. 1999).

In sehr frühen Sukzessionsstadien auf Binnendünen ist dies der Fall, denn angesichts geringer Humusgehalte (Berendse 1990 491) gelangt Nitrat in erster Linie mit der nassen Deposition in den Boden (Kuntze et al (1994), Ellenberg 1996, Faust 1997), unterliegt aber aufgrund des großen Porenvolumens des Sandes hoher Versickerung (Scheffer et al. 1998 496).

Ähnlich wie bei ephemerer Verfügbarkeit erhält auch bei Konkurrenz um Nitrat die zeitliche Komponente Bedeutung (Hodge et al. 1999 484): Benachbarte Wurzelsysteme besitzen häufig große räumliche Nähe zueinander, bis hin zu direktem Kontakt. Ein Ion, das aus einem solchen Bereich noch nicht in die Wurzel aufgenommen wurde, steht noch der Aufnahme durch die konkurrierende Wurzel zur Verfügung. Erst bei Eintritt in die Wurzel erfolgt eine Bindung an Carboxylatgruppen der Zellwände, nach der Passage einer Membran ist das Nitration gesichert (Nultsch 1991). Durch intensive Aufnahme des Nitrats durch die Membran kann ein Konzentrationsgradient entstehen, der angesichts der geringen Distanzen Bedeutung

für die Diffusion des Nitrats haben sollte, ein möglicher Vorteil bei der Konkurrenz mit einer unmittelbar benachbarten Wurzel. Entsprechend hohe Wichtigkeit könnte einer effizienten Aufnahme und somit auch den Nitrattransportern des Plasmalemmas zukommen.

Unter den Nitrattransportern werden ‚high affinity nitrate transporters‘ (HATS) und ‚low affinity nitrate transporters‘ (LATS) unterschieden (Crawford und Glass 1998, Forde 2000). Bei niedrigen Nitrat-Konzentrationen (1µM – 1mM) sind die HATS wegen der hohen Affinität besonders bedeutsam (Orsel et al. 2004), ab Nitratkonzentrationen oberhalb von ca. 1mM sind LATS bedeutsamer (Glass et al. 1992). Zwei Multigen-Familien von Nitrattransportern sind bekannt: Die NRT2-Transporter umfassen bei *A. thaliana* sieben Isoformen (The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000), gehören ausnahmslos zu den HATS, sind durch sehr geringe Mengen externen Nitrats induzierbar (Krapp et al. 1998, Filleur und Daniel-Vedele 1999) und können aufgrund des internen N-Status (z.B. Ammonium oder Glutamin) reguliert werden (Kronzucker 1999). Die NRT 1-Transporter umfassen bei *A. thaliana* vier Isoformen (Forde 2000), sind überwiegend LATS, haben aber z. T. auch Bedeutung als HATS (Buchanan 2000). Die Verwendung von Defizienz-Mutanten, die einen Defekt bezüglich genau eines Gens besitzen, sollten Experimente ermöglichen, in denen eine einzelne Pflanzeigenschaft variiert wird (Bates und Lynch 2001).

Für diese Experimente fanden neben dem Wildtyp von *Arabidopsis thaliana* (Columbia) zwei Defizienz-Transformanten Verwendung mit Defiziten bezüglich des NRT1.2- bzw. des NRT2.2-Transporters. Der NRT1.2-Transporter wird sowohl in ober- wie unterirdischen Pflanzenteilen exprimiert und ist nach derzeitigem Stand als konstitutiv exprimierter LATS einzuordnen (Okamoto et al. 2003). NRT2.2 ist ein durch sehr geringe externe Nitratmengen induzierbarer HATS (Zhou et al. 1999) der überwiegend in Wurzeln exprimiert ist (Okamoto et al. 2003).

Für beide Proteine ist aufgrund ihrer starken Expression (Okamoto et al. 2003 508) ein hoher Stellenwert unter den Nitrattransportern anzunehmen.

Mit der möglicherweise erhöhten Bedeutung der Nitrattransporter bei ephemerer Verfügbarkeit von Nitrat oder bei Anwesenheit von konkurrierenden Wurzelsystemen verbinden sich folgende Fragen:

1. Lässt sich die Bedeutung von Nitrattransporter bei ephemerer Verfügbarkeit des Nitrats nachweisen?
2. Lässt sich zeigen, dass Nitrattransporter bei der Konkurrenz um Nitrat wichtig sind?

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Molekularbiologische Arbeitsmethoden

Molekularbiologische Arbeitstechniken kamen in erster Linie zum Nachweis der doppelallelischen Insertionen der verwendeten Linien von *A. thaliana* (Ökotyp Columbia) zur Anwendung. Diese wurden in der T2-Generation vom SALK-Institut (La Jolla, Kanada, <http://signal.salk.edu/cgi-bin/tdnaexpress>) bezogen. Die beim SALK-Institut verwendete Methode zur Erstellung von T-DNA-Transformanten besteht in der Insertion einer T-DNA mit Hilfe des *Agrobacterium tumefaciens* Stamms GV3401(pROK2). Mit Hilfe einer T-DNA-lokalisierten Kanamycinresistenz (NPTII) erfolgte die Selektion der transformierten Linien. Die Sequenzierung ausgehend vom „left border“ Primer ermöglichte die Lokalisation der Insertion durch eine genomische BLAST-Analyse (Alonso et al. 2003). Im Anschluss an den unten beschriebenen Nachweis der Reinerbigkeit wurde eine Pflanze pro Linie unter Verhinderung von Fremdbefruchtung zur Samenträgerin der in den unter 5.2.2 – 5.2.3 beschriebenen Versuchen verwendeten T3-Generation.

Bei allen Methoden wurde stets auf sterile Arbeitsweise geachtet. Dazu wurden Laborbänke mit 70 % Ethanol gereinigt. Nanopurwasser (Reinstwassersystem Supor[®]DCF[™]), Lösungen, Reaktionsgefäße und Pipettenspitzen wurden autoklaviert (1bar, 30 Minuten). Außerdem wurden sterile Einmalplastikwaren benutzt. Gentechnisch modifiziertes Pflanzenmaterial wurde vor der Entsorgung zur Vernichtung autoklaviert.

Identifizierung der T-DNA-Insertionslinien

Die zwei verwendeten T-DNA Insertionslinien sollten eine Insertion im Exonbereich des nrt1.2 (Salk_015023, Genlocus At1 g69850) bzw. nrt2.2 Gens (Salk_043543, Genlocus At1 g08100) besitzen (Abb. 5. 1). Da diese Linien in der T2-Generation geliefert wurden, sollten prinzipiell 25 % der Samen homozygot bezüglich der gewünschten Gen-Insertion sein. Um dies zu überprüfen, wurde die genomische DNA aus jeweils fünf Pflanzen jeder Linie und dem Wildtyp isoliert und mittels PCR auf das Vorhandensein der Insertion auf beiden Allelen des Gens untersucht (siehe auch Abb. 5.3).

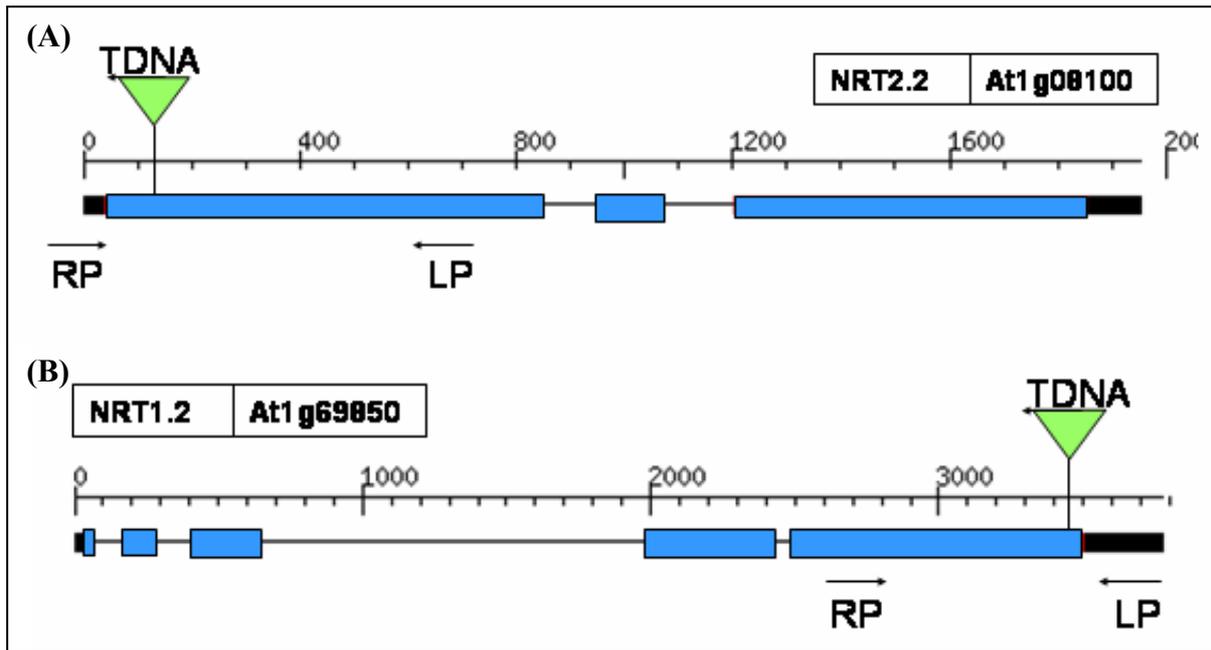


Abb. 5.1 Schematisierte Darstellung des Leserasters der Gene von (A) dem NRT1.2-Transporter und (B) dem NRT2.2-Transporter mit Bezeichnungen der T-DNA-Insertionsstellen (grünes Pfeilsymbole), Kennzeichnungen der Exonbereiche (blaue Balken) und Positionsbezeichnung der genspezifischen Primer mit LP: Left Primer und RP: Right Primer. Aus den Positionen der genspezifischen Primer wird ersichtlich, dass das jeweils amplifizierte Produkt die jeweilige TDNA-Insertion einschließt. Kann mit den genspezifischen Primern ein Produkt amplifiziert werden, so besitzt der Genabschnitt keine T-DNA-Insertionsstelle, wird kein Produkt amplifiziert, so befindet sich in dem Genabschnitt eine T-DNA.

DNA-Präparation

Die DNA Mini-Präparation nach Edwards et al. (1991) ist eine schnelle und einfache Methode DNA aus Pflanzengewebe zu isolieren, um sie ohne weitere Aufreinigung für PCR-Reaktionen einzusetzen.

Ein Blatt mittlerer Größe wurde mit einem Mörser und Pistill in flüssigem Stickstoff homogenisiert in 500 μ l Extraktionspuffer (Tab. 5.1) aufgenommen, in ein 1,5 ml Reaktionsgefäß überführt und 2 min bei 13000 U/min zentrifugiert. 300 μ l des Überstands wurden in ein frisches 1,5 ml Reaktionsgefäß überführt und mit 310 μ l Isopropanol versetzt. Die DNA wurde für 2 min bei Raumtemperatur gefällt und anschließend für 7 min bei 13000 U/min zentrifugiert. Nach Verwerfen des Überstandes wurde das Pellet für 10 min luftgetrocknet und in 100 μ l sterilem Aqua dest. vorsichtig resuspendiert. Die DNA-Proben wurden bis zur Verwendung bei -20°C gelagert.

Tab. 5.1 Zusammensetzung des in der DNA-Präparation verwendeten Extraktionspuffers.

Eingesetzte Menge	Komponente
1 ml	1 M Tris
1.25 ml	1 M NaCl
250 µl	0.5 M EDTA
125 µl	20 % SDS
2.375 ml	Aqua dest.

Genomische Polymerase-Kettenreaktion (PCR)

Unter Verwendung von genspezifischen Primern sowie einem Primer aus der linken T-DNA Seite wurden die einzelnen Pflanzen mit Hilfe der genomischen PCR gescreent. Homozygote Pflanzen wurden durch die Abwesenheit des genspezifischen PCR-Produkts identifiziert, das mit Hilfe der genspezifischen Primer amplifiziert wurde und den T-DNA Insertionsbereich umschlossen hat. Zum Einsatz kamen die in Tab. 5.2 aufgeführten Primer (MWG Biotech, Ebersberg, Deutschland).

Tab. 5.2 In der ausgeführten PCR eingesetzte Primer.

Bezeichnung	Sequenz	Produktlänge	T _m [°C] (Schmelztemperatur)
nrt1.2 LP	LP: 5'-ccttgactcaatttcgtacaccaca-3'	1087	64,39
nrt1.2 RP	RP: 5'-gaagaagctttgcctcctcg-3'		64,73
nrt2.2 LP	LP: 5'-ctttggcaacttctcccgctt-3'	1059	64,93
nrt2.2 RP	RP: 5'-ttgtcatctgagaggtgaatatcgg-3'		63,64
T-DNA-Primer	LB1b: 5'-gcgtggaccgcttgctgcaact-3'		60

In der Polymerase-Kettenreaktion wird durch zyklische Wiederholung von definierten Reaktionsschritten, eine exponentielle Vervielfältigung bestimmter Polynukleotidsequenzen ermöglicht. Ein PCR-Reaktionsansatz (Tab. 5.3) besteht aus den Desoxyribonukleosidtriphosphaten (dNTP's), der Taq-Polymerase, zwei gegenläufigen „Forward“- und „Reverse“-Primern, der DNA-Matrize und dem Taq-Puffer. Ausgehend von den zwei synthetischen Primern erfolgt durch die Taq-Polymerase die Neuverknüpfung der zur Basenabfolge der Matrize komplementären dNTP's zu einem DNA-Komplementärstrang.

Das gewählte PCR-Programm (Tab. 5.4) enthielt zunächst eine Denaturierungsphase bei 94 °C, so dass die Stränge einzeln vorlagen. Bei der schnellen Abkühlung auf die Annealingtemperatur (T_A) binden die beiden Primer an den komplementären Sequenzen der Matrize. Die spezifische Annealingtemperatur ergibt sich aus den Schmelztemperaturen (T_m) der Primer (T_A , circa 5-10 °C niedriger als T_m). In der Polymerisationsphase wird die Sequenz ausgehend von den Primern entsprechend der DNA-Matrize verlängert.

Die PCR-Ansätze wurden in einem Thermocycler durchgeführt (RoboCycler® Gradient 40, FA. Stratagene, Heidelberg, Deutschland).

Tab. 5.3 In der durchgeführten PCR-Reaktion verwendete Komponenten

Standard-PCR-Ansatz (30 µl)		
Komponente	Menge	Stammlösung
DNA	1 µl	
Primer 1	0,5 µl	10 µM
Primer 2	0,5 µl	10 µM
dNTPs	0,5 µl	10 mM
Taq-Polymerase (GeneCraft)	1 µl	1U/µl
Taq-Puffer mit 25 mM MgCl ₂	3 µl	10 x
Aqua dest.	23,5 µl	

Tab. 5.4 Abfolge des in der durchgeführten PCR-Reaktion verwendeten Programms.

Schritt-Nr.	Zyklenzahl	Reaktion	Temperatur (°C)	Zeit (min)
1	1	Denaturierung	94	3
		Denaturierung	94	1
2	35	Primer-Annealing	52	1
		Polymerisation	72	1:30
3	1	Polymerisation	72	5

Tris-Acetat-Gele zur elektrophoretischen Auftrennung von PCR-Produkten

1,5 % (w/v) Agarose wurde in 1x-Tris-Acetat-Puffer in der Mikrowelle geschmolzen. Nach Abkühlen auf 60°C wurden 0,5 µg/ml Ethidiumbromid zur Detektion der Nukleinsäuren zugegeben und die Agaroselösung luftblasenfrei in eine Flachbettkammer gegossen. Das Gel wurde nach 30-minütiger Aushärtung mit dem 1x-TAE-Puffer (Tab. 5.5) überschichtet. Die DNA-haltigen Proben wurden mit 1/10 Volumen 10 x-Ladepuffer (Tab. 5.5) versetzt und bei einer Spannung von 100 V für 30 Minuten aufgetrennt. Zur Längenabschätzung der DNA-

Fragmente wurde ein 1 kb DNA-Standard (FA. GIBCO BRL, Karlsruhe, Deutschland) aufgetragen. Die aufgrund ihrer unterschiedlichen Größe verschieden weiten Laufstrecken der im UV-Licht sichtbaren Banden ermöglichen die Detektion und Dokumentation an der UV-Durchlichtapparatur (FA. INTAS digit-Store duo, Göttingen, Deutschland) mit CCD-Kamera (FA. INTAS, Göttingen Deutschland).

Tab. 5.5 Zusammensetzungen der verwendeten TAE- und 10 x-Ladepuffer.

TAE-Puffer	10 x-Ladepuffer
40 mM Tris-Acetat, pH 7,5	100 mM EDTA
1 mM EDTA	30% (w/v) Ficoll
	1% (w/v) SDS
	0,1% (w/v) Bromphenolblau
	0,1% (w/v) Xylencyanol

5.2.2 Teilversuch mit ephemerer Nitratverfügbarkeit

In diesem Topfexperiment sollte geklärt werden, ob Defizite bezüglich bestimmter Nitrattransporter Auswirkungen auf die Nitrataufnahme und das Wachstum der Pflanzen hätten (siehe Luhmann 2005). Dazu wurden einzelne Pflanzen der drei oben angeführten Linien von *A. thaliana* (siehe Kapitel 2 für eine detaillierte Artbeschreibung) im Vierblatt-Stadium in Töpfe (TEKU 9LC, Pöppelmann, Lohne, Deutschland) mit reinem Sand (gewaschener Wesersand, grobkörnig, Volumen = 240 cm³) pikiert und für eine Versuchszeit von acht Wochen in einer S1-Gewächshauszelle kultiviert. Der Tag/Nacht-Wechsel erfolgte im 10h/14h-Rhythmus mit 18°C/16°C und konstanter Luftfeuchte von 50% rel. Hum.. Die Beleuchtung erfolgte durch Quecksilberdampflampen (Hortilux HPS 400 Watt, ELights.com, Nanuet, USA), das Sonnenlicht war durch eine dauerhaft geschlossene Deckenschattierung weitgehend begrenzt. Die durchschnittliche PFD auf Pflanzhöhe betrug $266 \pm 19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (Quantum-Sensor LI-COR-250). Das Experiment teilte sich auf in zwei Teilexperimente (jeweils n = 7), in dem einen Teil wurde unter Nitratmangel, in dem anderen Teil unter Chloratstress kultiviert. Entsprechend erfolgte auf dem Pflanztisch eine Einteilung in zwei Blöcke (n = 7), innerhalb derer die einzelnen Töpfe zufällig verteilt waren. Zum Ausgleich eventueller Ungleichverteilungen von Licht, Temperatur oder Luftzug wurden die Töpfe drei Mal wöchentlich im Rotationsschema in ihrer Position verändert. Die Bewässerung erfolgte regelmäßig mit entionisiertem Wasser in die Untersetzer, so dass das Substrat stets frisch bis

feucht war. Einmal wöchentlich erfolgte die Applikation von 100 ml Düngelösung. Dabei sollte den Pflanzen das Nitrat (im Nitratmangelansatz) bzw. das Chlorat (im Chloratstressansatz) nur kurzzeitig (2 h) zur Aufnahme zur Verfügung stehen. Die Nitrat- bzw. Chlorat-haltigen Düngelösungen (Tab. 5.6) wurden in die Untersetzer pipettiert, nach 2 h wurden die Töpfe dann so auf Kunststoffgestelle gestellt, dass die Bodenlösung wieder ausfließen konnte. Um diesen Prozess zu verstärken, wurden die Töpfe von oben mit 100 ml entionisiertem Wasser gegossen. Nachdem die erste Düngelösung auf diese Weise ausgespült war, wurden die Töpfe zurück in die Untersetzer gesetzt und es wurden 50 ml Düngelösung in die Untersetzer pipettiert (nitratfrei im Nitratmangelansatz, nitrathaltig im Chloratstressansatz, siehe Tab. 5.6).

Tab. 5.6 Ionenzusammensetzungen der verwendeten Nährlösungen, modifiziert nach Hoagland und Arnon (1950). Alle Angaben entsprechen Konzentrationen in mmol/l. Zusätzlich zu den aufgeführten Ionen wurden Spurenelemente eingesetzt, Eisen wurde in Form von Eisencitrat eingesetzt. Der pH-Wert wurde mit Hilfe von MES auf pH 6 eingestellt.

Nährlösung	Enthaltenes Ion								
	NO ₃ ⁻	ClO ₃ ⁻	Cl ⁻	K ⁺	Ca ²⁺	H ₂ PO ₄ ⁻	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	Fe ³⁺
nitrathaltig	0,875	-	-	0,375	0,25	0,125	0,0625	0,0625	0,0075
nitratfrei	-	-	0,875	0,375	0,25	0,125	0,0625	0,0625	0,0075
chlorathaltig	-	0,375	0,5	0,375	0,25	0,125	0,0625	0,0625	0,0075

Die Ernte des Experiments erfolgte, indem die Wurzeln mit einem Sieb (1 mm Maschenweite) in entionisiertem Wasser vom Sand frei gewaschen wurden. Die zur Erfassung von Wurzeleigenschaften angewandte Methode mit Flachbettscanner und WinRhizo Pro Software (Version 2002c; Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada) entsprach der unter 3.2.4 beschriebenen Vorgehensweise. Ober- und unterirdische Teile jeder Pflanze wurden separat für drei Tage bei 60 °C getrocknet, im Exsikkator abgekühlt und gewogen. Für die Ermittlung des Stickstoffgehalts wurden die einzelnen Fraktionen staubfein gemahlen (Schwingmühle MM 2000, Retsch, Deutschland) und im CN-Analysator (Elementar Vario EL, Elementar Analysensysteme, Deutschland) analysiert.

5.2.3 Teilversuch mit Konkurrenz

In diesem Topfexperiment sollte die Bedeutung von Nitrattransporten für die Konkurrenzfähigkeit bei Nitratmangel untersucht werden. Dazu wurden in Abwandlung des

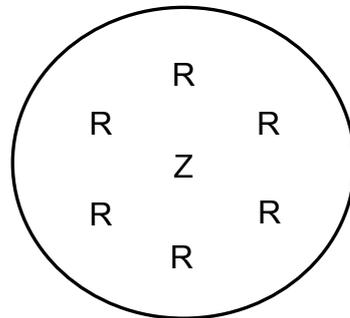


Abb. 5.2 Schematisierte Darstellung des verwendeten Pflanzschemas mit Zentrums- (Z) und Randpflanzen (R). Der Topfdurchmesser betrug 9 cm, benachbarte Pflanzen hatten untereinander 3 cm Abstand, Randpflanzen zum Topfrand 1,5 cm.

unter 5.2.2 beschriebenen Telexperimenten Pflanzen der Arten *A. thaliana* und *H. pilosella* (siehe Abschnitt 2.3 für eine detaillierte Artbeschreibung) in einem unvollständigen additiven Target/Border-Design (z.B. Gibson et al. 1999) gepflanzt. *H. pilosella* ist aufgrund seiner in mehreren Versuchen gefundenen mittelmäßigen Konkurrenzkraft als sensitive Phytometerart geeignet (Walther 2002, Weigelt et al. 2005).

Tab. 5.7 Übersicht über die im Konkurrenzexperiment verwendeten Pflanzenkombinationen mit NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2.

Zentrums- pflanze	Randpflanzen
<i>H. pilosella</i>	-
<i>A. thaliana</i> Wildtyp	-
<i>A. thaliana</i> NRT1.2 def.	-
<i>A. thaliana</i> NRT2.2 def.	-
<i>H. pilosella</i>	<i>A. thaliana</i> Wildtyp
<i>H. pilosella</i>	<i>A. thaliana</i> NRT1.2 def.
<i>H. pilosella</i>	<i>A. thaliana</i> NRT2.2 def.
<i>A. thaliana</i> Wildtyp	<i>H. pilosella</i>
<i>A. thaliana</i> NRT1.2 def.	<i>H. pilosella</i>
<i>A. thaliana</i> NRT2.2 def.	<i>H. pilosella</i>

Das verwendete Saatgut dieser Art stammt von Sammlungen von früheren Sandbeetpflanzen (siehe 2.2.1), die ihrerseits auf Samensammlungen von ca. 20 Pflanzen der Senne (08°40' Ost 51°57' Nord) nahe Bielefeld (siehe 2.1) zurückgehen. Auf homogene Größen aller Pflanzen wurde geachtet, *A. thaliana* wurde im Vierblattstadium, die etwas robusteren *H. pilosella*-Pflanzen im Zweiblattstadium verwendet. Die Art *A. thaliana* umfasste dabei neben dem Wildtyp die zwei oben aufgeführten Linien mit Defiziten bezüglich der Nitrattransporter NRT1.2 bzw. NRT2.2. Das Design beinhaltete einzeln wachsende Kontrollen aller Linien bzw. Arten sowie interspezifische Konkurrenz-Ansätze (Tab. 5.7). Bei dem gewählten hexagonalen Ansatz (Abb. 5.2) umgeben sechs Randpflanzen die Zentrums- pflanze, deren Wachstum im Vergleich zur Kontrolle neben anderen Parametern als wesentlicher Indikator für die Intensität der Konkurrenz herangezogen wird. Danach ist wie im allgemeinen Methodenteil unter 2.5.1 beschrieben die Berechnung eines Konkurrenzindex RNE möglich, der Werte zwischen -1 und +1 annehmen kann und bei hohen Werten hohe Konkurrenzintensität anzeigt. Alle Ansätze wurden in einer Replikationszahl von $n = 7$ angesetzt. Die Kultur erfolgte in einer S1-Klimakammer der Universität Bielefeld bei einem Tag/Nacht-Rhythmus von 16h/8h mit 20°C/15°C und konstanter Luftfeuchte von 50% rel.Hum.. Die durchschnittliche PFD auf Pflanzenhöhe betrug $85 \pm 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (Quantumsensor LI-COR-250). Die Position der Töpfe auf den Pflanztischen wurde nach dem Zufallsprinzip festgelegt; zum Ausgleich eventueller Ungleichverteilungen von Licht, Luftzug o.ä. wurden die Positionen drei Mal wöchentlich im Rotationschema gewechselt. Die Bewässerung erfolgte regelmäßig mit deionisiertem Wasser in die Untersetzer, so dass das Substrat stets frisch bis feucht war. Ein Mal wöchentlich erfolgte die Applikation von 100 ml nitrathaltiger Düngelösung (Zusammensetzung siehe Tab. 5.6). Um sicherzustellen, dass das Pflanzenwachstum durch Nitrat begrenzt sei, wurde drei Wochen vor der Ernte die Düngelösung gegenüber der Zusammensetzung in Tab. 5.6. im Nitratgehalt reduziert auf 0,5 mM (Substitution durch Chlorid), in der Folgewoche wurde dann komplett auf eine Nitratgabe verzichtet (entsprechend nitratfreier Lösung in Tab. 5.6). Nach achtwöchiger Kulturzeit erfolgte die Ernte analog den oben (5.2.2) beschriebenen Methoden. Dabei wurde nach dem Auswaschen das Wurzelsystem der Zentrums- pflanze im Wasserbad (deionisiertes Wasser) vorsichtig von den Wurzeln der Randpflanzen getrennt. Die Randpflanzen wurden nicht von einander getrennt, sondern die Wurzeln aller sechs Randpflanzen blieben als eine Fraktion vereinigt, die Blätter als eine weitere. Im Falle der Wurzeln der Randpflanzen erfolgte die Analyse der Wurzeigenschaften (s.o.) an Hand einer repräsentativen Probe wie

bei Bouma et al. (2000) beschrieben. Die Wurzeln der Zentrumpflanzen wurden wie im obigen Teilversuch komplett analysiert.

5.2.4 Statistische Analysen

Statistische Analysen wurden durchgeführt mit STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA). Für Vergleiche zwischen zwei Stichproben erfolgten T-Tests, für Vergleiche zwischen mehreren Stichproben One-Way Varianzanalysen (ANOVAs mit nachgeschalteten post-hoc LSD-Test). Wenn die Annahmen der Normalverteilung und der Homogenität der Varianzen nicht erfüllt waren (überprüft durch Kolmogorov-Smirnov-Test und Fmax-Test), erfolgten Log- oder Quadratwurzel-Transformationen.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Bestätigung der Homozygotie der T-DNA Insertionslinien

Wie Abb. 5.3 aufzeigt fand sich in der PCR-Reaktion mit genomischer DNA für die verwendeten Linien im Gegensatz zum Wildtyp kein wildtypisches Allel, womit die Homozygotie der T-DNA-Insertion in Exon-Bereiche des NRT1.2- bzw. NRT2.2-Gens nachgewiesen werden konnte.

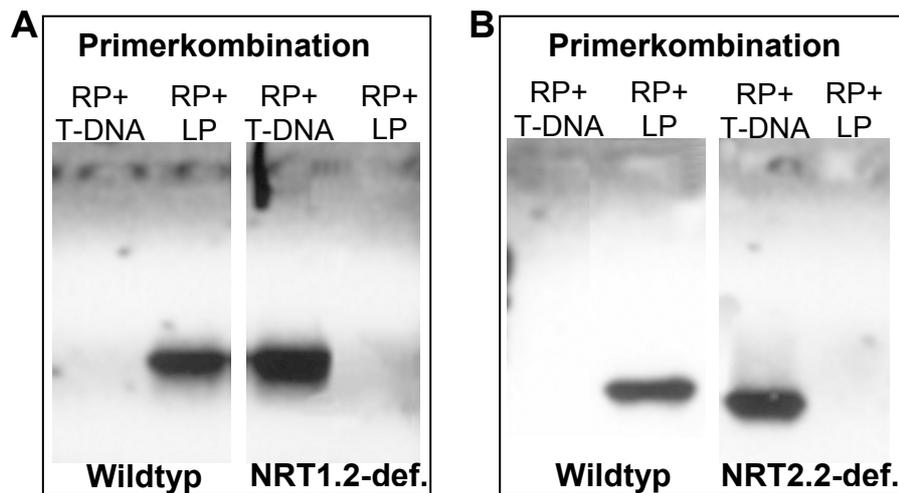


Abb. 5.3 Agarosegele zur Detektion der PCR-Produkte von **A.** Linie mit Defizit bezüglich des NRT1.2-Transporters und **B.** Linie mit Defizit bezüglich des NRT2.2-Transporters. Laufspurbezeichnung **RP + T-DNA**: Spur für das Produkt aus der Amplifikation von genomischer DNA mit der Primer-Kombination genspezifischer RP-Primer und T-DNA-spezifischer Primer. Laufspurbezeichnung **RP + LP**: Spur für das Produkt aus der Amplifikation von genomischer DNA mit der Kombination aus den genspezifischen Right- und Left-Primern. Kann mit den genspezifischen Primern ein Produkt amplifiziert werden, so besitzt der untersuchte Genabschnitt auf mindestens einem der beiden Allele das wildtypische Gen; wird kein Produkt amplifiziert, so befindet sich in dem Genabschnitt beider Allele eine T-DNA.

5.3.2 Ephemeres Nitrat

Die drei angesprochenen Linien von *A. thaliana* (Wildtyp, NRT1.2-defiziente Transformante, NRT2.2-defiziente Transformante) wurden bei wöchentlich wiederkehrend kurzzeitig verfügbarem (ephemerem) Chlorat kultiviert, das als giftiges Substratanalogon durch die Nitrattransporter aufgenommen wird. Die defizienten Linien (NRT1.2-def. bzw. NRT2.2-def.), erreichen höhere Biomassen als der Wildtyp (Abb. 5.4). Bei einer Kultur der drei untersuchenden Linien unter Stickstoffmangel aber ohne Chlorat, ohne Konkurrenz und ohne Ephemerie der Düngergabe erschienen die Linien völlig gleich zu einander, wie z.B. an den N-Gehalten der Kontrollen in Abbildung 5.8 ersichtlich wird.

Die Ergebnisse des Chloratstests können somit als Nachweis für die geringere Aufnahme des Chlorats gewertet werden und damit für die Defizienz bezüglich der Nitrataufnahme in den TDNA-Insertions-Linien.

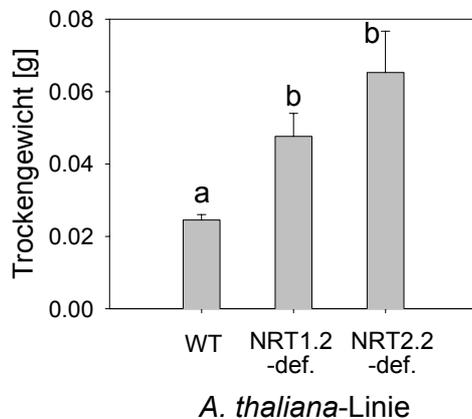


Abb. 5.4 Im Chloratstressexperiment erreichtes Gesamttrockengewicht der verglichenen Linien von *A. thaliana* mit WT: Wildtyp, NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 (MW \pm SE, n = 7). Unterschiedliche Kleinbuchstaben bezeichnen signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit nachgeschaltetem LSD-Test.

Erhielten die drei Linien analog dem obigen Versuchsteil kurzzeitig verfügbares Nitrat statt des Chlorats, so konnte für die beiden Linien mit Defiziten im Nitrattransporter NRT1.2 bzw. NRT2.2 etwas geringere Pflanzengrößen (Abb. 5.5 A) und geringere absolute Stickstoffgehalte (Abb. 5.5 B) aufgezeigt werden.

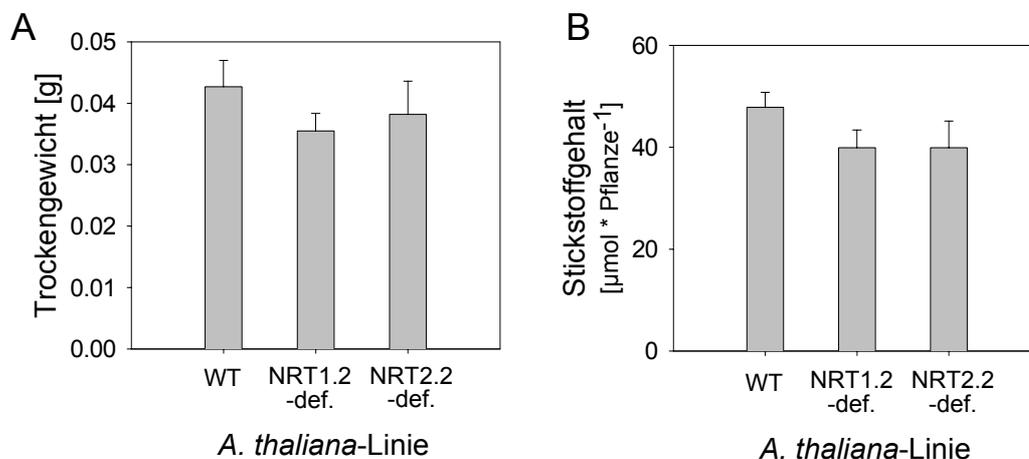


Abb. 5.5 Im Stickstoffmangelexperiment erreichte Gesamttrockengewichte (A) bzw. Stickstoffgehalte (B) der verglichenen Linien von *A. thaliana* mit WT: Wildtyp, NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 (MW \pm SE, n = 7). ANOVA-Vergleiche waren nicht signifikant.

Wie Tabelle 5.8 zeigt, waren die absoluten Wurzelflächen der drei Linien trotz der unterschiedlichen Pflanzengrößen nicht verschieden. Im Falle der NRT1.2 Defizienz-Mutante war dies auf eine erhöhte spezifische Wurzelfläche zurück zu führen, bei der NRT2.2 Defizienz-Mutante erfolgte die Kompensation durch ein erhöhtes Wurzel-Spross-Verhältnis.

Tabelle 5.8 Wurzeleigenschaften der im Nitratmangelansatz verwendeten Linien mit WT: Wildtyp, NRT1.2-defizient.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-defizient.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 (MW \pm SE, n = 7). Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben bezeichnen signifikante Unterschiede im ANOVA-Vergleich mit nachgeschaltetem LSD-Test.

	Wurzel/Spross [g/g]	spez. Wurzelfläche [cm ² /g]	Wurzelfläche [cm ²]
WT	0,49 \pm 0,041 ^a	1848 \pm 59,9	25,1 \pm 1,61
NRT1.2-defizient	0,51 \pm 0,037 ^{ab}	2100 \pm 52,1	24,7 \pm 1,90
NRT2.2-defizient	0,70 \pm 0,104 ^b	1751 \pm 200,9	24,8 \pm 3,35

5.3.3 Konkurrenz

In einem Konkurrenzexperiment wurden die drei Linien in einem additiven Target/Border-Design als Zentrums- oder Randpflanze der sensitiven Phytometerart *H. pilosella* kultiviert. Es wurde differenziert nach Konkurrenz-Effekt und Konkurrenz-Toleranz der Linien. Defizienz in einem der Nitrattransporter führte nicht zu verringertem Konkurrenz-Effekt (Abb. 5.6 A), eher noch war der Effekt auf das Phytometer erhöht. Die Konkurrenz-Toleranz der defizitären Linien (Abb. 5.6 B) war dagegen gegenüber dem Wildtyp etwas herabgesetzt.

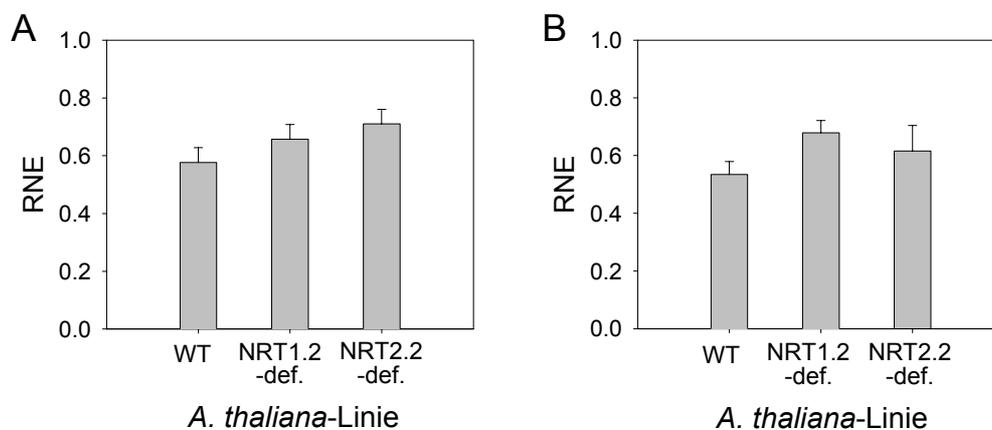


Abb. 5.6 Konkurrenz-Effekt (A) und Konkurrenz-Toleranz (B) der untersuchten Linien von *A. thaliana* bezüglich der Art *H. pilosella* (MW \pm SE, n = 7) mit WT: Wildtyp, NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2, NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2. ANOVA-Vergleiche waren nicht signifikant.

Korrespondierend mit dem Konkurrenz-Effekt war in den Stickstoffgehalten der Randpflanzen von *H. pilosella* (Abb. 5.7) für die defizitären Linien keine Verringerung gegenüber dem Wildtyp festzustellen (NRT1.2-def.) bzw. sogar eine leichte Erhöhung (NRT2.2-def.).

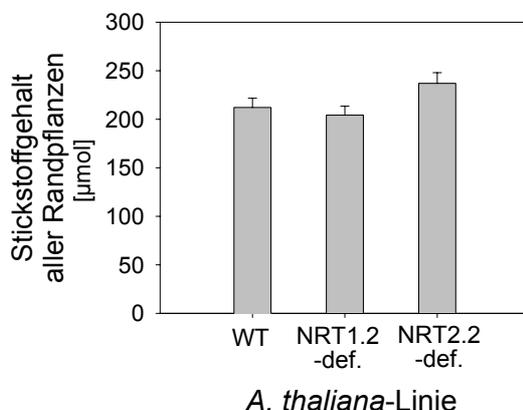


Abb. 5.7 Gesamter Stickstoffgehalt aller sechs Randpflanzen der Phytometerart *H. pilosella*, differenziert nach den untersuchten Linien der Art *A. thaliana* mit WT: Wildtyp, NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 (MW \pm SE, n = 7). ANOVA-Vergleiche waren nicht signifikant.

Tabelle 5.9 zeigt eine nach *A. thaliana*-Linien differenzierte Zusammenstellung verschiedener Pflanzeigenschaften der Randpflanzen von *H. pilosella*. Es wird deutlich, dass sich die Wildtyp-Linie und die NRT2.2-Defizienz-Linie in keinem der erfassten Parameter unterscheiden. Für die NRT1.2-Defizienz-Linie ist gegenüber den anderen Linien festzustellen, dass sie trotz einer geringeren Biomasse durch höhere Wurzel-Spross-Allokation und höhere spezifische Wurzelfläche eine insgesamt höhere Wurzelfläche erreicht.

Tab. 5.9 Zusammenstellung von Eigenschaften der Randpflanzen von *H. pilosella* differenziert nach *A. thaliana*-Linien mit WT: Wildtyp, NRT1.2-defizient.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-defizient.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 (MW \pm SE; n = 7). Alle sechs Randpflanzen eines Topfes wurden hierbei als eine Gesamtfraktion gehandhabt. Unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede auf im ANOVA-Vergleich mit nachgeschaltetem LSD-Test.

	Trockengewicht [g]	Wurzel/Spross [g/g]	spez. Wurzelfläche [cm ² /g]	Wurzelfläche [cm ²]
WT	0,30 \pm 0,020 ^a	0,12 \pm 0,007 ^a	4795 \pm 208,7 ^{ab}	148,7 \pm 7,84
NRT1.2-defizient	0,24 \pm 0,015 ^b	0,15 \pm 0,013 ^b	5528 \pm 298,1 ^b	172,8 \pm 15,96
NRT2.2-defizient	0,31 \pm 0,016 ^a	0,12 \pm 0,010 ^a	4530 \pm 334,6 ^a	146,6 \pm 11,24

Anders als die Pflanzen bei ephemerer Nitratverfügbarkeit hatten die Kontrollen der drei Linien von *A. thaliana* annähernd gleiche Stickstoffgehalte unabhängig von der Defizienz in den Nitrattransportern (Abb. 5.8) und gleiche Gesamtbiomassen (ohne Abbildung). Als Zentrumpflanzen von sechs *H. pilosella*-Pflanzen waren die Gehalte aller drei Linien signifikant reduziert. Diese Stickstoffgehalte unter Konkurrenz fielen der Konkurrenztoleranz analog (Abb. 5.6 B) für die defizitären Linien etwas geringer aus, als für den Wildtyp, der Unterschied zwischen Wildtyp und NRT1.2 Defizienz-Mutante war dabei im LSD-Test marginal signifikant mit $p < 0,07$.

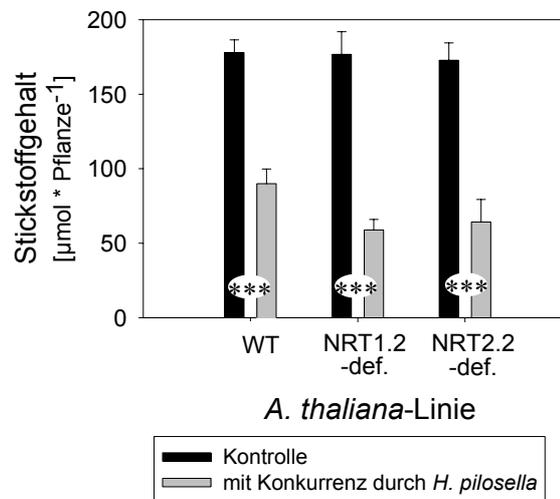


Abb. 5.8 Stickstoffgehalt der untersuchten Linien von *A. thaliana* (WT: Wildtyp, NRT1.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT1.2., NRT2.2-def.: Linie mit Defizienz bezüglich des NRT2.2 als Kontrollen bzw. als Zentrumpflanzen von *H. pilosella*. Sternsymbole bezeichnen signifikante Unterschiede im T-Test mit ***: $p < 0,001$. ANOVA-Vergleiche waren nicht signifikant.

5.4 Diskussion

5.4.1 Die Bedeutung von Nitrattransportern bei ephemerer Nitratverfügbarkeit

In der PCR-Reaktion mit genomischer DNA wurde die homozygote T-DNA-Insertion in Exon-Bereiche des NRT1.2- bzw. NRT2.2-Gens gezeigt (Abb. 5.3). Eine verminderte Sensitivität der defizitären Linien gegenüber dem giftigen und nur über Nitrattransporter aufgenommenen Chlorat (Abb. 5.4) konnte ebenfalls nachgewiesen werden. Die Giftigkeit des Chlorats beruht auf der nach der Aufnahmen in die Zelle einsetzenden Reduktion zu Chlorit (ClO_2^-) durch die Nitratreduktase (Buchanan et al. 2000). Aufgrund der starken Giftwirkung ist denkbar, dass die deutlichen Größenunterschiede schon auf kleine Unterschiede in der Aufnahmefähigkeit zurückgehen können.

Gleichwohl kann aufgrund des Chlorattests die grundlegende Aussage gemacht werden, dass die beiden als Defizienz-Linien bezeichneten Genotypen tatsächlich gegenüber dem Wildtyp Defizite in der Nitrataufnahme zeigen.

Während sich die Pflanzen aller Linien bei Stickstoffmangel aber ohne Konkurrenz und ohne Ephemerie in der Nitratverfügbarkeit völlig glichen (Kontrollen in Abb. 5.8), zeigten die defizitären Linien bei ephemerer Verfügbarkeit etwas geringere Biomassen (Abb. 5.5 A) und N-Gehalte (Abb. 5.5 B). Diese Unterschiede waren nicht signifikant, trotzdem weisen die Reduktionen, im N-Gehalt immerhin um 17 %, auf eine Bedeutung der Nitrattransporter bei ephemerer Nitratverfügbarkeit hin. Für beide Defizienz-Mutanten ist zudem wahrscheinlich, dass das Ergebnis deutlicher ausgefallen wäre, wenn nicht kompensatorische Mechanismen die Wurzelfläche und somit die Aufnahmekapazität aufrechterhalten hätten. Bei der NRT1.2 Defizienz-Mutante war dies eine erhöhte spezifische Wurzelfläche und bei der NRT2.2 Defizienz-Mutante ein erhöhtes Wurzel-Spross-Verhältnis (Tab. 5.9). Solche kompensatorischen Mechanismen sind vielfach beschrieben (Goldberg 1990 338, Marschner 1997, Johnson und Biondini 2001, Malamy 2005) stehen in Einklang mit der 'optimal growth'-Hypothese (Bloom et al 1985, van der Werf et al. 1993, Gedroc 1996) und lassen zudem eine im Vergleich zum Wildtyp erhöhte Notwendigkeit der Aufnahme von Bodenressourcen erkennen. Die in der Einleitung formulierte These der erhöhten Bedeutung von Nitrattransportern bei ephemerer Nitratverfügbarkeit wird somit gestützt. Wie eingangs angedacht kommt als möglicher Grund die verstärkte Bedeutung der zeitlichen Komponente in Betracht, denn durch schnelle Aufnahme können Nitrattransporter hier einen entscheidenden Beitrag leisten zur Sicherung von Nitrationen, bevor sie durch andere Prozesse wie Versickerung nicht mehr der Aufnahme zur Verfügung stehen. Der gängigen Ansicht, dass die Nitrataufnahme bei Nährstoffmangel durch den Fluss des Nitrats durch den

Boden zur Wurzel limitiert wird, nicht durch die Aufnahmekinetik (Nye 1977, Chapin 1980, 1989, Tinker und Nye 2000), wird hierdurch nicht grundsätzlich widersprochen. Die Befunde zeigen aber eine bisher nicht bekannte Komponente der Nitrataufnahme auf.

Die ephemere Verfügbarkeit von limitierenden Nährionen ist keineswegs außergewöhnlich sondern in vielen unproduktiven Ökosystemen sogar eher die Regel (Bilbrough und Caldwell 1997, Farley und Fitter 1999). Nährstoffarme Sandökosysteme, in denen auch *A. thaliana* anzutreffen ist (Hegi 1986, Kutschera 1992), können bei höheren Humusgehalten durch Zersetzung recht gleichmäßig mit anorganischem Stickstoff versorgt sein. Bei geringeren Humusgehalten wird aber die nasse Deposition von Stickstoff zur wichtigen N-Quelle, welche bei gut drainierten Böden nur kurzzeitig verfügbar ist (Scheffer et al. 1998).

5.4.2 Die Bedeutung von Nitrattransportern bei Konkurrenz um Nitrat

In der Konkurrenz der drei untersuchten Linien mit der sensitiven Phytometerart *H. pilosella* zeigten sich bei den defizitären Linien sowohl eine Erhöhung im Konkurrenz-Effekt als auch eine Verringerung in der Konkurrenz-Toleranz (Abb. 5.6). Nach den Thesen in der Einleitung war entweder zu erwarten, dass Defizienz bezüglich eines Nitrattransporters überhaupt keinen Einfluss hätte, oder dass sie die Konkurrenzkraft des Genotyps generell vermindert hätte. Das vorliegende Ergebnis bedarf deshalb ausführlicher Erklärung. Dass Konkurrenz-Effekt und –Toleranz hier offenbar nicht eng verbunden sind, ist an sich nicht außergewöhnlich, denn schon in mehreren Experimenten wurde z.B. gefunden, dass Arten zwar hohe Konkurrenz-Toleranz aber geringen Konkurrenz-Effekt besitzen (Goldberg und Landa 1991, Keddy et al. 1994, Torner et al. 2000). Solche Befunde werden häufig begründet mit der Möglichkeit, dass die beiden Komponenten der Konkurrenzkraft auf unterschiedliche Pflanzeigenschaften zurückgehen. So wird eine hohe Effekt-Konkurrenzkraft häufig auf hohe Pflanzengröße zurückgeführt (Conolly und Wayne 1996, Purves und Law 2003). Hohe Konkurrenz-Toleranz wird häufig eher mit hohen Ressourcen-Nutzungs-Effizienzen verbunden (Goldberg 1990). Erstaunlich ist hier der Anstieg des Konkurrenz-Effekts bei Defizienz eines Nitrattransporters. Die NRT2.2 Defizienz-Mutante bewirkt den stärksten Effekt (Abb. 5.6 A) und weist unter den drei untersuchten Linien auch den höchsten Stickstoffgehalt auf (Abb. 5.7), ohne in einer der erfassten Wurzeleigenschaften vom Wildtyp abzuweichen (Tab. 5.9). Es kann hier nur vermutet werden, dass die Defizienz des NRT2.2 kompensiert wurde durch einen nicht erfassten Parameter. Die Verteilung der Wurzeln im Topf wäre eine denkbare Möglichkeit, zumal die Ressourcenverteilung in Töpfen ungleichmäßig ist und sich am Topfrand Wasser und Nährionen sammeln können. Eine zweite Möglichkeit stellt eine Kompensation des

defizienten Nitrattransporters auf molekularer Ebene dar, denn die Nitrattransporter umfassen bei *A. thaliana* zwei Multigenfamilien mit insgesamt elf Transportern (NRT1.1-1.4 (Forde 2000) und NRT2.1-2.7 (The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000)), die zudem teilweise durch den internen N-Spiegel in ihrer Aktivität reguliert sind. Dabei handelt es sich um einen wichtigen Befund, der der bisherigen Annahme von Bates und Lynch (2001) entgegensteht, man verändere durch das Ausschalten eines bestimmten Gens nur einen einzigen Pflanzenparameter. Dies bedeutet durchaus nicht, dass diese experimentelle Strategie ungeeignet wäre, denn mehrere Konkurrenzexperimente wurden schon erfolgreich auf solche Weise durchgeführt. Fitter et al. (2002) untersuchten anhand einer natürlich auftretenden Mutante der Art *Arabidopsis thaliana* mit schwach verzweigtem Wurzelsystem (*axr4*-Mutante, Hobbie und Estelle 1995) die Bedeutung der Wurzelarchitektur bei Konkurrenz um Stickstoff bzw. Phosphat. Bates und Lynch (2001) führten ähnliche Versuche mit Mutanten von *A. thaliana* mit eingeschränkter Wurzelhaarbildung (*rhd2*-Mutante) durch. Die Erfassung von plastischen Reaktionen v.a. der von genetisch veränderten Organismen sollte aber immer sehr intensiv erfolgen, da Plastizität starke Auswirkungen auf kompetitive Interaktionen haben kann. Ein Beispiel, das diese Bedeutung eindrucksvoll untermauert, stammt aus einer Untersuchung mit in ihrer Plastizität eingeschränkten *A. thaliana*-Pflanzen (Stoll et al. 2002): Pflanzen mit Defekten im Phytochrom-System und daraus resultierenden Defiziten in der plastischen Schattenmeidung wurden von Wildtyp-Pflanzen mit plastischer Wurzel-Spross-Allokation und verstärktem Längenwachstum überwachsen. Zu bedenken ist auch, dass Veränderungen im Transkriptspiegel eines Gens veränderte Expressionen anderer Gene nach sich ziehen können. Exemplarisch kann dies aufgezeigt werden am Beispiel einer Phosphattransporter-Deletionsmutante (*pho84delta*) von *Saccharomyces cerevisiae* (Wykoff und O'Shea 2001): Zellen mit jenem Defekt exprimierten unabhängig vom Phosphatstatus der Zelle konstitutiv ein bestimmtes Phosphatmangel-induziertes Gen (*pho5*), was Zusammenhänge in der Regulation von unterschiedlichen Genen aufzeigt. Zudem erfolgte in Hefe-Zellen mit Defekten in anderen Phosphattransportern eine Kompensation durch ein verstärktes Vorkommen des Phosphattransporters Pho84p in der Plasmamembran (Wykoff und O'Shea 2001). Das noch relativ junge Forschungsgebiet der Epigenetik beschäftigt sich inzwischen intensiv mit derartigen Regulationsphänomenen, die klar beweisen, dass die Funktion von Organismen nicht nur von den vorhandenen Genen sondern auch von deren Regulation abhängt (z.B. Jaenisch und Bird 2003).

Die Frage, wie es nicht nur zu Kompensation sondern sogar zur Steigerung des Konkurrenz-Effekts kommen konnte lässt sich gezielter diskutieren an Hand der NRT1.2 Defizienz-Mutante. Diese lag im Konkurrenz-Effekt zwischen den beiden anderen Linien (Abb. 5.6 A), ihr N-Gehalt erreichte die niedrigsten Werte. Während diese Linie kleiner blieb als die anderen beiden Linien zeigte sie in erhöhter Wurzel-Spross-Allokation und spezifischer Wurzelfläche kompensatorische Mechanismen, die letztlich in gegenüber dem Wildtyp erhöhter absoluter Wurzelfläche resultierten. Das Schema in Abb. 5.9 weist eine denkbare Kausalkette aus, nach der sich, bedingt durch N-Mangel, über die Veränderung von Strukturparametern letztlich auch die Effekt-Konkurrenzfähigkeit um andere Ressourcen erhöhen könnte.

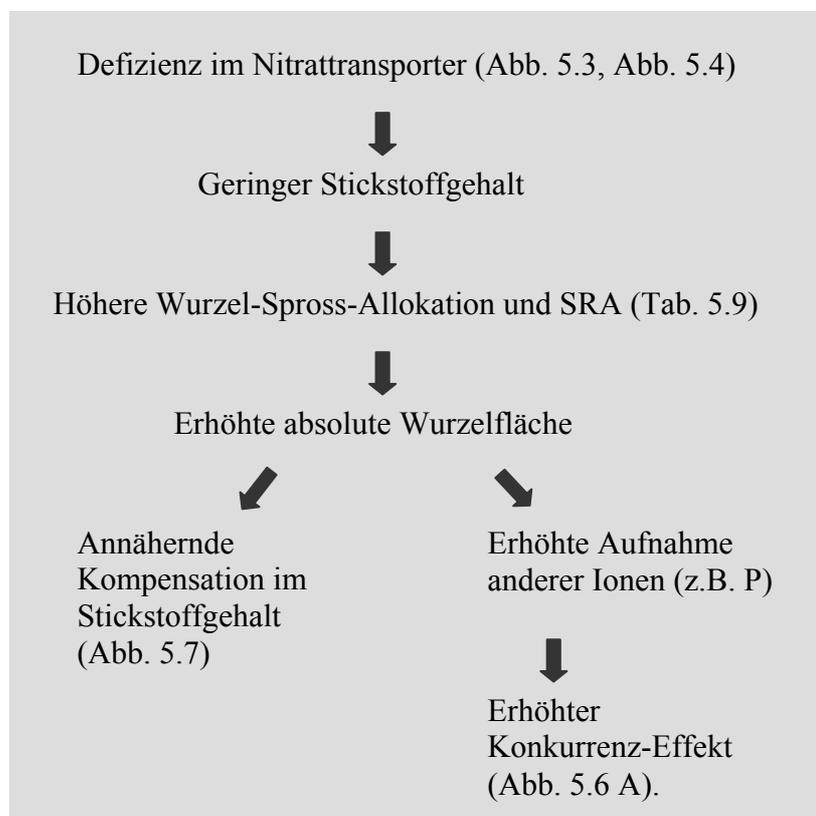


Abb. 5.9 Hypothetisches Schema zum möglichen Zusammenhang einer Defizienz bezüglich eines Nitrattransporters mit der beobachteten Erhöhung des Konkurrenz-Effekts. Blockpfeile stellen spekulative Kausalzusammenhänge dar.

Nach diesem hypothetischen Zusammenhang führt der interne Stickstoff-Mangel der ‚optimal growth‘-Hypothese (Bloom et al 1985, van der Werf et al. 1993, Gedroc 1996) entsprechend zu einer erhöhten Wurzelfläche, die sich positiv auf den Stickstoff-Status auswirkt aber zudem auch förderlich auf die Aufnahme weiterer Ionen-Spezies wirkt. Dabei ist klar, dass

Investitionen in die Wurzeln auf Kosten anderer Parameter erfolgen. In Tabelle 2 könnte sich dies in der geringeren Gesamtbiomasse der NRT1.2 Defizienz-Mutante andeuten.

Während sich im Konkurrenz-Effekt keine Bedeutung der Nitrattransporter für die Konkurrenzkraft nachweisen ließ, waren defizitäre Linien in ihrer Konkurrenz-Toleranz geschwächt, wenngleich nicht signifikant (Abb. 5.6 B). Somit scheinen hier die Transporter NRT1.2 und mit Abstrichen auch NRT2.2 eine Bedeutung zu haben, was sich auch in den gegenüber dem Wildtyp verminderten N-Gehalten (Abb. 5.7) bestätigt. Dies weist darauf hin, dass bei Konkurrenz die Bedeutung von Nitrattransportern darin liegt, Nitrationen aus dem Überlappungsbereich zweier ZOI benachbarter Wurzeln aufzunehmen, bevor dies durch die Nachbarwurzel geschieht. Nach dem Fick'schen Gesetz ist neben der Diffusionsstrecke und der Aufnahme­fläche der Konzentrationsgradient eine entscheidende Größe (z.B. Scheffer et al. 1998), die durch die Abreicherung mittels eines aktiven Nitrattransporters beeinflusst werden kann.

Zur Erklärung, warum Nitrattransporter bei der Konkurrenz-Toleranz, nicht aber beim Konkurrenz-Effekt Bedeutung haben, kann eine Besonderheit des verwendeten Target/Border-Designs in Topfexperimenten herangezogen werden: Wird der Konkurrenz-Effekt einer *A. thaliana*-Linie untersucht, so umgeben sechs *A. thaliana*-Pflanzen eine *H. pilosella*-Pflanze (Abb. 5.10 A).

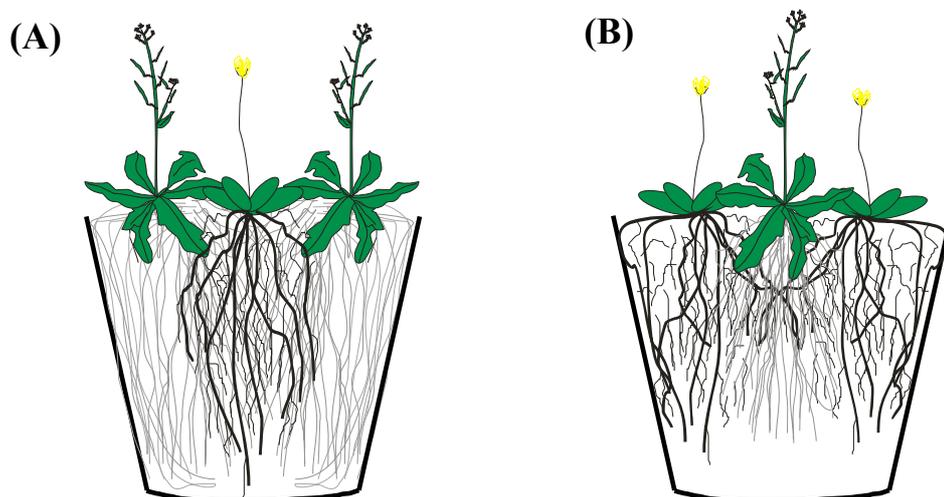


Abb. 5.10 Schematisierte Darstellung von gedachten Längsschnitten durch experimentelle Ansätze zur Erfassung des Konkurrenz-Effekts von *A. thaliana* (Randpflanzen) auf *H. pilosella* (A) bzw. der Konkurrenz-Toleranz von *A. thaliana* (Zentrumspflanze) gegenüber *H. pilosella*. In beiden Teilabbildungen wurde zur besseren Übersichtlichkeit auf die Darstellung der weiteren, perspektivisch hinter dieser Ebene liegenden Randpflanzen verzichtet.

Diese Randpflanzen entnehmen einen Großteil ihres Nitrats aus einem Bereich, in dem sich keine Wurzeln des Targets befinden, z.B. aus dem Bereich am Topfrand. Die räumliche Komponente ist hier entscheidend, nicht die zeitliche, und den limitierenden Prozess stellt der Fluss des Nitrats zur Wurzel dar, nicht die Aufnahme über Nitrattransporter. Während ein Großteil des Nitrats dem Target von vornherein vorenthalten wird, unterliegt nur der kleinere Teil der Aufnahme aus Überlappungsbereichen mit ZOI des Targets. Hier ist der Transporter im Prinzip zwar wichtig, eine Defizienz kann aber kompensiert werden.

Bei der Bestimmung der Toleranz einer *A. thaliana*-Linie ist sie als Zentrums- pflanze von sechs *H. pilosella*-Pflanzen umgeben (Abb. 5.10 B). Annähernd die gesamte Nitrataufnahme erfolgt somit aus einem Überlappungsbereich mit den ZOI von *H. pilosella*-Wurzeln. Die Bedeutung von Nitrattransportern wäre dann höher. Kompensation ist dann nicht mehr möglich bzw. erfolgt nur auf Kosten anderer Parameter wie z.B. Biomasse (s.o.). Folgt man dieser Argumentation, so ist in der natürlichen Situation ein Nitrattransporter besonders wichtig bei starker Überlappung von ZOI, also in Nachbarschaft von vielen und/oder größeren Pflanzen. Für eine kleine, annuelle Art wie *A. thaliana* mit kurzer Generationszeit und hohen Samenmengen treten solche Situationen offensichtlich häufig auf. Eine Übertragung der Ergebnisse von der ausgesprochenen Modellpflanze *A. thaliana* auf andere Pflanzenarten ist jedoch möglich: Nitrattransporter sind schon heute für eine ganze Anzahl von höheren Pflanzen beschrieben und sind wahrscheinlich im gesamten Pflanzenreich vorhanden (Forde 2000) und enge Verflechtungen von Wurzelsystemen finden sich in vielen nährstoffarmen Systemen wie Tundren (McKane et al 2002), Hochgebirgsrasen, Magerrasen, Heiden und anderen Sandökosystemen (Pott 1995, Ellenberg 1996). Im Gegensatz zu *A. thaliana* sind die meisten Pflanzenarten mykorrhiziert. Der Pilz übernimmt hier einen bedeutenden Teil der Funktion von Feinwurzeln. Gene mit einer Rolle in der Nitrataufnahme sind auch für Pilze bekannt (Daniel-Vedele et al. 1998), so dass die oben diskutierten Mechanismen auch für die mykorrhizierte Wurzel anwendbar sind.

5.4.3 Fazit

Ein eindeutiger Nachweis für die Bedeutung von Nitrattransportern bei ephemerer Nitratverfügbarkeit oder bei Nitrat-Konkurrenz konnte aufgrund nicht signifikanter Ergebnisse nicht erbracht werden, gleichwohl fanden sich gute Hinweise für deren Wichtigkeit. Die Aktivität der Nitrattransporter kann einen wichtigen Unterschied ausmachen in Fällen wo Nitrationen an die unbelebte Umwelt (Ephemerie) oder belebte Umwelt (eng benachbarte Organismen) verloren zu gehen drohen. In beiden Fällen steht das Minimieren

von Verlusten im Vordergrund, weniger das bei Tilman beschriebene Ausbeuten von Ressourcen bis auf ein niedriges Niveau (Tilman 1990, Tilman und Wedin 1991), das eher dem Konkurrenz-Effekt als der –Toleranz zuträglich wäre.

Die relative Bedeutung intakter NRT1.2-Transporter (als LATS) bzw. NRT2.2-Transporter (HATS) kann dabei nicht abschließend beurteilt werden, da in einigen Fällen der Verlust des einen (NRT1.2: Abb. 5.5, 5.6 B; 5.7, Tab. 5.9), in manchen Fällen der Verlust des anderen Transporters (NRT2.2: Abb. 5.4) schwerer zu wiegen schien. Dies steht auch im Zusammenhang mit verschiedenen Kompensationsmechanismen, die klar gegen die These von Bates und Lynch (2001) sprechen, Defizienz-Mutanten seien nur bezüglich eines einzigen definierten Parameters verändert.

Robinsons Argumentation, dass sich eine Steigerung der Nitrataufnahmekapazität (durch Proliferation) erst erklärt durch die Notwendigkeit mit Nachbarwurzeln zu konkurrieren (Robinson 1999), lässt sich auch auf den vorliegenden Versuch übertragen. Bei Nitratmangel werden effektive Nitrattransporter erst wichtig durch eine zeitliche Komponente, entstanden durch Ephemerie des Nitrats oder durch Konkurrenz.

Kapitel 6

Allgemeine Diskussion und Synthese



Kapitel 6: Allgemeine Diskussion und Synthese

Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, das Verständnis für die unterirdischen Vorgänge bei Konkurrenz zwischen Pflanzen zu erweitern. In Abb. 6.1 sind verschiedene Prozesse und Pflanzeigenschaften aufgeführt, die sich in einem oder mehreren Experimenten als für die Konkurrenzkraft bedeutend herausgestellt haben. Einerseits sind für die verwendeten Arten Größe und Form der Wurzelsysteme, abgeleitet nach Kapitel 3 (Abb. 3.6), augenfällig gemacht, da sie den unterirdischen Einflussbereich (ZOI) mitdefinieren. Mit Segregation und Aggregation (Kapitel 3), Ressourcenaufnahmekapazität (Kapitel 4, Kapitel 5) und Plastizität (Kapitel 3, Kapitel 5) sind weitere Punkte aufgeführt, deren Bedeutung für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit ebenfalls nachgewiesen werden konnte.

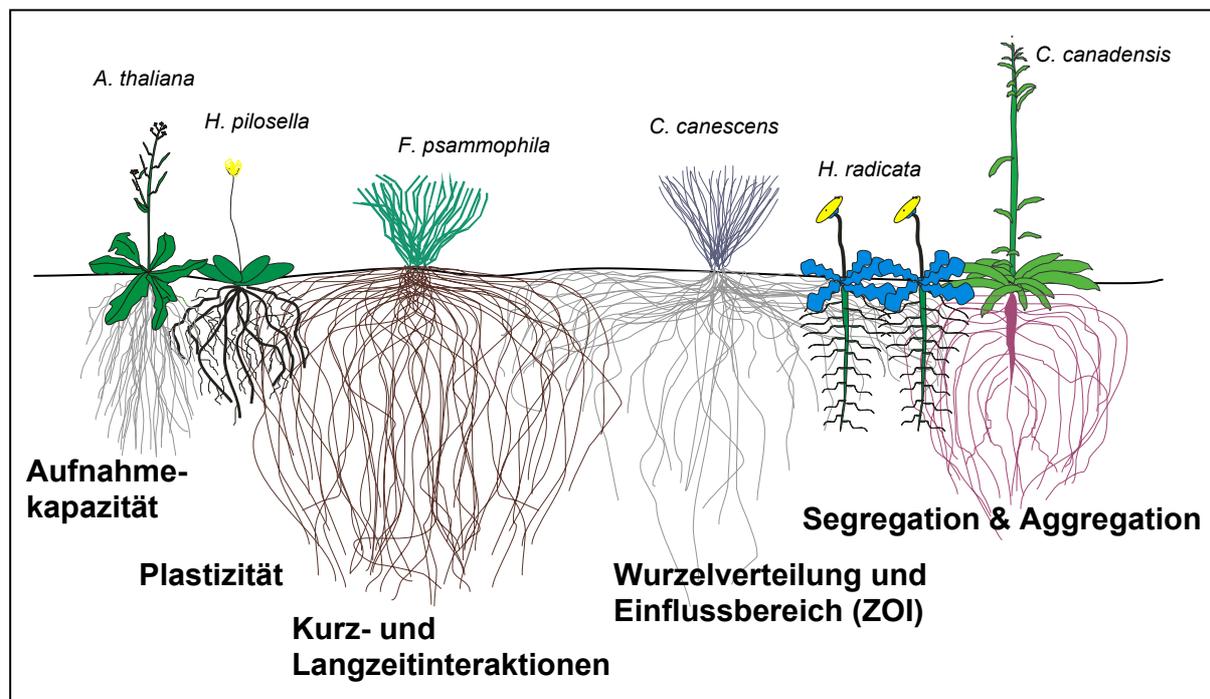


Abb. 6.1 Übersichtsdarstellung von in dieser Untersuchung thematisierten Pflanzeigenschaften und Interaktionsprozessen

Wie sich bei allen erörterten Experimenten (Kapitel 3, 4, 5) zeigte, ist hierbei eine Differenzierung der Konkurrenzkraft nach Konkurrenz-Effekt und Konkurrenz-Toleranz entsprechend Goldberg und Fleetwood (1987) sehr wichtig, zumal die beiden Komponenten sich in den Ergebnissen der Kapitel 3 und 5 wie z.B. bei Keddy et al. (1994) als voneinander unabhängig erwiesen. Einer Argumentation von Aerts (1999) folgend führen Pflanzeigenschaften, die hohe Wachstumsraten und damit hohe Effekt-Konkurrenzkraft vermitteln, gleichzeitig zu hohen Nährstoffverlusten (z.B. durch hohe Umsatzraten, hohe

Nährstoffgehalte und Herbivorie). In nährstoffarmen Habitaten vermindern solche Nährstoffverluste allerdings die Toleranz-Konkurrenzskraft (Goldberg 1999), was die oben angeführte mangelnde Korrelation der beiden Komponenten erklären könnte. Nach Goldberg (1999) sind bei Konkurrenten vergleichbarer Größe, wie sie in den hier gezeigten Experimenten vorlagen, beide Komponenten der Konkurrenzskraft wichtig.

Die Fähigkeit einer Pflanze eine benachbarte Pflanze in ihrer Lebensleistung zu beeinträchtigen, der Konkurrenz-Effekt, ist häufig von anderen Pflanzeigenschaften beeinflusst als die Konkurrenz-Toleranz, also die Fähigkeit einer Pflanze, den Einfluss einer Nachbarpflanze zu tolerieren. In dementsprechender Weise sollen hier die erzielten Forschungsergebnisse resümiert werden.

6.1 Konkurrenz-Effekt (Competitive Effect)

Nach Goldberg (1990) entsteht bei Ausbeutungskonkurrenz ein Konkurrenzeffekt indirekt, und zwar durch die Wirkung einer Pflanze auf die Verfügbarkeit einer Ressource. Die Ausbeutung einer limitierten Bodenressource ist häufig besonders beeinflusst von Architektur, Allokation und Größe von Wurzelsystemen (z.B. Caldwell und Richards 1986,, Gordon 1989, Keddy und Shipley 1989, Tilman und Wedin 1991). In Kapitel 3 zeigte sich, dass Arten mit vergleichsweise großen Wurzelsystemen (*F. psammophila*, *C. canescens* und *C. canadensis*) starke Effekt-Konkurrenten sind. Aus dem Vergleich der beiden Gräser deutete sich zudem an, dass zusätzliche Konkurrenzvorteile auf eine intensivere Durchwurzelung der obersten Bodenschichten zurückgehen können, zumal diese häufig vergleichsweise ressourcenreich sind (z.B. Schenk 2004). Größe und Verteilung des Wurzelsystems sind wie die oben angeführten Pflanzeigenschaften Parameter, die die unterirdischen Einflussbereiche („zones of influence“ (ZOI) Bonan 1993, Casper et al. 2003) von Pflanzen mitdefinieren. Größe und Form der ZOI können prinzipiell bedingen, ob und wie intensiv die Einflussbereiche von Pflanzen überlappen, die Verbindung zum Konkurrenzeffekt lässt sich hieraus erklären, denn bei geringer Überlappung der ZOI kann eine Pflanze die Ressourcenverfügbarkeit der Nachbarpflanze nur gering beeinflussen. In Kapitel 4 fand sich dementsprechend ein Zusammenhang zwischen der Größe des Wurzelsystems und der Fähigkeit, die Nitrataufnahme einer Nachbarpflanze zu beeinträchtigen. Das heißt es gab einen direkten Zusammenhang zwischen der Wurzelgröße einer Pflanze und der Verfügbarkeit einer bestimmten Ressource (hier Nitrat) für ihre Nachbarpflanze. Proportionalität war dabei gegeben, d.h. die Konkurrenz um Nitrat war

symmetrisch im Sinne Weiners (Weiner 1986, Weiner et al. 1997, von Wettberg und Weiner 2003).

In Ergänzung zu den Versuchen im seminaturlichen System zeigten sich in den Topfexperimenten aus Kapitel 5 einige weitere Details. Die Effekt-Konkurrenzskraft ließ sich nicht ohne weiteres durch eine Defizienz bezüglich eines bestimmten Nitrattransporters verringern, weil Erhöhungen von Wurzel-Spross-Allokation und spezifischer Wurzelfläche, wie möglicherweise auch molekularbiologische Prozesse als kompensatorische Mechanismen wirkten. Dies widerspricht klar der These von Bates und Lynch (2001), Defizienz-Mutanten seien nur bezüglich eines einzigen definierten Parameters verändert (siehe 5.4.2. für eine ausführlichere Diskussion).

Die Fähigkeit eines Wurzelsystems zur plastischen Reaktion auf interne oder externe Einflüsse (Cipollini 2004) ist also in Bezug auf die Effekt-Konkurrenzstärke unbedingt zu beachten. Einerseits zeigt die Erhöhung der spezifischen Wurzelfläche zur Kompensation eines defekten Nitrattransporters, dass Konkurrenz häufig nicht nur auf der eher makroskopischen Ebene der ZOI sondern häufig auf der sehr viel kleineren Skala im direkten Kontaktbereich zweier Wurzeln stattfindet. Andererseits handelte es sich bei der Veränderlichkeit der Wurzel-Spross-Allokation um einen plastischen Prozess, der sich auf die unterirdische ZOI auswirkt. Plastische Reaktionen fanden sich auch in der Platzierung von Wurzeln, wenn Nachbarpflanzen anwesend waren. Im Gegensatz zur Toleranz-Konkurrenzstärke (s.u.) war die Effekt-Konkurrenzstärke aber nicht mit der Plastizität in der Wurzelplatzierung verbunden.

In der Zusammenschau der Ergebnisse zum Konkurrenz-Effekt können Größe und Ausprägung der ZOI als für den Konkurrenz-Effekt von Pflanzen in nährstoffarmen Sandökosystemen als maßgeblich angesehen werden. Dabei ist zu bedenken, dass in den durchgeführten Experimenten sehr mobile edaphische Ressourcen (v.a. Wasser und/oder Stickstoff in Form von Nitrat) limitierend waren. Bei Limitierungen durch immobilere Ressourcen (wie Phosphat) sind kleinräumigere Prozesse (Mykorrhizierung, Aufnahmekapazitäten, spezifische Wurzelfläche und deren Veränderlichkeit) vermutlich auch für den Konkurrenzeffekt stärker zu beachten.

6.2 Konkurrenz-Toleranz (Competitive Response)

Analog den obigen Ausführungen zum Konkurrenz-Effekt bezieht sich die Toleranz-Konkurrenzkraft bei Ausbeutungskonkurrenz in indirekter Weise auf benachbarte Pflanzen, indem von diesen verminderte Ressourcenverfügbarkeiten toleriert werden. Anders als beim Konkurrenz-Effekt erschien hier nicht die Größe des Wurzelsystems als der entscheidende Parameter, was sich mit anderen neueren Forschungsergebnissen deckt (Cahill JR 2003). Stattdessen konnte in Kapitel 3 herausgestellt werden, dass die Arten mit der höchsten Toleranz gegen Konkurrenz gleichzeitig auch die ausgeprägtesten Verschiebungen in ihrer Wurzelverteilung zeigten, wenn Nachbarpflanzen anwesend waren. Während die eine toleranzstarke Art *H. radicata* deutliche Segregation von anderen Wurzelsystemen, also ein Ausweichen zeigte, war bei der toleranzstärksten Art *C. canadensis* die gegenteilige Reaktion zu finden. Ihre Aggregation von Wurzeln gegen die Nachbarpflanze kann in Anlehnung an D'Antonio und Mahall (1991) als Prozess angesehen werden, der das Einwachsen fremder Wurzeln in bestimmte Bodenvolumina vermindert, um exklusiven Zugang aufrecht zu erhalten. Bei der Konkurrenz um Nitrat waren besonders Arten mit großen Wurzelsystemen konkurrenztolerant, jedoch fiel die konkurrenztoleranteste Art *C. canadensis* mit dem räumlich recht begrenzten Wurzelsystem aus diesem Rahmen. Die Toleranz dürfte sich in diesem Fall aus anderen Zusammenhängen erklären. Hierfür bietet sich die schon beschriebene Reaktionsfähigkeit der Wurzelsysteme auf externe Einflüsse an (z.B. Aggregation, s.o. und Kapitel 3) an. Zudem belegen die Ergebnisse aus Kapitel 5, dass Konkurrenztoleranz auch von Wurzeleigenschaften abhängig sein kann, die primär auf sehr kleiner räumlicher Ebene stattfinden: Eine Defizienz in nur einem von elf in *Arabidopsis thaliana* vorhandenen Nitrattransportern (The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000) führte zur Verminderung der Toleranz-Konkurrenzkraft bei *A. thaliana*. Wie in der Diskussion jenes Versuchs ausgeführt, sind Nitrattransporter v.a. bei direkter räumlicher Nähe von konkurrierenden Wurzeln von Bedeutung.

Für die beiden Freilandversuche (Kapitel 3 und 4) ist als Besonderheit von *C. canadensis* ein sehr günstiges Verhältnis von Effekt- und Toleranz-Konkurrenzkraft herauszustellen, das bei anderen Arten in diesem Ausmaß nicht gegeben war. In Anlehnung an die Theorie von Hager (2004 545) könnte hierin ein Grund für den zurückliegenden Invasionserfolg der Art in Europa (Hegi 1979, Kowarik 2003) liegen, da Konkurrenz-Toleranz und -Effekt für die Etablierung und die Ausbreitung in einem Ökosystem wichtig sein könnten.

Die hohe Bedeutung kleinräumiger Prozesse oder solcher, die ein hohes Maß an Reaktionsfähigkeit erfordern, lassen die Toleranz-Konkurrenzkraft insgesamt als

differenzierter und von mehr Einzelkomponenten abhängig erscheinen als die Effekt-Konkurrenzkraft, ein Ergebnis, das trotz seiner Eingängigkeit bisher wenig in der Literatur zu unterirdischer Konkurrenz zu finden ist (z.B. Casper und Jackson 1997).

Im Ganzen ergibt sich ein detailliertes und differenziertes Bild von den funktionellen und morphologischen Wurzelparametern, die die unterirdische Konkurrenzkraft der untersuchten Pflanzen beeinflussen. Eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Pflanzenarten mit vergleichbaren Eigenschaften oder auf andere, durch edaphische Ressourcen limitierte Ökosysteme deutete sich in den Kapiteln 3, 4 und 5 schon an, eine Verbreiterung der Datenbasis stellt aber nichtsdestotrotz eine wichtige Aufgabe dar.

6.3 Ausblick

Es ist ein bekanntes Phänomen, dass im Verlauf einer wissenschaftlichen Arbeit zahlreiche neue und weiterführende Fragen auftauchen, deren erschöpfender Bearbeitung jedoch im Rahmen einer einzelnen Dissertation Grenzen gesetzt sind. So war es auch im vorliegenden Fall. Im Folgenden seien daher einige weiterführende Fragestellungen kurz umrissen, deren Bearbeitung vor dem Hintergrund der jetzt vorliegenden Ergebnisse notwendig und viel versprechend erscheint.

Definition der unterirdischen Einflussbereiche (ZOI)

In den Diskussionen der Kapitel 3, 4 und 5 hat sich gezeigt, wie eingängig viele kompetitive Zusammenhänge mit dem ZOI-Modell (Bonan 1993) darzustellen und zu verstehen sind. Wenngleich der zentrale Interaktionsraum zwischen konkurrierenden Pflanzen in Kapitel 3 intensiv untersucht wurde, bietet sich eine wie bei Casper et al. (2003) beschriebene Untersuchung von unterirdischen ZOI verschiedener Pflanzenarten an, um zu klären wie weit die Wurzeln der untersuchten Arten reichen können und bei welchen Distanzen noch Interaktionen auftreten. Methodisch können hierfür Isotopenmarkierungen eingesetzt werden. Casper et al. (2003) verwendeten Strontium-Isotope, die sie in unterschiedlichen Distanzen zur Versuchspflanze in den Boden applizierten, um später das Isotopensignal der Blätter zu überprüfen. Mamolos et al. (1995) untersuchten in ähnlicher Weise die vertikale Wurzelverteilung. Johnsen et al. (2005) wählten eine ähnliche Methode, indem sie die Blätter von *Pinus taeda* in ‚open-top-chambers‘ einer Langzeitbegasung mit mit ^{13}C angereichertem CO_2 aussetzten, um dann Wurzelproben aus unterschiedlich weit von der Pflanze entfernten Bodenproben auf ihr Isotopensignal zu untersuchen. Solche Methoden bieten sich für

Sandökosysteme an, z.B. auch um die Intensität der Überlappung von Wurzelsystemen in unterschiedlichen Sukzessionsstadien oder bei verschiedenen Altersstadien der Pflanzen zu quantifizieren. Darüber hinaus bieten sie aber auch elegante Möglichkeiten für Vergleiche mit anderen, z.B. nährstoffreicheren Ökosystemen.

Mykorrhiza

Von besonders hoher Bedeutung für nahezu alle unterirdischen Interaktionen zwischen Pflanzen ist die Mykorrhiza (Read 1997, van der Heijden 1998). Bestandsaufnahmen im kleinen Rahmen (Bartelheimer 2001) zeigten, dass Pflanzen in Sandbeetkultur wie auch in frühen Sukzessionsstadien der Senne (persönliche Beobachtungen, unveröffentlicht) intensiv mit Arbuskulärer Mykorrhiza assoziiert sind. Während die weitreichenden Zusammenhänge zwischen Mykorrhiza und pflanzlichen Interaktionen in der vorliegenden Arbeit nicht thematisiert werden konnten, wäre dies eine wichtige zukünftige Forschungsrichtung: Wie oben zusammengestellt, sind v.a. für die Konkurrenztoleranz kleinräumige Interaktionen zwischen direkt benachbarten Wurzeln oder eben Mykorrhizen bedeutend (siehe auch Zobel 1997). Der Einfluss von Mykorrhiza auf Konkurrenz kann entweder amplifizierend auf die Verhältnisse wirken (Moora und Zobel 1996, Marler et al 1999) oder zu einer Ressourcenverteilung zwischen Pflanzen führen (Carey et al. 2004). Zur Einschätzung dieser Einflüsse stellt die Verwendung von Ausschlussnetzen (Hodge et al. 2001), die zwar von Pilzhyphen aber nicht von Wurzel durchwachsen werden können, eine potente Methode dar.

Konkurrenz um Phosphor

Phosphor stellt eine der wichtigsten edaphischen Ressourcen für Pflanzen dar (Marschner 1999) und wurde schon in vielen Konkurrenzexperimenten thematisiert (z.B. Caldwell et al. 1987, Fitter et al 2002). Angesichts der unterschiedlichen Mobilität von Phosphat und Nitrat im Boden (Tinker und Nye 2000) könnten ganz unterschiedliche Wurzeleigenschaften für die Konkurrenzfähigkeit bezüglich dieser beiden Ionen speziell wichtig sein (s.o.). Hier könnte die vorliegende Arbeit eine gute Basis für vergleichende Experimente darstellen. Vorläufige Ergebnisse von Bußmann (unveröffentlicht) zur Konkurrenz bei Nitrat- und Phosphatmangel in sandigem Substrat lassen in diese Richtung bereits interessante Zusammenhänge erkennen. Neben Dünge- und Labelingexperimenten im Freiland bieten sich auch für dieses Themengebiet Pflanzen mit defekten Phosphattransportern (analog Kapitel 5) an.

Keine dieser angedachten Untersuchungen kommt ohne intensive Arbeit unter der Bodenoberfläche aus und sollte es auch nicht: Nicht nur, weil beide Hälften einer Pflanze wichtig sind (Zobel und Zobel 2002), sondern weil die unterirdische Hälfte ein viel zu spannendes Forschungsgebiet darstellt, um es unentdeckt zu lassen.

Kapitel 7

Literaturverzeichnis



Kapitel 7 Literaturverzeichnis

- Aarssen, L. W. 1980. The biology of Canadian weeds. 50. *Hypochoeris radicata* L. Canadian Journal of Plant Science **61**:365-381.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. Journal of Experimental Botany **50**:29-37.
- Agrawal, A. 2003. Underground processes in plant communities. Ecology **84**:2256-2257.
- Alonso, J. M., A. N. Stepanova, T. J. Leisse, C. J. Kim, H. M. Chen, P. Shinn, D. K. Stevenson, J. Zimmerman, P. Barajas, R. Cheuk, C. Gadrinab, C. Heller, A. Jeske, E. Koesema, C. C. Meyers, H. Parker, L. Prednis, Y. Ansari, N. Choy, H. Deen, M. Geralt, N. Hazari, E. Hom, M. Karnes, C. Mulholland, R. Ndubaku, I. Schmidt, P. Guzman, L. Aguilar-Henonin, M. Schmid, D. Weigel, D. E. Carter, T. Marchand, E. Risseuw, D. Brogden, A. Zeko, W. L. Crosby, C. C. Berry, and J. R. Ecker. 2003. Genome-wide insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana*. Science **301**:653-657.
- Arabidopsis Genome Initiative. 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature **408** (6814):796-815
- Bartelheimer, M. 2001. Die Bedeutung nicht-transitiver Konkurrenzgeflechte für Pflanzen früher Sukzessionsstadien auf Binnendünen. Diplomarbeit Universität Bielefeld, Germany.
- Bates, T. R., and J. P. Lynch. 2001. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. Plant and Soil **236**:243-250.
- Berendse, F. 1990. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. Journal of Ecology **78**:413-427.
- Berger-Landefeld, U., and H. Sukopp. 1965. Zur Synökologie der Sandtrockenrasen, insbesondere der Silbergrasflur. Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg **102**:41-98.
- Berntson, G. M., and P. M. Wayne. 2000. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. Ecology **81**:1072-1085.
- Beyschlag, W., A. Jentsch, and A. Weigelt. 2002. Ökologische Grundlagenforschung und praktische Naturschutzarbeit in Sandlebensräumen. Naturschutz und Landschaftsplanung **34**:82-87.
- Bilbrough, C. J., and M. M. Caldwell. 1997. Exploitation of springtime ephemeral pulses by six Great Basin plant species. Ecology **78**:231-243.
- Binkley, D., and P. Vitousek. 1991. Soil nutrient availability. Pages 75-96 in R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, and P. W. Rundel editors. Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman and Hall, London.
- Bishop, G. F., and A. J. Davy. 1994. Biological flora of the British Isles: *Hieracium pilosella* L. (*Pilosella officinarum* F. Schultz & Schultz-Bip.). Journal of Ecology **82**:195-210.

- Bliss, K. M., R. H. Jones, R. J. Mitchell, and P. P. Mou. 2001. Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *New Phytologist* **154**:409-417.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin III, and H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:363-392.
- Böhm W. 1979. *Methods of studying root systems.*, 1 edition. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Bonan, G. B. 1993. Analysis of neighborhood competition among annual plants: implications of a plant growth model. *Ecological Modelling* **65**:123-136.
- Boorman, L. A. 1982. Some plant growth patterns in relation to the sand dune habitat. *Journal of Ecology* **70**:607-614.
- Bouma, T. J., K. L. Nielsen, and B. Koutstaal. 2000. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length diameter. *Plant and Soil* **218**:185-196.
- Brady, D. J., P. J. Gregory, and I. R. P. Fillery. 1993. The contribution of different regions of the seminal roots of wheat to uptake of nitrate from soil. *Plant and Soil* **155**:155-158.
- Bray, S. R., K. Kitajima, and D. M. Sylvia. 2003. Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. *Ecological Applications* **13**:565-574.
- Buchmann, N., E. D. Schulze, and G. Gebauer. 1995. ¹⁵N-ammonium and ¹⁵N-nitrate uptake of a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Oecologia* **102**:361-370.
- Bunce, J. A., L. N. Miller, and B. F. Chabot. 1977. Competitive exploitation of soil water by five eastern North American tree species. *Botanical Gazette* **138**:168-173.
- Bußmann, K. 2005. Experimentell ökologische Untersuchungen zur Konkurrenz ausgewählter Pflanzenarten aus Sandökosystemen. Staatsexamensarbeit University of Bielefeld.
- Cahill JR, J. F. 2003a. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. *Journal of Ecology* **91**:532-540.
- Cahill JR, J. F. 2003b. Neighbourhood-scale diversity, composition and root crowding do not alter competition during drought in a native grassland. *Ecology Letters* **6**:599-603.
- Cahill JR, J. F., and B. B. Casper. 2000. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *OIKOS* **90**:311-320.
- Cain, M. L., S. Stabler, J. P. Evans, and M. Fortin. 1999. Sampling spatial and temporal variation in soil nitrogen availability. *Oecologia* **118**:397-404.
- Caldwell, M. M., T. E. Dawson, and J. H. Richards. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* **113**:151-161.

- Caldwell, M. M., D. M. Eissenstat, J. H. Richards, and F. M. Allen. 1985. Competition for Phosphorus: Differential uptake from dual-isotope-labeled soil interspaces between shrub and grass. *Science* **229**:384-386.
- Caldwell, M. M., J. H. Manwaring, and S. L. Durham. 1991. The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* **5**:765-772.
- Caldwell, M. M., J. H. Manwaring, and S. L. Durham. 1996. Species interactions at the level of fine roots in the field: influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. *Oecologia* **106**:440-447.
- Caldwell, M. M., and J. H. Richards. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. Pages 251-273 in T. J. Givnish editor. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caldwell, M. M., J. H. Richards, J. H. Manwaring, and D. M. Eissenstat. 1987. Rapid shifts in phosphat acquisition show direct competition between neighbouring plants. *Nature* **327**:615-616.
- Callaway, R. M. 2002. The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:104-105.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paoline, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, and B. J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**:844-848.
- Callaway, R. M., N. M. Nadkarni, and B. E. Mahall. 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* **72**:1484-1499.
- Carey, E. V., M. J. Marler, and R. M. Callaway. 2004. Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**:133-141.
- Casper, B. B., and R. B. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:545-570.
- Casper, B. B., H. J. Schenk, and R. B. Jackson. 2003. Defining a plant's belowground zone of influence. *Ecology* **84**:2313-2321.
- Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:233-260.
- Chapin III, F. S., and K. Van Cleve. 1989. Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants. Pages 185-207 in R. W. Pearcy editor. *Plant physiological ecology*. Chapman and Hall, London.
- Cipollini, D. 2004. Stretching the limits of plasticity: Can a plant defend against both competitors and herbivores? *Ecology* **85**:28-37.
- Clarkson, D. T. 1985. Factors affecting nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology* **36**:77-115.

- Clarkson, D. T., and J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **31**:239-298.
- Conolly, J., and P. Wayne. 1996. Asymmetric competition between plants. *Oecologia* **108**:311-320.
- Crawford, N. M., and A. D. M. Glass. 1998. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends in Plant Science* **3**:389-395.
- Curt, T., and B. Prevosto. 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodland. *Plant and Soil* **255**:265-276.
- d'Antonio, C. M., and B. E. Mahall. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* **78**:885-894.
- Daniel-Vedele, F., S. Filleur, and M. Caboche. 1998. Nitrate transport: a key step in nitrate assimilation. *Current Opinion in Plant Biology* **1**:235-239.
- Eissenstat, D. M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* **15**:763-782.
- Eissenstat, D. M., and M. M. Caldwell. 1988. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology* **69**:870-873.
- Ellenberg H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart.
- Falik, O., P. Reides, M. Gersani, and A. Novoplansky. 2003. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology* **91**:525-531.
- Falik, O., P. Reides, M. Gersani, and A. Novoplansky. 2005. Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment* **28**:562-569.
- Farley, R. A., and A. H. Fitter. 1999. Temporal and spatial variation in soil resources in deciduous woodland. *Journal of Ecology* **87**:688-696.
- Filleur, S., and F. Daniel-Vedele. 1999. Expression analysis of a high-affinity nitrate transporter isolated from *Arabidopsis thaliana* by differential display. *Planta* **207**:461-469.
- Fitter, A. H., L. Williamson, B. Linkohr, and O. Leyser. 2002. Root system architecture determines fitness in an *Arabidopsis* mutant in competition for immobile phosphat ions but not for nitrate ions. *Proceedings of the Royal Society London* **269**:2017-2022.
- Forde, B. G. 2000. Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochimica et Biophysica Acta* **165**:219-235.
- Fotelli, M. N., H. Rennenberg, and A. Geßler. 2002. Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: ¹⁵N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biol.* **4**:311-320.

- Fransen, B., and H. De Kroon. 2001. Long-term disadvantages of selective root placement: root proliferation and shoot biomass of two perennial grass species in a 2-year experiment. *Journal of Ecology* **89**:711-722.
- Frey, W., and I. Hensen. 1996. *Spergulo morisonii-Corynephorum canescentis* (Frühlingsspark-Silbergrasflur)-Lebensstrategien von Binnendünen- und Lockersandbesiedlern. *Feddes Repertorium* **106**:533-553.
- Fromm, A., S. Jakob, and S. Teschew. 2002. Sandtrockenrasen in der Bergbaufolgelandschaft. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **34**:45-51.
- Fu, X. D., and N. P. Harberd. 2003. Auxin promotes Arabidopsis root growth by modulating giberillin response. *Nature* **421**:740-743.
- Gedroc, J. J., K. D. M. McConnaughay, and J. S. Coleman. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* **10**:44-50.
- Genenger, M., M. Jaeggi, R. Siegwolf, and M. Chalot. 2003. Rapid ¹⁵N uptake and metabolism in fine roots of Norway spruce. *Trees* **17**:144-152.
- Gersani, M., J. S. Brown, E. E. O'Brien, G. M. Maina, and Z. Abramsky. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* **89**:660-669.
- Gibson, D. J., J. Conolly, D. C. Hartnett, and J. D. Weidenhamer. 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology* **87**:1-16.
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pages 27-49 in J. B. Grace, and D. Tilman editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, London.
- Goldberg, D. E., and L. Fleetwood. 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *Journal of Ecology* **75**:1131-1143.
- Goldberg, D. E., and K. Landa. 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology* **79**:1013-1030.
- Goldberg, D. E., and P. A. Werner. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null-hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany* **70**:1098-1104.
- Gordon, D. R., J. M. Welker, J. W. Menke, and K. J. Rice. 1989. Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia* **79**:533-541.
- Gottschlich G., Lange D., Sebald O., Seybold S., Voggesberger M. & Wörz A. Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Sebald, O., Seybold, S., Philippi, G., and Wörz, A. [6]. 1996. Stuttgart, Ulmer. Spermaphyta, Unterklasse Asteridae: Valerianaceae bis Asteraceae.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**:344-347.

- Gruntman, M., and A. Novoplansky. 2004. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **101**:3863-3667.
- Gur, A., and Y. Cohen. 1989. The peach replant problem - some causal agents. *Soil Biology and Biochemistry* **21**:829-834.
- Hartnett, D. C., A. D. Hetric, G. W. T. Wilson, and D. J. Gibson. 1993. Mycorrhizal influence on intra- and interspecific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses. *Journal of Ecology* **81**:787-795.
- Hegi G. 1979. *Illustrierte Flora von Mittel-europa.*, 2 edition. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Hegi G. 1986. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa.*, 3 edition. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Hegi G., H. Beger, H. Gams, A. von Hayek, and H. Zahn. 1954. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland, Österreich und der Schweiz.*, 1 edition. Carl Hanser Verlag, München.
- Hegi G., J. Zimmermann, E. Bergdolt, and K. Suessengut. 1965. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa.*, 2 edition. Carl Hanser, München.
- Herben, T., F. Krahulec, V. Hadincova, S. Pechackova, and R. Wildova. 2003. Year-to year variation in plant competition in a mountain grassland. *Journal of Ecology* **91**:103-113.
- Hikosaka, K., and T. Hirose. 2001. Nitrogen uptake and use by competing individuals in a *Xanthium canadense* stand. *Oecologia* **126**:174-181.
- Hoagland D.R. & Arnon I. 1950. The water culture method for growing plants without soil. Circular no. 347. California Agriculture Experiment Staion, Berkeley.
- Hobbie, L., and M. Estelle. 1995. The axr4 auxin-resistant mutants of *Arabidopsis-thaliana* define a gene important for root gravitropism and lateral root initiation. *The Plant Journal* **7**:211-220.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root resonses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* **162**:9-24.
- Hodge, A., C. D. Campbell, and A. H. Fitter. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* **413**:297-299.
- Hodge, A., D. Robinson, B. Griffiths, and A. H. Fitter. 1999. Why plants bother: root proliferation results in incresed nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant, Cell and Environment* **22**:811-820.
- Holzappel, C., and P. Alpert. 2003. Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* **134**:72-77.

- Hooper, D. U., and P. Vitousek. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* **68**:121-149.
- Huber-Sannwald, E., D. Pyke, and M. M. Caldwell. 1996. Morphological plasticity following species-specific recognition and competition in two perennial grasses. *American Journal of Botany* **83**:919-931.
- Hutchings, M. J., and H. De Kroon. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* **25**:159-238.
- Hutchings, M. J., A. J. John, and D. K. Wijesinghe. 2003. Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology* **84**:2322-2334.
- Inderjit, and L. A. Weston. 2003. Root Exudates: an Overview. Pages 235-251 in H. De Kroon, and E. J. W. Visser editors. *Root Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Jackson R.B. and Caldwell M.M. Kinetic responses of *Pseudoroegneria* roots to localized soil enrichment. *Plant and Soil* **138**, 231-238. 1991.
- Jaenisch R. and A. Bird. 2003. Epigenetic regulation of gene expression: how the genome integrates intrinsic and environmental signals. *Nat. Genet.* **33** (Suppl) 245-254.
- Jameson, D. A. 1970. Degradation and accumulation of inhibitory substances from *Juniperus osteosperma* (Torr.) Little. *Plant and Soil* **33**:213-224.
- Jeckel, G. 1984. Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sandtrockenrasen (Sedo - Scleranthetea). *Phytocoenologia* **12**:9-153.
- Johnsen, K., C. Maier, and L. Kress. 2005. Quantifying root lateral distribution and turnover using pine trees with a distinct stable carbon isotope signature. *Functional Ecology* **19**:81-87.
- Johnson, H. A., and M. E. Biondini. 2001. Root morphological plasticity and nitrogen uptake of 59 plant species from the Great Plains grasslands, U.S.A. *Basic and Applied Ecology* **2**:127-143.
- Keddy, P. A. 1990. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. Pages 265-290 in J. B. Grace, and D. Tilman editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, London.
- Keddy, P. A., and B. Shipley. 1989. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *OIKOS* **54**:234-241.
- Keddy, P. A., L. Twolan-Strutt, and I. C. Wisheu. 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology* **82**:635-643.
- Kowarik I. 2003. *Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa.*, 1 edition. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

- Krannitz, P. G., and M. M. Caldwell. 1995. Root growth responses of three Great Basin perennials to intra- and interspecific contact with other roots. *Flora* **190**:161-167.
- Krapp, A., V. Fraiser, W.-R. Scheible, A. Quesada, A. Gojon, M. Stitt, M. Caboche, and F. Daniel-Vedele. 1998. Expression studies of Nrt2:1Np, a putative high-affinity nitrate transporter: evidence for its role in nitrate uptake. *The Plant Journal* **14**:723-731.
- Kronzucker, H. J., A. D. M. Glass, and M. Y. Siddiqi. 1999. Inhibition of nitrate uptake by ammonium in barley - analysis of component fluxes. *Plant Physiology* **120**:283-291.
- Kücke, M., H. Schmid, and A. Spiess. 1995. A comparison of four methods for measuring roots of field crops in three contrasting soils. *Plant and Soil* **172**:63-71.
- Kuntze H., G. Roeschmann, and G. Schwerdtfeger. 1994. *Bodenkunde.*, 5 edition. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Kutschera L., and E. Lichtenegger. 1992. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen.* Fischer, Stuttgart.
- Laczko, E., T. Boller, and A. Wiemken. 2003. Lipids in roots of *Pinus sylvestris* seedlings and in mycelia of *Pisolithus tinctorius* during ectomycorrhiza formation: changes in fatty acid and sterol composition. *Plant, Cell and Environment* **27**:27-40.
- Lamont, B. B. 2003. Structure, ecology and physiology of root clusters - a review. *Plant and Soil* **248**:1-19.
- Lauter, F., O. Ninnemann, M. Bucher, J. W. Riesmeier, and W. B. Frommer. 1996. Preferential expression of an ammonium transporter and of two putative nitrate transporters in root hairs of tomato. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **93**:8139-8144.
- Law, R., and A. R. Watkinson. 1987. Response-surface analysis of two-species competition: an experiment on *Phleum arenarium* and *Vulpia fasciculata*. *Journal of Ecology* **75**:871-886.
- Luhmann, S. 2005. Experimentell-Ökologische Untersuchungen zur Nitrat-Konkurrenz zwischen *Hieracium pilosella* und *Arabidopsis thaliana*. Diplomarbeit Universität Bielefeld.
- Lundell, Y., C. Johannisson, and P. Högberg. 2001. Ion leakage after liming or acidifying fertilization of Swedish forests - a study of lysimeters with and without active tree roots. *Forest Ecology And Management* **147**:151-170.
- Mahall, B. E., and R. M. Callaway. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **88**:874-876.
- Mahall, B. E., and R. M. Callaway. 1992. Root communication mechanisms and intracommunity distribution of two Mojave shrubs. *Ecology* **73**:2145-2151.
- Maidl, F. X., H. Brunner, and E. Stickse. 2002. Potato uptake and recovery of nitrogen ¹⁵N-enriched ammonium nitrate. *Geoderma* **105**:167-177.

- Maina, G. M., J. S. Brown, and M. Gersani. 2002. Intra-plant versus Inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology* **160**:235-247.
- Malamy, J. E. 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment* **28**:67-77.
- Mamolos, A. P., G. K. Elisseou, and D. S. Veresoglou. 1995. Depth of root activity of coexisting grassland species in relation to N and P additions, measured using nonradioactive tracers. *Journal of Ecology* **83**:643-652.
- Markham, J. H., and C. P. Chanway. 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* **10**:548-549.
- Marler, M. J., C. A. Zabinsky, and R. M. Callaway. 1999. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunch grass. *Ecology* **80**:1180-1186.
- Marschner H. 1997. Mineral nutrition of higher plants., second edition. Academic Press, London.
- McConnaughay, K. D. M., and F. A. Bazzaz. 1991. Is physical space a soil resource? *Ecology* **72**:94-103.
- McKane, R. B., L. C. Johnson, G. R. Shaver, K. J. Nadelhoffer, E. B. Rastetter, B. Fry, A. E. Biblin, K. Kielland, B. L. Kwiatkowske, J. A. Laundre, and G. Murray. 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* **415**:68-71.
- Mertens, H. 1980. Die Böden der Senne, ihre Nutzung und ihre Bedeutung für die Besiedlung der Landschaft. Beiträge zur Ökologie der Senne, 2. Teil. Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld und Umgegend. Sonderheft: 9-34.
- Moen, J., and C. D. Meurk. 2001. Competitive abilities of three indigenous New Zealand plant species in relation to introduced plant *Hieracium pilosella*. *Basic and Applied Ecology* **2**:243-250.
- Moor, M., and M. Zobel. 1996. Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* **108**:79-84.
- Näsholm, T., A. Ekblad, A. Nordin, R. Giesler, M. Högberg, and P. Högberg. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* **392**:914-916.
- Novoplansky, A. and D. Cohen. 1997. The mutual distribution of competing root systems. Pages 353-364 in Altman, A., and Y. Waisel editors. Plenum Press, New York.
- Nultsch W. 1991. Allgemein Botanik., 9 edition. Thieme-Verlag, Stuttgart.
- Nye, P. H. 1977. The rate-limiting step in plant nutrient absorption from soil. *Soil Science* **123**:292-297.
- Oberdorfer, E. 1994. Pflanzensoziologesche Exkursionsflora, Ulmer, Stuttgart.

- Okamoto, M., J. J. Vidmar, and A. D. M. Glass. 2003. Regulation of *NRT1* and *NRT2* gene families of *Arabidopsis thaliana*: responses to nitrate provision. *Plant Cell Physiology* **44**:304-317.
- Oleszek, W. A., R. E. Hoagland, and R. M. Zablotowicz. 1999. Ecological significance of plant saponins. Pages 451-465 in Inderjit, K. M. M. Dakshini, and F. Chester editors. Principles and practices in plant ecology: allelochemical interactions. CRC Press LLC, Boca Raton.
- Orsel, M., K. Eulenburg, A. Krapp, and F. Daniel-Vedele. 2004. Disruption of the nitrate transporter genes *AtNRT2.1* and *AtNRT2.2* restricts growth at low external nitrate concentration. *Planta* **219**:714-721.
- Parrish, J. A. D., and F. A. Bazzaz. 1976. Underground niche separation in successional plants. *Ecology* **57**:1281-1288.
- Pechackova, S., M. Albrechtova, V. Hadincova, F. Krahulec, and T. Herben. 2003. Horizontal and vertical distribution of root absorption zones of four common grass species in a mountain grassland. *New Phytologist* **161**:303-312.
- Peperkorn, B. 2004. Stickstoff- und Kohlenstoff-Allokation von vier Binnendünen-Pflanzenarten eines nährstoffarmen Habitats in einem Konkurrenz-Mehrartensystem. University of Bielefeld.
- Pless, H. 1995. Pflanzensoziologische Untersuchungen der Trockenrasen an den Hängen des Odertales zwischen Seelow und Frankfurt (Oder). *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* **3**:27-31.
- Pregitzer, K. S., J. L. DeForest, A. J. Burton, M. F. Allen, R. W. Ruess, and R. L. Hendrick. 2002. Fine root architecture of nine north american trees. *Ecological Monographs* **72**:293-309.
- Purves, D. W., and R. Law. 2003. Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* neighbour size and distance. *Journal of Ecology* **90**:882-894.
- Rajaniemi, T. 2003. Evidence for size asymmetry of belowground competition. *Basic and Applied Ecology* **4**:239-247.
- Read, D. J. 1997. The ties that bind. *Nature* **388**:517-518.
- Richner, W., M. Liedgens, H. Bürgi, A. Soldati, and P. Stamp. 2000. Root image analysis and interpretation. Pages 305-341 in A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellegrin, and S. C. Van de Geijn editors. *Root Methods; A Handbook*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Robinson, D. 1996. Resource capture by localized root proliferation: why do plants bother? *Annals of Botany* **77**:179-185.
- Robinson, D., A. Hodge, B. Griffiths, and A. H. Fitter. 1999. Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage. *Proceedings of the Royal Society London* **266**:431-435.

- Rowe, E. C., M. van Noordwijk, D. Suprayogo, K. Hairiah, K. E. Giller, and G. Cadisch. 2001. Root distributions partially explain ^{15}N uptake patterns in *Gliricidia* and *Peltophorum* hedgerow intercropping systems. *Plant and Soil* **235**:167-179.
- Sachs, T., A. Novoplansky, and D. Cohen. 1993. Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment* **16**:765-770.
- Scheffer P., P. Schachtschabel, H.-P. Blume, G. Brümmer, K. H. Hartge, and U. Schwertmann. 1998. *Lehrbuch der Bodenkunde.*, 14 edition. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Schenk H.J. Vertical vegetation structure below ground: Scaling from root to globe. Esser, K., Lüttge, U., Beyschlag, W., and Murata, J. [66], 341-373. 2004. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag. *Progress in Botany*.
- Schenk, H. J., R. M. Callaway, and B. E. Mahall. 1999. Spatial root segregation: are plants territorial? *Advances in Ecological Research* **28**:145-180.
- Schläpfer, B., and P. Ryser. 1996. Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *OIKOS* **75**:398-406.
- Schopfer P., and A. Brennicke. 1999. *Pflanzenphysiologie.*, 5 edition. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Schroeder, C., Rüther, P. und Hutter, C. P. (Hrsg.). 2000. *Senne und Teutoburger Wald*.
- Schwinning, S., and J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**:447-455.
- Seraphim, E. T. 1978. *Erdgeschichte, Landschaftsformen und geomorphologische Gliederung der Senne. Beiträge zur Ökologie der Senne, 1. Teil. Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld und Umgegend. Sonderheft: 7-24.*
- Sher, A. A., D. E. Goldberg, and A. Novoplansky. 2004. The effect of mean and variance in resource supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia* **141**:353-362.
- Smit, A.L.; A.G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellegrin, and S.C. Van de Geijn (eds.). 2000. *Root Methods, A Handbook.*, first edition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Smith S. E., and D. J. Read. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis.*, second edition. Academic Press, San Diego, London.
- Stoll, P., and J. Weiner. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. Pages 11-26 in U. Diekmann, R. Law, and J. A. J. Metz editors. *The geometry of ecological interactions - Simplifying complexity.* Cambridge University Press, Cambridge.

- Stoll, P., J. Weiner, H. Muller-Landau, E. Müller, and T. Hara. 2002. Size symmetry of competition alters biomass-density relationships. *Proceedings of the Royal Society, Series B* **269**:2191-2195.
- Stone, L., and A. Roberts. 1991. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors. *Ecology* **72**:1964-1972.
- Storm, C., I. Herget, J. Kappes, and B. Vormwald. 1998. Nährstoffökologische Untersuchungen im Darmstadt-Dieburger Sandgebiet in (teilweise ruderalisierten) Sandpionierfluren und -rasen. *Botanik und Naturschutz in Hessen* **10**:41-85.
- Strebel, O., and W. H. M. Duynisveld. 1989. Nitrogen supply to cereals and sugar beet by mass flow and diffusion on a silty loam soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **152**:135-141.
- Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: The elements of a predictive theory of competition. Pages 117-139 in J. B. Grace, and D. Tilman editors. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, London.
- Tilman, D., and D. Wedin. 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* **72**:685-700.
- Tinker P. B., and P. H. Nye. 2000. *Solute movement in the rhizosphere.*, 2 edition. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Tjoelker, M. G., J. Oleksyn, and P. B. Reich. 1998. Temperature and ontogeny mediate growth response to elevated CO₂ in seedlings of five boreal tree species. *New Phytologist* **140**:197-210.
- Torner, C., M. J. Sanchez del Arco, E. Satorre, and C. Fernandez-Quintanilla. 2000. A comparison of growth patterns and the competitive ability of four annual weeds. *Agronomie* **20**:147-156.
- Tucker, M. R., A.-C. G. Araujo, N. A. Paech, V. Hecht, E. D. L. Schmidt, J.-B. Rossell, S. C. de Vries, and A. M. G. Koltunow. 2003. Sexual and apomictic reproduction in *Hieracium* subgenus *pilosella* are closely interrelated developmental pathways. *The Plant Cell* **15**:1524-1537.
- Turkington, R., and L. W. Aarssen. 1983. Biological flora of the British Isles: *Hypochoeris radicata* L. (*Achyrophorus radicans* (L.) Scop.). *Journal of Ecology* **71**:999-1022.
- Urbanska K. M. 1992. *Populationsbiologie der Pflanzen.*, first edition. G. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, Moutoglou, P., R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, and I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.
- van der Weele, C. M., H. S. Jiang, K. K. Palaniappan, V. B. Ivanov, K. Palaniappan, and T. E. Baskin. 2003. A new algorithm for computational image analysis of deformable motion at high spatial and temporal resolution applied to root growth. Roughly uniform elongation in the meristem and also, after an abrupt acceleration, in the elongation zone. *Plant Physiology* **132**:1138-1148.

- van der Werf, A., A. J. Visser, F. Schieving, and H. Lambers. 1993. Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast- and slow-growing species. *Functional Ecology* **7**:63-74.
- van Mierlo, J. E. M., Y. J. Wilms, and F. Berendse. 2000. Effects of soil organic matter and nitrogen supply on competition between *Festuca ovina* and *Deschampsia flexuosa* during inland dune succession. *Plant Ecology* **148**:51-59.
- Vazquez de Aldana, B. R., R. H. E. M. Geerts, and F. Berendse. 1996. Nitrogen losses from perennial grass species. *Oecologia* **106**:137-143.
- Volder, A., D. R. Smart, A. J. Bloom, and D. M. Eissenstat. 2005. Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape: implications for root efficiency and competitive effectiveness. *New Phytologist* **165**:493-502.
- Walther, T. 2002. Konkurrenz auf Binnendünen - artabhängig oder "Nur der Größere gewinnt"? Diplomarbeit University of Bielefeld.
- Waisel, Y., A. Eshel, and U. Kafkafi (eds.). 1991. Plant roots: the hidden half. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Wardle, D. A., and D. A. Peltzer. 2003. Interspecific interactions and biomass allocation among grassland plant species. *OIKOS* **100**:497-506.
- Webb, L. J., J. G. Tracey, and K. P. Haydock. 1967. A factor toxic to seedlings of the same species associated with living roots of the non-gregarious subtropical rain forest tree *Grevillea robusta*. *Journal of Applied Ecology* **4**:13-25.
- Weigelt, A. 2001. Plant competition on inland dunes: influence of water availability, nitrogen supply and the role of belowground processes. Doktorarbeit University of Bielefeld.
- Weigelt, A., and P. A. Joliffe. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**:707-720.
- Weigelt, A., T. Steinlein, and W. Beyschlag. 2005a. Competition in inland dunes: the impact of water availability on below-ground processes. *Plant Ecology* **176**:57-68.
- Weigelt A., Walther T., Bartelheimer M., Steinlein T. & Beyschlag W. 2005b. Multi-species competition on dry acidic grassland: a case study with *Hieracium pilosella*. *Journal of Ecology*, submitted.
- Weiner, J. 1986. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. *Ecology* **67**:1425-1427.
- Weiner, J., P. Stoll, H. Muller-Landau, and A. Jasentuliyana. 2001. The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *The American Naturalist* **158**:438-450.
- Weiner, J., D. B. Wright, and S. Castro. 1997. Symmetry of belowground competition between *Kochia scoparia* individuals. *OIKOS* **79**:85-91.
- Wettberg, E. J., and J. Weiner. 2003. Larger *Triticum aestivum* plants do not preempt nutrient-rich patches in a glasshouse experiment. *Plant Ecology* **169**:85-92.

- Wilson, J. B. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* **25**:279-296.
- Wilson, S. D., and P. A. Keddy. 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist* **127**:862-869.
- Wilson, S. D., and D. Tilman. 1995. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology* **76**:1169-1180.
- Wykoff, D. D., and E. K. O'Shea. 2001. Phosphate transport and sensing in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* **159**:1491-1499.
- Zhuo, D., M. Okamoto, J. J. Vidmar, and A. D. M. Glass. 1999. Regulation of a putative high-affinity nitrate transporter (*NRT2;1At*) in roots of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* **17**:563-568.
- Zobel, M., and M. Moora. 1997. Plant coexistence in the interactive environment: arbuscular mycorrhiza should not be out of mind. *OIKOS* **78**:202-208.
- Zobel, M., and K. Zobel. 2002. Studying plant competition: from root biomass to general aims. *Journal of Ecology* **90**:578-580.
- Zobel, R. 2003. Fine roots - discarding flawed assumptions. *New Phytologist* **160**:276-279.

Curriculum Vitae – Maik Bartelheimer

- Name:** Maik Bartelheimer
- Geburtsdatum:** 05.04.1973
- Geburtsort:** Bielefeld
- Schulbildung:** August 1983 – Juli 1992
Helmholtz-Gymnasium Bielefeld
Abschluss: Allgemeine Hochschulreife
- Zivildienst:** Oktober 1992 – Dezember 1994 beim Wasserschutzamt Bielefeld
- Studium:** April 1994 – September 1994
Biochemiestudium an der Universität Bielefeld
- Oktober 1994 – Juli 2001
Biologiestudium an der Universität Bielefeld
- Dezember 2000- Juli 2001
Diplomarbeit am Lehrstuhl für Experimentelle Ökologie und Ökosystembiologie Universität Bielefeld
- Thema der Diplomarbeit: Die Bedeutung nicht-transitiver Konkurrenzgeflechte für Pflanzen früher Sukzessionsstadien auf Binnendünen
- Abschluss: Diplom-Biologe
- Seit August 2001
Promotionsstudium am Lehrstuhl für Experimentelle Ökologie und Ökosystembiologie Universität Bielefeld, Betreuer Prof. Dr. Wolfram Beyschlag
- Berufstätigkeit:** August 2001 – April 2005
Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Experimentelle Ökologie und Ökosystembiologie der Universität Bielefeld; Doktorand mit dem Arbeitsthema: Pflanzliche Interaktionen in ressourcenarmen Sandökosystemen: Die Bedeutung funktioneller und morphologischer Wurzelparameter für die unterirdische Konkurrenzfähigkeit.

Publikationen und Konferenzbeiträge

Publikationen

Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2005) Aggregative root placement confers competitive advantages in inland sand-dune habitats. Plant and soil, submitted.

Weigelt A, Walther T, Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2005) Multi-species competition on dry acidic grassland: a case study with *Hieracium pilosella*. Journal of Ecology, submitted.

Konferenzbeiträge

Bartelheimer M, Steinlein T, Weigelt A, Beyschlag W (2002) Nicht-transitive Konkurrenzgeflechte: Welche Rolle spielen sie auf frühen Sukzessionsstadien nährstoffarmer Binnendünen? Vortragspräsentation bei der 7. Jahrestagung des Arbeitskreises „Experimentelle Ökologie“ der GfÖ.

Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2003) Die Rolle von Wurzelarchitektur und -proliferation für den Konkurrenzenerfolg auf nährstoffarmen Binnendünen. Posterpräsentation bei der 8. Jahrestagung des Arbeitskreises „Experimentelle Ökologie“ der GfÖ.

Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2003) The importance of root architecture and proliferation for the competitive success of plants on nutrient-poor sandy soils. Vortragspräsentation bei der 16. Jahrestagung des Arbeitskreises „Plant Population Biology“ der GfÖ.

Beyschlag W, Bartelheimer M (2004) *Arabidopsis thaliana* – Risiko oder Chance für die ökophysiologische Grundlagenforschung?? Erste experimentell-ökologische Erfahrungen mit einer ungeliebten Art. Vortragspräsentation bei der 9. Jahrestagung des Arbeitskreises „Experimentelle Ökologie“ der GfÖ.

Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2004) Nitrate-Uptake Kinetics - An Important Component of Plant Competitive Ability on Nutrient-Poor Sandy Soils. Posterpräsentation bei der 17. Jahrestagung des Arbeitskreises „Plant Population Biology“ der GfÖ.

Weigelt A, Walther T, Bartelheimer M, Steinlein T (2004) Multiple species competition experiments on sand. Vortragspräsentation bei der 34. Jahrestagung der GfÖ.

Bartelheimer M, Luhmann S, Steinlein T, Beyschlag W (2005) Competition experiments with genetically modified *Arabidopsis thaliana* lines – the role of nitrate transporters. Vortragspräsentation bei der 18. Jahrestagung des Arbeitskreises „Plant Population Biology“ der GfÖ.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbst angefertigt habe und nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle aus der Literatur ganz oder annähernd entnommenen Stellen habe ich als solche kenntlich gemacht.

Weiterhin erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation weder vollständig noch teilweise einer anderen Fakultät mit dem Ziel vorgelegt worden ist, einen akademischen Titel zu erwerben. Hiermit bewerbe ich mich erstmals um den Doktorgrad der Naturwissenschaften der Universität Bielefeld.

Bielefeld, den 1. Juni 2005