

Physiologische und biochemische Charakterisierung
von Stress- und Adaptationszuständen bei Gräsern
unter dem Einfluss geo-biogener Interaktionen

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem Rat der Chemisch-Geowissenschaftlichen Fakultät der
Friedrich-Schiller-Universität Jena

von Dipl. troph. Kerstin Zirr
geboren am 16.05.1976 in Jena

1. Gutachter: Prof. Dr. Georg Büchel, Institut für Geowissenschaften, Friedrich-Schiller-Universität Jena

2. Gutachter: Prof. Dr. Hans Bergmann, Institut für Geowissenschaften, Friedrich-Schiller-Universität Jena

Tag der öffentlichen Verteidigung: 28.05.2008

INHALT

| | |
|-----------------------|------|
| ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS | V |
| ABBILDUNGSVERZEICHNIS | VI |
| TABELLENVERZEICHNIS | VIII |

1 Einleitung

| | |
|--|-----------|
| 1.1 Einführung und Zielstellung | 1 |
| 1.2 Die Reaktionen der Pflanzen auf ihre Umwelt | 4 |
| 1.2.1 Die Stressreaktion | 4 |
| 1.2.2 Reaktionen der Pflanzen auf Trockenstress | 6 |
| 1.2.3 Reaktionen der Pflanzen auf biogene Interaktionen | 7 |
| 1.2.4 Biologische Interaktionen bei Gräsern | 7 |
| 1.3 Das Untersuchungsgebiet | 9 |
| 1.3.1 Geographische Daten | 9 |
| 1.3.2 Charakterisierung der Belastung des Untersuchungsgebietes | 10 |
| 1.3.3 Ökologische Situation in der Umgebung des Werkes | 11 |
| 1.4 Die standorttypischen Gräser <i>Arrhenatherum elatius</i> und <i>Elytrigia repens</i> | 13 |
| 1.4.1 Botanik von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> am Standort | 13 |
| 1.4.2 Allelopathische Eigenschaften von Gräsern | 15 |
| 1.4.3 Funktionen von Ferulasäure und BOA im Stoffwechsel der Pflanzen | 16 |

2 Material und Methoden

| | |
|---|-----------|
| 2.1 Versuchsansätze | 20 |
| 2.1.1 Bodenmaterial | 20 |
| 2.1.2 Pflanzenmaterial | 20 |
| 2.1.3 Vegetationsversuche | 21 |
| 2.1.3.1 Vorversuch zur Ermittlung der in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen eingesetzten Feuchtestufen des Substrats | 21 |
| 2.1.3.2 Interaktionsstudien im Keimungsstadium | 21 |
| 2.1.3.3 Allgemeine Methodik der Jungpflanzenversuche | 23 |
| 2.1.3.4 Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) | 24 |
| 2.1.3.5 Versuch mit Referenzsubstrat (V1b) | 25 |
| 2.1.3.6 Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) | 27 |
| 2.1.3.7 Versuch mit Wirkstoffeinfluss (V3) | 28 |
| 2.2 Analysen | 29 |
| 2.2.1 Bodenanalysen | 29 |
| 2.2.1.1 Bestimmung der maximalen Wasserhaltekapazität | 29 |
| 2.2.1.2 Bestimmung des pH-Wertes | 29 |
| 2.2.1.3 Bestimmung der mobilen Stickstoffgehalte | 29 |
| 2.2.1.4 Bestimmung der pflanzenverfügbaren Phosphatgehalte | 30 |
| 2.2.1.5 Kalkulation der pflanzenverfügbaren Kaliumgehalte | 30 |
| 2.2.1.6 Bestimmung der mobilen Schwermetallfraktion | 31 |
| 2.2.2 Pflanzenanalysen | 31 |
| 2.2.2.1 Probenaufbereitung | 31 |

| | | |
|------------|---|-----------|
| 2.2.2.2 | Bestimmung von Makro- und Mikroelementen | 31 |
| 2.2.2.3 | Bestimmung der Keimungskenngrößen | 32 |
| 2.2.2.4 | Bestimmung morphologischer Kenngrößen | 32 |
| 2.2.2.5 | Chlorophyllfluoreszenzmessung | 32 |
| 2.2.2.6 | Chlorophyll- und Carotinoidbestimmung | 33 |
| 2.2.2.7 | Proteinbestimmung | 33 |
| 2.2.2.8 | Kalkulation des Proteinstickstoffs | 34 |
| 2.2.2.9 | Bestimmung von freiem Prolin | 34 |
| 2.2.2.10 | Untersuchung der Superoxiddismutasen | 35 |
| 2.3 | Statistische Methoden | 37 |
| 3 | Ergebnisse | |
| 3.1 | Ergebnisse der Voruntersuchungen | 38 |
| 3.1.1 | Vorversuch zur Keimfähigkeit der Gräser auf verschiedenen Substraten | 38 |
| 3.1.2 | Ermittlung der in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen eingesetzten Feuchtestufen des Substrats | 39 |
| 3.1.3 | Unterschiede zwischen den verschiedenen Substrattypen und Einfluss der Substratsterilisation auf ausgewählte Bodendaten | 39 |
| 3.1.4 | Identifizierung und Enzymgrößenbestimmung der SOD-Isoenzyme von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 45 |
| 3.1.5 | Interaktionsstudien standorttypischer Gräser im Keimungsstadium | 47 |
| 3.1.5.1 | Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> im Keimungsstadium auf geogene und biogene Faktoren | 47 |
| 3.1.5.2 | Zwischenbilanz zu den Interaktionsstudien im Keimungsstadium | 52 |
| 3.1.5.3 | Zusammenfassung der Interaktionsstudien im Keimungsstadium | 54 |
| 3.2 | Geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser | 55 |
| 3.2.1 | Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf standortbezogene geogene und biogene Faktoren (V1a) | 55 |
| 3.2.1.1 | Vorbemerkungen | 55 |
| 3.2.1.2 | Transferfaktoren und Elementgehalte in den Pflanzen in Abhängigkeit von geogenen und biogenen Faktoren | 56 |
| 3.2.1.3 | Morphologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 60 |
| 3.2.1.4 | Physiologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 65 |
| 3.2.1.5 | Biochemische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 65 |
| 3.2.1.6 | Zusammenfassung der Ergebnisse von V1a | 72 |
| 3.2.2 | Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf geogene und biogene Faktoren bei einem Referenzsubstrat (V1b) | 73 |
| 3.2.2.1 | Vorbemerkungen | 73 |
| 3.2.2.2 | Transferfaktoren und Elementgehalte in den Pflanzen in Abhängigkeit von geogenen und biogenen Faktoren | 73 |
| 3.2.2.3 | Morphologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 79 |
| 3.2.2.4 | Physiologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 81 |
| 3.2.2.5 | Biochemische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren | 82 |
| 3.2.2.6 | Vergleich der Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf Referenzsubstrat (V1b) und auf standorttypischem Substrat (V1a) | 86 |
| 3.2.2.7 | Zusammenfassung der Ergebnisse von V1b | 87 |

| | |
|--|------------|
| 3.2.3 Zwischenbilanz der Reaktionen standorttypischer Gräser auf geo-biogene Interaktionen (V1a und V1b) | 89 |
| 3.2.3.1 Einfluss der geogenen Faktoren auf das Verhalten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 89 |
| 3.2.3.1.1 Einfluss der standorttypischen Substrateigenschaften auf <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 89 |
| 3.2.3.1.2 Einfluss der Substratsterilisierung auf <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 90 |
| 3.2.3.1.3 Einfluss des Wasserfaktors auf <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 92 |
| 3.2.3.2 Einfluss der biotischen Faktoren auf <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 98 |
| 3.2.3.2.1 Vergleich von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 98 |
| 3.2.3.2.2 Einfluss der Mischkultur auf <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 100 |
| 3.2.3.3 Zusammenfassung der Zwischenbilanz zu V1a und V1b | 101 |
| 3.3 Vorkultureinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V2) | 103 |
| 3.3.1 Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf eine Vorkultur – zur Aufklärung möglicher Bio-Bio-Wechselwirkungen | 103 |
| 3.3.1.1 Vorbemerkungen | 103 |
| 3.3.1.2 Charakteristik des Vorbewuchses | 103 |
| 3.3.1.3 Transferfaktoren und Elementgehalte der Nachfrüchte in Abhängigkeit von der Vorkultur | 104 |
| 3.3.1.4 Morphologische Reaktionen der Nachfrüchte auf die Vorkultur | 108 |
| 3.3.1.5 Physiologische Reaktionen der Nachfrüchte auf die Vorkultur | 110 |
| 3.3.1.6 Biochemische Reaktion der Nachfrüchte auf die Vorkultur | 111 |
| 3.3.1.7 Zusammenfassung der Ergebnisse von V2 | 115 |
| 3.3.2 Zwischenbilanz zum Vorkultureinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V2) | 116 |
| 3.3.2.1 Bio-Bio-Interaktionen zwischen der Vorfrucht und der Nachfrucht | 116 |
| 3.3.2.2 Das allelopathische Potential von <i>E. repens</i> und <i>A. elatius</i> | 118 |
| 3.3.2.3 Zusammenfassung der Zwischenbilanz zu V2 | 119 |
| 3.4 Wirkstoffeinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V3) | 120 |
| 3.4.1 Reaktionen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf Wirkstoffe – zur Aufklärung allelopathischer Wirkungen | 120 |
| 3.4.1.1 Vorbemerkungen | 120 |
| 3.4.1.2 Transferfaktoren und Elementgehalte in den Pflanzen unter Wirkstoffeinfluss | 120 |
| 3.4.1.3 Morphologische Reaktionen unter Wirkstoffeinfluss | 124 |
| 3.4.1.4 Physiologische Reaktionen unter Wirkstoffeinfluss | 127 |
| 3.4.1.5 Biochemische Reaktionen auf unter Wirkstoffeinfluss | 127 |
| 3.4.1.6 Dosis-Wirkungsabhängigkeit von Ferulasäure und BOA | 131 |
| 3.4.1.7 Zusammenfassung der Ergebnisse von V3 | 132 |
| 3.4.2 Zwischenbilanz zum Wirkstoffeinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V3) | 134 |
| 3.4.2.1 Auswirkungen der Einzelgaben von Ferulasäure und BOA auf die Grasarten | 134 |

| | |
|---|------------|
| 3.4.2.2 Auswirkungen der Kombination von Ferulasäure und BOA auf die Grasarten | 138 |
| 3.4.2.3 Einfluss der Wirkstoffe unter Trockenheit | 138 |
| 3.4.2.4 Zusammenfassung der Zwischenbilanz zu V3 | 140 |
| 4 Gesamtdiskussion | |
| 4.1 Geo-Bio-Interaktionen | 141 |
| 4.1.1 Der Stickstofffaktor als maßgebliche Einflussgröße auf die Geo-Bio-Interaktionen | 141 |
| 4.1.2 Der Wasserfaktor als geogene Einflussgröße auf Geo-Bio-Interaktionen | 143 |
| 4.1.3 Elementimbilanzen, pH-Wert und weitere substratspezifische Einflussfaktoren auf Geo-Bio-Interaktionen | 144 |
| 4.1.4 Rückwirkende Einflüsse der Pflanzen auf den Boden | 145 |
| 4.1.5 Bio-Bio-Interaktionen zwischen <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> | 146 |
| 4.1.6 Wirkstoffe als biogene Einflussfaktoren auf die Geo-Bio-Interaktionen | 148 |
| 4.2 Konsequenzen für Verfahren und weitere Versuche | 150 |
| 4.2.1 Eignung der untersuchten Parameter zur Stressindikation und zum Bio-monitoring | 150 |
| 4.2.2 Konsequenzen für die Phytoremediation | 154 |
| 4.2.2.1 Transferfaktoren versus Elemententzug | 154 |
| 4.2.2.2 Eignung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> für die Phytoremediation | 154 |
| 4.2.3 Experimentelle Konsequenz – Dampfsterilisation versus chemische Sterilisation | 156 |
| 4.2.4 Schlussfolgerungen für die Resistenzzüchtung und Wirkstoffentwicklung | 157 |
| 4.3 Übertragung der gewonnenen Ergebnisse auf die Situation am Standort | 158 |
| 4.3.1 Erklärung des Sukzessionsverlaufs im Freiland über die Modellexperimente anhand der dynamischen Filtertheorie | 158 |
| 4.3.2 Konsequenzen für den Eingriff in Regenerationsprozesse | 161 |
| 5 Zusammenfassung | 163 |
| LITERATURVERZEICHNIS | 168 |
| GLOSSAR | 182 |
| ANHANG | A1-A43 |

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

| | |
|---------------|--|
| A. e. | <i>Arrhenatherum elatius</i> – Glatthafer |
| Bd. | Band |
| BOA | Benzoxazolin-2(3 <i>H</i>)-on (Benzoxazolinon) |
| BoTS | Bodentrockensubstanz |
| L. | C. Linnaeus = C. von Linné (1707 – 1778) |
| Chl a | Chlorophyll a |
| Chl b | Chlorophyll b |
| DESV. | A. N. Desvoux (1784 – 1865) |
| DIBOA | 2,4-Dihydroxy-2 <i>H</i> -1,4-benzoxazin-3(4 <i>H</i>)-on (Dihydroxybenzoxazinon) |
| DIMBOA | 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3(4 <i>H</i>)-on (Dihydroxymethoxybenzoxazinon) |
| E. r. | <i>Elytrigia repens</i> – Gemeine Quecke |
| Fer | Ferulasäure |
| MH | Mittelhang |
| OD | optische Dichte |
| PfIFS | Pflanzenfrischsubstanz |
| PfITS | Pflanzentrockensubstanz |
| POD | Peroxidase |
| PWP | permanenter Welkepunkt |
| ROS | reaktive Sauerstoffspezies |
| s | im Zusammenhang mit <i>UH</i> und <i>MH</i> : sterilisiert |
| SOD | Superoxiddismutase(n) |
| St. | Stück |
| UH | Unterhang |
| WK | maximale Wasserhaltekapazität |

Abkürzungen der Versuchsbezeichnungen

| | |
|------------|--|
| KV1 | Keimungsversuch mit verschiedenen Natrium-Kalium-Verhältnissen |
| KV2 | Keimungsversuch mit verschiedenen Feuchtstufen im Substrat |
| KV3 | Keimungsversuch mit verschiedenen Dichten des Saatguts |
| KV4 | Keimungsversuch mit Zusatz von Ferulasäure |
| KV5 | Keimungsversuch mit zeitlich versetzter Aussaat |
| V1a | Jungpflanzenversuch mit standorttypischem Substrat |
| V1b | Jungpflanzenversuch mit Referenzsubstrat |
| V2 | Jungpflanzenversuch mit Vorkultureinfluss |
| V3 | Jungpflanzenversuch mit Wirkstoffeinfluss |

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

| | |
|---|----|
| Abbildung 1.2.1: Stressinduzierte Stoffwechselfvorgänge in Pflanzen (nach BERGMANN et al. 1999). | 4 |
| Abbildung 1.2.2: Veränderungen des Resistenzniveaus während der Phasen der Stressdynamik (nach LARCHER 1994 und BRUNOLD 1996). | 5 |
| Abbildung 1.2.3: Reaktion der Pflanzen auf Trockenheit (nach LEINHOS & BERGMANN 1995b). | 7 |
| Abbildung 1.3.1: Lage des Untersuchungsgebietes im Saaletal mit Blick (von Norden) auf den ostexponierten Hang. | 9 |
| Abbildung 1.3.2: Vegetation des Untersuchungsgebiets in den Jahren 1991, 1996 und 1999. | 12 |
| Abbildung 1.4.1: Phylogenie der Gattungen <i>Arrhenatherum</i> und <i>Elytrigia</i> . | 13 |
| Abbildung 1.4.2: Biosynthese von Ferulasäure. | 17 |
| Abbildung 1.4.3: Biosynthese von Dihydroxybenzoxazinon (DIBOA) und Benzoxazolinon (BOA). | 18 |
| Abbildung 1.4.4: Mikrobieller Abbau von BOA im Boden. | 19 |
| Abbildung 2.1.1: Aussaatschema der Keimversuche. | 22 |
| Abbildung 2.1.2: Anzucht der Jungpflanzen im Klimaschrank. | 24 |
| Abbildung 2.1.3: Aussaatschema der Jungpflanzenversuche mit standorttypischem Substrat (V1a) und mit Referenzsubstrat (V1b). | 25 |
| Abbildung 2.2.1: Strukturformel von Prolin. | 34 |
| Abbildung 2.2.2: Die durch Superoxiddismutase katalysierte Entgiftung des Superoxidradikals. | 35 |
| Abbildung 3.1.1: Keimraten [%] von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur und in Mischkultur bei der Keimung auf Zellstoff oder Sand. | 38 |
| Abbildung 3.1.2: Längenzunahmen der Sprosse und Wurzeln von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> beim Wachstum auf Quarzsand und Boden. | 40 |
| Abbildung 3.1.3: Prozentuale Anteile von Ammoniumstickstoff, Nitratstickstoff und Nitritstickstoff am pflanzenverfügbaren Stickstoffgehalt der vier verschiedenen Substrate. | 42 |
| Abbildung 3.1.4: Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> mittels Hemmtest nach FRIDOVICH. | 45 |
| Abbildung 3.1.5: Identifizierung der Größen der SOD-Isoenzyme von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 46 |
| Abbildung 3.1.6: Verlauf der Keimung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischaussaat bei verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen. | 48 |
| Abbildung 3.1.7: Verlauf der Keimung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 30, 45 und 60 % WK in Reinaussaat. | 49 |
| Abbildung 3.1.8: Verlauf der Keimung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinaussaat und in Mischaussaat bei Zugabe von 0, 0,1 und 10 mM Ferulasäure zum Substrat. | 50 |
| Abbildung 3.1.9: Verlauf der Keimung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei gleichzeitiger Aussaat neben <i>A. elatius</i> oder <i>E. repens</i> . | 51 |
| Abbildung 3.2.1.1: Jungpflanzen sowie Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 62 |
| Abbildung 3.2.1.2: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 63 |
| Abbildung 3.2.1.3: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 64 |
| Abbildung 3.2.1.4: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 64 |
| Abbildung 3.2.1.5: NATIVE-Gel zur Identifizierung der einzelnen SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 66 |
| Abbildung 3.2.1.6: SOD-Gesamtaktivitäten und Gehalte an freiem Prolin von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 68 |
| Abbildung 3.2.1.7: SOD-Gesamtaktivitäten und Gehalte an freiem Prolin von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 69 |

| | |
|---|-----|
| Abbildung 3.2.1.8: SOD-Gesamtaktivitäten und Gehalte an freiem Prolin von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 70 |
| Abbildung 3.2.1.9: SOD-Gesamtaktivitäten und Gehalte an freiem Prolin von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen. | 71 |
| Abbildung 3.2.2.1: Jungpflanzen sowie Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur oder Mischkultur auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten. | 80 |
| Abbildung 3.2.2.2: SOD-Gesamtaktivitäten sowie Gehalte an freiem Prolin von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten. | 84 |
| Abbildung 3.2.2.3: Chlorophyll- und Carotinoidgehalte von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten. | 85 |
| Abbildung 3.2.3.1: Fördernde und hemmende Wirkungen von Trockenheit auf die Enzyme des Prolinstoffwechsels. | 96 |
| Abbildung 3.3.1.1: Jungpflanzen sowie Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Nachfrüchte bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | 109 |
| Abbildung 3.3.1.2: SOD-Gesamtaktivitäten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | 113 |
| Abbildung 3.3.1.3: Gehalte an freiem Prolin der Sprosse und Wurzeln von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | 114 |
| Abbildung 3.4.1.1: Jungpflanzen sowie Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 125 |
| Abbildung 3.4.1.2: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 126 |
| Abbildung 3.4.1.3: SOD-Gesamtaktivitäten in den Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 128 |
| Abbildung 3.4.1.4: Gehalte an freiem Prolin [$\mu\text{mol/g TM}$] der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 129 |
| Abbildung 3.4.1.5: SOD-Aktivitäten in den Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 130 |
| Abbildung 3.4.1.6: Gehalte an freiem Prolin [$\mu\text{mol/g TM}$] der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 130 |
| Abbildung 3.4.1.7: Dosis-Wirkungs-Kurven der Wirkstoffe Ferulasäure und BOA auf die Gesamtbiosynthesebildung von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 131 |
| Abbildung 4.1: Dynamisches Filtermodell nach FATTORINI & HALLE (2004). | 141 |
| Abbildung A3.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- oder Mischkultur auf verschiedenen Böden mit einem Feuchtegehalt des Substrats von 40 % oder 60 % WK. | A15 |
| Abbildung A4.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- oder Mischkultur bei einem Feuchtegehalt des Substrats von 40 % oder 60 % WK. | A20 |
| Abbildung A5.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschieden vorkultiviertem Substrat. | A28 |
| Abbildung A6.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 % (links) und 60 % (rechts) WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A39 |
| Abbildung A8.1: Biosynthese von 2-Aminoethanol, Cholin und Glycinbetain in <i>Hordeum vulgare</i> | A43 |

TABELLENVERZEICHNIS

| | |
|---|----|
| Tabelle 1.2.1: Bio-Bio-Interaktionen zwischen Pflanzen untereinander und zwischen Pflanzen und anderen Organismen. | 8 |
| Tabelle 1.3.1: Bodenparameter des Unterhangs in Steudnitz für den Zeitraum von 1990 bis 1999. | 10 |
| Tabelle 1.4.1: Gegenüberstellung botanischer Merkmale von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 14 |
| Tabelle 2.1.1: Nährstoffzusatz für den Keimversuch mit verschiedenen K/N- Verhältnissen. | 23 |
| Tabelle 2.1.2: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a). | 25 |
| Tabelle 2.2.3: Nährstoffzusatz für die Jungpflanzenversuche auf Sandsubstrat (V1b, V2, V3) | 26 |
| Tabelle 2.1.4: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Referenzsubstrat (V1b). | 26 |
| Tabelle 2.1.5: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Vorkultureinfluss (V2). | 27 |
| Tabelle 2.1.6: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Wirkstoffeinfluss (V3). | 28 |
| Tabelle 2.2.1: Messbedingungen der ICP-OES für die Schwermetallanalytik. | 32 |
| Tabelle 2.2.2: Zusammensetzung von Sammelgel und Trenngel für die Gelelektrophorese. | 33 |
| Tabelle 2.3.1: Abhängigkeit der Stärke der Signifikanz zwischen zwei Variablen vom Wert des Signifikanzniveaus p . | 33 |
| Tabelle 2.3.2: Abhängigkeit der Stärke des linearen Zusammenhangs zwischen zwei Variablen vom Wert des Korrelationskoeffizienten r nach PEARSON. | 33 |
| Tabelle 3.1.1: Gegenüberstellung der Gesamtelementgehalte im standorttypischen Substrat in Steudnitz in den Jahren 2003/2004. | 41 |
| Tabelle 3.1.2: Gegenüberstellung der pH-Werte, der maximalen Wasserhaltekapazität sowie der pflanzenverfügbaren Stickstoff-, Phosphor- und Kaliumgehalte in den vier verschiedenen Substraten und im gedüngten Quarzsand als Referenzsubstrat. | 42 |
| Tabelle 3.1.3: Gegenüberstellung ausgewählter Gehalte an mobilen Elementen nach Ammoniumnitrat-Aufschluss in den vier verschiedenen Substraten und im Quarzsand als Referenzsubstrat. | 43 |
| Tabelle 3.1.4: Korrelationskoeffizienten nach PEARSON ausgewählter Bodenparameter. | 43 |
| Tabelle 3.1.5: Ermittelte Molekülgrößen der SOD-Isoenzyme von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 47 |
| Tabelle 3.2.1.1: Elemententzug der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 60 % WK Substratfeuchtegehalt auf verschiedenen Substrattypen. | 56 |
| Tabelle 3.2.1.2: Ausgewählte Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit 60 % WK. | 57 |
| Tabelle 3.2.1.3: Verhältnisse ausgewählter Elementkonzentrationen in den Sprossen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 60 % WK Substratfeuchtegehalt auf verschiedenen Substrattypen im Vergleich mit den Verhältnissen der Gesamtelemente im Substrat und mit optimalen Elementverhältnissen in Pflanzensprossen. | 58 |
| Tabelle 3.2.1.4: Das Wurzel-Spross-Verhältnis von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur auf verschiedenen Substrattypen und bei verschiedenen Feuchtestufen des Substrats. | 61 |
| Tabelle 3.2.1.5: Das Verhältnis der Biomasseproduktion der Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und bei verschiedenen Feuchtestufen des Substrats. | 65 |
| Tabelle 3.2.1.6: Zusammenfassende Gegenüberstellung der Einflüsse von Bodentyp, Substratsterilisation, Substratfeuchte und Kulturform auf verschiedene Parameter von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 72 |
| Tabelle 3.2.2.1: Boden-Pflanze-Transferfaktoren ausgewählter Elemente von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> auf Sandsubstrat in Rein- und in Mischkultur bei 40 und 60 % WK. | 74 |
| Tabelle 3.2.2.2: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>Elytrigia repens</i> in Reinkultur auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt. | 75 |
| Tabelle 3.2.2.3: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt. | 76 |
| Tabelle 3.2.2.4: Verhältnisse ausgewählter Elementkonzentrationen in den Sprossen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt im Vergleich mit optimalen Elementverhältnissen in Pflanzensprossen und mit den Verhältnissen der Gesamtelemente im Substrat. | 77 |

| | |
|---|-----|
| Tabelle 3.2.2.5: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Mischkultur auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt. | 78 |
| Tabelle 3.2.2.6: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Reinkultur bei 40 und 60 % WK auf Sandsubstrat. | 82 |
| Tabelle 3.2.2.7: Vergleich verschiedener Parameter von <i>A. elatius</i> auf Referenzsubstrat und auf standorttypischem Substrat. | 86 |
| Tabelle 3.2.2.8: Vergleich verschiedener Parameter von <i>E. repens</i> auf Referenzsubstrat und auf standorttypischem Substrat. | 87 |
| Tabelle 3.2.2.9: Gegenüberstellung der Einflüsse von Substratfeuchte und Kulturform auf verschiedene Parameter von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> . | 88 |
| Tabelle 3.3.1.1: Boden-Pflanze-Transferfaktoren ausgewählter Elemente von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | 104 |
| Tabelle 3.3.1.2: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | 106 |
| Tabelle 3.3.1.3: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>E. repens</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | 107 |
| Tabelle 3.3.1.4: Wurzel-Spross-Verhältnisse (der Trockenmassen) von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | 109 |
| Tabelle 3.4.1.1: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 121 |
| Tabelle 3.4.1.2: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>E. repens</i> bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 122 |
| Tabelle 3.4.1.3: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | 123 |
| Tabelle 3.4.1.4: Gegenüberstellung der Einflüsse von niedrigen und hohen Wirkstoffgehalten im Substrat auf verschiedene Parameter von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> im Vergleich zur Kontrolle (ohne Wirkstoffe). | 133 |
| Tabelle 3.4.2.1: Auswirkungen von Ferulasäure und Benzoxazolinon auf verschiedene Pflanzenarten. | 135 |
| Tabelle 4.2.1: Empfohlene Parameterkombination zur Stressindikation. | 153 |
| Tabelle A1.1: Wurzel- und Sprosslängen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> zum Pflanzzeitpunkt und zum Erntezeitpunkt sowie die daraus resultierende Längenzunahme | A1 |
| Tabelle A2.1: Keimraten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischaussaat bei verschiedenen Natrium-Kalium-Verhältnissen im Substrat. | A2 |
| Tabelle A2.2: Keimraten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischaussaat bei verschiedenen Feuchtestufen im Substrat. | A2 |
| Tabelle A2.3: Keimraten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischaussaat bei Ferulasäurezusatz zum Substrat | A2 |
| Tabelle A2.4: Keimraten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischaussaat mit unterschiedlichen Dichten des Saatguts | A3 |
| Tabelle A2.5: Keimraten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und in Mischkultur bei gleichzeitiger oder verzögerter Aussaat. | A3 |
| Tabelle A2.6: Korrelationen der Keimgeschwindigkeiten mit den Keimfähigkeiten von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei den verschiedenen Keimungsversuchen. | A3 |
| Tabelle A3.1: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A4 |
| Tabelle A3.2: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A5 |
| Tabelle A3.3: Boden-Pflanze-Transferfaktoren von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A6 |
| Tabelle A3.4: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A7 |

| | |
|---|-----|
| Tabelle A3.5: Elementenzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A8 |
| Tabelle A3.6: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A9 |
| Tabelle A3.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A10 |
| Tabelle A3.8: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>A. elatius</i> in Rein- oder in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen. | A11 |
| Tabelle A3.9: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen. | A11 |
| Tabelle A3.10: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) und freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse sowie Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden von <i>A. elatius</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A12 |
| Tabelle A3.11: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) und freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse sowie Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden von <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A13 |
| Tabelle A3.12: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>A. elatius</i> in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen. | A14 |
| Tabelle A3.13: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen. | A14 |
| Tabelle A4.1: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Anzucht in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A16 |
| Tabelle A4.2: Boden-Pflanze-Transferfaktoren von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A16 |
| Tabelle A4.3: Elementenzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats. | A17 |
| Tabelle A4.4: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand. | A18 |
| Tabelle A4.5: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) und freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand. | A19 |
| Tabelle A4.6: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand. | A20 |
| Tabelle A4.7: Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand. | A20 |
| Tabelle A4.8: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand. | A21 |
| Tabelle A5.1: Elementmengen, die Pflanzenstücke von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Vorfrüchte zusätzlich in den Boden eintrugen, sowie der prozentuale Anteil dieser Elementmengen an der Grunddüngung. | A22 |
| Tabelle A5.2: Boden-Pflanze-Transferfaktoren von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | A22 |
| Tabelle A5.3: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | A23 |
| Tabelle A5.4: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>E. repens</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | A23 |
| Tabelle A5.5: Elementenzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | A24 |
| Tabelle A5.6: Elementenzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>E. repens</i> als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten. | A24 |

| | |
|---|-----|
| Tabelle A5.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | A25 |
| Tabelle A5.8: Effektive Quantenausbeute, maximale Quantenausbeute sowie Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b, Carotinoiden, Chlorophyllgesamtgehalte und Verhältnis von Chlorophyll a zu Chlorophyll b von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | A26 |
| Tabelle A5.9: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) und freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei verschiedenen Vorkulturvarianten. | A27 |
| Tabelle A5.10: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten: | A28 |
| Tabelle A6.1: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A29 |
| Tabelle A6.2: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A30 |
| Tabelle A6.3: Boden-Pflanze-Transferfaktoren von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A31 |
| Tabelle A6.4: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>A. elatius</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A32 |
| Tabelle A6.5: Elemententzug der Sprosse und der Gesamtpflanzen von <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A33 |
| Tabelle A6.6: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A34 |
| Tabelle A6.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A35 |
| Tabelle A6.8: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>A. elatius</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A36 |
| Tabelle A6.9: Effektive Quantenausbeute und maximale Quantenausbeute von <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A36 |
| Tabelle A6.10: Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b, Carotinoiden, Chlorophyllgesamtgehalte und Verhältnis von Chlorophyll a zu Chlorophyll b von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A37 |
| Tabelle A6.11: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) und freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse von <i>A. elatius</i> und <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A38 |
| Tabelle A6.12: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>A. elatius</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A40 |
| Tabelle A6.13: Aktivitäten der Superoxiddismutasen von <i>E. repens</i> bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat. | A40 |
| Tabelle A7.1: Bodenprofilardarstellung am Steilhang (Unterhang) | A41 |
| Tabelle A7.2: Bodenprofilardarstellung am Prallhang (Mittel- und Oberhang). | A41 |
| Tabelle A8.1: Einfluss von Trockenstress, Schwermetallbelastung und Cholinchlorid auf den Gehalt an Phenylpropanen in Gerste, Soja und Salat | A42 |

1 EINLEITUNG

1.1 Einführung und Zielstellung

Menschliche Einflüsse führen zur Störung zahlreicher Ökosysteme. Viele Ökosysteme sind heute anthropogen so stark belastet, dass eine völlige Veränderung der Artenzusammensetzung der Flora und Fauna die Folge ist. Zudem stellen geochemische Schadstoffe eine Gefahr für den Austrag von Schadstoffen in den Wasserpfad, den Luftpfad und in Nahrungsketten und damit eine potentielle Gefahr für die Gesundheit der Menschen dar. Um diese Risiken zu minimieren, ist es notwendig die Regenerationsprozesse kontaminierter Ökosysteme zu studieren.

Mit einem besonders stark gestörten Ökosystem befasste sich das Graduiertenkolleg „Funktions- und Regenerationsanalyse belasteter Ökosysteme“. Am Standort Steudnitz (bei Jena in Thüringen) führten die jahrelangen Emissionen eines Zement- und Phosphatdüngemittelwerkes zur starken Belastung der Umgebung. Diese Belastungen wurden zunächst in veränderten geogenen Umweltfaktoren (erhöhte Makro- und Mikroelementgehalte, verschobene Elementverhältnisse und erhöhte pH-Werte) deutlich. Nur wenige der ursprünglich vorkommenden Pflanzen- und Tierarten ertrugen die hohen Belastungen; dafür wanderten neue Arten ein, die als Spezialisten besser an die Belastungssituation angepasst waren. Dies führte zu einer stark veränderten Artengemeinschaft und damit auch zu einem veränderten Funktionsgefüge der biogenen Wechselwirkungen.

Mit der Stilllegung des Emittenten verringerte sich auch die Belastungssituation (geochemische Stressoren) am Standort Steudnitz. Dies hatte wiederum eine Veränderung der strukturellen Diversität und der funktionellen Biodiversität (Produktivität, Reproduktionspotential des Ökosystems) zur Folge (Regeneration des Ökosystems). Im Rahmen des Graduiertenkollegs sollte nun geklärt werden, welche Geo-Bio-Interaktionen in diesem belasteten Ökosystem in welchem Umfang gestört sind und wie die Regenerationsprozesse ablaufen.

Das Ökosystem am Standort Steudnitz ist aus verschiedenen Gründen besonders gut zur Erforschung von Regenerationsprozessen geeignet. So wurden die Veränderungen der Artenzusammensetzung am Standort Steudnitz schon vor der Stilllegung des Emittenten langjährig dokumentiert. Damit war eine Basis gegeben für die Untersuchungen des Regenerationsverlaufs nach der Stilllegung des Emittenten. Darauf aufbauend stellten auch für die Studien des Graduiertenkollegs Langzeituntersuchungen einen wesentlichen Bestandteil dar. Außerdem nahm die Belastungssituation am Standort mit zunehmender Entfernung vom Emittenten ab. Dadurch konnten die Einflüsse der Emissionen auf den Sukzessionsverlauf zeitgleich an einem räumlichen Stressgradienten studiert und mit dem zeitlichen Stressgradienten (der abnehmenden Belastungssituation über mehrere Jahre hinweg) verglichen werden.

15 Jahre nach der Stilllegung des Emittenten hatte sich das Ökosystem in Steudnitz schon weitgehend regeneriert. In diese Phase sind die vorliegenden Untersuchungen einzuordnen. Dabei war für die vorliegende Arbeit besonders die von der Belastungssituation determinierte

Ausbreitungsdynamik zweier Grasarten am Standort Steudnitz von entscheidendem Interesse: Solange der Emittent in Steudnitz aktiv war, erwies sich *Elytrigia repens* als eine der dominanten Arten des gestörten Ökosystems; doch nach der Stilllegung des Werkes und mit dem Rückgang der Belastungssituation ging der *Elytrigia*-Bestand zurück. Demgegenüber breitete sich *Arrhenatherum elatius* erst nach der Stilllegung des Emittenten zunehmend aus.

Die vorliegende Arbeit sollte nun mögliche geogene und biogene Ursachen für diese Ausbreitungsdynamik der beiden Grasarten am Standort Steudnitz beschreiben. Auf diese Weise sollten nähere Erkenntnisse über den Einfluss geo-biogener Wechselwirkungen auf die Vegetationsdynamik im Verlauf des Sukzessionsprozesses am Standort Steudnitz gewonnen werden. Zudem sollte diese Arbeit klären, welche Faktoren entscheidend für Regenerationsprozesse eines Ökosystems sind und damit auch Erkenntnisse liefern, wie Remediationsprozesse (z. B. im Hinblick auf die biologische Sicherung von Ökosystemen) gezielt beeinflusst werden können.

Da die geochemischen Belastungsfaktoren zum Untersuchungszeitpunkt schon stark reduziert waren, sollten verstärkt andere mögliche Einflussfaktoren auf die Ausbreitungsdynamik der beiden Grasarten analysiert werden. So wurde vermutet, dass neben Bio-Bio-Interaktionen besonders der Bodenstickstoffstatus und der Bodenwasserfaktor für die Ausbreitung der Gräser eine entscheidende Rolle spielten.

Abgeleitet von der Situation am Standort Steudnitz stellten sich somit folgende Fragen:

- Welche Vorteile besitzt *E. repens* gegenüber *A. elatius* bei hohen geogenen Belastungen?
- Welche Vorteile bieten sich für *A. elatius* mit abnehmenden geogenen Belastungen bzw. welche Nachteile treten für *E. repens* mit den abnehmenden geogenen Belastungen auf?
- Welche Bio-Bio-Interaktionen lagen zwischen beiden Grasarten vor und wie wirkten sich diese Interaktionen auf das Verhalten der Gräser am Standort aus?

Daraus resultieren folgende Aufgaben für diese Arbeit:

1. Da Pflanzen am Standort einer Vielzahl von Einflüssen ausgesetzt sind, besaßen die bisher am Standort Steudnitz durchgeführten ökologischen Arbeiten den Nachteil, dass einzelne Einflussgrößen auf den Regenerationsprozess nur schwer zu isolieren waren. Aus diesem Grund wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen ein Ausschnitt des Regenerationsprozesses ins Modell übertragen. Durch diese Modellexperimente mit den standorttypischen Pflanzenarten *A. elatius* und *E. repens* konnten unerwünschte Einflüsse ausgeschaltet und dafür gezielt bestimmte Faktoren variiert werden.
2. Der Wasserfaktor, der im Freiland eine entscheidende Rolle spielt, wurde in den bisherigen Untersuchungen am Standort Steudnitz kaum berücksichtigt. Deshalb sollten mit dieser Arbeit die Auswirkungen des Wasserfaktors auf geo-biogene Interaktionen untersucht werden.
3. In den bisherigen ökologischen Arbeiten zum Standort Steudnitz fanden Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Pflanzenarten kaum Beachtung. Da aber mit Einflüssen von Bio-Bio-Interaktionen auf den Sukzessionsverlauf gerechnet wird, sollten mit

Hilfe der vorliegenden Arbeit die Pflanzen-Pflanzen-Interaktionen am Beispiel von *A. elatius* und *E. repens* analysiert werden. Besonders sollte dabei auf mögliche allelopathische Wechselwirkungen zwischen den beiden Gräsern geachtet werden.

4. Obwohl die Belastungssituation und die Vegetationsdynamik am Standort Steudnitz langjährig gut dokumentiert wurde, wurden bisher kaum pflanzenphysiologische Untersuchungen durchgeführt. Aus diesem Grund sollten in der vorliegenden Arbeit die Elementimbilanzen im standorttypischen Substrat aus pflanzenphysiologischer Sicht studiert werden. Dazu sollten sowohl Elementmängel als auch -überschüsse betrachtet werden.
5. Die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf geogene und biogene Interaktionen sollten anhand morphologischer (Biomassenbildung; Spross- und Wurzellängen), physiologischer (Chlorophyllfluoreszenz als Maßgröße für die photosynthetische Effizienz) und biochemischer (freies Prolin, Superoxiddismutasen) Indikatoren erfasst werden. Über diese Parameter konnten sowohl kurz- als auch langzeitige stressbedingte Veränderungen in den Pflanzen erfasst werden.
6. Zudem sollte die Gültigkeit der Dynamischen Filtertheorie (nach FATTORINI & HALLE 2004) durch die zu erwartenden Ergebnisse überprüft werden.

Insgesamt sollten damit anhand der vorliegenden Arbeit die geo-biogenen Interaktionen am Standort Steudnitz näher studiert werden und Konsequenzen für die Phytoremediation abgeleitet werden.

In den nachfolgenden Abschnitten soll ein Überblick über grundlegende Kenntnisse der Stressreaktionen von Pflanzen sowie über die Gegebenheiten am Untersuchungsstandort Steudnitz gegeben werden.

1.2 Die Reaktionen der Pflanzen auf ihre Umwelt

1.2.1 Die Stressreaktion

Für die vorliegenden Untersuchungen spielten die Reaktionen der Pflanzen auf geogene und biogene Stressoren eine entscheidende Rolle. Aus diesem Grund wird an dieser Stelle ein Überblick über die pflanzlichen Stressreaktionen gegeben.

Da Pflanzen sesshaft sind, können sie Stressfaktoren nicht aktiv ausweichen. Um in ihrer gegenwärtigen Umwelt zu überleben, müssen sich die Pflanzen deshalb an die aktuellen Umweltbedingungen anpassen (RICHTER 1996, BRUNOLD 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999).

Stress wirkt sich auf alle Organe der Pflanzen aus, selbst wenn nur ein begrenzter Bereich der Pflanze belastet ist (zum Begriff *Stress* vgl. auch *Glossar*). Die zahlreichen stressinduzierten Stoffwechselveränderungen (vgl. Abbildung 1.2.1) beeinträchtigen Wachstum, Entwicklung und Konkurrenzstärke der Pflanzen (LARCHER 1987, BRUNOLD 1996, RICHTER 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001).

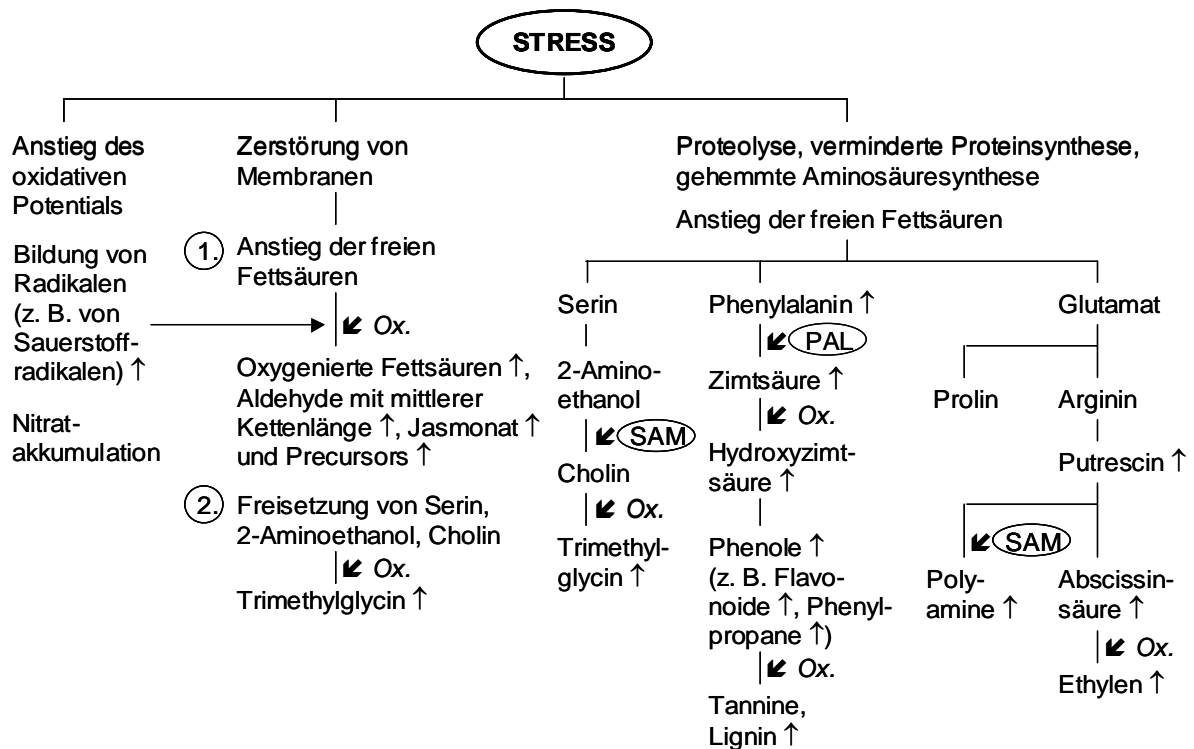


Abbildung 1.2.1: Stressinduzierte Stoffwechselvorgänge in Pflanzen (nach BERGMANN et al. 1999) (PAL – Phenylalaninamonylase, SAM – S-Adenosylmethionin, Ox. – Oxygenierung, ↑ – Anstieg).

Ein **Stressor** (Stressfaktor) löst zunächst eine generelle Alarmreaktion im Organismus aus. Der anfänglichen Destabilisierung durch den Stressor folgen eine Phase der Normalisierung und schließlich eine Resistenzsteigerung (siehe Abbildung 1.2.2). Werden die genetischen Möglichkeiten einer Art zur Anpassung überschritten und damit der Reparaturmechanismus überlastet, kommt es zur Schädigung oder zum Absterben der Pflanzen.

Die Erfahrung von Stress kann einer Pflanze jedoch auch Vorteile bieten (Eustress). So härtet Stress über eine Resistenzausbildung die Pflanzen gegen Extrembelastungen ab (LARCHER 1987, HOCK & ELSTNER 1995, LICHTENTHALER 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999,

LARCHER 2001, LÜTTGE et al. 2005). Zudem vermag die Einwirkung eines Stressors nicht nur die Resistenz gegen diesen bestimmten Stressor sondern auch gegen andere Stressfaktoren hervorrufen (gekoppelte Resistenz) (BRUNOLD 1996).

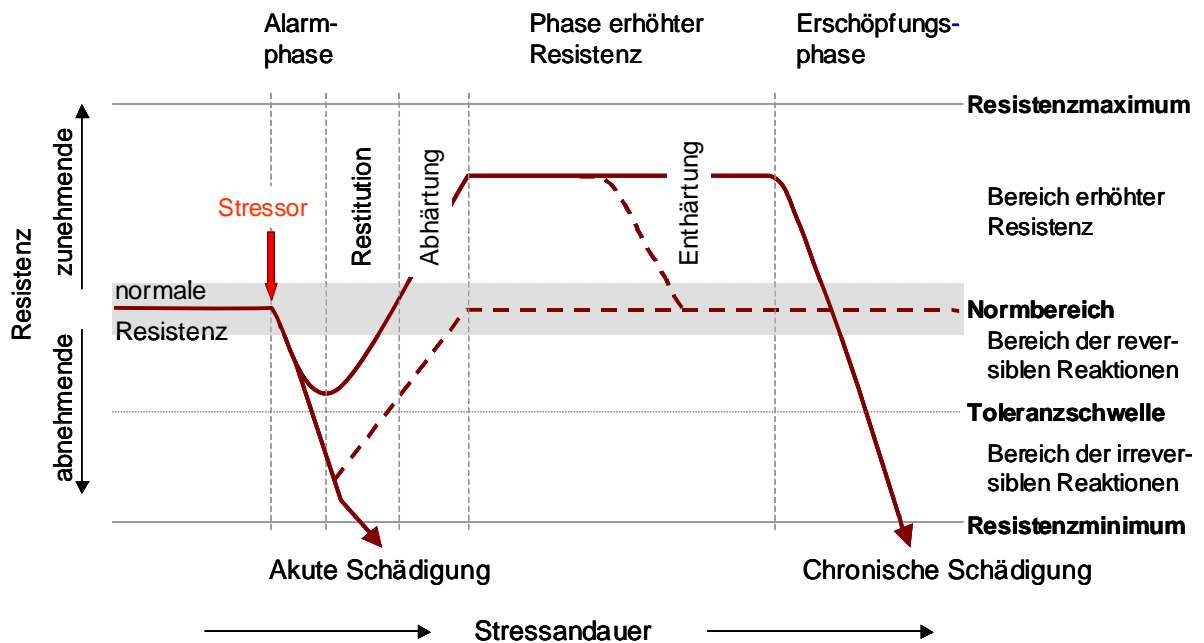


Abbildung 1.2.2: Veränderungen des **Resistenzniveaus** während der Phasen der Stressdynamik (nach BRUNOLD 1996 und LARCHER 2001).

Vier Strategien der Stressresistenz werden unterschieden: Erstens hilft eine *Toleranzausbildung* der Pflanze Stressfaktoren zu ertragen, ohne gravierende Schäden zu erleiden. Zweitens kann die *Abwehr* von Stressoren durch die Entwicklung geeigneter Schutzmechanismen erfolgen; so werden spezielle Abwehrstoffe (z. B. Allelochemikalien; im Versuch V3 studiert, vgl. Abschnitt 3.4) zum Schutz vor Konkurrenten und Schadorganismen gebildet. Drittens dient die *Reparatur* der eingetretenen Schäden dem Beheben der Stressfolgen. Dabei sind Reparatur- und Toleranzmechanismen oft nicht eindeutig voneinander zu trennen, da sie sich überlappen oder gleichzeitig auftreten können. Viertens kann eine Pflanze z. B. durch die zeitgerechte Ausbildung von Überdauerungsorganen Belastungssituationen *vermeiden* (RICHTER 1996, BRUNOLD 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001). Eine Resistenzausprägung verbraucht jedoch zusätzlich Energie und Assimilate. Dies kann sich nachteilig auf die Pflanzen auswirken, da andere Leistungen wie Wachstum und Fortpflanzung der Pflanzen eingeschränkt werden (HARBORNE 1995, BERGMANN et al. 1998, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001).

Unter natürlichen Bedingungen wirken zahlreiche verschiedener Umweltfaktoren auf Pflanzen ein. Auf diese kombinierte Einwirkung von Störfaktoren reagieren Pflanzen mit Verstärkung, Milderung, Überdeckung und Umkehrung ihrer Stressantwort (LARCHER 1987, SCHLEE 1992, RICHTER 1996, LARCHER 2001). Dieser Aspekt wurde auch in die vorliegenden Untersuchungen einbezogen, indem die Auswirkungen einer Stressorenkombination auf die Pflanzen studiert wurden (vgl. Versuche V1, V3 in den Abschnitten 3.2 und 3.4).

Als **Indikatoren** dafür, ob eine Pflanze Stress empfindet, können die stressbedingten Veränderungen (vgl. Abbildungen 1.2.1, 1.3.1) herangezogen werden. Für die vorliegenden Untersuchungen wurden die Biomassebildung sowie die Spross- und Wurzellängen (morphologische Parameter), die photosynthetische Effizienz (physiologischer Parameter) und die Akkumulation des freien Prolins sowie die Aktivitäten der Superoxiddismutasen (biochemische Parameter) zur Stressindikation ausgewählt. Anhand dieser Indikatorenkombination sollten sowohl die kurzfristigen, als auch die langfristigen stressbedingten Veränderungen in den Pflanzen erfasst werden

Da für die Untersuchungen zur Ausbreitungsdynamik der standorttypischen Grasarten neben substratspezifischen Faktoren besonders die Trockenheit als geogener Stressor und Pflanze-Pflanze-Interaktionen als biogene Stressoren interessierten (vgl. Abschnitt 1.1), werden nachfolgend die allgemeinen Reaktionen von Pflanzen auf diese Stressfaktoren näher betrachtet.

1.2.2 Die Reaktionen der Pflanzen auf Trockenstress

Eine ausreichende Wasserversorgung stellt den wichtigsten abiotischen Faktor dar, von dem Wachstum, Entwicklung und Stoffwechsel der Landpflanzen abhängen (BERGMANN 1980). In den bisherigen Untersuchungen zum Standort Steudnitz wurde jedoch der Wasserfaktor kaum berücksichtigt. So sollte die Bedeutung des Wassermangels für die geo-biogenen Interaktionen von Gräsern am Standort in den vorliegenden Untersuchungen studiert werden. Verschiedene Stressoren führen direkt oder indirekt zu einem Wassermangel im Organismus. Dazu zählen neben Trockenheit auch Salinität, Schwermetalle, Hitzeschock, Frost oder osmotische Belastungen (SCHLEE 1992, BERGMANN 1993, BOHNERT & SHEVELEVA 1998, LARCHER 2001).

Die Essentialität einer ausreichenden Wasserversorgung für das Überleben von Landpflanzen liegt darin begründet, dass viele physiologische Prozesse nur in Gegenwart von Wasser ablaufen. Wasser dient als Lösungs- und Transportmittel sowie zur Aufrechterhaltung des Wasserpotentials. Folglich beeinflusst ein Wassermangel alle Lebensvorgänge einer Pflanze (HARTUNG 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001; vgl. Abbildung 1.2.3). Wassermangel bewirkt die Abnahme der Biomasseneubildung sowie der Reproduktion und führt zur Bildung und Akkumulation verschiedener Stressmetaboliten (z. B. von Phenolen, nichtproteinogenen Aminosäuren [bes. von freiem Prolin], Di- und Polyaminen oder Enzymen [wie Superoxiddismutasen]), welche die Resistenz von Pflanzen beeinflussen (Abbildung 1.2.3; LEINHOS & BERGMANN 1995b, BERGMANN et al. 1998, BERGMANN et al. 1999, MASCHER 2005a).

Die Stärke des Wasserverlusts, bei dem ein physiologischer Prozess beeinflusst wird, kann sehr unterschiedlich sein. Streckungswachstum und Zellwandbildung reagieren viel sensibler auf Wassermangel als die Photosynthese, die Atmung oder die Prolinakkumulation (Abbildung 1.2.3). Ein mittlerer Trockenstress induziert bei vielen Pflanzen den Anstieg des osmotischen Drucks in der Zelle durch die Akkumulation intrazellulärer Osmolytika (z. B. Glycerol,

verschiedene Zucker, freie Aminosäuren wie Prolin, Glycin und Arginin). Dadurch kann der Abfall des Turgors reduziert oder verhindert werden (HARTUNG 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001).

Eine langsame Austrocknung des Bodens verstärkt bei vielen Pflanzen die Anpassung ihrer Resistenz an den Trockenstress. So können wichtige physiologische Funktionen oder bei sehr starkem Stress das Überleben aufrechterhalten werden. Hingegen führt eine schnelle Austrocknung des Bodens häufig zu irreparablen Schäden (SCHOPFER & BRENNIKE 1999).

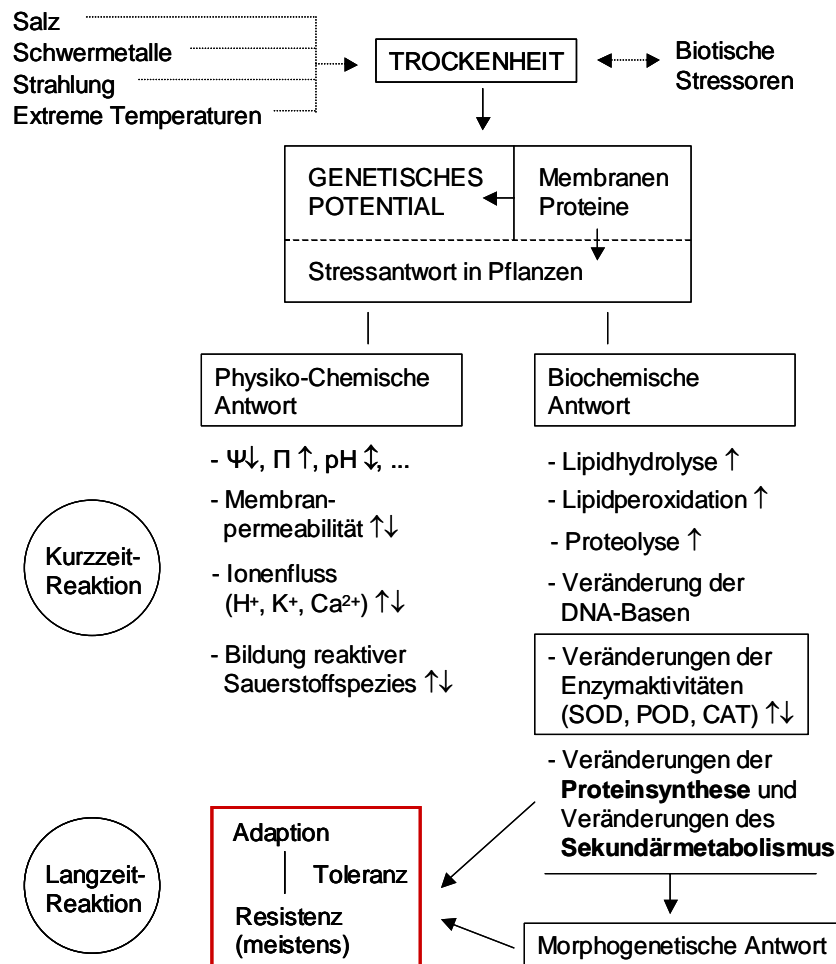


Abbildung 1.2.3: Reaktion der Pflanzen auf **Trockenheit** (\uparrow – Anstieg, \downarrow – Abnahme; nach LEINHOS & BERGMANN 1995b).

1.2.3 Die Reaktionen der Pflanzen auf biogene Faktoren

Für die Etablierung von Pflanzenspezies im Untersuchungsgebiet und für ihre Ausbreitungsdynamik wurden starke Einflüsse durch Bio-Bio-Interaktionen vermutet. Deshalb sollte an dieser Stelle ein Überblick über biogene Wechselwirkungen gegeben werden.

In natürlichen Ökosystem beeinflussen sich die Organismen gegenseitig. So treten Pflanzen in Wechselwirkung mit anderen Pflanzen, Mikroorganismen und Tieren. Diese Wechselwirkungen reichen von gegenseitiger Förderung (z. B. Mykorrhiza) über die Ausnutzung des einen Partners durch den anderen (z. B. Parasitismus) bis zur gegenseitigen negativen Be-

einflussung (Konkurrenz) (KLÖTZLI 1989, GLAVAC 1996, SCHOPFER & BRENNICKE 1999) (Tabelle 1.2.1).

Konkurrenz tritt als in allen natürlichen Pflanzengemeinschaften auf. Die Pflanzen konkurrieren miteinander um Raum, Licht, Wasser und Nährstoffe (COX & MOORE 1987, KLÖTZLI 1989, GLAVAC 1996, SITTE et al. 1998).

Tabelle 1.2.1: Bio-Bio-Interaktionen^{1,2} von Pflanzen und anderen Organismen.

| Interaktion | Organismus 1 | Organismus 2 |
|--|--------------|--------------|
| Mutualismus, Mykorrhiza, Protokooperation | + | + |
| Einseitige Förderung | + | 0 |
| Neutralismus | 0 | 0 |
| Parasitismus, Halbparasitismus, Antagonismus | - | + |
| Ammensalismus, Antibiose, Allelopathie | - | 0 |
| Konkurrenz | - | - |

¹ + positive oder - negative gegenseitige Beeinflussung der Organismen; 0 keine Wirkung der Organismen aufeinander

² verändert nach KLÖTZLI (1989) & GLAVAC (1996)

Durch die Abgabe von wachstumshemmenden Stoffen über Wurzelspitzen, Borke und Blätter in die Luft oder in den Boden halten viele Pflanzen ihre Konkurrenten auf Distanz. Auch spielen hierbei Zersetzungsprodukte der organischen Bodenaufgabe eine Rolle. Dieses Phänomen wird *Allelopathie* genannt (GLAVAC 1996, SCHOPFER & BRENNICKE 1999). Zu den abgegebenen wachstumshemmenden Substanzen zählen z. B. Alkaloide, Glycoside, Phenole und Phenolderivate, Terpene oder Chinone (GISI 1990, STREIT 1991). Allelopathische Effekte können auch durch Veränderungen des osmotischen Potentials und des pH-Wertes erzielt werden (GRACE & TILLMAN 1990, WILLIAMSON 1990).

1.3 Das Untersuchungsgebiet

1.3.1 Geographische Daten

Das Untersuchungsgebiet befindet sich ca. 10 km nördlich von Jena (Thüringen) im Mittleren Saaletal (51°01'N, 11°41'E). Nordwestlich eines ehemaligen Zement- und späteren Phosphatdüngemittelwerkes in Steudnitz erstreckt sich neben der Bahnstrecke Naumburg-Saalfeld an der westlichen Talseite eine steile Hangkante (130 bis 201 m ü. NN), die besonders stark von den Emissionen des Werkes betroffen war (Abbildung 1.3.1).

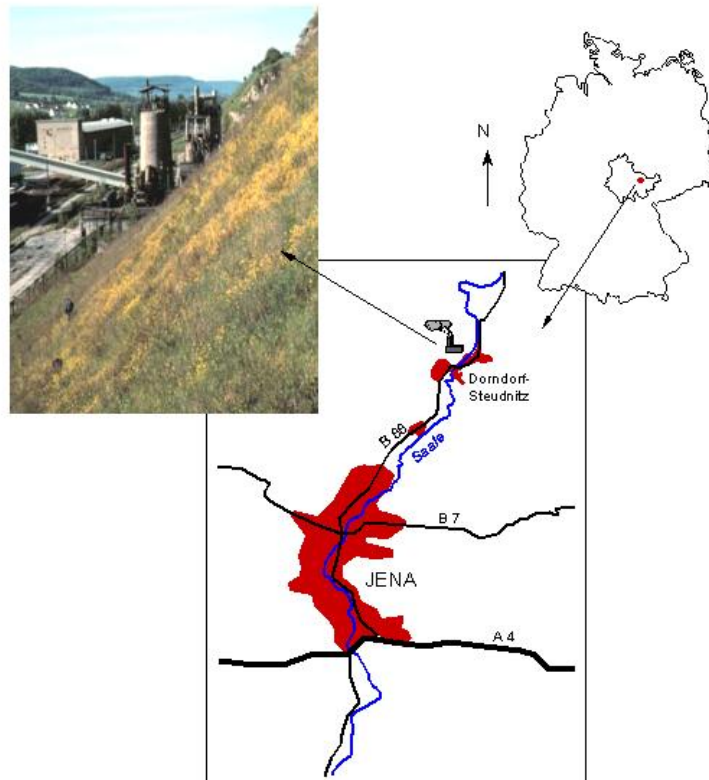


Abbildung 1.3.1: Lage des Untersuchungsgebietes im Saaletal mit Blick (von Norden) auf den ost-exponierten Hang neben dem Emittenten (Foto: J. Gutsel 2000).

Geomorphologisch zählt das Untersuchungsgebiet zur Südthüringischen Bundsandstein-Muschelkalkplatte (LANGER 2000). Die vorherrschenden Böden sind flachgründige, skelettreiche Rendzinen über Muschelkalk (im Steilhangbereich, z. B. am Unterhang, vgl. Tabelle A6.1 im Anhang) und Braunerde mit Lösslehm bzw. Lössrendzinen über Muschelkalkschutt auf unterem Muschelkalk als Ausgangssubstrat (im Prallhangbereich, bes. am Mittel- bis Oberhang, vgl. Tabelle A6.2 im Anhang) (HEINRICH 1984, SCHÄLLER 1987, LANGER 2000, FRIEDRICH 2002).

Das Klima im Mittleren Saaletal beschreiben LANGER (2000) und FRIEDRICH (2002) als relativ warm und trocken. Die Daten der Klimastation Jena ergeben einen mittleren Jahresniederschlag von 586 mm und eine mittlere Jahrestemperatur von 9,3 °C für die Jahre 1961 bis 1990 (HEINRICH et al. 2001).

1.3.2 Charakterisierung der Belastung des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet Steudnitz wurde fast 150 Jahre lang stark belastet. Seit 1857 beeinflussten die Abprodukte des damaligen Zementwerkes, seit 1957 die Emissionen der Phosphatdüngemittelproduktion die Umgebung (HEINRICH 1984, HEINRICH et al. 2001). Bis zu seiner Stilllegung im Jahr 1990 emittierte das Werk große Mengen alkalischer Stäube, die stark mit Phosphor, Natrium, Magnesium, Kalium und Cadmium angereichert waren (SCHÄLLER 1985, METZNER et al. 1997, HEINRICH et al. 2001). Die ausgestoßenen Staubmengen überstiegen im Jahr 1979 den damals geltenden Grenzwert von 15 g Staub/m² je 30 d um das Doppelte (VOGLER & GEBAUER 1981) und im Jahr 1984 sogar um das Zehnfache (HEINRICH 1984). Die Windverhältnisse (Hauptwindrichtung Süd-/Südwest) im Saaletal bestimmten die nördliche Richtung der Emissionen (HEINRICH 1984, LANGER 2000).

Diese Emissionen führten zu deutlichen Veränderungen der Eigenschaften der Böden in der Nähe des Werks. Mit zunehmender Entfernung vom Emittenten nahmen diese Veränderungen ab. So lagen die pH-Werte der Böden im stark alkalischen Bereich. In unmittelbarer Werksnähe erreichten die Oberböden pH-Werte von 8 bis 9 (HEINRICH 1984, HEINRICH & SCHÄLLER 1997). Zudem beschrieben HEINRICH & SCHÄLLER (1987) sehr hohe Phosphatgehalte (über 1000 ppm). Die Natrium-Gehalte der Böden waren durch die Emissionen stark angestiegen und damit das Natrium-Kalium-Verhältnis im Boden deutlich erhöht. Gleichzeitig wurden die Steudnitzer Böden von HEINRICH (1984) als magnesiumarm eingeschätzt. Die Verwendung von Marokkoapatit als Ausgangsmaterial zur Phosphatdüngemittelproduktion schlug sich zudem in den hohen Cadmiumgehalten der Böden nieder (HEINRICH et al. 2001). Neben den bodenchemischen Eigenschaften wurde auch die Bodenstruktur in der Umgebung des Werkes durch die bis sandkorngroßen emittierten Partikel (Auflage bis zu 10 cm) beeinträchtigt. Das führte im Zusammenhang mit der topographischen Lage des Hangs speziell im Sommer zur raschen Austrocknung des Bodens nach Regenfällen (WAGNER 2004a).

Nach der Stilllegung des Werkes im Jahre 1990 sanken die pH-Werte der Böden in der Umgebung deutlich ab (METZNER et al. 1997; vgl. Tabelle 1.3.1). Die Natriumgehalte im Unter-

Tabelle 1.3.1: Bodenparameter des Unterhangs in Steudnitz (Mittelwerte¹ und Standardabweichungen) für den Zeitraum von 1990 bis 1999 (nach METZNER et al. 1997, WAGNER 2004b, TEMPERON & ZIRR 2004).

| Bodenparameter | 1990 (n = 11) | 1996 (n = 11) | 1999 (n = 24) | 2001 (n = 6) |
|--------------------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------|---------------|
| pH-Wert | 9,14 ± 0,38 | 7,9 ± 0,10 | 8,09 ± 0,14 | - |
| N [%] | - | 0,07 | 0,11 | 0,15 ± 0,030 |
| C _{org} [%] | - | 3,7 ± 1,0 | 6,0 ± 0,6 | - |
| CaCO ₃ [%] | - | 22,5 ± 7,0 | 32,2 ± 12,7 | 325,00 ± 6,00 |
| P [g kg ⁻¹] | 83,9 ± 26,6 ² | 76,3 ± 26,3 ³ | - | 120,50 ± 5,50 |
| verfügbares P [g kg ⁻¹] | - | 19,8 ± 7,1 | 10,1 ± 3,5 | 1,60 ± 0,23 |
| K [g kg ⁻¹] | 6,7 ± 2,8 | 4,0 ± 1,2 | 4,9 ± 2,0 | 3,00 ± 0,40 |
| verfügbares K [mg kg ⁻¹] | - | 281 ± 67 | 344 ± 137 | 230 ± 1,00 |
| Mg [g kg ⁻¹] | 4,5 ± 1,0 | 4,0 ± 2,1 | 8,5 ± 2,4 | 2,90 ± 0,20 |
| Na [g kg ⁻¹] | 16,1 ± 6,0 | 12,8 ± 5,5 | 7,9 ± 2,0 | 15,00 ± 1,00 |
| Cd [mg kg ⁻¹] | 10,8 ± 7,9 ² | 7,8 ± 2,5 | 9,6 ± 4,3 | 8,5 ± 0,20 |
| F [g kg ⁻¹] | 8,2 ± 3,3 | 3,2 ± 0,9 ³ | - | - |

¹ Soweit nicht anders angegeben, handelt es sich um die Gesamtgehalte im Boden.

² Werte von 1991, ³ Werte von 1997 und n = 3

hangboden halbierten sich bis 1999. Die Kalium-, Magnesium- und Calciumkonzentrationen stiegen (METZNER et al. 1997). Die totalen Phosphatgehalte dagegen blieben weitgehend konstant (1991 max. 120 mg/kg, 1997 max. 119 mg/kg nach METZNER et al. 1997). Im Jahr 2000 wurden noch hohe Gehalte an totalem und pflanzenverfügbarem Phosphat gefunden, wobei der organische Kohlenstoff und der totale Stickstoffgehalt immer noch sehr niedrig waren (WAGNER 2004b, vgl. für den Unterhangboden Tabelle 1.3.1).

1.3.3 Ökologische Situation in der Umgebung des Werkes

Da die Emissionen des Werkes erheblich das ökologische Bild der näheren Umgebung beeinflussten, wurden seit den 1960er Jahren Umweltuntersuchungen in der Nähe des Werkes durchgeführt. Dabei standen zunächst Untersuchungen der Artendiversität und der Arten-Individuenverhältnisse im Vordergrund.

Am Unterhang gab es ursprünglich nur kleinere Rasenflächen. Die Böden waren vor allem mit Gehölzen bestockt. Diese wurden durch die Emissionen immer stärker geschädigt, starben ab oder wurden beseitigt. Anfang der 80er Jahre blieben die werksnahen Gebiete völlig vegetationslos oder wurden nahezu ausschließlich von der halophilen Grasart *Puccinella distans* besiedelt (HEINRICH et al. 2001, WAGNER 2004b).

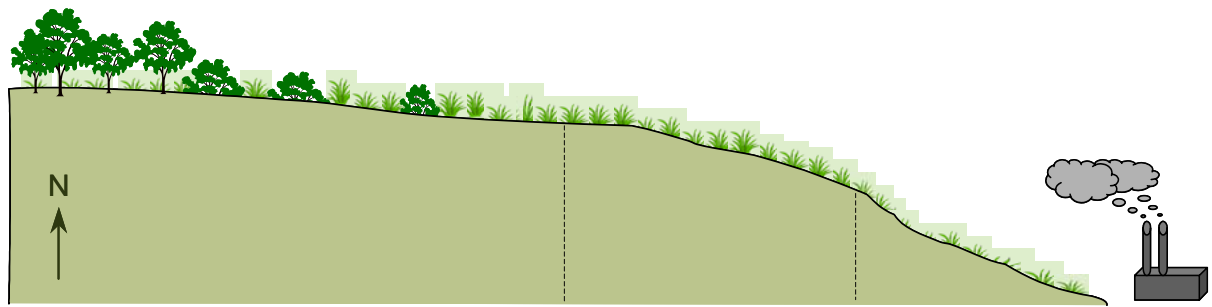
Am Mittelhang wurde der Obstanbau mit den zunehmenden Schadstoffimmissionen in den 70er Jahren eingestellt. Danach etablierten sich am Mittelhang fast reinartige Rasen mit *Elytrigia repens*, die bis Ende der 80er Jahre unverändert bestanden. Gehölze traten nur noch am Randbereich als einzelne Sträucher auf (HEINRICH et al. 2001).

Auch die artenreicheren Rasen des Oberhangs mit *Festuca rubra* und *Bromus erectus* waren teilweise von *E. repens* durchsetzt (HEINRICH et al. 2001). Am Oberhang hielten sich einige Sträucher (HEINRICH et al. 2001; vgl. Abbildung 1.3.2).

Nach Beendigung der emissionsbedingten Störung änderte sich die Vegetationszusammensetzung rasch. Die Artenvielfalt nahm besonders am werksnah gelegenen unteren Hangabschnitt deutlich zu. *Puccinellia distans* ging mit sinkendem Salzgehalt des Bodens am Unterhang stark zurück. 1999 dominierten *Artemisia vulgaris* und *Atriplex nitens* das Bestandsbild. Ab 1997 begannen auch *E. repens* und *A. elatius* den Unterhang zu besiedeln. Allerdings spielten sie in der Artenvielfalt des Unterhangs eine sehr untergeordnete Rolle. Erste Gehölze drangen ab 1997 wieder ein (HEINRICH et al. 2001).

Auf den *Elytrigia*-Flächen des Mittelhangs erreichte *A. elatius* Mitte der 1990er Jahre zunehmend mehr Anteile. Zwar war *A. elatius* auch Anfang der 90er Jahre schon vereinzelt in den artenarmen *Elytrigia*-Rasen am gestörten Mittelhang anzutreffen, gewann aber erst seit 1996 an Bedeutung (HEINRICH et al. 2001).

Im oberen Hangbereich breitete sich *A. elatius* seit 1997 aus, bis er 1999 zur zweithäufigsten Art am Oberhang wurde (HEINRICH et al. 2001, vgl. Abbildung 1.3.2).



| Bezeichnung | Oberhang | Mittelhang | Unterhang |
|--------------------|---|--|--|
| Höhe in m Ü. N. N. | 185-200 | 170-180 | 140-170 |
| Vegetation 1991 | <i>Festuca rubra</i> <i>Poa angustifolia</i> <i>Elytrigia repens</i> | <i>Elytrigia repens</i> <i>Poa angustifolia</i> | <i>Puccinellia distans</i> <i>Atriplex nitens</i> |
| Vegetation 1996 | <i>Festuca rubra</i> <i>Elytrigia repens</i> <i>Sonchus arvensis</i> | <i>Elytrigia repens</i> <i>Gallium apparine</i> | <i>Bryum caespiticium</i> <i>Ceratodon purpureus</i> <i>Atriplex nitens</i> <i>Artemisia vulgaris</i> |
| Vegetation 1999 | <i>Festuca rubra</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Brachypodium pinnatum</i> | <i>Elytrigia repens</i> <i>Gallium apparine</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> | <i>Artemisia vulgaris</i> <i>Cerastium pallens</i> <i>Picris hiracioides</i> <i>Ceratodon purpureus</i> |

Abbildung 1.3.2: Blick auf das **Profil des Untersuchungsgebiets** mit einer Übersicht über die im Untersuchungsgebiet am häufigsten vertretenen **Pflanzenarten** in den Jahren 1991, 1996 und 1999 (nach METZNER et al. 1997, HEINRICH et al. 2001).

Seit Beginn der 80er Jahre wurden verstärkt die bodenchemischen Faktoren in die Untersuchungen des Standorts Steudnitz einbezogen (HEINRICH 1984, SCHÄLLER 1993). Eine erhöhte Aufnahme von Cadmium, Natrium, Nickel, Blei und Arsen in verschiedenen Pflanzenspezies wiesen ANKE et al. (1991a, b) nach. Der weitere Eintrag diese Elemente in die Nahrungskette wurde am Beispiel verschiedener Mäusearten nachgewiesen (ANKE et al. 1992a, b; SEIFERT et al. 1999). Den Einfluss geogener Faktoren auf die Destruenten beschrieb ROTHE (2003). Weitere Arbeiten im Untersuchungsgebiet umfassten die Auswirkungen der geogenen Belastungssituation auf den Etablierungserfolg verschiedener Pflanzenspezies (WAGNER 2004a,b), auf Pflanzen-Herbivoren-Interaktionen (HELD & BALDWIN 2005) sowie Pflanzen-Mikroorganismen-Interaktionen (RENKER et al. 2005, BLANKE 2005).

Pflanzen-Pflanzen-Interaktionen wurden bisher kaum in die Arbeiten zum Standort Steudnitz einbezogen. Diese Lücke sollten die vorliegenden Untersuchungen an *A. elatius* und *E. repens* schließen. Parallel zu diesen Untersuchungen befasste sich eine weitere Arbeit mit der Ausbreitungsdynamik von *A. elatius* und *E. repens* in der späten Regenerationsphase des Ökosystems am Standort Steudnitz (ROTHE unveröff.). In diesen Untersuchungen standen jedoch bodenchemische Einflüsse, wie der Bodenphosphatgehalt und der Bodenstickstoffstatus, auf beide Grasarten im Vordergrund. Diese beiden Faktoren wurden 15 Jahre nach der Stilllegung des Emittenten und dem damit verbundenen starken Rückgang der geochemischen Belastungssituation noch als verbliebene geogene Belastungsgrößen diskutiert (ROTHE unveröff.).

1.4 Die standorttypischen Gräser *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*

1.4.1 Botanik von *A. elatius* und *E. repens* am Standort

Will man möglichen Bio-Bio-Interaktionen zwischen beiden Grasarten auf den Grund gehen, sollte man zunächst ihre botanischen Merkmale betrachten.

Sowohl *Arrhenatherum elatius* (Glatthafer) als auch *Elytrigia repens* (Quecke) zählen zur Familie der Süßgräser (*Poaceae*) in der Klasse der einkeimblättrige Bedecktsamer (*Monocotyledoneae*) (Abbildung 1.4.1). Jede der beiden Arten ist eng mit einer Getreideart verwandt (PETERSEN 1988, FROHNE & JENSEN 1998). So bezeichnete Carl von Linné (1707-1778) *A. elatius* auch mit *Avena elatior* L. (*Avena sativa* L. = Saathafer) und *E. repens* mit *Triticum repens* L. (*Triticum aestivum* L. = Saatweizen) (PETERSEN 1988, CONERT 2000).

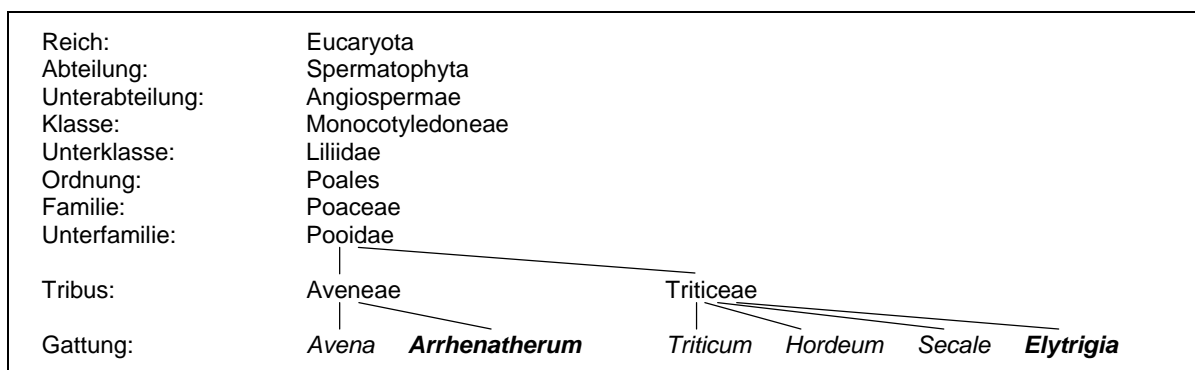


Abbildung 1.4.1: Phylogenie der Gattungen *Arrhenatherum* und *Elytrigia* (nach FROHNE & JENSEN 1998, CONERT 2000, KULL 2000).

Aus der nahen Verwandtschaft beider Grasarten resultieren viele ihrer morphologischen und physiologischen Ähnlichkeiten. Ausgewählte Gemeinsamkeiten und Unterschiede von *A. elatius* und *E. repens* wurden einander in Tabelle 1.4.1 gegenübergestellt.

A. elatius und *E. repens* sind ausdauernde Gräser (KLAPP & VON BOBERFELD 1990). Für HUBBARD (1985) sehen sich auf den ersten Blick alle Gräser sehr ähnlich. So sind die Sprosse in kaum einer Familie so einheitlich gebaut wie bei den *Poaceae* (AICHELE & SCHWEGLER 1998). Die Blätter sind zweizeilig angeordnet. Ihr Blattgrund umfasst den durchweg runden Stängel als eng anliegende Scheide (FROHNE & JENSEN 1998). *A. elatius* und *E. repens* besitzen aufrechte meist kahle Halme (KLAPP & VON BOBERFELD 1990). Sie können beide eine Höhe von 150 cm erreichen (AICHELE & SCHWEGLER 1998, CONERT 2000).

Gräser entwickeln ein weitverzweigtes, buschartiges Wurzelwerk, das den Boden intensiv durchwurzelt (POLOMSKI & KUHN 1998). *E. repens* bildet Horste. Sie verbreitet sich über Samen, vermehrt sich aber größtenteils vegetativ über weit kriechende, drahtige Rhizome (HUBBARD 1985, PETERSEN 1988, HANF 1990, AICHELE & SCHWEGLER 1998). *A. elatius* bringt lockere Horste hervor, besitzt aber keine bzw. selten ganz kurze Rhizome (HUBBARD 1985, KLAPP & VON BOBERFELD 1990). *A. elatius* wurzelt bis maximal 260 cm tief (KUTSCHERA et al. 1982). Die Verbreitung von *A. elatius* erfolgt hauptsächlich über Samen.

Tabelle 1.4.1: Gegenüberstellung **botanischer Merkmale** von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*.

| <i>Arrhenatherum elatius</i> L. | Eigenschaft | <i>Elytrigia repens</i> (L.) DESV. |
|--|---------------|---|
| | Rhizome | vorhanden (1) (5) |
| selten ganz kurze Rhizome (1) | Halm | aufrecht oder unten gebogen (2) |
| aufrecht oder ausgebreitet (2) | | meist kahl (3) |
| meist kahl (auch an den Knoten) (3) | Blattscheiden | 0,30 bis 1,50 m (3) (4) |
| 0,60 bis 1,50 m (3) (6) | | meist kahl (3) |
| meist kahl, selten schwach behaart (3) (4) | Ligula | am freien Rand meist unbewimpert (4) |
| ca. 3 mm lang (3) (6) | | kürzer als 1 mm (3) (6) |
| kurz, gestutzt (4) | Blattspreiten | fein gezähnt (5) |
| 4 bis 8 mm breit (3) | | 3 bis 5 mm breit (3) |
| oft mit einzelnen Haaren (3) | Blätter | mit kralligem Öhrchen am Grund (3) (5) |
| grün (2), flach, oberseits meist abstehend kurzhaarig (4) | Blütenstand | stumpfgrün (2), graugrün (3), meist flach, dünn (4) |
| lockere Rispe mit wenig verzweigten Ästen (3) (5) | | unterbrochene Ähre (3) (5) |
| 10 bis 50 cm lang (6) | Ährchen | 5 bis 20 (bis 30) mm lang (6) |
| 2-blütig (5) | | 3 bis 8-blütig (5) |
| zuweilen mit einem verkümmerten Blütchen darüber (3) | Hüllspelze | um 5-blütig (3) |
| untere 1-, obere 3-nervig (4) | Deckspelze | meist 5-nervig lanzettlich spitz (4) |
| bei männlichen und zwittrigen Blüten mit langer geknieter Granne (4) | Blütezeit | lanzettlich lang, meist zugespitzt (2) |
| VI bis VII (4) | Verbreitung | VI bis VII (3) |
| planare bis kolline Fettwiesen, frische bis mäßig trockene Ruderalstellen, Brachen (4) | | VI bis VIII (4) |
| meridionale, montane bis temperate Zone Europas (4) | | frische bis trockene Ruderalstellen, Ackerbrachen, nährstoffreiche Äcker, Ufersäume (Auen), Küstendünen (4) |
| | | meridionale-boreale Zone Eurasiens (4) |

Quellen: (1) KLAPP & VON BOBERFELD (1990), (2) HUBBARD (1985), (3) AICHELE & SCHWEGLER (1998), (4) ROTHMALER (1996), (5) HANF (1990), (6) CONERT (2000)

Fotos (K. Zirr 2002): Fünf Wochen alte Jungpflanzen von *A. elatius* (links) und *E. repens* (rechts)

Jungpflanzen von *A. elatius* und *E. repens* lassen sich leicht anhand ihrer Blatthäutchen (Ligula) auseinanderhalten. Das Blatthäutchen von *A. elatius* bildet einen gut sichtbaren, bis 3 mm langen Halbmond (AICHELE & SCHWEGLER 1998, CONERT 2000). *E. repens* besitzt ein sehr kurzes Blatthäutchen. Zudem läuft der Grund ihrer Blattspreiten in krallige Öhrchen aus (AICHELE & SCHWEGLER 1998, CONERT 2000).

Die Blüten der Gattung *Poaceae* sind in ein- bis mehrblütigen Ährchen vereinigt und sitzen in der Achsel von oft begranneten Deckspelzen (FROHNE & JENSEN 1998). Die Blütenstände von *A. elatius* und *E. repens* unterscheiden sich deutlich. Während die Blüten von *A. elatius* eine

Rispe bilden, setzen sich die Blüten von *E. repens* zu einer Ähre zusammen (HANF 1990, AICHELE & SCHWEGLER 1998). Beide Arten blühen zur gleichen Zeit von Juni bis Juli (KLAPP & VON BOBERFELD 1990, ROTHMALER 1996, AICHELE & SCHWEGLER 1998).

Beide Arten verbreiten sich sowohl anemochor (mit dem Wind), als auch epizoochor (durch Anhaften an Tiere) (HEINRICH et al. 2001). Dennoch unterscheiden sich die Früchte von *A. elatius* und *E. repens* offensichtlich von einander. So sind die Karyopsen von *A. elatius* rau und lang begrannt. Die Früchte von *E. repens* dagegen sind glatt, unbegrannt und deutlich schwerer als die Karyopsen von *A. elatius*.

Voranehend wurden die morphologischen Merkmale beider Grasarten gegenüber gestellt. Ihre physiologischen und biochemischen Eigenschaften sowie deren Einflüsse auf mögliche Pflanze-Pflanze-Interaktionen sollen in den vorliegenden Untersuchungen studiert werden.

1.4.2 Allelopathische Eigenschaften von *A. elatius* und *E. repens*

Da allelopathische Substanzen Bio-Bio-Interaktionen wesentlich beeinflussen, wird an dieser Stelle ein kurzer Überblick über das allelopathische Potential der beiden zu untersuchenden standorttypischen Grasarten gegeben.

Gräser produzieren eine Vielzahl von Sekundärmetaboliten, die auch zur Abwehr dienen können. Aber diese treten selten auf und reichern sich selten in großen Mengen an (ROTH et al. 1994, HARBORNE 1995). Da die Produktion und die Speicherung sekundärer Stoffe für Pflanzen mit einem erheblichen energetischen und metabolischen Aufwand verbunden sind, bietet der Mangel an Abwehrstoffen den Gräsern einen physiologischen Vorteil (HARBORNE 1995).

Phenole zählen zu den in Gräsern am häufigsten vorkommenden sekundären Inhaltsstoffen. Sie wirken fungizid, bakterizid und abweisend auf Fraßfeinde. Gleichzeitig können sie als Allelopathika Konkurrenzpflanzen hemmen. Lectine und Proteinaseinhibitoren in *Avena sativa*, *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum vulgare* oder *Zea mays* wirken gegen pathogene Mikroorganismen und Insektenfraß. Ebenfalls gegen Mikroorganismen wirkende Benzoxazinone wurden u. a. in *Triticum aestivum*, *Secale cereale* und *Zea mays* nachgewiesen (ROTH et al. 1994, HARBORNE 1995, HOCK & ELSTNER 1995, WILKES et al. 1999, WU et al. 2000b, BURGOS et al. 2004).

Von *E. repens* ist lange bekannt, dass sie Keimung, Wachstum und Entwicklung anderer Arten beeinflusst. Neben ihrer Wirkung auf Waldbäume (KLÖTZLI 1989) und verschiedene dicotyle Samenpflanzen (KÄDING et al. 1990, SCHULZ et al. 1994, HOCK & ELSTNER 1995, BAZIRAMAKENGA & LEROUX 1998), wurde auch ihr Einfluss auf Getreide und andere Grasarten beschrieben (GÜNTHER 1980, RAUBER 1984, RIOUX 1984). Nach AICHELE & SCHWEGLER (1998) wird die wachstumshemmende Wirkung durch ein von den Wurzeln ausgeschiedenes „Gift“ hervorgerufen. Diese „giftigen“ Ausscheidungen von *E. repens* enthalten nachgewiesen allelopathische Substanzen, wie phenolische Verbindungen (Vanillin, γ -Hydroxybuttersäure, 4-Hydroxyzimtsäure, Benzoessäure, Kaffeesäure, Ferulasäure, o-Cumarinsäure, Zimtsäure,

Vanillinsäure, Syriginsäure, Protocatechusäure; BAZIRAMAKENGA et al. 1994, SCHULZ et al. 1994, BAGHESTANI et al. 1999, GLINWOOD et al. 2003), Hydroxamsäuren (Dihydroxybenzoxazinon [DIBOA], Benzoxazolinon [BOA]; SCHULZ et al. 1994, FRIEBE et al. 1995, GLINWOOD et al. 2003) oder Indolessigsäure und Carbolin (6-Hydroxy-1,2,3,4-Tetrahydro- β -Carbolin-3-Carboxylsäure; HAGIN & BOBNICK 1991, GLINWOOD et al. 2003).

Extrakte aus den Stängeln von *E. repens* verfügen über ein noch höheres allelopathisches Potential als die Rhizome, da das Kraut die phenolische Verbindung *Tricin* und ein verwandtes Flavonoid enthält (SCHULZ et al. 1994).

Allelopathisch wirksame Substanzen von *A. elatius* wurden noch nicht nachgewiesen. Aber verschiedene mit *A. elatius* eng verwandten Arten, wie der Saathafer (*Avena sativa*), bilden das auf Klatschmohn und Ackersenf wachstumshemmend wirkende Scopoletin sowie das Phytoalexin Benzoxazin-4-on (Avenalumin I) (BENNETT & WALLSGROVE 1994, HARBORNE 1995, HOCK & ELSTNER 1995, GIANOLI & NIEMAYER 1998). Deshalb ist nicht auszuschließen, dass auch *A. elatius* allelopathisch wirksame Substanzen produziert.

1.4.3 Funktionen von Ferulasäure und BOA im Stoffwechsel der Pflanzen

Wie soeben dargelegt, bildet *E. repens* eine Vielzahl allelopathischer Verbindungen (siehe oben). Zu den stärksten allelopathischen Exsudatbestandteilen von *E. repens* zählen die aromatischen organischen Verbindungen Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) (SCHULZ et al. 1994). Aus diesem Grund wurden Ferulasäure und BOA auch in den vorliegenden Untersuchungen als allelopathisch wirksame Phytoeffektoren näher studiert. An dieser Stelle wird der Stoffwechsel beider Wirkstoffe in den Pflanzen dargestellt.

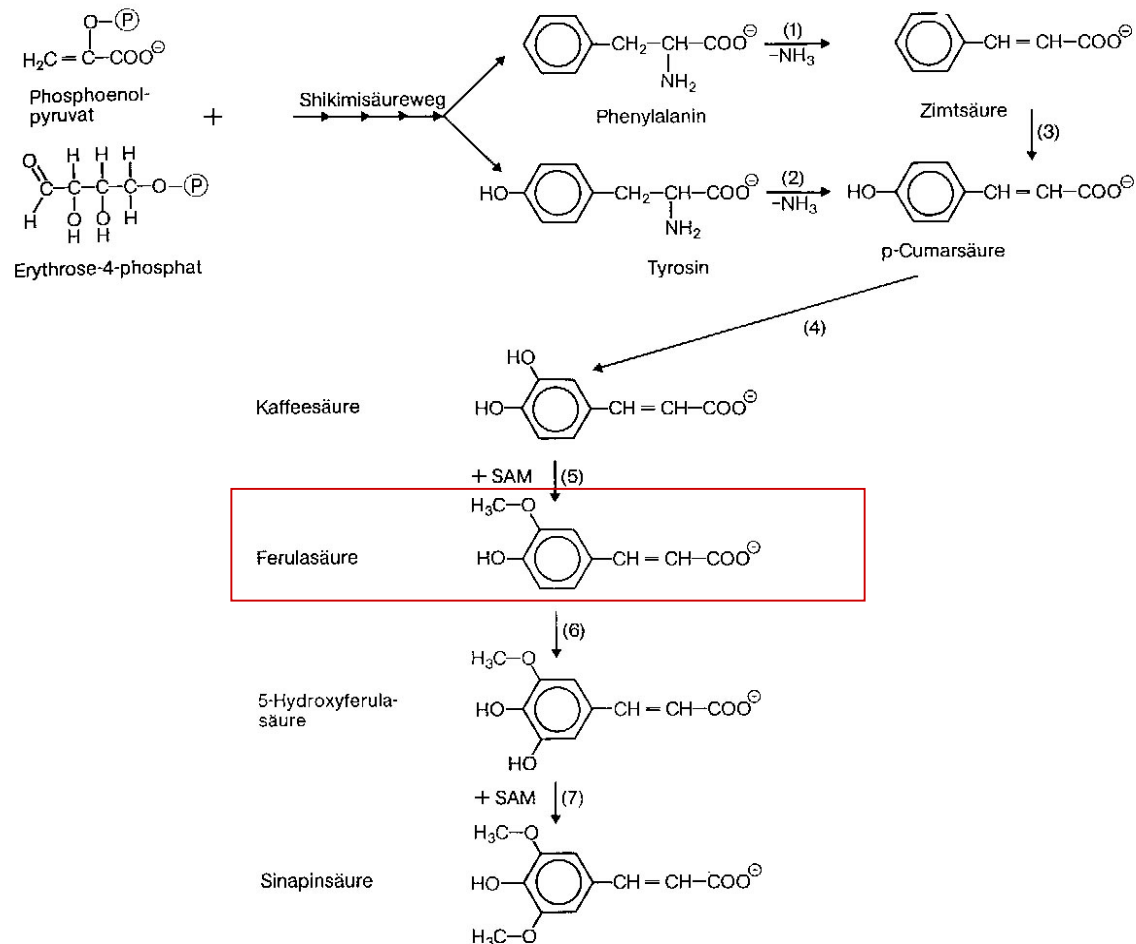
Phenolische Substanzen, wie Ferulasäure, oder Indolalkaloide, bes. die Benzoxazinone wie BOA, zählen zu den unspezifisch wirkenden Abwehrstoffen (HARBORNE 1995) und werden im Sekundärstoffwechsel gebildet werden (LÜTTGE et al. 2005).

Ferulasäure ist im Getreide die wichtigste phenolische Verbindung und liegt hauptsächlich in gebundener Form vor (ADOM & LIU 2002). Sowohl in *Triticum aestivum* (BLUM et al. 1991, WU et al. 2001a) als auch in *Avena sativa* (LICHTENTHALER & SCHWEIGER 1998), den eng mit *E. repens* und *A. elatius* verwandten Arten, wurde Ferulasäure gefunden.

Ferulasäure leitet sich als Phenolcarbonsäure von der Zimtsäure ab (Abbildung 1.4.2; HEß 1999, LÜTTGE et al. 2005). Zum Schutz des eigenen Organismus vor den toxischen Eigenschaften der Phenole, liegen diese in der Zelle oft in Bindung an Zucker als wasserlösliche Glycoside oder Ester vor. Die Glycoside werden in den Vakuolen gespeichert, oder sie werden in der Pflanze weiter verarbeitet und schließlich zu CO₂ abgebaut (HARBORNE 1995, RICHTER 1996).

Im Pflanzenstoffwechsel ist Ferulasäure neben der p-Cumarsäure und der Sinapinsäure eine Vorstufe für die Bildung des Holzstoffs Lignin, der wichtigsten Gerüstsubstanz der Pflanzen (HEß 1999). Gleichzeitig ist Ferulasäure bei vielen *Monocotyledonae* (so bei den *Poaceae*)

ein charakteristischer Bestandteil der unligifizierten Zellwände (FROHNE & JENSEN 1998). Ferulasäure gilt als starkes Abwehrmittel gegen Konkurrenten, Pathogene und Fraßfeinde. So wurden für Ferulasäure moluskizide, bakterizide und fungizide Eigenschaften beschrieben (HARBORNE 1995, HOCK & ELSTNER 1995, HEß 1999, LÜTTGE et al. 2005). Zudem hemmt Ferulasäure im Boden die Samenkeimung von Gräsern und Kräutern, die potentielle Konkurrenten darstellen (HARBORNE 1995, HEß 1999, WU et al. 2001a). Gleichzeitig dient Ferulasäure als Keimungshemmstoff in den Samen selbst (SITTE et al. 1998).



(1) Phenylalaninammoniumlyase (PAL); (2) Tyrosinammoniumlyase (TAL); (3) Zimtsäure-4-hydroxylase (Z4H); (4) p-Cumarsäure-3-hydroxylase; (5) + (7) o-Methyltransferase; (6) Ferulasäure-5-hydroxylase; SAM = S-Adenosylmethionin

Abbildung 1.4.2: Biosynthese von **Ferulasäure** (nach HOCK & ELSTNER 1995).

Benzoxazinone (wie BOA) wurden in verschiedenen Pflanzenfamilien nachgewiesen, so in *Acanthaceae* (PRATT et al. 1995, BAUMELER et al. 2000, KANCHANAPOOM 2001, BRAVO et al. 2005), *Laminaceae* (ALIPIEVA et al. 2003), *Ranunculaceae* (ÖZDEN et al. 1992), *Scrophulariaceae* (PRATT et al. 1995, BRAVO et al. 2005) und besonders in *Poaceae* (ARGANDOÑA & CORCUERA 1985, NIEMEYER 1988, WU et al. 2000b).

In jungen Getreidepflanzen bilden Benzoxazinone die dominanten Sekundärmetabolite (NIEMEYER 1988, GLAWISCHNIG et al. 1998). Dabei sind die wichtigsten Benzoxazinone 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3(4H)-on (DIMBOA) und 2,4-Dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-on (DIBOA) mit seinem spontanen Zerfallsprodukt Benzoxazolin-2(3H)-on (BOA). In

Zea mays und *Triticum aestivum* ist DIMBOA das dominante Benzoxazinon, in *Secale cereale* dominiert dagegen DIBOA (FREY et al. 1997, WU et al. 2001b, RICE et al. 2005). Für *Avena sativa* wurden weder DIMBOA noch DIBOA, dafür aber das Phytoalexin Benzoxazin-4-on (Avenalumin I; HARBORNE 1995) beschrieben.

Die Benzoxazinone werden als Indolabkömmling über den Shikimisäureweg gebildet (YENISH et al. 1995, GLAWISCHNIG et al. 1998; Abbildung 1.4.3). In der Pflanze liegt DIBOA glycosidiert vor. Das Glycosid ist stabiler und verhindert die Toxizität innerhalb der Pflanze. Bei einer Verwundung wird aus dem Glycosid DIBOA freigesetzt. DIBOA wird spontan zu BOA abgebaut. Dabei ist BOA weniger toxisch aber stabiler als DIBOA (YENISH et al. 1995, WILKES et al. 1999, BURGOS et al. 2004, UNDERSTRUP et al. 2005).

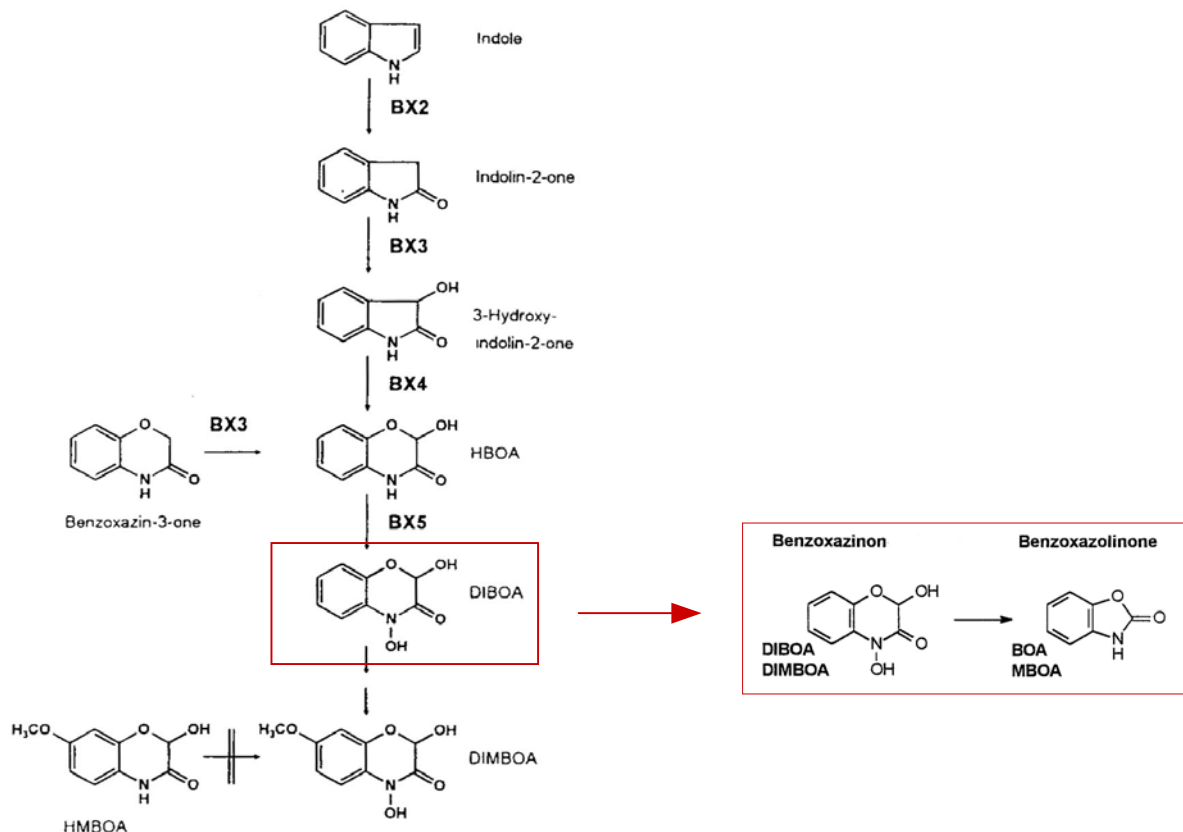


Abbildung 1.4.3: Biosynthese von **Dihydroxybenzoxazinon (DIBOA)** und **Benzoxazolinon (BOA)** (nach YENISH et al. 1995 und GLAWISCHNIG et al. 1998).

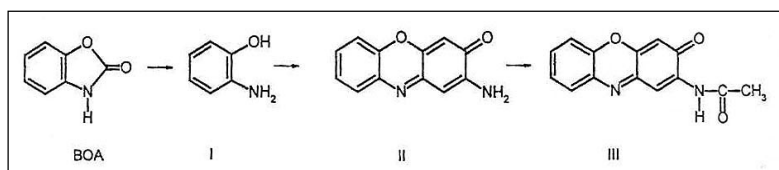
DIBOA hat keine bekannte andere Funktion als den Schutz der Pflanzen (YENISH et al. 1995). DIBOA und BOA behindern das Wachstum von Pflanzen, Pilzen und Insekten (ARGANDOÑA & CORCUERA 1985, HOCK & ELSTNER 1995, YENISH et al. 1995, FREY et al. 1997, GIANOLI & NIEMEYER 1998, WILKES et al. 1999, OIKAWA et al. 1999, UNDERSTRUP et al. 2005). Dabei besitzt DIBOA eine größere hemmende Wirkung als BOA (YENISH et al. 1995, WILKES et al. 1999, BURGOS et al. 2004). Nach OIKAWA et al. (1999) können Benzoxazinone aber auch den Abbau und die Entgiftung von s-Triazin-Herbiziden katalysieren.

Die **Aufnahme** der allelopathischen Phytoeffektoren in den Zielorganismus ist eine Voraussetzung für ihre Wirksamkeit als Allelochemikalien auf die Zielpflanzen. Verschiedene Arbeiten beschrieben, dass Ferulasäure (SHANN & BLUM 1987, HOLAPPA & BLUM 1991, CASPER

SEN et al. 1999, LEHMAN & BLUM 1999a, FERRARESE et al. 2000, FERRARESE et al. 2001, DOS SANTOS et al. 2004, BLUM & GERIG 2005) und BOA (BURGOS et al. 2004, CHIAPUSIO et al. 2004) aus dem Boden in die Pflanzen aufgenommen werden können. Die genauen Mechanismen der Aufnahmen von Ferulasäure oder BOA sind aber bisher kaum bekannt. Für BOA vermuteten CHIAPUSIO et al. (2004) eine Penetration der Zellmembran aufgrund seines lipophilen Charakters. Während sich BOA hauptsächlich in den in den Wurzeln und Kotelydonen von *Raphanus sativus* cv. anreicherte (CHIAPUSIO et al. 2004), wurde Ferulasäure in der gesamten Pflanze von *Lactuca sativa* verteilt (CASPERSEN et al. 1999). Dabei erfolgt häufig ein Einbau exogen applizierter Ferulasäure in die Zellwände der Zielpflanzen (DELGADO et al. 2002, DOS SANTOS et al. 2004).

Da Ferulasäure und BOA in Mitgliedern der Familie *Poaceae* häufig als Sekundärmetaboliten auftreten, ist es denkbar, dass beide beiden Grasarten auch über gewisse **Entgiftungsmechanismen** für exogene Ferulasäure oder exogenes BOA verfügen. Eine Anpassung von Pflanzen an hohe Ferulasäuregehalte im Substrat ist bekannt. So reagierten mit Ferulasäure vorbehandelte Keimlinge von *Cucumis sativus* weniger gestresst auf Ferulasäuregaben als unbehandelte Keimlinge (HOLAPPA & BLUM 1991, LEHMAN & BLUM 1999a). Ebenso können andere Stressoren, wie Trockenheit oder Nahrungsstress, zu einer Anpassung an phenolische Säuren führen (LEHMAN & BLUM 1999b). Eine Verringerung der Aufnahme von Ferulasäure können Wurzelperoxidasen verursachen. Diese reduzieren die Absorption von phenolischen Verbindungen, indem sie die Phenole an die Wurzeloberflächen binden (ADLER et al. 1994).

Die hemmende Wirkung von BOA auf die beiden Grasarten kann durch den mikrobiellen Abbau im Boden reduziert werden (FRIEBE et al. 1996, 1998; UNDERSTRUP et al. 2005). Besonders Getreidepflanzen sind oft mit BOA-abbauenden Mikroorganismen vergesellschaftet. So wurde ein schneller Abbau von BOA im wässrigen Medium durch wurzelkolonisierende Bakterien von *Avena sativa* und *Secale cereale* beschrieben. Bei *Triticum aestivum* dagegen



wurde keine BOA-Metabolisierung beobachtet (FRIEBE et al. 1996, SCHULZ & FRIEBE 1999; vgl. Abbildung 1.4.4).

Abbildung 1.4.4: Mikrobieller Abbau von BOA im Boden. Das Zwischenprodukt σ -Aminophenol (I) wird über Amino-3H-phenoxazin-3-on (II) weiter zu 2-Acetylamino-3H-phenoxazin-3-on (III) umgebaut (nach SCHULZ & FRIEBE 1999).

Zudem vermögen verschiedene Pflanzenarten selbst BOA zu entgiften, wobei sich monocotyle Arten als effektiver als dicotyle Arten erwiesen (HOFMANN et al. 2006). Für *Zea mays* (SICKER et al. 2001), *Avena sativa* und *Triticum aestivum* wurde eine Entgiftung von BOA beschrieben (SCHULZ & FRIEBE 1999). Diese Entgiftung erfolgt in *Poaceae* über die Bildung von BOA-*N*- oder BOA-*O*-Glycosiden. Der *N*-Glycosidweg ist effektiver, wird aber von den Pflanzen deutlich später als *O*-Glycosidweg genutzt. Sobald jedoch der *N*-Glycosidweg möglich ist, entfällt der *O*-Glycosidweg. Die Detoxifikationsprodukte werden schließlich über Wurzel-exsudation in die Umgebung ausgeschieden (SCHULZ & FRIEBE 1999, SICKER et al. 2001).

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Versuchsansätze

2.1.1 Bodenmaterial

Um den Einfluss des standorttypischen Bodens auf die Reaktionen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* auf definierte geogene und biogene Faktoren zu überprüfen, wurde im Modellexperiment mit standorttypischem Substrat (V1a) Boden von zwei Standorten des Untersuchungsgebietes eingesetzt – vom Unterhang und vom Mittelhang (siehe Abschnitt 1.3 sowie Abschnitt A2.3 im Anhang).

Die Entnahme der Bodenproben erfolgte 2003 nach standardisierten Verfahren (SCHLICHTING et al. 1995). Die Mischproben des Oberbodens (0-15 cm Bodentiefe) bestanden aus jeweils 15 Einstichen pro Untersuchungsfläche. Die Proben wurden homogenisiert und auf 2 mm Partikelgröße gesiebt. Anschließend wurde je ein Teil der beiden Böden dreimal autoklaviert (Dampfsterilisator HV-85, Fa. HMC, 120 °C), um Einflüsse von Bodenorganismen auszuschließen. Der jeweilige andere Teil der Böden blieb unbehandelt. Damit lagen insgesamt vier verschiedene Bodensubstrate vor. Vor ihrem Einsatz im Jungpflanzenversuch wurden der Trockenmasseanteil und die maximale Wasserhaltekapazität (siehe Abschnitt 2.2.1.1) der einzelnen Bodensubstrate untersucht, damit die Feuchtestufen korrekt eingestellt werden konnten (vgl. Abschnitt A2.2 im Anhang). Zudem wurden die Substrate hinsichtlich ihrer pH-Werte, ihrer verfügbaren Gehalte an Stickstoff und Phosphor sowie ihrer mobilen Cadmium-, Kupfer-, Mangan- und Zinkgehalte untersucht (vgl. Abschnitte 2.2.1.2 bis 2.2.1.5). Für Vergleiche zu früheren Bodenuntersuchungen am Standort Steudnitz wurden ausschließlich die Elementgehalte des Oberbodens (0-10 cm) herangezogen.

Der in den anderen Modellversuchen (Keimungsversuche sowie V1b, V2, V3) eingesetzte Quarzsand wurde zur präzisen Einstellung der Feuchtestufen ebenfalls auf seinen Trockenmasseanteil sowie seine maximale Wasserhaltekapazität (vgl. Abschnitt 2.2.1.1 sowie Abschnitt A2.2 im Anhang) untersucht.

2.1.2 Pflanzenmaterial

Die Versuchspflanzen der Vegetationsversuche waren *Arrhenatherum elatius* (Glatthafer, Sorte Arel 41) und *Elytrigia repens* (Quecke, zertifiziertes Saatgut; zur näheren Beschreibung beider Grasarten vgl. Abschnitt 1.4). Die Deutsche Saatveredelung Lippstadt-Bremen GmbH stellte das verwendete Saatgut zur Verfügung.

2.1.3 Vegetationsversuche

2.1.3.1 Vorversuche zur Ermittlung der in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen eingesetzten Feuchtestufen des Substrats

Die Karyopsen der Gräser wurden innerhalb von sechs Tagen auf Sand (45 % WK, 16 h polychromates Licht, 3,5 klx, 8 h bei Dunkelheit, 20-25 °C) zum Keimen gebracht.

Nachdem die Längen ihrer Wurzeln und Sprosse vermessen worden waren, wurden je zehn der Keimlinge in Petrischalen umgesetzt. Die Petrischalen enthielten je 100 g Sand oder Boden (eine Mischprobe der Böden beider Versuchsflächen) in den Feuchtestufen 15, 30, 45, 60, 75 und 90 % WK (dem entsprachen nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL [2002] Wasserspannungen mit pF-Werten von ca. 2,0; 1,6; 1,4; 1,2; 1,0; 0,9 für Sand). Nach 14 Tagen Anzucht (16 h polychromatisches Licht, 3,5 klx, 8 h bei Dunkelheit, 20-25 °C) wurden die Längen der Sprosse und der Wurzeln der Jungpflanzen erneut bestimmt. Die jeweilige Differenz der beiden Längenmessungen ergab den Längenzuwachs der Sprosse und Wurzeln innerhalb der 14 Tage unter den entsprechenden Feuchtebedingungen.

Zur Bestimmung des **Permanenten Welkepunkts** (PWP) wurden sieben Wochen alte Jungpflanzen in Neubauerschalen mit 590 g Sand oder 500 g Boden umgesetzt. Nach einwöchiger Anzucht bei je 60 % WK des Substrats (16 h unter polychromatischem Licht, 3,5 klx, 8 h bei Dunkelheit, 20-25 °C), wurde der Feuchtegehalt reduziert, bis sich die Pflanzen auch durch Nachwässern nicht mehr erholten. Der Wassergehalt des jeweiligen Substrats zu diesem Zeitpunkt wurde bestimmt.

2.1.3.2 Interaktionsstudien im Keimungsstadium

Die Keimung stellt ein kritisches Stadium für die spätere Vegetationsmusterprägung dar. Aus diesem Grund interessierte uns der Einfluss möglicher Stressoren auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens*. Die verschiedenen Keimungsversuche umfassten sowohl die Untersuchung geogener Faktoren des Untersuchungsgebietes (standorttypische Kalium-Natriumverhältnisse und verschiedene Substratfeuchten), als auch die Analyse biogener Komponenten, wie verschiedene Dichteverhältnisse, die Anwesenheit allelopathischer Wirkstoffe (Ferulasäure) im Substrat und eine zeitlich verzögerten Aussaat.

Da uns die Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens* unter definierten bodenphysikalischen und bodenchemischen Bedingungen interessierten, sollten unerwünschte geogene Faktoren durch die Anzucht auf einem neutralen Substrat ausgeschaltet werden. Nach der *International Seed Testing Association* (ISTA 1999) eignen sich sowohl Zellstoff, als auch Sand als neutrale Substrate für Keimungsversuche. Deshalb wurde ein Vorversuch durchgeführt der die Eignung der beiden Substrate für die Keimungsversuche testen sollte:

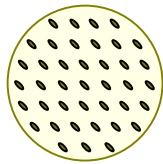
Vorversuch zur Keimfähigkeit der Gräser auf verschiedenen Substraten

Dieser Vorversuch erfolgte in Petrischalen mit 1,3 g Zellstoff oder 100 g Quarzsand je Gefäß. Der Feuchtegehalt beider Substrate wurde mit destilliertem Wasser auf 40 % WK eingestellt. Je 40 Karyopsen (0,6 St./cm²) von *A. elatius* und *E. repens* wurden in Reinaussaat oder in Mischsaat (1:1) gemäß Abbildung 2.1.1 gleichmäßig in den Schalen verteilt. Die Keimfähigkeit wurde als Keimrate am elften Tag bestimmt.

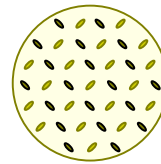
Dieser Vorversuch ergab, dass die Versuchspflanzen auf Quarzsand besser gekeimt waren als auf gewaschenem Zellstoff (vgl. Abschnitt 3.1.1). Deshalb wurde in den folgenden Keimungsversuchen mehrfach gewaschener Quarzsand der Korngröße 0,25-0,40 mm (Firma Zuschlagstoffe und Spezialsande GmbH) eingesetzt. Sand sollte auch das Substrat für die nachfolgenden Modellexperimente mit Jungpflanzen sein. Somit wurde gleichzeitig die Vergleichbarkeit der Ergebnisse von Keimungs- und Jungpflanzenversuchen erhöht.

Auf eine Sterilisation der Karyopsen wurde verzichtet. Vortests hatten ergeben, dass eine Sterilisation die Keimfähigkeit des Saatgutes beider Grasarten sehr stark beeinträchtigte und damit die Untersuchung geo-biogener Interaktionen behinderte.

Die Keimungsversuche erfolgten in Petrischalen mit 100 g Quarzsand je Gefäß oder Neubauerschalen mit 200 g Quarzsand je Gefäß entsprechend den nachfolgenden Versuchsansätzen. Der Feuchtegehalt wurde mit destilliertem Wasser eingestellt. Das Saatgut wurde in Reinsaat oder in Mischsaat (1:1) gemäß Abbildung 2.1.1 gleichmäßig in den Schalen verteilt.



Reinsaat (z. B. 40 Karyopsen)



Mischsaat (z. B. 20 + 20 Karyopsen)

Abbildung 2.1.1: Aussaatschema der Keimversuche.

Keimungsversuch mit verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen (KV1)

Jede Petrischale enthielt 40 Karyopsen (0,6 St./cm²). Der Feuchtegehalt des Quarzsandes betrug 45 % WK. Die molaren Kalium-Natrium-Verhältnisse von wurden auf 35:1, 1:1 oder 1:35 (M:M) eingestellt (vgl. Tabelle 2.1.1). Die Anzucht erfolgte für 11 Tage bei 22 °C im Brutschrank unter Dunkelheit. Jede Variante lief in drei Parallelen. Der Gesamtversuch wurde dreimal wiederholt.

Keimungsversuch mit verschiedenen Feuchtestufen im Substrat (KV2)

Die Feuchtestufen des Quarzsandes wurden mit destilliertem Wasser auf 30, 45 oder 60 % WK eingestellt. Jede Petrischale enthielt 40 Karyopsen (0,6 St./cm²). Die Anzucht erfolgte für 11 Tage bei 22 °C im Brutschrank unter Dunkelheit. Jede Variante lief in drei Parallelen. Der Gesamtversuch wurde dreimal wiederholt.

Keimungsversuch mit unterschiedlichen Dichten des Saatguts (KV3)

Die Karyopsendichte betrug 0,3; 0,6 oder 1,2 St./cm² (entsprechend 20, 40 oder 80 Karyopsen pro Petrischale). Der Feuchtegehalt des Quarzsandes wurde auf 45 % WK eingestellt. Die Anzucht erfolgte für 11 Tage bei 22 °C im Brutschrank unter Dunkelheit. Jede Variante lief in drei Parallelen. Der Gesamtversuch wurde dreimal wiederholt.

Keimungsversuch mit Zusatz von Ferulasäure (KV4)

Jede Petrischale enthielt 40 Karyopsen (0,6 St./cm²). Die Anzucht erfolgte für 11 Tage bei 22 °C im Brutschrank unter Dunkelheit. Der Feuchtegehalt des Quarzsandes wurde auf 45 %

WK eingestellt. Zusätzlich wurden 0; 0,1 oder 10 mM Ferulasäure zugegeben. Jede Variante lief in drei Parallelen. Der Gesamtversuch wurde dreimal wiederholt.

Tabelle 2.1.1: Nährstoffzusatz für den Keimversuch mit verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen

| Makronährstoffe (je Gefäß mit 100 g Substrat): | |
|--|-----------------------------------|
| 0,017 g N (als NH_4NO_3) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 0,015 g Mg (als MgSO_4) | |
| 0,015 g Ca (als $\text{CaSO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$) | |
| Variante K:Na = 33:1 (M:M): | → als Salz zugegeben |
| 11,8 mg P (als $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{Na}_2\text{HPO}_4$) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 17,2 mg K (als $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{K}_2\text{SO}_4$) | |
| 0,3 mg Na (als Na_2HPO_4) | |
| Variante K:Na = 1:1 (M:M): | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 11,8 mg P (als $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{Na}_2\text{HPO}_4$) | |
| 8,9 mg K (als $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{K}_2\text{SO}_4$) | |
| 5,4 mg Na (als Na_2HPO_4) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| Variante K:Na = 1:33 (M:M): | |
| 11,8 mg P (als Na_2HPO_4) | |
| 0,5 mg K (als K_2SO_4) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 9,0 mg Na (als $\text{Na}_2\text{HPO}_4/\text{Na}_2\text{SO}_4$) | |
| Mikronährstoffe (je Gefäß mit 100 g Substrat): | |
| 0,23 mg Fe(III) (als Chelaplexsalz) | → als Extralösung zugegeben |
| 0,02 mg B (als $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 0,05 mg Cu (als $\text{Cu}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$) | |
| 0,05 mg Mn (als $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$) | |
| 0,02 mg Mo (als $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$) | |
| 0,08 mg Zn (als $\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$) | |
| 0,17 ml Hoaglandlösung (1:100 verdünnt) | |

Keimungsversuch mit zeitlich versetzter Aussaat (KV5)

Dieser Keimungsversuch wurde in Neubauerschalen durchgeführt (16 Tage, 0,6 Karyopsen/cm², 45 % WK, 16 h unter polychromatischem Licht bei 3,5 klx, 8 h bei Dunkelheit, 20 bis 25 °C). Es gab vier Aussaatvarianten: Die Karyopsen beider Arten wurden (A) gleichzeitig in Reinsaat (62 Karyopsen), (B) gleichzeitig in Mischsaat (31+31 Karyopsen) angezogen; (C) die Aussaat der zweiten Hälfte der Karyopsen der selben Art erfolgte fünf Tage nach der Aussaat der ersten Hälfte, (D) Aussaat der Karyopsen der anderen Art erfolgte fünf Tage nach der Aussaat der ersten Art. Für alle Varianten bildete einerseits *A. elatius* und andererseits *E. repens* die Grundlage. Jede Variante lief in drei Parallelen. Der Versuch wurde dreimal wiederholt.

2.1.3.3 Allgemeine Methodik der Jungpflanzenversuche

Um Rückschlüsse auf das Verhalten der von *A. elatius* und *E. repens* im Untersuchungsgebiet ziehen zu können, wurden drei Modellversuche mit Jungpflanzen durchgeführt. Die experimentelle Übertragung standorttypischer Faktoren ins Modell wurde gewählt, da es unter Freilandbedingungen oft schwierig ist, die verschiedenen geogenen und biogenen Einflüsse auf Pflanzen voneinander zu trennen. Dagegen besaßen die Modelleexperimente den Vorteil, dass die meisten Einflüsse konstant gehalten werden konnten, während es möglich war, gezielt einzelne Variablen zu variieren.

A. elatius und *E. repens* wurden bis zum Schossbeginn (für fünf Wochen) kultiviert. Da sich Stressereignisse im juvenilen Stadium auf spätere Entwicklungsphasen auswirken können (LARCHER 2001), eigneten sich selbst diese relativ kurzzeitigen Jungpflanzenversuche dazu, die Einflüsse von Stressoren auf einzelne Arten sowie ganze Pflanzengesellschaften zu untersuchen.

Die Anzucht von *A. elatius* und *E. repens* erfolgte in 10 x 6 x 10 cm großen Pflanzgefäßen (mit 520 g Sandsubstratmasse oder 375 g Bodensubstratmasse) im Pflanzen-Wachstumsschrank (E-36L, Fa. Percival) für 16 h bei 550 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}$ (ca. 35 klx) und 22 °C sowie für 8 h bei Dunkelheit und 16 °C. Mit Folien wurden die einzelnen Gefäße vor übermäßiger Verdunstung aufgrund der klimatischen Verhältnisse im Wachstumsschrank geschützt (siehe Abbildung 2.1.2). Der Wassergehalt der Gefäße wurde täglich überprüft und bei Bedarf nachjustiert.

Die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf die verschiedenen geogenen und biogenen Einflüsse wurden auf morphologischer, physiologischer und biochemischer Ebene untersucht (vgl. Abschnitt 2.2.2).

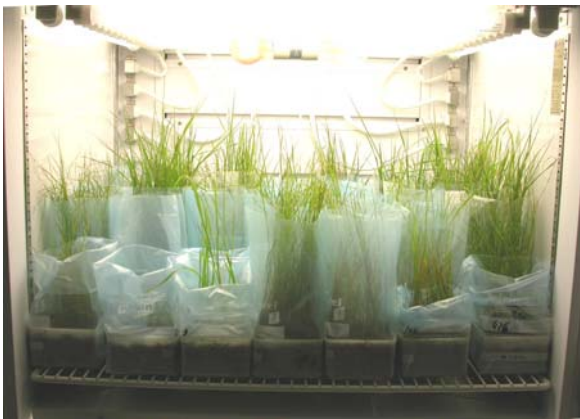


Abbildung 2.1.2:
Anzucht der Jungpflanzen im Klimaschrank.

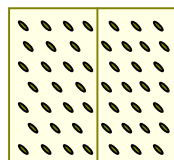
2.1.3.4 Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a)

In diesem Modellexperiment mit standorttypischem Substrat (V1a) wurden bodensubstratspezifische und bodenhydrologische Faktoren des Untersuchungsgebietes erfasst. Gleichzeitig wurde die bodenbiologische Komponente berücksichtigt. Außerdem wurde der Einfluss der genannten geogenen Faktoren auf mögliche Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens* überprüft. Die rückwirkenden Einflüsse der Pflanzen auf den Boden wurden experimentell nicht erfasst, aber theoretisch diskutiert.

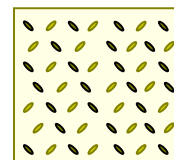
Vier verschiedene Substrattypen von zwei Standorten des Untersuchungsgebiets wurden in diesem Versuch eingesetzt: unbehandelter Unterhangboden, unbehandelter Mittelhangboden, dampfsterilisierter Unterhangboden, dampfsterilisierter Mittelhangboden. Die Gewinnung, Bearbeitung und Analyse des Bodenmaterials wird in den Abschnitten 2.1.1 und 2.2.1 beschrieben. Die Sterilisation der Böden erfolgte, um bodenbiologische Einflüsse auszuschließen. So ergaben Untersuchungen innerhalb der Arbeitsgruppe BERGMANN, dass eine Sterilisierung des Bodens die Mykorrhizierung der Wurzeln beider Grasarten verhinderte, während im unsterilisierten Boden Mykorrhiza nachgewiesen wurde (ROTHER unveröff.).

Da die Reaktion von Pflanzen auf einzelne geogene oder biogene Einflussfaktoren durch andere Umweltfaktoren stark verändert werden kann, wurde zusätzlich der Feuchtegehalt der Böden variiert. Dabei ergaben Vortests, dass beide Arten bei 60 % WK optimal mit Wasser versorgt waren; mit abnehmender Bodenfeuchte jedoch Trockenstress auftrat (siehe Abschnitt A2.2 im Anhang). So wurden die Substratfeuchten zu Beginn des Versuchs mit destilliertem Wasser auf 40, 50 oder 60 % WK eingestellt. In der vierten Versuchswoche wurde der Wassergehalt zusätzlich auf 35 % (statt 40 %) und 40 % (statt 50 %) reduziert. Der Wassergehalt der mit 60 % WK optimal versorgten Gefäße wurde nicht verändert. In der fünften Versuchswoche wurden die ursprünglichen Feuchtestufen (40, 50 oder 60 % WK) wieder hergestellt.

Zur Beobachtung von Interaktionseffekten zwischen den beiden Pflanzenarten wurden die Gräser entweder in Reinkultur oder in Mischkultur (1:1) angezogen. Jedes Pflanzgefäß enthielt 2 x 150 Karyopsen. Die Reinkultur-Varianten umfassten nur Karyopsen von einer Art. Die Mischkultur-Varianten enthielten je 150 Karyopsen von *A. elatius* und 150 Karyopsen von *E. repens* (vgl. Aussaatschema in Abbildung 2.1.3). Für die Auswertung der Ergebnisse wurden jeweils 150 Pflanzen einer Art untersucht.



Reinkultur (2 x 150 Karyopsen)



Mischkultur (2 x 150 Karyopsen)

Abbildung 2.1.3: Aussaatschema der Keimversuche.

Insgesamt ergaben sich 48 verschiedene Varianten (Tabelle 2.1.2).

Tabelle 2.1.2: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a).

| | |
|-----------------|---|
| Spezies | <i>A. elatius</i> <i>E. repens</i> |
| Kulturform | Reinkultur Mischkultur |
| Bodensubstrate | UH: Boden vom Unterhang MH: Boden vom Mittelhang |
| Bodenbehandlung | ohne Autoklavierung mit Autoklavierung |
| Bodenfeuchte | 40 % WK: trocken 50 % WK: frisch bis mäßig feucht 60 % WK: feucht |

Die Variantenkombination ergab $2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 3 = 48$ Varianten

2.1.3.5 Versuch mit Referenzsubstrat (V1b)

Auf der Basis des standortbezogenen Experiments (V1a) wurden Parameter festgelegt, die in diesem Modellexperiment mit Referenzsubstrat (V1b) umgesetzt wurden. Beide Grasarten

wurden auf einem neutralen Sandsubstrat angezogen, wobei der Wasserfaktor und die Kulturform (Reinkultur, Mischkultur, vgl. *Glossar*) variiert wurden.

In seiner Anordnung entsprach dieser Versuch V1b wesentlich dem Versuch V1a (vgl. Abschnitt 2.1.3.3 oben). Die Anzucht auf dem neutralen Substrat Quarzsand sollte unerwünschte bodenphysikalische und bodenchemische Faktoren ausschalten. Der Sand erhielt einen für die Pflanzen optimalen Nährstoffzusatz. Die Zusammensetzung der Nährlösung ist in Tabelle 2.1.3 aufgeführt.

Tabelle 2.1.3: Nährstoffzusatz für die Jungpflanzenversuche auf Sandsubstrat (V1b, V2, V3)

| Makronährstoffe (je Gefäß mit 520 g Substrat): | |
|---|-----------------------------------|
| 0,10 g N (als NH ₄ NO ₃) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 0,07 g P (als K ₂ HPO ₄) | |
| 0,175 g K (als K ₂ HPO ₄ /K ₂ SO ₄) | |
| 0,08 g Mg (als MgSO ₄) | |
| 0,08 g Ca (als CaSO ₄ * 2 H ₂ O) | |
| Mikronährstoffe (je Gefäß mit 520 g Substrat): | |
| 1,2 mg Fe(III) (als Chelaplexsalz) | ➔ als Extralösung zugegeben |
| 0,12 mg B (als Na ₂ B ₄ O ₇ * 10 H ₂ O) | } als gemeinsame Lösung zugegeben |
| 0,3 mg Cu (als Cu(NO ₃) ₂ * 4 H ₂ O) | |
| 0,3 mg Mn (als MnCl ₂ * 4 H ₂ O) | |
| 0,12 mg Mo (als (NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ * 4 H ₂ O) | |
| 0,5 mg Zn (als ZnSO ₄ * 7 H ₂ O) | |
| 1 ml Hoaglandlösung (1:100 verdünnt) | |

Parallel zum Versuch V1a wurden die Substratfeuchten zu Beginn des Versuchs mit destilliertem Wasser auf 40, 50 oder 60 % WK eingestellt. In der vierten Versuchswoche wurde der Wassergehalt auf 35 (statt 40 %) und 40 (statt 50 %) reduziert. Der Wassergehalt der mit 60 % WK optimal versorgten Gefäße wurde nicht verändert. In der fünften Versuchswoche wurden die ursprünglichen Feuchtestufen wieder hergestellt.

Ebenso wie im Versuch V1a wurden *A. elatius* und *E. repens* entweder in Reinkultur oder in Mischkultur (1:1) mit 2 x 150 Karyopsen pro Gefäß angezogen. Die Reinkultur-Varianten umfassten wiederum nur Karyopsen einer Art, während die Mischkultur-Varianten je 150 Karyopsen von *A. elatius* und 150 Karyopsen von *E. repens* enthielten (Abbildung 2.1.3). Für die Auswertung der Ergebnisse wurden jeweils 150 Pflanzen einer Art untersucht. Es ergaben sich 12 verschiedene Varianten (Tabelle 2.1.4).

Tabelle 2.1.4: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Referenzsubstrat (V1b).

| | |
|---------------|---|
| Spezies | <i>A. elatius</i> <i>E. repens</i> |
| Kulturform | Reinkultur Mischkultur |
| Bodensubstrat | S: gedüngter Sand |
| Bodenfeuchte | 40 % WK: trocken 50 % WK: frisch bis mäßig feucht 60 % WK: feucht |

Die Variantenkombination ergab 2 x 2 x 3 = 12 Varianten

2.1.3.6 Versuch mit Vorkultureinfluss (V2)

Diesem Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) lag als wissenschaftliche Annahme zugrunde, dass eine Vorkultur (Begriff siehe *Glossar*) Nachwirkungen auf den folgenden Pflanzenbestand (= Nachkultur, vgl. *Glossar*) ausübt. Um zu überprüfen, welche Einflüsse ein Vorbe- wuchs (vgl. *Glossar*) des neutralen Sandbodens oder im Sandsubstrat enthaltene Pflanzen- reste auf die Modellpflanzen besaßen, wurden für die Anzucht von *A. elatius* oder *E. repens* jeweils folgende Varianten gewählt:

- A** – Anzucht auf frisch angesetztem, nicht vorbewachsenen Sand.
- B** – Anzucht auf Sand, der zuvor schon für fünf Wochen von *A. elatius* im Pflanzen-Wach- tumsschrank (siehe oben) bewachsen worden war. Dieser Sand wurde nicht gewa- schen, aber von allen Pflanzenpartikeln befreit und nachgedüngt.
- C** – Anzucht auf frisch angesetztem, nicht vorbewachsenen Sand, der Pflanzenfrischmasse von *A. elatius* enthielt. Dafür wurden je Gefäß 5 g kleingeschnittene Wurzeln und Sprosse von *A. elatius* unter den Sand gemischt.
- D** – Anzucht auf Sand, der zuvor schon für fünf Wochen von *A. elatius* bewachsen worden war (siehe B) und dem Pflanzenstücke von *A. elatius* zugegeben wurden (siehe C).
- E** – Anzucht auf Sand, der zuvor schon für fünf Wochen von *E. repens* im Pflanzen-Wach- tumsschrank bewachsen worden war (vgl. B).
- F** – Anzucht auf frisch angesetztem, nicht vorbewachsenen Sand, dem Pflanzenfrisch- masse von *E. repens* enthielt (vgl. C).
- G** – Anzucht auf Sand, der zuvor schon für fünf Wochen von *E. repens* bewachsen worden war (siehe E) und dem Pflanzenstücke zugegeben wurden (siehe F; vgl. D).

Eine Variante mit Mischsaat wurde bewusst ausgeschlossen. In diesem Versuch lag eine zeitliche Mischung vor. Die Aussaat der 300 Karyopsen pro Gefäß erfolgte auf Quarzsand mit einem für die Pflanzen optimalen Nährstoffzusatz (vgl. Tabelle 2.1.3). Alle Gefäße wiesen Nährstoffkonzentrationen im Sättigungsbereich auf. Somit wurden Effekte unterschiedlicher Düngung ausgeschlossen.

Es ergaben sich 18 Varianten (Tabelle 2.1.5). Jede Variante lief in drei Parallelen.

Tabelle 2.1.5: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Vorkultureinfluss (V2).

| | |
|--------------------|--|
| Spezies | <i>A. elatius</i> <i>E. repens</i> |
| Substrat | gedüngter Sand |
| Vorkulturvarianten | ohne Vorkultur Vorbewuchs mit <i>A. elatius</i> Pflanzenstücke von <i>A. elatius</i> Vorbewuchs mit <i>A. elatius</i> und Pflanzen- stücke von <i>A. elatius</i> Vorbewuchs mit <i>E. repens</i> Pflanzenstücke von <i>E. repens</i> Vorbewuchs mit <i>E. repens</i> und Pflanzen- stücke von <i>E. repens</i> |

Die Variantenkombination ergab $2 \times 7 = 14$ Varianten

2.1.3.7 Versuch mit Wirkstoffeinfluss (V3)

Aus dem Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) ergab sich als zwingende Annahme, dass *A. elatius* und *E. repens* miteinander interagierten. Mit Hilfe der Literatur wurde überprüft, ob dies vorstellbar war. Unter den in der Literatur für *E. repens* ausgewiesenen allelopathischen Substanzen (siehe Abschnitt 1.2.2) erwiesen sich Ferulasäure und DIBOA (2,4-Dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-on) bzw. dessen spontanes Zerfallsprodukt BOA (Benzoxazolin-2(3H)-on) als besonders wirksam.

Aus diesem Grund wurden in diesem Modellexperiment mit Wirkstoffeinfluss (V3) dem Substrat Ferulasäure und BOA beigefügt. Da verschiedene Umweltfaktoren die Toleranz der Pflanzen gegenüber solchen Allelochemikalien beeinflussen können (DUKE et al. 1983, EINHELLIG & ECKRICH 1984, LEHMAN & BLUM 1999b), wurde zusätzlich der Feuchtegehalt variiert, um Trockenstress zu simulieren. Die Arbeitsgruppe BERGMANN beschäftigt sich seit langem mit der Analytik von Phenolen in Pflanzen (vgl. LEINHOS & BERGMANN 1996, Abschnitt A8.1 im Anhang). In diesem Versuch wurden die Phenolgehalte in den Pflanzen selbst jedoch nicht untersucht.

Die Anzucht der 300 Karyopsen von *A. elatius* oder *E. repens* pro Gefäß erfolgte auf Quarzsand (60 % WK). Der Sand erhielt einen für die Pflanzen optimalen Nährstoffzusatz (vgl. Tabelle 2.1.3). In der dritten Versuchswoche wurden die Feuchtestufen des Sandes mit destilliertem Wasser auf 40 und 60 % WK eingestellt. In der vierten Versuchswoche wurde der Wassergehalt von 40 % auf 35 % WK reduziert. Der Wassergehalt der mit 60 % WK optimal feuchten Gefäße wurde nicht verändert. Um einen Einfluss der Wirkstoffe auf die Keimung zu vermeiden (vgl. Abschnitt 3.1.5), wurden die Wirkstoffe der Bodenlösung erst in der zweiten Versuchswoche (nach erfolgreicher Keimung) zugesetzt.

Pro Grasart und Feuchtestufe des Substrats ergaben sich folgende Varianten:

A – keine Zugabe von Ferulasäure oder BOA; **B** – Zugabe von 0,1 mM Ferulasäure; **C** – Zugabe von 1 mM Ferulasäure; **D** – Zugabe von 10 mM Ferulasäure; **E** – Zugabe von 0,01 mM BOA; **F** – Zugabe von 0,1 mM BOA; **G** – Zugabe von 1 mM BOA; **H** – Zugabe einer Mischung aus 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Insgesamt ergaben sich 32 Varianten (Tabelle 2.1.6). Jede Variante lief in drei Parallelen.

Tabelle 2.1.6: Darstellung der Versuchsanordnung für den Versuch mit Wirkstoffeinfluss (V3).

| | |
|---------------------|---|
| Spezies | <i>A. elatius</i> <i>E. repens</i> |
| Substrat | gedüngter Sand |
| Zusatz zum Substrat | ohne 0,1 mM Ferulasäure 1 mM Ferulasäure 10 mM Ferulasäure 0,01 mM DIBOA 0,1 mM DIBOA 1 mM DIBOA 1 mM Ferulasäure & 0,1 mM DIBOA |

Die Variantenkombination ergab 2 x 8 = 16 Varianten

2.2 Analysen

2.2.1 Bodenanalysen

2.2.1.1 Bestimmung der maximalen Wasserhaltekapazität

25 mg naturfeuchter Boden wurden in einen mit Filterpapier ausgelegten Glastrichter überführt. Langsam wurde dem Boden Wasser zugeführt, so dass er 1 h von Wasser bedeckt war. Nach dem gründlichen Abtropfen, wurde anhand des Gewichts des wassergesättigten Bodens seine Wasseraufnahme bestimmt. Aus der Wasseraufnahme und dem Wassergehalt der naturfeuchten Böden (ermittelt über die Trockenmassebestimmung des Bodens bei 105 °C, 24 h) wurde die maximale Wasserhaltekapazität (WK) berechnet. Das von 100 g Trockensubstanz aufgenommene Wasservolumen wird als 100 %-ige Wasserhaltekapazität des Bodens bezeichnet (nach ALEF 1991).

2.2.1.2 Bestimmung des pH-Wertes

10 g luftgetrockneter, auf 2 mm Korngröße gesiebter Boden wurden mit 25 ml 0,01 M Calciumchloridlösung versetzt und gut durchmischt. Nach einer Inkubationszeit von 1 h wurde der pH-Wert der überstehenden klaren Lösung am Mikroprozessor pH-Meter (pH 539, Fa. WTW) bestimmt (nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002).

2.2.1.3 Bestimmung der mobilen Stickstoffgehalte

Die frisch gewonnenen Bodenproben wurden bei 4 °C gelagert und innerhalb von 24 Stunden weiterverarbeitet.

Zur Extraktion des Stickstoffs wurden 20 g frischer Boden mit 100 ml KCl (2M) 60 min geschüttelt und über Glasfilter filtriert. Dieses Extrakt bildete die Grundlage für die folgenden Bestimmungen von Ammonium-, Nitrat- und Nitrit-Stickstoff.

Der **Ammoniumstickstoff** wurde mit der Natriumsalicylsäure-Methode bestimmt. 10 ml des Extrakts wurden nacheinander mit 17 ml Puffer (aus 3 g Kalium-Natriumtartrat und 24 g Natriumcitrat je 1 l bidestilliertem Wasser, pH 7), 5 ml Natriumsalicylsäurelösung (16 g $C_7H_5NaOH_3$ und 5 g NaOH je 200 ml bidestilliertem Wasser), 2,5 ml Natriumnitrocyanidlösung (0,1 g je 100 ml bidestilliertem Wasser) und 5 ml Natriumdichlorizocyanuratlösung (0,08 g je 200 ml bidestilliertem Wasser) versetzt und jeweils gründlich geschüttelt. Nach einer Inkubationszeit von 60 min erfolgte die Messung der Extinktion bei einer Wellenlänge von 660 nm am Spektralphotometer (Beckmann DU 640).

Der **Nitratstickstoff** wurde mit der Sulfosalicylsäuremethode bestimmt. 10 ml des Extrakts wurden bei 120 °C eingedampft. Anschließend wurden 0,8 ml Sulfosalicylsäure (1,25 g $C_{21}H_{19}NO_5$ in 50 ml konzentrierter H_2SO_4 gelöst) zugegeben und gut geschüttelt. Nach einer Inkubationszeit von 20 min wurden 19 ml Natriumhydroxidlösung (80 g/l) zugefügt und wie-

derum gut geschüttelt. Die Proben wurden gekühlt und die Extinktion bei einer Wellenlänge von 410 nm am Spektralphotometer (Beckmann DU 640) gemessen.

Der **Nitritstickstoff** wurde mit der Sulfanilamid- und N1-Naphtylendiamin-Methode bestimmt. 25 ml des Extrakts wurden mit 25 ml bidestilliertem Wasser verdünnt. 1 ml Sulfanilamid (0,5 g $C_6H_8N_2O_2S$ auf 100 ml 2,4 N HCl) wurden zugegeben und gut geschüttelt. Nach einer Inkubationszeit von 1 min wurde die Probe mit 1 ml α -Naphtylethylendiamin (0,3 g $C_{12}H_{16}C_{12}N_2$ auf 100 ml 0,12 N HCl) gut gemischt. Anschließend wurde die Extinktion bei einer Wellenlänge von 540 nm am Spektralphotometer (Beckmann DU 640) gemessen (KEENEY 1982, CORTAS & WAKID 1990, NEAGOE et al. 2005).

2.2.1.4 Bestimmung der pflanzenverfügbaren Phosphatgehalte

Für Böden mit einem Kalkgehalt über 15 %, wie sie uns vorlagen (vgl. Tabelle A2.3.3 im Anhang), ist die Natriumhydrogencarbonatmethode nach OLSEN et al. (1954) besonders gut geeignet (ZORN & KRAUSE 1999).

5 g luftgetrockneter, auf 2 mm gesiebter Boden wurden mit 100 ml Natriumhydrogencarbonatlösung (0,5 M, mit NaOH auf pH 8,5 eingestellt) 30 min geschüttelt und anschließend filtriert. Die ersten 10 ml des Filtrats wurden verworfen. 5 ml des folgenden Filtrats wurden mit 5 Tropfen 2,4-Dinitrophenol-Indikatorlösung (100 mg/100 ml 95 %-ige Ethanollösung) versetzt, mit 2 M Schwefelsäure von gelb nach farblos titriert und mit bidestilliertem Wasser auf 20 ml aufgefüllt. Nach einer Inkubationszeit von 60 min wurde die Probe mit 4 ml Mischfärbereagenzlösung (bestehend aus 4 M Schwefelsäure, Ammoniumheptamolybdatlösung [19,2 g/l], Kaliumantimon(III)-oxidtartratlösung [0,44 g/l] und Ascorbinsäurelösung [16,9 g/l] im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 3) gut durchmischt und mit bidestilliertem Wasser auf 25 ml aufgefüllt. Die Extinktion der Proben wurde bei einer Wellenlängen von 820 nm am Spektralphotometer (Beckmann DU 640) gemessen. Mit Phosphoroxid in verschiedenen Konzentrationen wurde eine Eichgerade erstellt, anhand derer die Phosphorgehalte der Bodenproben bestimmt wurden (OLSEN et al. 1954, ZORN & KRAUSE 1999).

2.2.1.5 Kalkulation der pflanzenverfügbaren Kaliumgehalte

Die Kalkulation der pflanzenverfügbaren Kaliumgehalte erfolgte aus den Daten von TEMPERTON & ZIRR (2004) sowie den Daten von ROTHE (unveröff). Als pflanzenverfügbare Kaliumgehalte gaben TEMPERTON & ZIRR (2004) Werte von 230 mg/kg BoTS für den Unterhangboden sowie von 370 mg/kg BoTS für den Mittelhangboden an. Dabei betragen die totalen Kaliumgehalte im UH-Boden 3000 mg/kg BoTS sowie 4500 mg/kg BoTS.

Wurden die Verhältnisse der pflanzenverfügbaren Kaliumgehalte zu den totalen Kaliumgehalten nach TEMPERTON & ZIRR (2004) auf die totalen Kaliumgehalte nach ROTHE (unveröff) von 3300 mg/kg BoTS im UH-Boden sowie 5700 mg/kg BoTS im MH-Boden bezogen, ergaben sich nachfolgende pflanzenverfügbaren Kaliumgehalte:

Unterhang-Boden: 253 mg/kg BoTS;

Mittelhang-Boden: 469 mg/kg BoTS.

2.2.1.6 Bestimmung der mobilen Schwermetallfraktion

Die Extraktion von Böden mit Ammoniumnitratlösung (DIN 19730) ist eine Möglichkeit, die Mobilität von Schwermetallen in Böden zu bestimmen (PRÜß 1992).

20 g luftgetrockneter Feinboden wurden mit 50 ml NH_4NO_3 (1 M) suspendiert und 24 h bei 24 °C geschüttelt. Die Bodensuspension wurde zentrifugiert (2500 U/min, 15 min, 20 °C, Beckman CL GS-15R). Der Überstand wurde filtriert, mit 0,5 ml HNO_3 (65 %) stabilisiert und an der ICP-OES (Optisches Emissionsspektrometer mit induktiv gekoppeltem Plasma, Liberty 150, Fa. Varian) analysiert (ZEIEN & BRÜMMER 1989).

2.2.2 Pflanzenanalysen

2.2.2.1 Probenaufbereitung

Die Ernte der Jungpflanzen erfolgte nach fünf Wochen. Da die Bestimmungen der einzelnen Kenngrößen artspezifisch erfolgen sollte, wurden die Individuen der Mischkulturvarianten vorsichtig voneinander getrennt und nach ihrer Art geordnet. In den Varianten mit Reinkultur erübrigte sich dieser Schritt. Die Wurzeln der Pflanzen wurden schonend vom anhaftenden Boden befreit und mit destilliertem Wasser gespült. Überschüssiges Wasser wurde mit Zellstoff abgetupft. Anschließend wurde das Pflanzenmaterial sofort bei -20 °C tiefgefroren. Das tiefgefrorene Material wurde gefriergetrocknet (Alpha 1-4, Fa. Christ), mit einer wassergekühlten Analysenmühle (A10, Fa. IKA) gründlich zerkleinert und bis zu den weiteren Untersuchungen im Exsikator gelagert.

2.2.2.2 Bestimmung von Makro- und Mikroelementen

Für die Bestimmung der Makro- und Mikroelemente wurde das gemahlene und gefriergetrocknete Pflanzenmaterial (Wurzeln: 0,04 g (V1a, V1b) bzw. 0,07 g (V2, V3); Sprosse 0,05 g (V1a, V1b) bzw. 0,1 g (V2, V3)) in einem Quarzaufschlussgefäß mit 2 ml spezialreiner HNO_3 versetzt. Anschließend erfolgte der Druckaufschluss des Pflanzenmaterials im Mikrowellenofen (PMD, Fa. Kürner, 80 atm und 180 °C für 8 min). Die vollständig aufgeschlossene Probe wurde nach dem Abkühlen in 15 ml bidestilliertem Wasser aufgenommen. Die Bestimmung der Elemente Calcium, Cadmium (nur V1a), Eisen, Kalium, Kupfer, Magnesium, Mangan, Natrium, Phosphor und Zink erfolgte an der ICP-OES (Optisches Emissionsspektrometer mit induktiv gekoppeltem Plasma, Liberty 150, Fa. Varian). Das Messverfahren an der ICP-OES zeichnete sich durch geringe Nachweisgrenzen, eine hohe Selektivität und Reproduzierbarkeit sowie eine geringe Messdauer aus. Die angewendeten Messbedingungen sind in Tabelle 2.2.1 dargestellt.

Tabelle 2.2.1: Messbedingungen der ICP-OES für die Schwermetallanalytik.

| | |
|--------------------------|--------------------------------------|
| Messgerät | ICP-AES VARIAN Liberty 150, Serie II |
| Plasmaleistung | 1100 W |
| PMT Spannung | 750 V |
| Plasmagasstrom | 15 l/min |
| Hilfsgasstrom | 1,5 l/min |
| Zerstäubergasstrom | 1,5 l/min |
| Pumprate | 2 ml/min |
| Einzelmessungen/Messwert | 3 |

2.2.2.3 Bestimmung der Keimungskenngrößen

Als Keimrate wurde der prozentuale Anteil der gekeimten Karyopsen an der Gesamtzahl der ausgesäten Karyopsen betrachtet. Es wurden die Keimrate vom dritten Tag bzw. beim Keimungsversuch mit verzögerter Aussaat vom fünften Tag als **Keimgeschwindigkeit** sowie die Keimrate vom elften Tag als **Keimfähigkeit** bestimmt.

Als gekeimt galten die Pflanzen, sobald die Radicula an der Austrittsstelle der Karyopsen sichtbar wurde. Die Keimentwicklung wurde täglich kontrolliert, um Veränderungen im Keimungsverhalten zu erfassen.

2.2.2.4 Bestimmung morphologischer Kenngrößen

Von den gesäuberten Pflanzen wurden die Längen der Wurzeln und der Sprosse vermessen. Zudem wurden die Frischmassen und nach der Gefriertrocknung (vgl. Abschnitt 2.2.2.1) die Trockenmassen für die Wurzeln und Sprosse der einzelnen Arten getrennt bestimmt.

2.2.2.5 Chlorophyllfluoreszenzmessung

Die Chlorophyllfluoreszenz kann die Fähigkeit der Pflanzen Stress zu tolerieren verdeutlichen und zeigt in welchem Umfang der Stress den Photosyntheseapparat beeinträchtigt (MAXWELL & JOHNSON 2000). Die von den Chlorophyllmolekülen absorbierte Lichtenergie wird entweder für photochemische Prozesse genutzt, als Wärme abgegeben oder als Fluoreszenz abgestrahlt. Somit ist die Chlorophyllfluoreszenz ein empfindlicher Indikator des Photosyntheseprozesses und weist auf den Einfluss von Umweltfaktoren auf die Photosynthese hin.

Zwei Arten des Fluoreszenz-Quenchings werden unterschieden. Photochemisches Quenching erfolgt durch die Energieumwandlung an den Reaktionszentren des Photosystems II. Das nicht-photochemische Quenching meint die Abgabe der Energie als Wärme (BOLHAR-NORDENKAMPF et al. 1989).

Die Messung der Chlorophyllfluoreszenz erfolgte über Puls-Amplitudenmodulation mit dem tragbaren Fluorometer PAM-2000 (Fa. Walz). Einzelne Blätter der lichtadaptierten Pflanzen (Klimakammer, $550 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) wurden einem Lichtsättigungspuls (Dauer 0,6 s, Intensität

6000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) ausgesetzt. So wurde der primäre Akzeptor der Elektronentransportkette vollständig reduziert. Damit erfolgte kein photochemisches Quenching der Fluoreszenz und das verbleibende Quenching war nicht-photochemisch. Das Fluorometer bestimmte die minimale Fluoreszenz (Fluoreszenz ohne photosynthetisches Licht, F'_0), die maximale Fluoreszenz (F'_m) und die tatsächliche Fluoreszenz (F_t) der lichtadaptierten Probe. Anschließend wurden die Pflanzen in einer Dunkelkammer für 30 min dunkeladaptiert bevor sie einem weiteren Lichtsättigungspuls ausgesetzt wurden. Die minimale (F_0) und die maximale Fluoreszenz (F_m) der dunkeladaptierten Probe wurden gemessen. Aus den ermittelten Kenngrößen wurden die beiden folgenden Parameter berechnet:

1. die effektive Quantenausbeute des Photosystems II (Yield) (GENTY et al. 1989, MAXWELL & JOHNSON 2000):

$$\Delta F/F'_m = \frac{F'_m - F_t}{F'_m}$$

2. die maximale Quantenausbeute des Photosystems II als Verhältnis von variabler zu maximaler Fluoreszenz (F_v/F_m) (SCHREIBER et al. 1986, GENTY et al. 1989):

$$F_v/F_m = \frac{F_m - F_0}{F_m}$$

2.2.2.6 Chlorophyll- und Carotinoidbestimmung

Zum Schutz der Pigmente vor Photooxidation erfolgte ihre Bestimmung unter minimaler Beleuchtung. 250 mg gefriergetrocknetes, gemahlene Pflanzenmaterial und 5 ml ammoniakhaltige Acetonlösung (80 % Aceton, 0,5 % Ammoniaklösung [25 %]) wurden mit dem Ultraturrax T25b (Fa. IKA) (24000 r) 1 min homogenisiert. Nach einer Inkubationszeit von 30 min bei 4 °C wurde die Lösung 10 min bei 4800 U/min zentrifugiert (Beckmann CL GS-15R). Für die photometrische Bestimmung wurde der Überstand mit ammoniakhaltiger Acetonlösung 1:2 verdünnt. Die Extinktion der Lösung wurde am Spektralphotometer (Beckmann DU 640) bei Wellenlängen von 480, 645, 647, 652, 663, 664 und 750 nm bestimmt. Die folgenden Formeln dienen der Berechnung der einzelnen Farbstoffgehalte:

$$C_{\text{Chl a}} = (11,78 * E_{664} - 2,29E_{647}) * 4 * 0,01 [\text{I}] * [\text{mg/l}]$$

$$C_{\text{Chl b}} = (20,5 * E_{647} - 4,77 * E_{664}) * 4 * 0,01 [\text{I}] * [\text{mg/l}]$$

$$C_{\text{Chl a+b}} = (20,2 * E_{645} + 8,0 * E_{663}) * 4 * 0,01 [\text{I}] * [\text{mg/l}]$$

$$C_{\text{Chl a+b}} = (27,8 * E_{652}) * 4 * 0,01 [\text{I}] * [\text{mg/l}]$$

$$C_{\text{Car}} = (E_{480} * 0,114 * E_{663} - 0,0638 * E_{645}) * 4 * 0,01 [\text{I}] * [\text{mg/l}] \text{ (nach SCHOPFER 1989).}$$

2.2.2.7 Proteinbestimmung

Für die **Proteinextraktion** wurden 50 bis 100 mg gefriergetrocknetes, gemahlene Pflanzenmaterial mit 2,2 ml Phosphatpuffer (K_2HPO_4 [50 mM] und KH_2PO_4 [50 mM], pH-Wert 7,2) im gekühlten Mörser gut (ca. 2 min) verrieben und 20 min bei 4800 U/min, 4 °C zentrifugiert

(Beckmann CL GS-15R). Das Pellet wurde mit 100 µl Phosphatpuffer gewaschen und die vereinigten Überstände nochmals zentrifugiert (14000 U/min, 4 °C, 20 min). Anschließend wurden die Extrakte bis zur weiteren Verarbeitung bei -20 °C eingefroren.

Die Bestimmung der **Proteingehalte** erfolgte nach BRADFORD (1976). Das BRADFORD-Reagenz bestand aus 60 mg Coomassie brilliant blue G 250, welches 3 h in 50 ml Ethanol gelöst und mit 100 ml Phosphorsäure (80 %) und bidestilliertem Wasser auf 1 l aufgefüllt worden war. Nach dem Filtrieren wurden 0,5 ml Triton X-100 (1 %) beigemischt.

2,5 µl Proteinextrakt wurden mit 17,5 µl bidestilliertem Wasser und 1 ml BRADFORD-Reagenz gut durchmischt. Nach einer Inkubation von mindestens 10 min erfolgte die Messung der Extinktion bei Wellenlängen von 595 und 465 nm am Spektralphotometer (Beckmann DU 640).. Eine Eichgerade wurde mit Bovinem Serum Albumin (Sigma) in Konzentrationen von 0,1 bis 1,0 µg/ml erstellt. Über die Bildung des Verhältnisses der Extinktionswerte für 595 nm und 465 nm wurden die Proteinmengen der Extrakte anhand der Eichgeraden ermittelt.

2.2.2.8 Kalkulation des Proteinstickstoffs

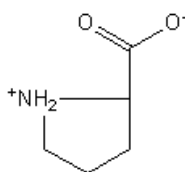
Pflanzliches Eiweiß enthält im Durchschnitt 16 % Stickstoff. Damit beträgt der Umrechnungsfaktor für die Bestimmung von Stickstoff aus pflanzlichem Protein 0,16. (Der häufiger verwendete Umrechnungsfaktor für die Bestimmung von Protein aus dem Gesamtstickstoff beträgt entsprechend für pflanzliches Eiweiß 6,25.)

So wurden die Protein-Stickstoffgehalte (N) der Pflanzen aus den Eiweißgehalten (EW) der Pflanzen nach folgender Formel bestimmt: $N \text{ [mg/kg PfITS]} = EW \text{ [mg/kg TS]} * 0,16$

Das Verhältnis von Proteinstickstoff zum Gesamtstickstoff betrug nach FRIEDRICH (2002) für *E. repens* 1:1,2 bis 1,4. Für *A. elatius* lagen keine vergleichbaren Daten vor.

2.2.2.9 Bestimmung von freiem Prolin

300 bis 500 mg gefriergetrocknetes, gemahlene Pflanzenmaterial wurde mit 5 ml Sulfosalicylsäurelösung (3 %) im Mörser gut (ca. 2 min) verrieben und 10 min bei 4800 U/min, 4 °C zentrifugiert (Beckmann CL GS-15R). 1 ml des Überstandes wurde mit 2 ml Ninhydrinlösung (20 ml Eisessig, 80 ml Phosphorsäure (6 N), 1,25 g Ninhydrin) gut durchmischt und anschließend für 60 min im Wasserbad 1008 (Fa. GfL) bei 100 °C inkubiert. Nach dem Reaktionsab-



bruch im Eisbad (4 °C) wurden 2 ml Toluol hinzugefügt und die Lösung gut geschüttelt. Die Absorption der oberen, toluolhaltigen Phase wurde am Spektralphotometer (Beckmann DU 640, 520 nm, 27 °C) bestimmt (modifiziert nach BATES et al. 1973).

Abbildung 2.2.1: Strukturformel von Prolin.

2.2.2.10 Untersuchung der Superoxiddismutasen

Der **Nachweis der Superoxiddismutasen (SOD)** erfolgte nach LAEMMLI (1970) und AZEVEDO et al. (1998). Zur Auftrennung der SOD-Isoenzyme diente die nichtdenaturierende Polyacrylamid-Gelelektrophorese (Native PAGE). Auf ein Polyacrylamidgel (zur Zusammensetzung von Sammelgel [12 %-ig] und Trenngel [4 %-ig]; siehe Tabelle 2.2.2) wurden je 40 µg Protein aufgetragen.

Tabelle 2.2.2: Zusammensetzung von Sammelgel und Trenngel für die Gelelektrophorese.

| Sammelgel: | Trenngel: |
|--|---|
| - 0,685 ml Acrylamid, | - 6 ml Acrylamid, |
| - 2,5 ml Sammelgelpuffer (3 g Tris wurden in 40 ml bidestilliertem Wasser gelöst und der pH-Wert mit HCl-Lösung (1N) auf 6,8 eingestellt. Die Lösung wurde mit bidestilliertem Wasser auf 50 ml aufgefüllt und filtriert. Für den <i>SDS-Trenngelpuffer</i> wurden mit dem Tris zusätzlich 0,2 mg <i>SDS</i> in bidestilliertem Wasser gelöst.) | - 5 ml Trenngelpuffer (13,6 g Tris wurden in 50 ml bidestilliertem Wasser gelöst und der pH-Wert mit HCl-Lösung (1N) auf 8,8 eingestellt. Die Lösung wurde mit bidestilliertem Wasser auf 100 ml aufgefüllt und filtriert. Für den <i>SDS-Trenngelpuffer</i> wurden mit dem Tris zusätzlich 0,3 mg <i>SDS</i> in bidestilliertem Wasser gelöst.) |
| - 1,8 ml bidestilliertes Wasser | - 3,95 ml bidestilliertes Wasser |
| - 7,5 µl TEMED | - 15 µl TEMED |
| - 25 µl APS-Lösung (0,1 g Ammoniumpersulfat wurden in 1 ml bidestilliertem Wasser gelöst.) | - 50 µl APS-Lösung (0,1 g Ammoniumpersulfat wurden in 1 ml bidestilliertem Wasser gelöst.) |

Dazu wurde das Proteinextrakt entsprechend seines Eiweißgehaltes im Vakuumrotationsverdampfer auf 30 ml eingedickt und mit 10 ml Probenauftragspuffer (enthält 10 mg Bromphenolblau, 606 mg Tris, 5 g Glycerin) versetzt. Die Trennung der Proteine erfolgte im Elektrophoresesystem (Multigel und Power Pack P25, Fa. Biometra, 35 mA) zunächst bei 80 mV, nach dem Erreichen des Trenngels bei 120 mV. Der Elektrodenpuffer enthielt 15,14 g Tris und 72,1 g Glycerin je Liter bidestilliertem Wasser. Zum Nachweis der SOD-Aktivität erfolgte die Enzymaktivitätsfärbung (Zymographie) (BEAUCHAMP & FRIDOVICH 1971, AZEVEDO et al. 1998). Das Gel wurde 25 min in NBT-Lösung (100 mg NBT/50 mg bidestilliertes Wasser) und weitere 15 min in Riboflavin-Lösung (2,6 mg Riboflavin; 1,06 ml TEMED; pH-Wert mit Phosphatpuffer [50 mM K₂HPO₄ und 50 mM KH₂PO₄] auf 7,8 eingestellt, mit bidestilliertem Wasser auf 250 ml aufgefüllt) geschüttelt. Auf dem Lichttisch wurde die Reaktion (Aktivitätsfärbung) gestartet. Das gefärbte Gel wurde eingescannt (Raytest-System, Fa. Raytest-Isotopenmessgeräte GmbH) und mittels AIDA 2.0 Software ausgewertet.

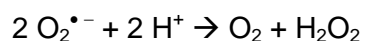


Abbildung 2.2.2: Die durch Superoxiddismutase katalysierte Entgiftung des Superoxidradikals.

Zur **Identifizierung der SOD-Isoenzyme** diente ein Hemmtest. Die einzelnen Isoenzyme reagierten verschieden auf die Hemmlösungen. Kupfer- und zinkabhängige SOD wurden sowohl durch Wasserstoffperoxid-Lösung (H₂O₂) als auch durch Kaliumcyanid-Lösung (KCN) gehemmt. Eisenabhängige SOD wurden durch H₂O₂-Lösung inaktiviert, durch KCN-Lösung

jedoch nicht beeinträchtigt. Manganabhängige SOD wurden durch keine der beiden Lösungen gehemmt.

Drei identische Native-Polyamid-Gele wurden vor der NBT-Färbung für 30 min A) in Phosphatpuffer (50 mM K_2HPO_4 und 50 mM KH_2PO_4 , pH 7,8), B) in H_2O_2 -Lösung (5 mM) oder C) in KCN-Lösung (2 mM) eingelegt. Nach dem gründlichen Spülen mit bidestilliertem Wasser wurden die NBT- und die Riboflavinfärbung durchgeführt (nach FRIDOVICH 1989).

Zur **Bestimmung der Enzymgrößen** diente die SDS-Polyamid-Gelelektrophorese (SDS-PAGE, zur Zusammensetzung der Gele vgl. Tabelle 2.2.1). 40 μ g Protein wurden mit SDS-haltigen Probenauftragspuffer (enthielt 10 mg Bromphenolblau, 606 mg Tris, 5 g Glycerin) 5 min bei 99 °C erhitzt und bei 10000 U/min zentrifugiert. Die Trennung der Proteine erfolgte im Elektrophoresesystem (Multigel und Power Pack P25, Fa. Biometra, 35 mA) zunächst bei 80 mV, nach dem Erreichen des Trenngels bei 120 mV. Das Gel wurde 1 h in einer Fixierlösung (125 ml Methanol, 30 ml Essigsäure, 0,125 ml Formaldehyd mit bidestilliertem Wasser auf 250 ml aufgefüllt) geschüttelt. Es wurde anschließend mit Ethanol (50 %) gespült, für 1 min in einer Thiosulfat-Lösung (0,04 g $Na_2S_2O_3$ /200 ml bidestilliertes Wasser) geschwenkt und mit bidestilliertem Wasser gründlich gewaschen. Es folgte die Inkubation des Gels für 20 min im Silbernitratbad (0,4 g $AgNO_3$, 150 ml Formaldehyd mit bidestilliertem Wasser auf 200 ml aufgefüllt) und ein erneuter Waschvorgang mit bidestilliertem Wasser. Das Gel wurde in der Entwicklungslösung (15 g Na_2CO_3 , 125 ml Formaldehyd, 1 mg $Na_2S_2O_3$ mit bidestilliertem Wasser auf 250 ml aufgefüllt) bis zum Erreichen der gewünschten Farbintensität geschüttelt. Die Fixierlösung stoppte die Reaktion (nach LAEMMLI 1970). Das gefärbte Gel wurde eingescannt (Raytest-System, Fa. Raytest-Isotopenmessgeräte GmbH).

2.3 Statistische Methoden

Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe des Computerprogramms SPSS für Windows (Version 11.0).

Die einzelnen Variablen wurden als additive Überlagerung vieler einzelner, voneinander unabhängiger Einflüsse aufgefasst. Nach dem Zentralen Grenzwertsatz ist eine Summe von vielen voneinander unabhängigen, beliebig verteilten Zufallsgrößen annähernd normalverteilt (PRECHT 1992). Deshalb wurde für alle Ergebnisse eine Normalverteilung angenommen.

Die Grundlage für die statistische Auswertung bildeten die arithmetischen Mittel der Messwerte. Mit dem Vergleich der Mittelwerte wurde überprüft, ob auftretende Mittelwertunterschiede durch zufällige Schwankungen erklärbar waren oder nicht. Der t-Test diente dem Vergleich zweier unabhängiger Stichproben. Zum Vergleich von mehr als zwei unabhängigen Stichproben wurde die einfaktorielle ANOVA mit Post-hoc-Tests (BONFERRONI-Test bei Varianzgleichheit, GAMES-HOWELL-Test bei Ungleichheit der Varianzen) verwendet. Die Gleichheit der Varianzen wurde mit dem LEVENE-Test überprüft. Das Signifikanzniveau wurde für alle Untersuchungen mit $p \leq 0,05$ festgelegt (Tabelle 2.3.1).

Tabelle 2.3.1: Abhängigkeit der Stärke der Signifikanz zwischen zwei Variablen vom Wert des Signifikanzniveaus p .

| Wertebereich des Signifikanzniveaus p | Stärke der Signifikanz | Symbol |
|---|------------------------|--------|
| 0...0,001 | höchst signifikant | *** |
| 0,001...0,01 | sehr signifikant | ** |
| 0,01...0,05 | signifikant | * |
| 0,05...1 | nicht signifikant | |

Zur Bestimmung der Stärke des Zusammenhangs zwischen den einzelnen Variablen diente die Korrelationsanalyse. Als Maß für den linearen Zusammenhang der Variablen wurde der PEARSON-Korrelationskoeffizient (r) bestimmt. Der Korrelationskoeffizient liegt zwischen -1 und +1. Dabei bedeuteten Werte nahe -1 oder +1 einen starken, Werte nahe 0 einen schwachen Zusammenhang (Tabelle 2.3.2).

Tabelle 2.3.2: Abhängigkeit der Stärke des linearen Zusammenhangs zwischen zwei Variablen vom Wert des Korrelationskoeffizienten r nach PEARSON.

| Wertebereich des Korrelationskoeffizienten r | Stärke des Zusammenhangs |
|--|--------------------------|
| 0...0,2 | sehr gering |
| 0,2...0,5 | gering |
| 0,5...0,7 | mittel |
| 0,7...0,9 | hoch |
| 0,9...1 | sehr hoch |

3 ERGEBNISSE

3.1 Ergebnisse der Voruntersuchungen

3.1.1 Vorversuch zur Keimfähigkeit der Gräser auf verschiedenen Substraten

Als Substrate für die Keimversuche boten sich sowohl Zellstoff, als auch mehrfach gewaschener Quarzsand an. Um herauszufinden, welches Substrat sich für die Interaktionsstudien im Keimungsstadium besser eignete, wurde dieser Vorversuch durchgeführt.

Dabei ergab der vorliegende Vorversuch, dass beide Grasarten auf Sand besser keimten als auf Zellstoff ($p = 0,000$). Dieser Unterschied zeigte sich bei *Arrhenatherum elatius* in Rein- und Mischsaat sowie bei *Elytrigia repens* in Mischsaat schon zu Beginn der Keimung (Abbildung 3.1.1).

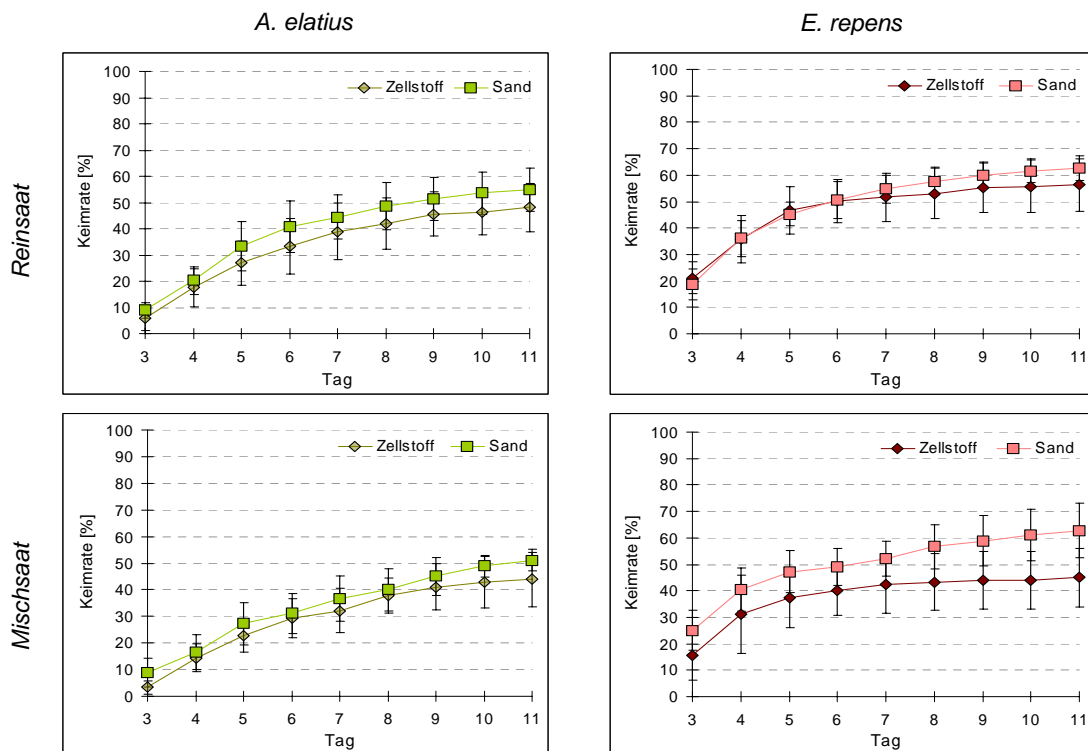


Abbildung 3.1.1: Keimraten [%] von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) in Reinaussaats (oben) und in Mischsaats (unten) bei der Keimung auf Zellstoff oder Sand.

Bei der Anzucht auf Sand lagen die Keimfähigkeiten von *A. elatius* um 7 % und die von *E. repens* um 11 % über den Keimfähigkeiten beider Arten bei der Anzucht auf Zellstoff. Die mit 45 % niedrigste Keimrate erreichte *E. repens* in Mischkultur auf Zellstoff. Auf Sand erreichte *E. repens* in Mischkultur dagegen eine Keimrate von 63 %.

Um die Keimfähigkeit beider Modellpflanzen nicht zusätzlich durch die Anzucht auf Zellstoff zu beeinträchtigen, wurde für die nachfolgenden Interaktionsstudien im Keimungsstadium (Abschnitt 3.1.5) Sand als Anzuchtsubstrat gewählt (siehe Abschnitt 2.1.2). Ein weiterer Vorteil des Einsatzes von Sand als Substrat ergab sich im Hinblick auf die nachfolgenden Modellexperimente mit Jungpflanzen. Da Sand auch das Substrat für diese Versuche sein sollte, wurde die Vergleichbarkeit der Ergebnisse beider Versuchsgruppen erhöht.

3.1.2 Ermittlung der in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen eingesetzten Feuchtestufen des Substrats

Krautige Landpflanzen bestehen zu 85 bis 90 Prozent aus Wasser und sind damit stark vom Wasserfaktor abhängig. Sowohl zu wenig, als auch zu viel Wasser im Boden lösen bei höheren Landpflanzen Stress aus (SCHOPFER & BRENNIKE 1999). Um den für das Wachstum der Jungpflanzen von *A. elatius* und *E. repens* optimalen Feuchtegehalt des Substrats sowie den permanenten Welkepunkt (PWP) festzustellen, wurde dieser Vorversuch durchgeführt. Aus diesen Erkenntnissen sollten mögliche Feuchtestufen für ausgewählte Keimungs- (KV3) und Jungpflanzenversuche (V1a, V1b, V3) abgeleitet werden.

A. elatius und *E. repens* reagierten ähnlich auf die einzelnen Feuchtestufen. Die höchsten Wurzel- und Sprosszuwächse wiesen beide Grasarten bei jeweils 60 % WK des Substrats auf (siehe Abbildung 3.1.2 und Tabelle A1.1 im Anhang). Dies wies darauf hin, dass beide Arten bei 60 % WK optimal mit Wasser versorgt waren.

Je geringer die Feuchtegehalte beider Substrate wurden, desto eher zeigten auch beide Grasarten nach 14 Tagen deutliche Welkesymptome. Die Blätter waren schlaff und die Blattspitzen vergilbt. Diese morphologischen Veränderungen zeigten einen Trockenstress an.

Auch ein Feuchtegehalt über 60 % WK reduzierte den Zuwachs der Wurzeln und Sprosse. Ein Überangebot an Wasser verhinderte die Durchlüftung des Bodens und hemmte damit die Wurzelatmung. Das Wurzelwachstum erlahmte und Wurzelspitzen starben wegen Sauerstoffmangels ab (SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001). Besonders feinporige, tonige Böden neigen zu Sauerstoffmangel. Das erklärt die außerordentlich geringen Wurzelzuwächse bei 75 und 90 % WK des Bodens. Demgegenüber war das Wurzelwachstum bei 75 % und 90 % WK des Sandes nur geringfügig reduziert, da Sandböden auch bei Wasserhochstand genügend mit Sauerstoff versorgt sind (LARCHER 2001).

Pflanzen können nicht das gesamte im Boden enthaltene Wasser nutzen, da das Wasser der Feinporen in der Regel nicht pflanzenverfügbar ist (GISI 1990). Wenn eine Pflanze dem Boden Wasser entzieht, so erreicht sie, wenn kein Wasser nachgeliefert wird, einen Punkt, an dem sie das durch Transpiration abgegebene Wasser aus dem Boden nicht mehr ersetzen kann – sie welkt. Der Wasseranteil, der noch im Boden vorhanden ist, wenn die Turgeszenz der Pflanze nach einer Wasserzufuhr nicht wiederkehrt, wird als Permanenter Welkepunkt (PWP) bezeichnet (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Der PWP ist von Pflanze zu Pflanze verschieden (GISI 1990); für *A. elatius* und *E. repens* erreichte der PWP jedoch ähnliche Werte. Für Sand lag der PWP beider Arten bei 9-10 % WK (ca. pF 2,5), für Boden bei 15-17 % WK. In der Regel liegt der PWP zwischen pF-Werten von 3,7 und 4,4 (ca. 0,5 bis 2,5 MPa) (GISI 1990, SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Da im Sand weniger Feinporen als im standorttypischen Boden (Bodentyp Rendzina bzw. Braunerde, siehe Abschnitt 3.1.3, Tabellen 3.3.1 und 3.3.2) vorhanden waren, war prozentual mehr Wasser für die Pflanzen erreichbar. Dies erklärte den niedrigeren permanenten Welkepunkt auf Sand.

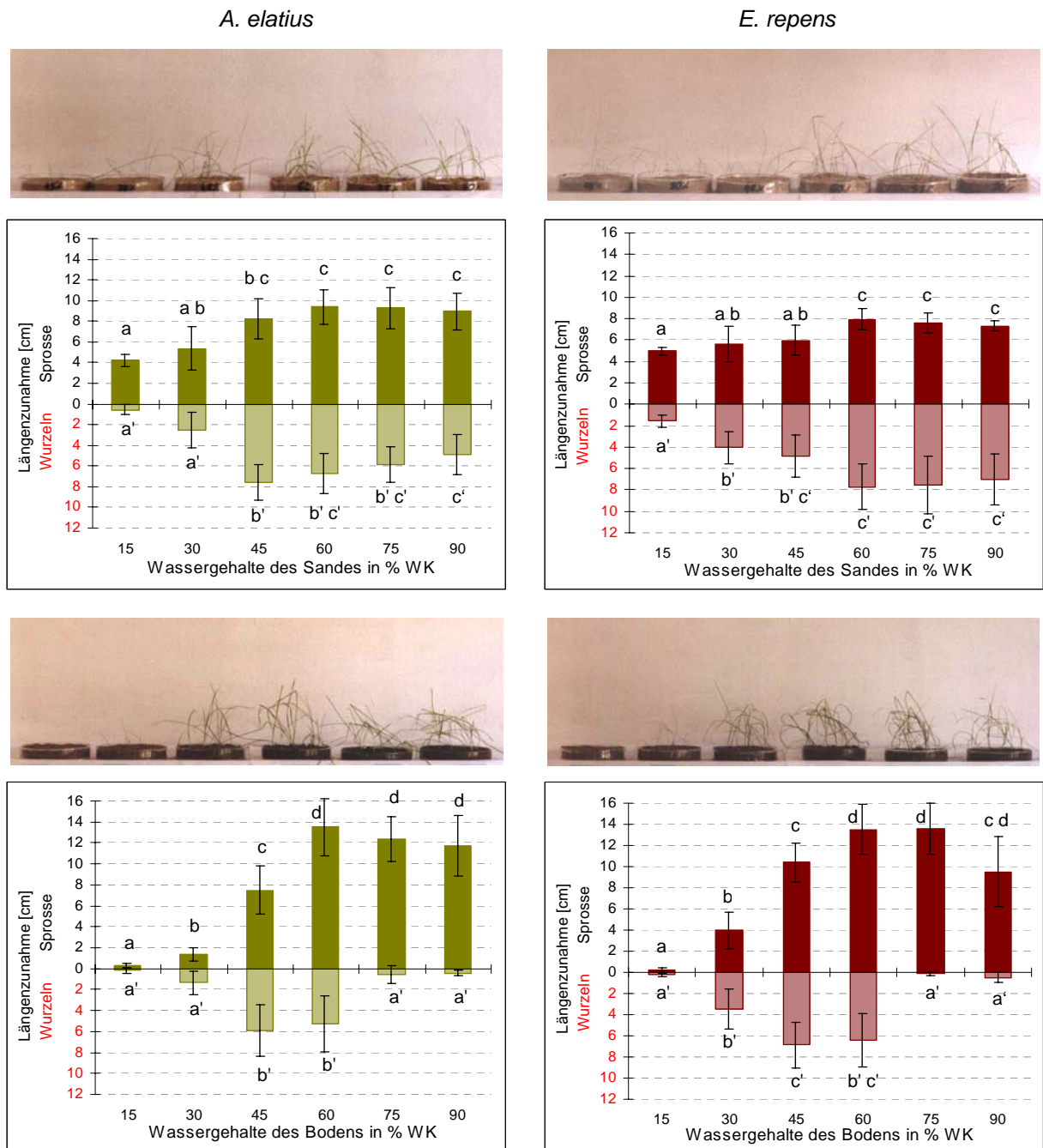


Abbildung 3.1.2: Längenzunahmen der Sprosse (dunkel) und Wurzeln (hell) von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) beim Wachstum auf Quarzsand (oben) und Boden (unten). Die Säulen repräsentieren die Mittelwerte von zehn Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA).

Die hier geschilderten Ergebnisse bildeten die Grundlage für die Einstellung der Feuchtestufen in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen. Da beide Grasarten bei 60 % WK optimal mit Wasser versorgt waren, ab 45 % WK jedoch erste morphologische Reaktionen auf die Abnahme der Feuchtigkeit erkennen ließen, wurden für die Keimungs- und Jungpflanzenversuche Feuchtestufen von 60 % WK (optimale Wasserversorgung), 50 bis 45 % (leichte Trockenheit) und 40 bis 30 % WK (Trockenheit) ausgewählt (vgl. Abschnitt 2.1.3).

3.1.3 Unterschiede zwischen den verschiedenen Substrattypen und Einfluss der Substratsterilisation auf ausgewählte Bodendaten

Verschiedene Arbeiten beschrieben die Belastungssituation der Steudnitzer Böden (siehe u.a. LANGER 2000, FRIEDRICH 2002, WAGNER 2004b, SIELAFF 2005, ROTHE unveröff.). Die Bodendaten unterlagen jedoch zeitlichen und räumlichen Veränderungen. Eine Charakteristik der Bodenprofile von Unterhang und Mittelhang, sowie eine Darstellung der zeitlichen Veränderung der Elementgehalte am Unterhang finden sich in den Tabellen A7.1, A7.2 im Anhang und 1.3.1. Zudem stellt die Tabelle 3.1.1 die Gesamtelementgehalte der Böden von Unterhang und Mittelhang dar. Zur Sterilisierung der Böden existierten keine Daten. Deshalb wurden einzelne Parameter der im Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) eingesetzten Böden nochmals analysiert. Diese Ergebnisse sollen hier kurz vorgestellt werden.

Tabelle 3.1.1: Gegenüberstellung der **Gesamtelementgehalte**^{1, 2, 3} im standorttypischen Substrat in Steudnitz in den Jahren 2003/2004 (nach ROTHE [unveröff.] [Elementgehalte außer Stickstoff] und TEMPERTON & ZIRR [2004] [Stickstoffgehalte von 2001]) sowie der Gesamtelemente im gedüngten Quarzsand⁴ als Referenzsubstrat.

| Gesamtelement- gehalte | Unterhang-Boden ¹ | Mittelhang-Boden ² | Sand ⁴ |
|---------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------|
| N [%] ³ | 0,15 | 0,19 | 0,02 |
| K [g/kg] | 3,3 ± 0,8 | 5,7 ± 1,1 | 0,34 |
| Mg [g/kg] | 2,6 ± 0,3 | 3,2 ± 0,4 | 0,15 |
| Ca [g/kg] | 268,7 ± 4,7 | 123,2 ± 71,0 | 0,15 |
| P [g/kg] | 113,0 ± 4,7 | 83,7 ± 14,5 | 0,14 |
| Na [g/kg] | 15,5 ± 0,7 | 8,1 ± 1,9 | 0 |
| Fe [g/kg] | 6,2 ± 0,5 | 10,2 ± 2,1 | 0,002 |
| Mn [mg/kg] | 105 ± 109 | 352 ± 32 | 0,577 |
| Zn [mg/kg] | 84 ± 4 | 75 ± 3 | 0,962 |
| Cd [mg/kg] | 15 ± 1 | 12 ± 0 | 0 |

¹ Mittelwerte ± Standardabweichungen (n = 8) der Punkte P1-P3 bis 10 cm tief; nach ROTHE (unveröff.) (außer N)

² Mittelwerte ± Standardabweichungen (n = 8) der Punkte P7-P9 bis 10 cm tief; nach ROTHE (unveröff.) (außer N)

³ Stickstoffgesamtgehalte von 2001: Mittelwerte ± Standardabweichungen (n = 6) nach TEMPERTON & ZIRR (2004)

⁴ Die Zugabe der Mineralien zum Sandssubstrat erfolgte in Form von hoch pflanzenverfügbaren Salzen (vgl. Abschnitt A1.1)

Die beiden standorttypischen Substrate Unterhangboden (UH-Boden) und Mittelhangboden (MH-Boden, V1a) unterschieden sich deutlich hinsichtlich ihrer pH-Werte sowie ihrer pflanzenverfügbaren Gehalte an Stickstoff, Phosphat und ausgewählten Spurenelementen. Zusätzlich beeinflusste die Sterilisation der Böden sowohl die pH-Werte als auch die Verfügbarkeit von Stickstoff und Phosphor sowie die Mobilität der Spurenelemente (Tabellen 3.1.2 und 3.1.3).

Der pH-Wert des UH-Bodens lag mit pH 7,52 um 0,26 Einheiten über dem pH-Wert des MH-Bodens. Damit wiesen beide Böden einen niedrigeren pH-Wert als das Referenzsubstrat (gedüngter Quarzsand, V1b) auf. Die Sterilisierung erhöhte in beiden Böden den pH-Wert um 0,33 Einheiten. Dabei korrelierten die Ammoniumstickstoffgehalte leicht aber sehr signifikant negativ mit dem pH-Wert (Tabelle 3.1.4). Auch die Bodenstruktur änderte sich, was sich in einer erhöhten Wasseraufnahmefähigkeit der sterilisierten Böden zeigte (vgl. WK in Tabelle 3.1.2).

Tabelle 3.1.2: Gegenüberstellung der **pH-Werte**, der **maximalen Wasserhaltekapazität (WK)** [ml/100 g] sowie der **pflanzenverfügbaren Stickstoff-, Phosphor- und Kaliumgehalte** [mg kg⁻¹ lufttrockenem Substrat] in den vier verschiedenen Substraten¹ und im gedüngten Quarzsand als Referenzsubstrat (Mittelwerte ± Standardabweichungen, für WK n = 6, sonst n = 8)^{2,3}.

| Bodenparameter | UH | UHs | MH | MHs | Sand |
|---|---------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|-------------------|
| pH-Wert (CaCl ₂) | 7,52 ± 0,019 ^c | 7,88 ± 0,024 ^e | 7,26 ± 0,020 ^b | 7,59 ± 0,013 ^d | 7,01 ^a |
| WK [ml/100 g] | 48,0 ± 1,64 | 51,3 ± 3,40 | 68,7 ± 2,22 | 76,2 ± 2,96 | 24,4 ± 0,71 |
| pflanzenverfügbare Stickstoff [mg kg ⁻¹ BoTS] | 3,16 ± 0,367 ^a | 11,45 ± 0,615 ^b | 26,56 ± 0,557 ^c | 40,52 ± 0,678 ^d | 192 ^e |
| pflanzenverfügbare Phosphor [mg kg ⁻¹ BoTS] | 193 ± 13,8 ^b | 134 ± 6,4 ^a | 604 ± 24,4 ^d | 292 ± 9,7 ^c | 134 ^a |
| pflanzenverfügbares Kalium [mg kg ⁻¹ BoTS] ¹ | 253 | - | 469 | - | 337 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

² Die Werte des pflanzenverfügbaren Kaliums für UH und MH wurden aus den Daten von TEMPERTON & ZIRR (2004) sowie von ROTHE (unveröff.) kalkuliert (vgl. Abschnitt 2.2.1.5).

³ Werte mit verschiedenen Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA).

Die unbehandelten Böden enthielten nur knapp 2 % (UH-Boden) bzw. 14 % (MH-Boden) des Gehaltes an pflanzenverfügbarem Stickstoff des optimal gedüngten Referenzsubstrats (Quarzsand V1b). Damit enthielt der UH-Boden auch nur ein Zehntel des pflanzenverfügbaren Stickstoffanteils des MH-Bodens. Die Sterilisation erhöhte in beiden Böden den Anteil des pflanzenverfügbaren Stickstoffs: im UH-Boden um das 3,6fache und im MH-Boden um das 1,5fache (Tabelle 3.1.2). Dabei verschoben sich die Verhältnisse der verschiedenen Fraktionen des pflanzenverfügbaren Stickstoffs. So vervierfachte sich durch die Sterilisation der Anteil des Ammoniumstickstoffs am gesamten pflanzenverfügbaren Stickstoff. Gleichzeitig halbierte sich der Anteil des Nitratstickstoffs, der Anteil des Nitritstickstoffs reduzierte sich auf 1 % des pflanzenverfügbaren Stickstoffs (Abbildung 3.1.3).

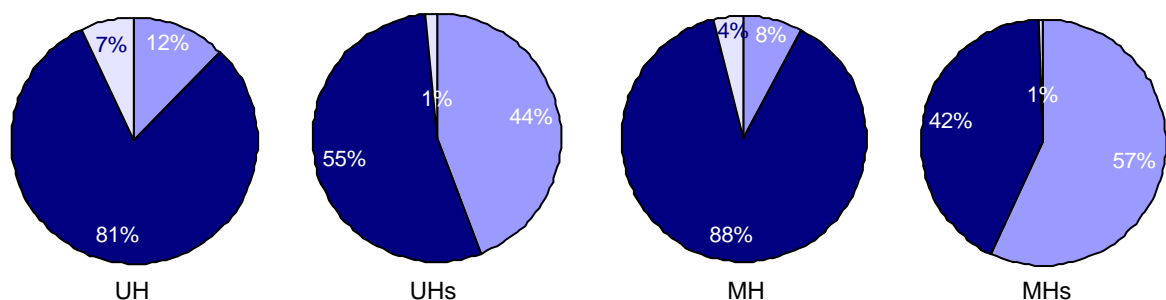


Abbildung 3.1.3: Prozentuale Anteile von ■ Ammoniumstickstoff, ■ Nitratstickstoff und ■ Nitritstickstoff am pflanzenverfügbaren Stickstoffgehalt der vier verschiedenen Substrate (UH – Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden).

Die pflanzenverfügbaren Phosphatgehalte der beiden unbehandelten Böden waren um 44 % (UH-Boden) bzw. 350 % (MH-Boden) höher als die Phosphatgehalte des Referenzsubstrats. Dabei enthielt der UH-Boden nur ein Drittel des pflanzenverfügbaren Phosphatgehalts des MH-Bodens. Bei beiden standorttypischen Böden reduzierte die Sterilisation den pflanzenverfügbaren Phosphatanteil: im UH-Boden um ein Drittel, im MH-Boden um die Hälfte. Auch

der verfügbare Phosphatgehalt des Bodens korrelierte negativ mit dem pH-Wert des Bodens (Tabelle 3.1.4).

Tabelle 3.1.3: Gegenüberstellung ausgewählter **Gehalte an mobilen Elementen** nach Ammoniumnitrat-Aufschluss [mg kg^{-1} lufttrockenem Substrat] in den vier verschiedenen Substraten¹ und im Quarzsand als Referenzsubstrat².

| Element | UH | UHs | MH | MHs | Sand |
|---------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|---------------------|
| Kupfer | 0,090 ± 0,056 ^a | 0,078 ± 0,025 ^a | 0,057 ± 0,013 ^a | 0,067 ± 0,043 ^a | 0,577 ^b |
| Mangan | 0,394 ± 0,077 ^a | 0,139 ± 0,026 ^a | 0,926 ± 0,431 ^b | 0,747 ± 0,328 ^b | 0,577 ^{ab} |
| Zink | 0,471 ± 0,275 ^a | 0,464 ± 0,432 ^a | 1,448 ± 1,154 ^{ab} | 0,239 ± 0,150 ^a | 0,962 ^b |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

² Werte mit verschieden Buchstaben sind signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA).

Die naturbelassenen standorttypischen Böden wiesen deutlich niedrigere mobile Kupfer-, Mangan- und Zinkgehalte als das Referenzsubstrat auf. So erreichten die mobilen Kupfergehalte nur 10 bis 16 % der Referenzgehalte. Im Vergleich zum MH-Boden enthielt der UH-Boden signifikant mehr mobiles Kupfer, dagegen deutlich weniger mobiles Mangan und Zink (Tabelle 3.1.3). Durch die Sterilisation sanken die mobilen Gehalte von Mangan und Zink in beiden Böden zusätzlich. Der Einfluss der Sterilisation auf die Mobilität des Kupfers war vom Boden abhängig. So wurde der mobile Kupfergehalt durch die Sterilisation im UH-Boden reduziert, im MH-Boden dagegen erhöht. Dabei ergab sich ein negativer Zusammenhang der untersuchten mobilen Schwermetallgehalte des Bodens mit dem Boden-pH-Wert (vgl. Tabelle 3.1.4).

Die mobilen Cadmiumgehalte lagen bei allen Bodenproben unterhalb der Nachweisgrenze von 0,28 ppm.

Tabelle 3.1.4: Korrelationskoeffizienten nach PEARSON ausgewählter Bodenparameter

| | Kupfer | Mangan | Zink | Pflanzen- verfügbarer Phosphor | Ammonium- Stickstoff | Nitrat- Stickstoff | Pflanzen- verfügbarer Stickstoff |
|--|----------|----------|----------|--------------------------------------|-------------------------|-----------------------|--|
| pH-Wert | -0,497** | -0,683** | -0,577** | -0,870** | -0,325** | - | - |
| Ammonium- Stickstoff | -0,583** | 0,352** | - | 0,430** | - | 0,856** | 0,979** |
| Nitrat-Stickstoff | -0,407** | 0,394** | - | 0,511** | 0,856** | - | 0,944** |
| Pflanzenverfü- barer Stickstoff | 0,882** | - | - | 0,878** | 0,979** | 0,944** | - |

** - die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

Die chemischen Unterschiede der Böden waren standortbedingt. So wies der MH-Boden höhere mobile Elementgehalte aber geringere pH-Werte als der UH-Boden auf.

Physikalische und chemische Veränderungen von Böden durch eine Sterilisation beschrieben auch AHONSI et al. (2002) und EGLI et al. (2006). Die Ursache für diese Veränderungen lag in den hohen Temperaturen und dem hohen Druck bei der Sterilisierung. Sehr hohe Temperaturen können u. a. Lehmkolloide reduzieren (CHAMBERS & ATTWILL 1994).

Außerdem stiegen die Gehalte an mobilem Stickstoff durch die Sterilisation an. Eine Erhöhung der Verfügbarkeit von Stickstoff im Boden durch starke Hitze (400 - 600 °C) wurde von CHAMBERS & ATTWILL (1994) beschrieben. Auch EGLI et al. (2006) beobachteten eine leichte

Erhöhung der totalen Stickstoffgehalte durch eine Dampfsterilisation des Bodens. Dabei bemerkten sie gleichzeitig eine Abnahme der organischen Biomasse im Boden. Der gestiegene Gesamtstickstoffgehalt durch die Sterilisation ist somit vermutlich auf die Aufspaltung organischen Materials zurückzuführen. Die Sterilisation zerstörte den organischen Masse-Pool des Bodens (EGLI et al. 2006), während in einem natürlichen, stabilen Ökosystem der Biomasseanteil des Bodens konstant bleibt (GISI 1990).

Im MH-Boden war der Anteil an organischem Material aufgrund einer stärkeren Bodenauf-lage (vgl. Tabellen A7.1 und A7.2 im Anhang) höher als im UH-Boden. Das könnte die Ursache für die deutlich höhere Zunahme an mobilem Stickstoff durch die Sterilisierung des MH-Bodens gegenüber dem UH-Boden sein.

Bei schlechter Belüftung und Temperaturen unter 6 °C oder über 30 °C verläuft die Ammonifikation rascher als die Nitrifikation (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Die Sterilisation des Bodens fand unter Luftabschluss statt. Daher konnte der höhere Anteil von Ammoniumstickstoff im Verhältnis zum Nitratstickstoff im sterilisierten Boden rühren.

Neben dem Aufschluss organischen Materials konnte auch die sterilisationsbedingt reduzierte Mikroorganismenzahl zum Anstieg des Gehaltes an mobilem Stickstoff beitragen. Mikroorganismen binden einen Großteil des im Boden vorliegenden Stickstoffs (GISI 1990). Ohne die Mikroorganismen stand dieser Stickstoff den Pflanzen zur Verfügung.

Auf die hier nicht untersuchten mobilen Gehalte an Kalium, Magnesium und Natrium wirkte sich eine Sterilisation kaum aus (AHONSI et al. 2002).

Dagegen wurde in den vorliegenden Untersuchungen ein Einfluss der Sterilisation auf die Mobilität von Schwermetallen beobachtet. Die Mangan- und Zinkgehalte des Substrats sanken durch die Sterilisation. Denselben Effekt fanden AHONSI et al. (2002). Dagegen ergaben die Untersuchungen von EGLI et al. (2006) eine Zunahme der Mobilität dieser Elemente durch die Sterilisation. Dieses Ergebnis führten EGLI et al. (2006) auf eine sterilisationsbedingte Veränderung des Anteils organischer Liganden im Boden zurück (EGLI et al. 2006).

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Bodenelementgehalte lagen im Bereich der **Grenz- und Richtwerte**. Mobile Gehalte an Cadmium waren in den untersuchten Bodenproben nicht mehr nachweisbar. Sie schwankten bei allen Proben um die Nachweisgrenze. Mit maximal $0,008 \pm 0,005$ ppm (MH-Boden) mobilem Cadmium lagen sie unter den für Ackerbauflächen und Nutzgärten angegebenen Maßnahmewerten von 0,04 ppm in der ammoniumnitratlöslichen Fraktion (BBODSCHV 1999). Nach FRIEDRICH (2002) und ROTHE (unveröff.) korrelierten die Cadmiumgesamtgehalte sehr stark mit den Phosphatgesamtgehalten (PEARSON-Korrelationskoeffizient $R > 0,8$). Aufgrund der sehr geringen Cadmiumgehalte konnte dieser Zusammenhang in den vorliegenden Untersuchungen nicht bestimmt werden.

Die Kupfer- und Zinkgehalte der Böden blieben unter den für Ackerbauflächen angegebenen Prüfwerten von 1 ppm für Kupfer und 2 ppm für Zink (jeweils ammoniumnitratlöslich; BBODSCHV 1999). Lediglich einzelne Proben wiesen Zinkgehalte über 2 ppm auf. Im Mittel

lagen aber auch die Zinkgehalte des MH-Substrats niedriger als die angegebenen Prüfwerte. Ein hoher Phosphatgehalt kann die Zinkaufnahme in Pflanzen verringern (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002).

Andere Schwermetalle wie Nickel, Blei, Chrom und Quecksilber wurden im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht. Ergebnisse von METZNER et al. (1997) zeigten, dass die Gesamtgehalte dieser Elemente im Steudnitzer Boden schon 1997 deutlich unterhalb ihrer Grenzwerte laut Klärschlammverordnung lagen. Allerdings verwiesen METZNER et al. (1997) auf überhöhte Fluor-Gehalte.

3.1.4 Identifizierung und Enzymgrößenbestimmung der SOD-Isoenzyme von *A. elatius* und *E. repens*

Diese Untersuchungen sollten die Varianten der in den Versuchen gefundenen Isoenzyme sowie deren Enzymgrößen bestimmen.

In Pflanzenzellen treten drei SOD-Formen auf: manganabhängige SOD (Mn-SOD), eisenabhängige SOD (Fe-SOD) und kupfer-/zinkabhängige SOD (Cu/Zn-SOD) (BOWLER et. al. 1992). Diese Isoenzyme können mit dem Hemmtest nach FRIDOVICH (1983) (vgl. Abschnitt 2.2.1.10) identifiziert werden, wobei die einzelnen Isoenzyme unterschiedlich auf bestimmte Hemmlösungen reagieren: Eine Cu/Zn-SOD wird sowohl durch die Wasserstoffperoxid-Lösung (H_2O_2) als auch durch die Kaliumcyanid-Lösung (KCN) gehemmt. Eine Fe-SOD wird durch H_2O_2 inaktiviert, durch KCN jedoch nicht beeinträchtigt. Eine Mn-SOD wird weder durch H_2O_2 noch durch KCN gehemmt (FRIDOVICH 1983, CHENG & SONG 2006).

Nach dieser Methode wurden in allen vorliegenden Versuchen (V1a, V1b, V2, V3) sowohl für *A. elatius* als auch für *E. repens* jeweils drei SOD-Isoenzyme identifiziert. Die SOD1 beider Grasarten wurden durch keine der Hemmlösungen inaktiviert und wurden somit als Mn-SOD erkannt (Abbildung 3.1.4). Die SOD2 und SOD3 beider Grasarten wurden durch H_2O_2 , nicht aber durch KCN gehemmt (Abbildung 3.1.4). Dies wies somit auf je zwei Fe-SOD hin. Die Identifikation einer Cu/Zn-SOD erfolgte nach diesem Test daher für *A. elatius* und *E. repens* nicht.

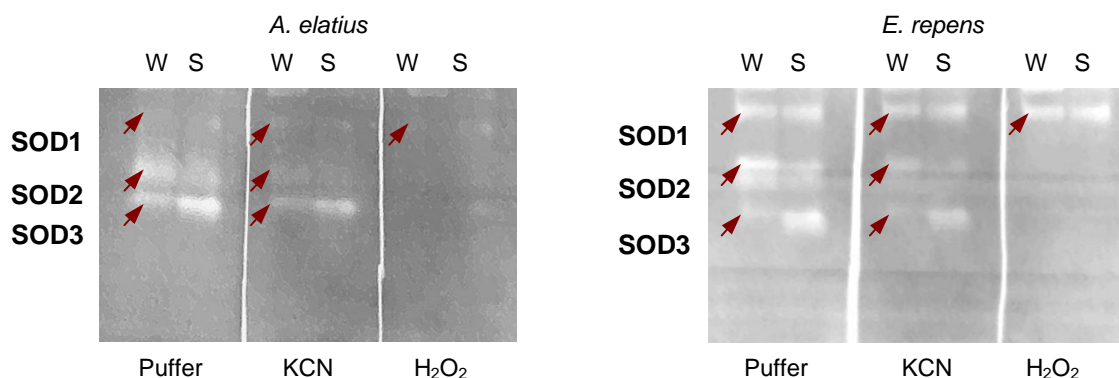


Abbildung 3.1.4: Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) mittels Hemmtest nach FRIDOVICH (1989).

Jedoch wurden in verschiedenen Vertretern der Familie *Poaceae* sowohl Mn- als auch Cu/Zn-SOD nachgewiesen, so in *Hordeum vulgare* (PLAZEK & ZUR 2003), *Oryza sativa* (YAMANE et al. 2004a, b), *Festuca pratensis* (PLAZEK & ZUR 2003), *Lolium perenne*, *Cynododon dactylon* und *Sorghum vulgare* (BRIDGES & SALIN 1981). Auch für *Triticum aestivum* wurden in der Regel ein bis zwei Mn-SOD und zwei Cu/Zn-SOD beschrieben (BEAUCHAMP & FRIDOVICH 1971, JAASKA 1982, ROBINSON et al. 1996, HACISALIHOGU et al. 2003). Dagegen wurden deutlich seltener Fe-SOD in Vertretern der Familie *Poaceae* bestimmt, z. B. in *Oryza sativa* (KAMINAKA et al. 1999, YAMANE et al. 2004a und b) oder *Hordeum vulgare* (WU & VON TIEDEMANN 2004), aber auch in *Triticum aestivum* (SRIVALLI & KHANNA-CHOPRA 2001, SAIRAM & SRIVASTAVA 2002, ZHANG et al. 2004). Jedoch wurde nie mehr als eine Fe-SOD in den Pflanzen gefunden.

Diese Ergebnisse legten die Vermutung nahe, dass es sich auch bei den für *A. elatius* und *E. repens* vorliegenden SOD2 und SOD3-Isoenzymen um Cu/Zn-SOD handeln könnte. Eine mögliche Ursache für eine Fehlidentifizierung dieser beiden SOD als Fe-SOD lag eventuell in einem methodischen Fehler. Eine geringfügige Abnahme der Stärke der SOD2- und SOD3-Aktivitäten durch KCN wurde festgestellt (vgl. Abbildung 3.1.4). Möglicherweise reichte die vorliegende Konzentration des KCN nicht aus, um eine Cu/Zn-SOD vollständig zu hemmen. Gleichzeitig schien es im Vergleich mit den Untersuchungen der anderen Autoren unwahrscheinlich, dass dieser Effekt auf die leichte Inaktivierung einer Fe-SOD durch die KCN-Lösung zurückzuführen war. Aus diesen Gründen wurden die SOD2 und SOD3 beider Grasarten in der vorliegenden Arbeit als Cu/Zn-SOD betrachtet.

Die Laufzeiten der jeweiligen SOD-Isoenzyme waren für die Wurzeln und Sprosse derselben Art identisch, variierten jedoch zwischen den beiden Arten. Diese artspezifischen Unterschiede wurden durch die differenten Molekülgrößen der SOD-Isoenzyme verursacht.

Die einzelnen Molekülgrößen der SOD-Isoenzyme konnten durch den Vergleich mit einem Standard mit Hilfe der SDS-Polyamid-Gelelektrophorese mit Silberfärbung abgeschätzt werden (Abbildung 3.1.5). Dabei entsprachen bei beiden Grasarten die Enzymgrößen der Wurzel-SOD den Enzymgrößen der jeweiligen Isoenzyme in den Sprossen. Zwischen beiden Modellarten unterschieden sich die Molekülgrößen der SOD-Isoenzyme.

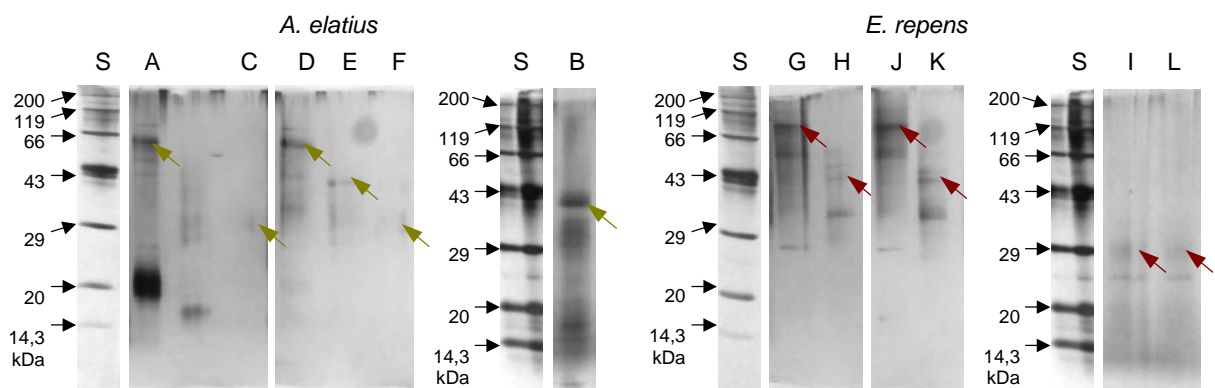


Abbildung 3.1.5: Identifizierung der **Größen der SOD-Isoenzyme** von *Arrhenatherum elatius* (links, [A] SOD1, [B] SOD2, [C] SOD3 der Wurzeln; [D] SOD1, [E] SOD2, [F] SOD3 der Sprosse) und von *Elytrigia repens* (rechts, [G] SOD1, [H] SOD2, [I] SOD3 der Wurzeln; [J] SOD1, [K] SOD2, [L] SOD3 der Sprosse. Zur Bestimmung der Molekülgrößen diente ein Standard (S).

Insgesamt wurden also für jede Art drei artspezifische SOD-Isoenzyme bestimmt, die sowohl in den Wurzeln, als auch in den Sprossen aktiv waren. Es ergaben sich Molekülgrößen zwischen 30 und 60 kDa für *A. elatius* sowie zwischen 25 und 90 kDa für *E. repens* (Tabelle 3.1.5).

Tabelle 3.1.5: Ermittelte **Molekülgrößen** der SOD-Isoenzyme von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*.

| Isoenzym | Typ | Molekülgröße [kDa] | |
|----------|-------|--------------------|------------------|
| | | <i>A. elatius</i> | <i>E. repens</i> |
| SOD1 | Mn | ca. 60 | 70-90 |
| SOD2 | Cu/Zn | ca. 40 | 30-40 |
| SOD3 | Cu/Zn | ca. 30 | 25-30 |

Da die Reaktionen der einzelnen SOD-Isoenzyme auf die verschiedenen Behandlungen der Versuche V1a, V1b, V2 und V3 stark schwankten, wurden die Gesamtintensitäten der SOD zur Auswertung des Verhaltens der SOD herangezogen.

3.1.5 Interaktionsstudien standorttypischer Gräser im Keimungsstadium

3.1.5.1 Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* im Keimungsstadium auf geogene und biogene Faktoren

Eine erfolgreiche Keimung ist die erste Voraussetzung für die Ansiedlung einer Pflanze (LARCHER 2001). Die Keimung stellt damit ein kritisches Stadium für die spätere Vegetationsmusterprägung dar. Die vorliegenden Keimungsversuche sollten zeigen, wie mögliche Stressoren die Keimung von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* und damit ihr Zusammenleben beeinflussten.

Als gekeimt galten die Pflanzen, sobald Radicula an der Austrittsstelle der Karyopse sichtbar wurde. Zur Kennzeichnung des Keimungserfolges wurden die **Keimgeschwindigkeit** (Keimrate nach drei Tagen bzw. beim Versuch mit verzögerter Aussaat nach fünf Tagen) und die **Keimfähigkeit** (Keimrate nach 11 Tagen) bestimmt. Dabei wurde als Keimrate der prozentuale Anteil der gekeimten Karyopsen an der Gesamtzahl der ausgesäten Karyopsen betrachtet.

In allen Versuchen korrelierte die Keimgeschwindigkeit sehr signifikant mit der Keimfähigkeit (Tabelle A2.6 im Anhang). Die Keimgeschwindigkeit lag in den Kontrollvarianten von *A. elatius* zwischen 0 und 28 %, von *E. repens* zwischen 6 und 30 %. Die Keimfähigkeit der Kontrollvarianten reichte bei *A. elatius* von 31 bis 95 % und bei *E. repens* von 38 bis 60 %. In den meisten Versuchen besaß *E. repens* eine höhere Keimgeschwindigkeit und Keimfähigkeit als *A. elatius* ($p \leq 0,019$). Eine Ausnahme bildete der Keimungsversuch mit Trockenheit (KV3), wo *A. elatius* deutlich erfolgreicher als in den anderen Versuchen keimte und damit höhere Keimraten als *E. repens* erzielte ($p = 0,000$; Abbildung 3.1.7).

Keimungsversuch mit verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen (KV1)

Im Untersuchungsgebiet Steudnitz war das Verhältnis der Makroelemente Kalium und Natrium deutlich zugunsten des Natriums verschoben. Im Extremfall erreichten die Kalium-Nat-

rium-Verhältnisse im Untersuchungsgebiet 1:35 (M:M). Um zu überprüfen, ob solche verschobenen Elementgehalte die Keimung beeinflussen, wurde dieser Keimungsversuch durchgeführt.

Im Vergleich zu den Kontrollvarianten ohne den Zusatz von Kalium- oder Natriumsalzen zum Substrat zeigten beide Arten eine schlechtere Keimung, sobald Salze in der Substratlösung enthalten waren. Die Keimgeschwindigkeiten von *E. repens* verringerten sich signifikant in Anwesenheit der Salze (Reinaussaat $p = 0,000$, Mischsaat $p \leq 0,004$, Tabelle A2.1 im Anhang). Mit zunehmender Keimdauer glichen sich jedoch die Keimraten der Kontrollvarianten den Keimraten der anderen Varianten an. Somit konnte am 11. Tag kein Unterschied der Keimfähigkeiten zwischen den einzelnen Varianten festgestellt werden (Abbildung 3.1.6, vgl. Tabelle A2.1 im Anhang). Auch *A. elatius* wies in den Kontrollvarianten in den ersten Tagen höhere Keimraten auf (Tabelle A2.1 im Anhang). Aber weder für die Keimgeschwindigkeiten noch für die Keimfähigkeiten waren diese Unterschiede signifikant.

Die verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnisse beeinflussten weder die Keimgeschwindigkeiten noch die Keimfähigkeiten beider Arten signifikant. Bei *A. elatius* bestimmten die Kalium-Natrium-Verhältnisse die Reaktion auf die Kulturform. Bei einem Kalium-Natrium-Verhältnis von 35:1 (M:M) lag die Keimfähigkeit in Reinaussaat um zehn Prozent höher als in Mischsaat ($p = 0,033$) (Abbildung 3.1.6, vgl. Tabelle A2.1 im Anhang).

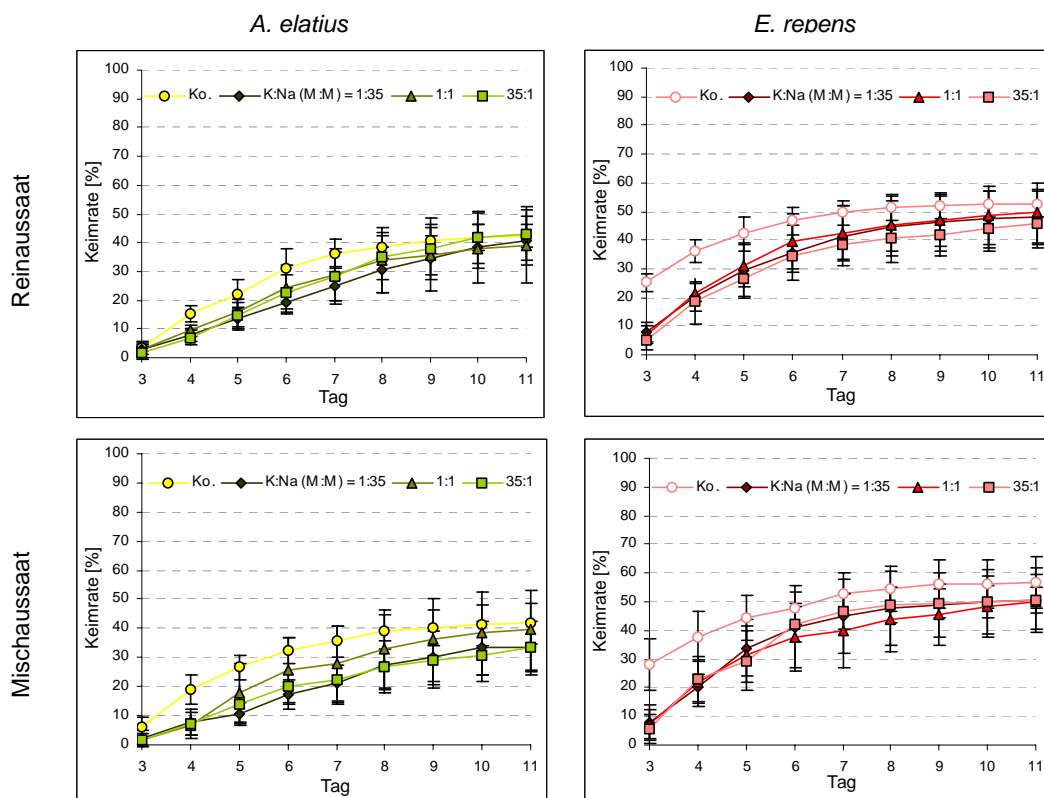


Abbildung 3.1.6: Verlauf der Keimung von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) in Rein- (oben) und Mischsaat (unten) bei **verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen** (1:35, 1:1 und 35:1 M:M) sowie in der Kontrolle (Ko.) mit destilliertem Wasser im Substrat. Die Punkte repräsentieren die Mittelwerte von neun Proben \pm Standardabweichungen (Tabelle A2.1 im Anhang).

Keimungsversuch mit verschiedenen Feuchtestufen im Substrat (KV2)

Nach LARCHER (2001) wird jeder Lebensvorgang von einer Erniedrigung des Wasserpotentials beeinflusst. Die Wirkung der Substratfeuchte auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens* wurde mit diesem Keimungsversuch untersucht.

Der Feuchtegehalt im Substrat besaß einen Effekt auf die Keimgeschwindigkeit von *A. elatius* in Mischkultur. In dieser Variante lag die Keimgeschwindigkeit bei 30 % WK deutlich unter der Keimgeschwindigkeit bei 45 % WK ($p = 0,041$) (Abbildung 3.1.7, Tabelle A2.2 im Anhang). Die Keimgeschwindigkeit bei 60 % WK lag zwischen den Werten der beiden anderen Feuchtestufen, unterschied sich aber nicht signifikant von diesen (Tabelle A2.2 im Anhang). Die Keimgeschwindigkeiten von *E. repens* variierten nicht in Abhängigkeit von der Substratfeuchte. Die Keimfähigkeiten beider Arten wurden weder vom Feuchtegehalt des Substrats noch von der Aussaatform beeinflusst (Abbildung 3.1.7, Tabelle A2.2 im Anhang).

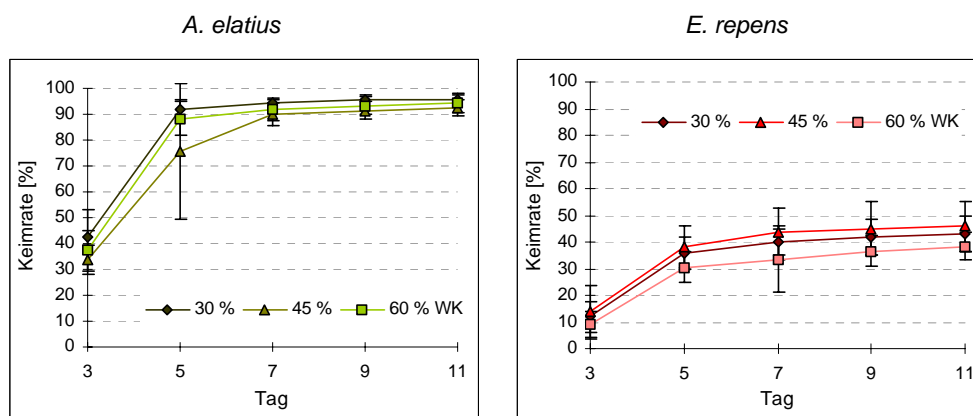


Abbildung 3.1.7: Verlauf der Keimung von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) bei **Substratfeuchtegehalten** von 30, 45 und 60 % WK in Reinaussaat. Die Punkte repräsentieren die Mittelwerte von neun Proben \pm Standardabweichungen. Die Keimraten von *A. elatius* und *E. repens* in Mischsaat unterschieden sich nicht signifikant von denen in Reinaussaat (vgl. Tabelle A2.2 im Anhang).

Keimungsversuch mit verschiedenen Dichten des Saatguts (KV3)

Die gegenseitigen räumlichen Wechselwirkungen der Karyopsen von *A. elatius* und *E. repens* auf die Keimung wurden durch den Keimungsversuch mit verschiedenen Dichten des Saatguts überprüft.

Dabei wirkten sich die unterschiedlichen Dichteverhältnisse nicht auf Keimgeschwindigkeiten oder Keimfähigkeiten von *A. elatius* und *E. repens* aus. Auch die Reaktion beider Arten auf die Aussaatform blieb unverändert (Tabelle A2.4 im Anhang).

Keimungsversuch mit Zusatz von Ferulasäure (KV4)

Von *E. repens* ist bekannt, dass sie die allelopathisch wirksame Ferulasäure ausscheidet (vgl. Abschnitt 1.4.2). Der Zusatz von Ferulasäure zum Substrat sollte damit die Auswirkungen einer bereits etablierten *Elytrigia*-Population von auf die Keimung beider Grasarten simulieren. (Aufgegriffen wurde die Idee, eine bereits etablierten Population zu simulieren, auch später in den Jungpflanzenversuchen V2 und V3, vgl. Abschnitte 3.3 und 3.4).

Der Zusatz von Ferulasäure zum Substrat besaß einen deutlichen Einfluss auf die Keimgeschwindigkeiten und die Keimfähigkeiten beider Grasarten. Bei 1 mM Ferulasäure in der

Substratlösung konnte noch kein Effekt auf die Keimung beider Arten festgestellt werden (Tabelle A2.3 im Anhang). Doch 10 mM Ferulasäure in der Substratlösung verringerten sowohl die Keimgeschwindigkeiten als auch die Keimfähigkeiten von *A. elatius* in Mischsaat und von *E. repens* in Rein- und Mischsaat um über 90 % gegenüber der Kontrolle ($p = 0,000$) (Abbildung 3.1.8). Die Keimgeschwindigkeit und die Keimfähigkeit von *A. elatius* in Reinsaat wurden durch den Zusatz von 10 mM Ferulasäure ebenfalls verringert, aber nur um jeweils ca. 35 %. Aufgrund ihrer hohen Varianz unterschieden sich diese Keimgeschwindigkeit und diese Keimfähigkeit aber nicht signifikant von den entsprechenden Werten der Kontrolle oder von den Werten von *A. elatius* in Mischsaat bei Zusatz von 10 mM Ferulasäure (Tabelle A2.3 im Anhang). Die Aussaatform wirkte sich demnach bei der höchsten Ferulasäurekonzentration auf das Keimverhalten von *A. elatius* aus. Die übrigen Varianten mit *A. elatius* und die Varianten mit *E. repens* reagierten nicht auf die Aussaatform (vgl. Tabelle A2.3 im Anhang).

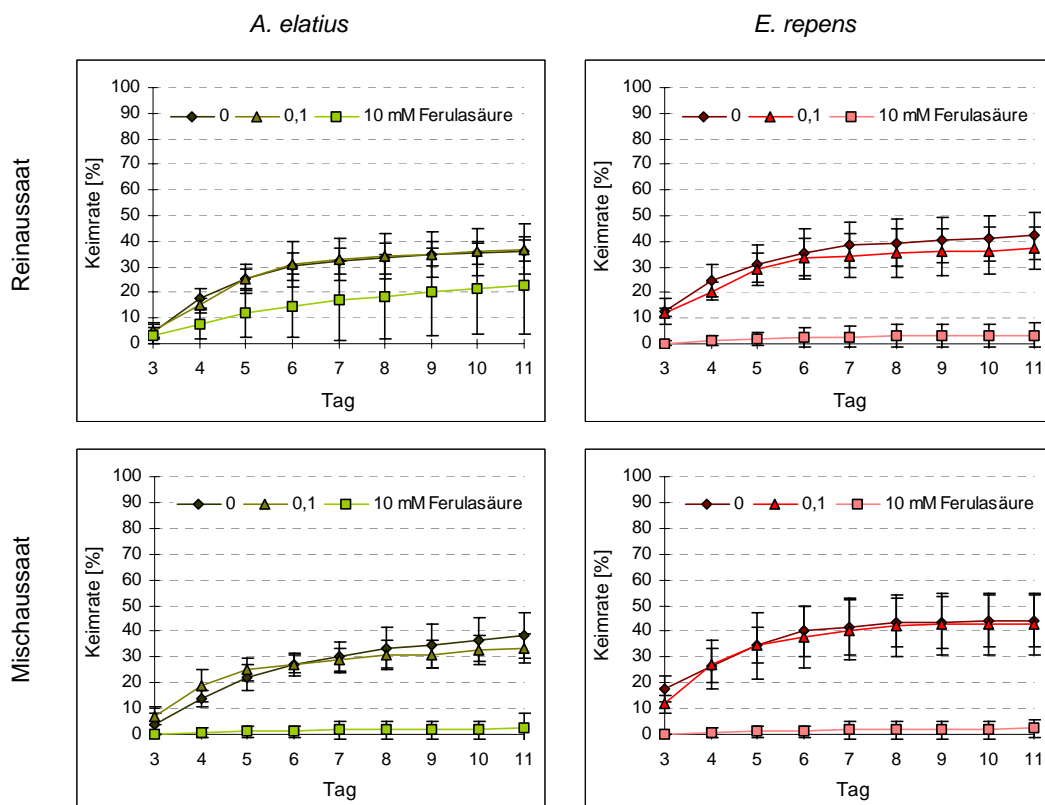


Abbildung 3.1.8: Verlauf der Keimung von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) in Reinsaat (oben) und in Mischsaat (unten) bei Zugabe von 0, 0,1 und 10 mM **Ferulasäure** zum Substrat. Die Punkte repräsentieren die Mittelwerte von neun Proben \pm Standardabweichungen (Tabelle A2.3 im Anhang).

Keimungsversuch mit zeitlich versetzter Aussaat (KV5)

Die Reihenfolge der Ansiedlung einzelner Pflanzenarten ist wichtig für die Entwicklung von Pflanzengemeinschaften. So kann die Etablierung einer Pflanzenart, die nach einer anderen Pflanzenart ankommt, positiv oder negativ durch die Anwesenheit der ersten Art beeinflusst werden (*priority effect* – Vorrangswirkung, vgl. FENNER 1987, DAEHLER & GOERGEN 2005). Dieser Keimungsversuch sollte die Bedeutung der Reihenfolge der Ansiedlung für die Kei-

mungsfähigkeit und damit für die Etablierung von *A. elatius* und *E. repens* im Untersuchungsgebiet aufzeigen.

Die verzögert ausgesäten Karyopsen von *A. elatius* und *E. repens* erreichten die gleichen Keimgeschwindigkeiten und Keimfähigkeiten, wie die gleichzeitig mit ihren Nachbarn ausgesäten Karyopsen (Tabelle A2.5 im Anhang). Für diesen Effekt war die Art der Nachbarn nicht relevant. Eine verzögerte Aussaat veränderte auch die Reaktion von *A. elatius* auf die Aussaatform nicht. Demgegenüber wies *E. repens* sowohl bei gleichzeitiger Aussaat als auch bei verzögerter Aussaat in der Reinform eine höhere Keimfähigkeit als in der Mischform auf (Abbildung 3.1.9). Diese Werte waren bei gleichzeitiger Aussaat signifikant ($p = 0,021$), bei verzögerter Aussaat jedoch nicht. Die Keimgeschwindigkeiten zeigten den gleichen Trend, waren aber bei gleichzeitiger Aussaat nur nahezu signifikant ($p = 0,070$, Tabelle A2.5 im Anhang).

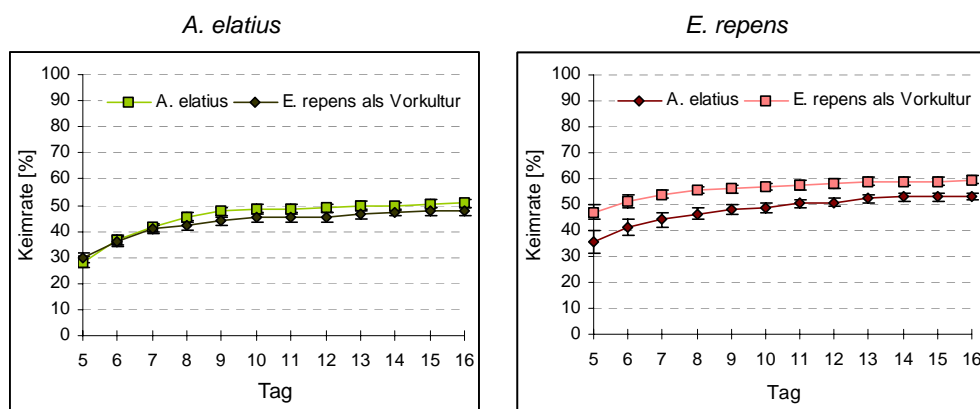


Abbildung 3.1.9: Verlauf der Keimung von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) bei **gleichzeitiger Aussaat** neben *A. elatius* oder *E. repens*. Die Punkte repräsentieren die Mittelwerte von neun Proben \pm Standardabweichungen (zur verzögerten Aussaat vgl. Tabelle A2.5 im Anhang).

Einfluss der Aussaatform auf das Keimverhalten der beiden Grasarten

Die Aussaatform (Reinsaat oder Mischsaat) beeinflusste damit das Keimverhalten von *A. elatius* und *E. repens* nur geringfügig. Die Aussaat in der gemischten Variante wirkte sich auf *A. elatius* bei niedrigen Kalium-Natrium-Verhältnissen negativ auf die Keimfähigkeit (Tabelle A2.1 im Anhang) und bei geringem Feuchtegehalt im Substrat (30 % WK) negativ auf die Keimgeschwindigkeit (Tabelle A2.2 im Anhang) aus. Dabei spiegelte sich der Effekt der Substratfeuchte in den Keimraten ab dem siebten Tag nicht wider. Die Mischsaat bei 30 % WK verzögerte somit die Keimung nur, veränderte aber nicht die Keimfähigkeit der Samen. *E. repens* zeigte nur bei einem Keimversuch in der Kontrollvariante eine negative Reaktion des Keimverhaltens auf die Mischsaat. Die Kontrollvarianten der anderen Keimversuche wiesen diesen Effekt nicht auf.

3.1.5.2 Zwischenbilanz zu den Interaktionsstudien im Keimungsstadium

Der Einfluss geogener Faktoren auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens*

Der durch die Keimgeschwindigkeiten und die Keimfähigkeiten gekennzeichnete Keimungserfolg (KREEB 1996) beider Arten wurde nicht von den untersuchten geogenen Faktoren beeinflusst. Der Feuchtegehalt des Substrats, die Aussaatdichte oder das Kalium-Natrium-Verhältnis veränderten die Keimungserfolge beider Arten nicht (Abbildungen 3.1.6 und 3.1.7). Auch andere Autoren beschrieben die relative Unempfindlichkeit der Keimung gegenüber abiotischen Einflüssen wie der Nährstoffversorgung (ERIKSSON & ERIKSSON 1998, MONACO et al. 2003), der Salzbelastung des Bodens (HOSSEINI et al. 2002) oder Trockenheit (SCHOPFER & BRENNICKE 1999). Eine Ursache für diese Unempfindlichkeit mag darin liegen, dass das Wachstum der Sämlinge zunächst unabhängig von einer externen Nährstoffbereitstellung erfolgt (MARSCHNER 1995).

Der Einfluss biogener Faktoren auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens*

Im Allgemeinen wurden die Keimerfolge beider Arten von der gleichzeitigen Aussaat der Karyopsen der anderen Art nicht beeinflusst. Einzig im Versuch mit verzögerter Aussaat (KV5) keimte *E. repens* in Reinaussaat besser als in Mischsaat (Abbildung 3.1.9). Dieser Effekt wurde durch die anderen Keimungsversuche nicht bestätigt. Die Unabhängigkeit der Keimung von der Anwesenheit anderer Saaten wird durch die Ergebnisse anderer Autoren untermauert (z. B. ERIKSSON & ERIKSSON 1998, MOLES & WESTOBY 2004).

Auch die **Nachbarschaft** junger Keimlinge (KV5) veränderte die Keimung der Karyopsen beider Arten nicht. Verschiedene Autoren beschrieben, dass etablierte Pflanzen auf Keimlinge einen stützenden und schützenden Effekt (*nurse plant effect*) ausüben können (FENNER 1987, ERIKSSON & ERIKSSON 1998, DAEHLER & GOERGEN 2005). Möglicherweise reichten die fünf Tage Entwicklungsvorsprung im vorliegenden Versuch nicht aus, um einen solchen Effekt zu erzielen. Ältere Pflanzen könnten einen stärkeren Einfluss auf das Wachstum der Nachbarpflanzen ausüben.

Der Zusatz von **Ferulasäure** im Substrat (KV4) wirkte deutlich keimhemmend auf beide Grasarten. Dabei ertrugen die Karyopsen und Keimlinge beider Arten geringere Ferulasäurekonzentrationen (bis 1 mM) ohne signifikante Reaktionen zu zeigen. Höhere Konzentrationen (10 mM) in der Substratlösung hemmten dagegen die Keimung von *E. repens* in beiden Aussaatvarianten und von *A. elatius* in der Nachbarschaft von *E. repens* fast vollständig (Abbildung 3.1.8). Dieses Ergebnis wurde erwartet, da die keimhemmende Wirkung von Ferulasäure auf Gräser und Kräuter häufig beschrieben wurde (RICE 1987, SCHULZ et al. 1994, HARBORNE 1995, HEß 1999).

Nur *A. elatius* in Reinsaat erwies sich wiederholt auch bei 10 mM Ferulasäure noch als keimfähig. Diese Toleranz der hohen Ferulasäurekonzentration ließ zwei Interpretationsmöglichkeiten zu. Erstens könnte die Wirkung von Ferulasäure auf *A. elatius* durch die zusätzliche Anwesenheit von *Elytrigia*-Karyopsen verstärkt werden. Die Abgabe von Ferulasäure aus

den Wurzeln und Sprossen von *E. repens* ist bekannt (siehe oben). Da aber die Keimung gehemmt war, entwickelte *E. repens* weder Wurzeln noch Sprosse, aus denen Ferulasäure oder andere keimhemmende Substanzen abgegeben werden konnten. Dafür ist bekannt, dass Ferulasäure die dominierende Hydroxyzimtsäure in Getreidekörnern ist (WATZL & RECHKEMMER 2001). Deshalb war anzunehmen, dass Ferulasäure auch in den Karyopsen von *E. repens* vorkam. Dabei besteht in den Karyopsen die Aufgabe der Ferulasäure in der Keimhemmung der Samen selbst (SITTE et al. 1998). Die Möglichkeit phenolische Verbindungen durch Auswaschung aus Saaten freizusetzen und die keimungshemmende Wirkung dieser phenolischen Fraktion auf Gräser wurde am Beispiel von *Cynoglossum officinale* nachgewiesen (RASHID et al. 2005). So war es denkbar, dass sich die Effekte der zugesetzten Ferulasäure und der ausgewaschenen phenolischen Verbindungen addierten und somit die Keimungshemmung verstärkt wurde.

Die Keimhemmung in Gegenwart von *E. repens* betraf neben *A. elatius* als auch *E. repens* selbst. Dies wies auf eine Selbsthemmung von *E. repens* hin. Auch bei *Triticum aestivum* wurden solche **autotoxischen Effekte** beschrieben (HEß 1999, WU et al. 2001c). Für *E. repens* kann die Keimhemmung der eigenen Saaten durch eine hohe Konzentration von Ferulasäure in der Umgebung bereits etablierter Pflanzen Vorteile bieten. So wird durch die Selbsthemmung eine zu hohe Bestandsdichte der eigenen Art verhindert, wodurch die intraspezifische Konkurrenz um Wasser, Licht und Nährstoffe verringert und gleichzeitig die Anfälligkeit für Infektionen oder Schädlinge gesenkt wird (HEß 1999).

Die zweite Interpretationsmöglichkeit bestand darin, dass sich die Karyopsen und Keimlinge von *A. elatius* gegenseitig vor negativen Auswirkungen der Ferulasäure schützten (*nurse plant effect*). Solche schützenden Effekte wurden häufig für Individuen der selben Art beschrieben (FENNER 1987, MORGAN 1995, CALLAWAY & DAVIS 1998, MIRITI et al. 1998). Allerdings bezogen sich diese Untersuchungen auf die Fähigkeit junger bis adulter Pflanzen, die Keimung und Etablierung der eigenen Art zu unterstützen. Dass auch Saaten einen positiven Effekt auf die Dichte und Biomasseproduktion ihrer Nachbarpflanzen ausüben können, wurde von LORTIE & TURKINGTON (2002) am Beispiel von *Erodium laciniatum* beschrieben. Trotz alledem keimte *A. elatius* bei 10 mM Ferulasäure tendenziell schlechter als bei geringeren Ferulasäurekonzentrationen im Substrat. Entsprechend höhere Ferulasäurekonzentrationen werden vermutlich zu einer signifikant verschlechterten Keimung von *A. elatius* bis hin zur vollständigen Keimhemmung führen.

Der Einfluss einer Kombination geogener und biogener Faktoren auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens*

Leichte Veränderungen der geogenen Faktoren variierten die Reaktion des Keimverhaltens von *E. repens* oder *A. elatius* auf mögliche Saat-Saat-Interaktionen nicht. *E. repens* reagierte selbst bei starken geogenen Veränderungen nicht auf die Anwesenheit von *Arrhenatherum*-Karyopsen. Auch ERIKSSON & ERIKSSON (1998) beschrieben, dass eine mittlere Variation von

Bodencharakteristika die Keimungsinteraktionen verschiedener Graslandarten nicht beeinflusste.

Dagegen verringerten stark modifizierte geogene Faktoren die Toleranz von *A. elatius* gegenüber der Nachbarschaft von *E. repens*. Bei Trockenheit oder einem hohen Natriumgehalt und dementsprechend einem sehr geringen Kalium-Natrium-Verhältnis des Bodens keimte *A. elatius* in Mischsaat deutlich schlechter als in Reinsaat. Isoliert besaßen weder die geogenen Faktoren noch die Nachbarschaft von *E. repens* einen Einfluss auf die Keimung von *A. elatius*. Folglich bestimmten die geogenen Faktoren die Bio-Bio-Interaktionen von *A. elatius* und *E. repens* schon im Keimungsstadium. Daran zeigt sich auch die vorrangige Bedeutung substratspezifischer Faktoren für die Ausbreitungsdynamik beider Grasarten am Standort.

3.1.5.3 Zusammenfassung der Interaktionsstudien im Keimungsstadium

Der Keimungserfolg von *A. elatius* und *E. repens* blieb unbeeinflusst von geogenen Faktoren, wie verschiedenen Kalium-Natrium-Verhältnissen oder dem Substratfeuchtegehalt.

Ebenso wurden keine Saat-Saat-Interaktionen (durch verschiedene Dichten der Karyopsen) oder Interaktionen zwischen Karyopsen und fünf Tage alten Jungpflanzen festgestellt.

Stark veränderte abiotische Einflüsse (extreme Kalium-Natrium-Verhältnisse oder starke Trockenheit) senkten die Toleranz von *A. elatius* gegenüber der Anwesenheit von *E. repens*. Damit determinierten die abiotischen Faktoren die Bio-Bio-Interaktionen beider Grasarten schon bei der Keimung. Moderat veränderte abiotische Faktoren beeinflussten jedoch die Interaktionsmöglichkeiten von *A. elatius* und *E. repens* nicht.

Der Zusatz des allelopathisch wirksamen Phytoeffektors Ferulasäure zum Substrat hemmte schon bei Konzentrationen von 0,1 mM die Keimung beider Grasarten. Konzentrationen von 10 mM verhinderten die Keimung von *E. repens* vollständig.

Die zusätzliche Anwesenheit der Karyopsen von *E. repens* verstärkte die keimungshemmende Wirkung von Ferulasäure.

Die Keimung von *A. elatius* war unempfindlicher für den Ferulasäureeinfluss als die Keimung von *E. repens*.

Die verstärkte Keimungshemmung von *E. repens* unter Ferulasäureeinfluss wies auf autotoxische Tendenzen schon bei der Keimung hin.

3.2 Geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser

3.2.1 Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf standortbezogene geogene und biogene Faktoren (V1a)

3.2.1.1 Vorbemerkungen

Dieses sehr stark standortorientierte Modellexperiment sollte zeigen, wie bodensubstratspezifische¹, bodenhydrologische und bodenbiologische Faktoren des Untersuchungsgebietes auf *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* sowie auf mögliche Interaktionen zwischen beiden Grasarten einwirkten. Dazu wurden die Reaktionen der beiden Grasarten auf morphologischer, physiologischer und biochemischer Ebene untersucht.

Im vorliegenden Versuch wurde die Wirkung zweier standortspezifischer Bodensubstrate auf *A. elatius* und *E. repens* (Unterhangboden – UH-Boden und Mittelhangboden – MH-Boden) geprüft. Die Substratauswahl erfolgte mit folgendem Hintergrund: Im Freiland unterschieden sich zwei Standorte (Unterhang und Mittelhang) hinsichtlich ihres Bewuchses stark voneinander (siehe Abschnitt 1.4.3). Dies wies auf einen Einfluss des Bodens auf den Ansiedlungserfolg der Pflanzen und das Vegetationsmuster im Untersuchungsgebiet hin.

Um bodenbiologische Einflüsse auf die Reaktionen der Pflanzen auszuschalten, wurde ein Teil der Böden autoklaviert (im Folgenden: *sterilisiert*). Die Sterilisation ergab zwei weitere Bodensubstrate: sterilisierten UH-Boden (UHS-Boden) und sterilisierten MH-Boden (MHS-Boden).

Neben den bodensubstrattypischen Faktoren spielte auch der Wassergehalt des Bodens eine entscheidende Rolle im Untersuchungsgebiet. Da Pflanzen mit morphologischen und physiologisch-biochemischen Veränderungen auf die kombinierte Einwirkung der eben genannten Umweltfaktoren mit dem Wasserfaktor reagieren können, wurde zusätzlich der Feuchtegehalt der Böden variiert. Dabei wurde angenommen, dass beide Arten bei 60 % WK optimal mit Wasser versorgt waren; bei 40 % WK wurden Stressreaktionen der beiden Grasarten erwartet (vgl. Abschnitt 3.1.2).

Abgesehen von den eben beschriebenen geogenen Einflüssen, wurden auch biogene Interaktionseffekte studiert, indem die standorttypischen Gräser sowohl in Reinkultur als auch in Mischkultur angezogen wurden.

¹ Die substratspezifische Chemie wurde in der vorliegenden Arbeit ausführlich im Abschnitt 3.1.3 betrachtet (siehe auch Tabelle 3.2.1.3). Zudem wurden die substratspezifischen Faktoren im Rahmen des Graduiertenkollegs bereits in folgenden Dissertationen beschrieben: LANGER 2000, FRIEDRICH 2002, WAGNER 2004a, SIELAFF 2005, ROTHE unveröff.

3.2.1.2 Transferfaktoren und Elementgehalte in Pflanzen in Abhängigkeit von geogenen und biogenen Faktoren

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit vom Substrattyp

Zunächst sollen die Einflüsse von Substratfeuchte und Kulturform auf die Elementaufnahme der beiden Gräser dargestellt werden, da die Nährstoffversorgung der Pflanzen die Grundlage für ihr morphologisches und physiologisch-biochemisches Verhalten bildet. Dazu wurde die Elementaufnahme sowohl durch die Boden-Pflanze-Transferfaktoren (als Quotient aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen und der Elementkonzentration im Boden) als auch durch den Elemententzug (als Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzen und der Pflanzenbiomasse; engl. *harvest*) charakterisiert.

Da sich die beiden standorttypischen Böden (UH-Boden und MH-Boden) deutlich hinsichtlich ihrer Gehalte an mobilen Elementen und auch an Gesamtelementen unterscheiden (vgl. Tabellen 3.2.3 bis 3.2.6), wurde mit einem starken Einfluss des Substrattyps auf die Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* gerechnet.

So spiegelte sich der höhere Gehalt an mobilem **Stickstoff** im MH-Boden im Vergleich zum UH-Boden in einer verstärkten Stickstoffaufnahme der Pflanzen wider: Der Stickstoffentzug von *A. elatius* ($p = 0,009$) und *E. repens* ($p = 0,066$) war in Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) auf MH-Boden mehr als doppelt so hoch wie auf UH-Boden (vgl. Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang). Die Stickstofftransferraten (Tabelle A3.3 im Anhang) und Stickstoffgehalte der Wurzeln und Sprosse wiesen dieselbe Tendenz auf (Tabelle 3.2.1.2; Tabellen A3.1 bis A3.2 im Anhang).

Dennoch lagen auch auf MH-Boden die Stickstoffgehalte mit bis zu 0,9 % PfITS bei *A. elatius* und bis zu 0,5 % PfITS bei *E. repens* (Tabelle 3.2.1.2) noch deutlich unter den üblichen

Tabelle 3.2.1.1: Elemententzug¹ der Gesamtpflanzen von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur bei 60 % WK Substratfeuchtegehalt auf verschiedenen Substrattypen^{2,3}.

| Substrat- typ ² | Art | Elemententzug ¹ (Fe und Mn in mg/m ² , übrige Elemente in g/m ²) | | | | | | |
|-------------------------------|--------------|--|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| | | N ⁴ | Ca | K | Mg | P | Fe | Mn |
| UH | <i>A. e.</i> | 0,8 ± 0,25 ^{a+} | 2,2 ± 0,11 ^{b*} | 2,0 ± 0,13 ^{b+*} | 0,2 ± 0,02 ^{a+*} | 0,8 ± 0,04 ^{b+*} | 69 ± 6,0 ^{a*} | 9 ± 0,3 ^{b*} |
| | <i>E. r.</i> | 0,4 ± 0,13 ^{aⁱ} | 2,0 ± 0,25 ^{aⁱ} | 1,7 ± 0,16 ^{aⁱ} | 0,2 ± 0,02 ^{aⁱ} | 0,8 ± 0,06 ^{aⁱ} | 82 ± 9,6 ^{aⁱ} | 10 ± 1,4 ^{aⁱ} |
| UHs | <i>A. e.</i> | 0,9 ± 0,30 ^{a+*} | 1,2 ± 0,07 ^{a+*} | 1,6 ± 0,07 ^{a+*} | 0,2 ± 0,02 ^{a+*} | 0,5 ± 0,01 ^{a+*} | 65 ± 6,0 ^{a+*} | 7 ± 0,6 ^{a+*} |
| | <i>E. r.</i> | 0,6 ± 0,20 ^{bⁱ} | 6,0 ± 0,32 ^{bⁱ} | 2,2 ± 0,12 ^{bⁱ} | 0,4 ± 0,04 ^{bⁱ} | 1,7 ± 0,02 ^{bⁱ} | 172 ± 9,8 ^{bⁱ} | 23 ± 1,9 ^{bⁱ} |
| MH | <i>A. e.</i> | 2,7 ± 0,78 ^{b+*} | 4,3 ± 0,02 ^{c*} | 5,4 ± 0,17 ^{c+} | 0,6 ± 0,04 ^{b+} | 1,5 ± 0,01 ^{c*} | 830 ± 61 ^{b+*} | 29 ± 2,8 ^{c+} |
| | <i>E. r.</i> | 0,9 ± 0,30 ^{cⁱ} | 8,9 ± 0,33 ^{cⁱ} | 3,4 ± 0,03 ^{cⁱ} | 0,7 ± 0,02 ^{cⁱ} | 2,4 ± 0,04 ^{cⁱ} | 982 ± 34 ^{cⁱ} | 50 ± 4,2 ^{cⁱ} |
| MHs | <i>A. e.</i> | 4,3 ± 1,94 ^{c+*} | 18,2 ± 0,43 ^{d+*} | 7,4 ± 0,40 ^{d+*} | 1,3 ± 0,03 ^{c+*} | 4,4 ± 0,15 ^{d+*} | 2.111 ± 55 ^{c+*} | 103 ± 3,3 ^{d+*} |
| | <i>E. r.</i> | 2,4 ± 0,93 ^{dⁱ} | 26,7 ± 2,38 ^{dⁱ} | 5,1 ± 0,46 ^{dⁱ} | 1,0 ± 0,10 ^{dⁱ} | 8,8 ± 0,58 ^{dⁱ} | 780 ± 186 ^{cⁱ} | 107 ± 9,3 ^{dⁱ} |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A3.1, A3.2, A3.6 im Anhang.

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

³ Werte mit verschiedenen Buchstaben waren signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Werte von *E. repens* wurden nicht mit den Werten von *A. elatius* verglichen und deshalb mit ' gekennzeichnet.

⁺ Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten bei 60 % WK;

^{*} Die Werte in Mischkultur unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten in Reinkultur. Die Ergebnisse zu 40 % WK und zur Mischkultur sind in den Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang dargestellt.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Stickstoffgehalten von 1 bis 5 % (vgl. BERGMANN 1993), womit auch sehr niedrige Stickstoff-Kalium und Stickstoff-Phosphor-Verhältnisse in den Pflanzen verbunden waren (Tabelle 3.2.1.3). Somit deckten sich die vorliegenden Ergebnisse zu den Stickstoffgehalten in den Pflanzen mit den Ergebnissen von FRIEDRICH (2002) am selben Standort.

Auch der Entzug der **übrigen Elemente** war in Reinkultur bei 60 % WK auf MH-Boden größer als auf UH-Boden (Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang). Dies war sowohl auf höhere Elementgehalte in den Pflanzen (vgl. Tabelle 3.2.1.2; Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang) als auch auf eine höhere Biomassebildung (vgl. Abschnitt 3.2.1.3 unten) beider Grasarten auf MH-Boden im Vergleich zum UH-Boden zurückzuführen.

Tabelle 3.2.1.2: Ausgewählte **Elementgehalte**¹ [mg/g PfITS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur auf verschiedenen Substrattypen² und mit 60 % WK³.

| Substrat- Art typ ² | | Elementgehalte ¹ [g/kg PfITS] | | | | | | |
|--------------------------------|--------------------------|--|----------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------------------|
| | | Protein-N ⁴ | K | Mg | Na | P | Mn | |
| UH | A. e. Wurzeln (W) | 7,0 ± 2,60 ^a | 7,1 ± 0,6 ^{a°} | 1,1 ± 0,2 ^{a*} | 2,9 ± 0,1 ^{a**°} | 7,7 ± 0,6 ^{a**°} | 0,07 ± 0,001 ^{a**°} | |
| | Sprosse (S) | 5,1 ± 1,33 ^y | 22,8 ± 1,3 ^{y+} | 2,3 ± 0,1 ^{y°} | 1,0 ± 0,1 ^{y**°} | 3,1 ± 0,1 ^{y*} | 0,06 ± 0,003 ^{y*} | |
| | Verhältnis W:S | 1:0,7 | 1:3,2 | 1:2,1 | 1:0,3 | 1:0,4 | 1:0,8 | |
| | E. r. Wurzeln (W) | 2,5 ± 0,39 ^{a*} | 6,7 ± 0,2 ^{a°} | 1,4 ± 0,1 ^{a*} | 2,2 ± 0,1 ^{a**°} | 6,6 ± 0,5 ^{a**°} | 0,06 ± 0,007 ^{a**°} | |
| | Sprosse (S) | 2,3 ± 0,28 ^y | 13,9 ± 1,8 ^y | 1,7 ± 0,1 ^{y°} | 0,8 ± 0,1 ^{y°} | 2,7 ± 0,2 ^{y°} | 0,07 ± 0,009 ^{y°} | |
| | Verhältnis W:S | 1:0,9 | 1:2,1 | 1:1,2 | 1:0,4 | 1:0,4 | 1:1,2 | |
| | MH | A. e. Wurzeln (W) | 9,1 ± 3,56 ^{b**+} | 8,5 ± 0,7 ^{a°} | 1,8 ± 0,2 ^{b°} | 3,4 ± 0,1 ^{b°} | 5,2 ± 0,0 ^{b**°} | 0,11 ± 0,012 ^{b°} |
| | | Sprosse (S) | 7,6 ± 1,06 ^{z*} | 27,6 ± 0,3 ^z | 2,4 ± 0,1 ^y | 1,2 ± 0,1 ^{z**°} | 4,2 ± 0,1 ^{z**°} | 0,07 ± 0,006 ^{z**°} |
| | | Verhältnis W:S | 1:0,8 | 1:3,2 | 1:1,3 | 1:0,4 | 1:0,8 | 1:0,7 |
| E. r. Wurzeln (W) | | 4,2 ± 0,32 ^{b*} | 6,2 ± 0,1 ^{a**+} | 2,3 ± 0,1 ^{b**+} | 2,9 ± 0,1 ^b | 11,6 ± 0,0 ^{b**°} | 0,18 ± 0,013 ^b | |
| Sprosse (S) | | 2,8 ± 0,83 ^y | 15,4 ± 0,1 ^{y**+} | 2,1 ± 0,1 ^{z**°} | 1,2 ± 0,1 ^{z**} | 4,4 ± 0,3 ^{z**+} | 0,15 ± 0,014 ^{z**°} | |
| Verhältnis W:S | | 1:0,7 | 1:2,5 | 1:0,9 | 1:0,4 | 1:0,4 | 1:0,8 | |

¹ Biomasseerträge (vgl. Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang) sind in dieser Tabelle nicht berücksichtigt. Die Daten beruhen auf den Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang).

² UH – Unterhangboden, UHS – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHS – sterilisierter Mittelhangboden

³ Werte mit verschiedenen Buchstaben waren signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA).

⁺ Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten bei 60 % WK;

^{*} Die Werte in Mischkultur unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten in Reinkultur;

[°] Die Werte auf den sterilisierten Substraten unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten der naturbelassenen Substrate. Die Ergebnisse zu 40 % WK, zur Mischkultur und zu den sterilisierten Substraten sind in den Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang dargestellt.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Nicht allein die Elementkonzentrationen im Substrat sondern auch verschobene Elementverhältnisse (vgl. Abschnitt 3.1.3) wirkten sich auf die beiden Grasarten aus. Dabei übertrugen sich bestimmte Elementverhältnisse, wie die Stickstoff-Kalium-Verhältnisse, vom Boden auf die Pflanzen, während andere Elementverhältnisse, wie die Calcium-Magnesium-Verhältnisse, substratunabhängig aufrechterhalten wurden (Tabelle 3.2.1.3).

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit von der Substratsterilisation

Neben dem Substrattyp bestimmte die Substratsterilisation (zum Begriff siehe *Glossar*) die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Böden (siehe Abschnitt 3.1.3). Dies wirkte sich ebenfalls auf die Elementaufnahme beider Grasarten aus.

Besonders deutlich wurde wiederum die **Stickstoffaufnahme** von *A. elatius* und *E. repens* durch die Sterilisation beeinflusst. Im Substrat erhöhte die Sterilisation die Stickstoffverfügbarkeit für die Pflanzen (Abschnitt 3.1.3, Tabelle 3.1.5 und Abbildung 3.1.3). Damit nahm in Reinkultur (60 % WK) auch die Stickstoffaufnahme beider Grasarten, gekennzeichnet sowohl durch den Stickstofftransfer (Tabellen A3.3 im Anhang) als auch durch den Stickstoffentzug (Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang), erkennbar zu.

Für beide Grasarten stiegen in Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) auch die Transferraten (*A. e.*: $p \leq 0,001$, *E. r.*: $p \leq 0,084$; Tabelle A3.3 im Anhang) und der Entzug von **Natrium** (*A. e.*: $p \leq 0,001$, *E. r.*: $p \leq 0,015$; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang) durch die Sterilisation deutlich an. Dies verursachte Zunahmen der Sprossnatriumgehalte um mehr als 700 % für *A. elatius* ($p = 0,000$) und um ca. 400 % für *E. repens* auf dem UH-Boden ($p = 0,001$; vgl. Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang). Auf MH-Böden waren die Zunahmen der Natriumgehalte nicht ganz so stark wie auf UH-Böden. Die verstärkte Natriumaufnahme beider Grasarten ließ eine Erhöhung der Pflanzenverfügbarkeit an Natrium durch die Sterilisation vermuten.

Da der **Kaliumtransfer** beider Grasarten von der Sterilisation unbeeinflusst blieb (Reinkultur 60 % WK; Tabelle A3.3 im Anhang), führte der erhöhte Natriumentzug zudem zu deutlich verringerten Kalium-Natrium-Verhältnissen in den Sprossen beider Grasarten auf den sterilisierten Böden (Tabelle 3.2.1.3).

Tabelle 3.2.1.3: Verhältnisse ausgewählter Elementkonzentrationen¹ in den Sprossen von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur bei 60 % WK Substratfeuchtegehalt auf verschiedenen Substrattypen² im Vergleich mit den Verhältnissen der Gesamtelemente im Substrat³ und mit optimalen Elementverhältnissen⁴ in Pflanzensprossen.

| Substrattyp ² | Art | Elementverhältnisse | | | | | | | |
|--|--------------|---------------------|-------|--------|--------|--------|---------|--------|--------|
| | | N:P ⁵ | N:K | K:Na | K:Mg | Ca:Mg | P:Zn | P:Fe | Fe:Zn |
| UH | <i>A. e.</i> | 1:0,6 | 1:4,5 | 1:0,04 | 1:0,10 | 1:0,45 | 1:0,015 | 1:0,05 | 1:0,28 |
| | <i>E. r.</i> | 1:1,2 | 1:5,6 | 1:0,05 | 1:0,12 | 1:0,31 | 1:0,010 | 1:0,06 | 1:0,19 |
| | Substrat | 1:75 | 1:2,2 | 1:4,7 | 1:0,79 | 1:0,01 | 1:0,001 | 1:0,05 | 1:0,01 |
| UHs | <i>A. e.</i> | 1:0,5 | 1:2,7 | 1:0,42 | 1:0,08 | 1:0,39 | 1:0,005 | 1:0,06 | 1:0,09 |
| | <i>E. r.</i> | 1:1,4 | 1:6,2 | 1:0,22 | 1:0,12 | 1:0,12 | 1:0,013 | 1:0,08 | 1:0,15 |
| | Substrat | 1:75 | 1:2,2 | 1:4,7 | 1:0,79 | 1:0,01 | 1:0,001 | 1:0,05 | 1:0,01 |
| MH | <i>A. e.</i> | 1:0,5 | 1:3,6 | 1:0,04 | 1:0,09 | 1:0,39 | 1:0,009 | 1:0,10 | 1:0,09 |
| | <i>E. r.</i> | 1:1,6 | 1:5,5 | 1:0,08 | 1:0,14 | 1:0,15 | 1:0,020 | 1:0,66 | 1:0,03 |
| | Substrat | 1:44 | 1:3,0 | 1:1,4 | 1:0,56 | 1:0,03 | 1:0,001 | 1:0,12 | 1:0,01 |
| MHs | <i>A. e.</i> | 1:0,5 | 1:3,3 | 1:0,15 | 1:0,08 | 1:0,49 | 1:0,005 | 1:0,05 | 1:0,11 |
| | <i>E. r.</i> | 1:1,0 | 1:4,6 | 1:0,07 | 1:0,08 | 1:0,22 | 1:0,013 | 1:0,29 | 1:0,04 |
| | Substrat | 1:44 | 1:3,0 | 1:1,4 | 1:0,56 | 1:0,03 | 1:0,001 | 1:0,12 | 1:0,01 |
| optimale Verhältnisse⁴ | | 1:0,08 | 1:1 | 1:0,01 | 1:0,06 | 1:0,4 | 1:0,015 | 1:0,08 | 1:0,2 |

¹ Die Pflanzendaten beruhen auf den Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang.

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

³ Die Gehalte im Substrat sind als Totalelementgehalte angegeben, sie beruhen auf den Daten der Tabelle 3.1.1.

⁴ Es wurden die optimalen Elementverhältnisse in Pflanzensprossen nach BERGMANN (1993) und LARCHER (2001) angegeben.

⁵ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Die **Phosphortransferfaktoren** (Tabelle A3.3 im Anhang) blieben in Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) interessanterweise relativ konstant, obwohl die Sterilisation zu einer Reduktion des pflanzenverfügbaren Phosphats im Substrat führte.

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit vom Substratfeuchtegehalt

Der Feuchtegehalt des standorttypischen Substrats wirkte nicht so stark wie die Substrattypen oder die Substratsterilisation auf die Boden-Pflanze-Transferfaktoren und die Elementgehalte der Pflanzen ein.

Auffällig waren die bei Trockenheit (40 % WK, Reinkultur) im Vergleich zur optimalen Substratfeuchte (60 % WK) erhöhten Kaliumtransferfaktoren (Tabelle A3.3 im Anhang) beider Grasarten, die mit entsprechend höheren Kaliumgehalten (Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang) in den Sprossen von *A. elatius* ($p \leq 0,003$) und *E. repens* ($p \leq 0,050$) verbunden waren. Dies führte auf UH-Boden auch zum erhöhten Kaliumentzug (*A. e.*: $p = 0,023$, *E. r.*: $p > 0,050$; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang). Auf MH-Boden jedoch lag der Kaliumentzug beider Grasarten (*A. e.*: $p = 0,058$, *E. r.*: $p = 0,000$; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang) aufgrund der geringeren Biomassenbildung (siehe unten, Abschnitt 3.2.1.3) bei Trockenheit (40 % WK) um 30 % niedriger als bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK).

Der Einfluss der Substratfeuchte auf die Aufnahme der übrigen Elemente war eher unspezifisch und vom Substrattyp und der Substratsterilisation abhängig (vgl. dazu Tabellen A3.1 bis A3.5 im Anhang).

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit von der Pflanzenart und der Kulturform

Nach den geogenen Faktoren Substrattyp, Substratsterilisation und Substratfeuchte sollen nun die Untersuchungsergebnisse biogener Einflussgrößen, wie pflanzenartspezifische Besonderheiten und besonders die Kulturform, vorgestellt werden.

Beide Grasarten wiesen **artspezifische Unterschiede** hinsichtlich ihrer Transferfaktoren und ihrer Elementgehalte auf.

Bemerkenswert war die doppelt bis dreifach so hohe **Stickstoffaufnahme** von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens*, die sich sowohl im höheren Entzug ($p \leq 0,142$, Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang) als auch in höheren Transferfaktoren ($p \leq 0,140$; Tabelle A3.3 im Anhang) und damit verbunden höheren Stickstoffgehalten in den Sprossen ($p \leq 0,140$; Tabelle 3.2.1.2; Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang) zeigte.

Auch für die übrigen untersuchten Elemente wies *A. elatius* höhere Transferraten (Tabelle A3.3 im Anhang) und damit auch Sprosselementgehalte als *E. repens* auf (z. B. für Kalium um bis zu 80 % [$p \leq 0,001$], für Magnesium um bis zu 40 % [$p \leq 0,043$]; Tabelle 3.2.1.2; Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang). Diese Ergebnisse spiegelten sich im Elemententzug

(Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang) nicht immer wider, da dieser sehr stark von der Biomassebildung (vgl. unten, Abschnitt 3.2.1.3) beeinflusst wurde.

Die **Kulturform** wirkte sich leicht auf die Elementaufnahme beider Grasarten aus. Dabei erwiesen sich die Einflüsse der Kulturform als abhängig vom Substrattyp.

Auf UH-Boden war der Elemententzug beider Grasarten bei 60 % WK in Mischkultur in der Regel höher als in Reinkultur (z. B. Kalium um bis zu 20 % [A. e.: $p = 0,021$, E. r.: $p = 0,080$], Natrium um bis zu 25 % [A. e.: $p = 0,000$, E. r.: $p = 0,010$], Eisen um bis zu 21 % [A. e.: $p = 0,000$, E. r.: $p = 0,007$]; Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang), auf MH-Boden dagegen in Mischkultur niedriger als in Reinkultur (z. B. Kalium um bis zu 40 % [A. e.: $p = 0,065$, E. r.: $p = 0,000$], Natrium um bis zu 30 % [A. e.: $p = 0,000$, E. r.: $p = 0,000$], Eisen um bis zu 80 % [A. e.: $p = 0,007$, E. r.: $p > 0,050$]; Tabelle 3.2.1.1; Tabellen A3.4 und A3.5 im Anhang). Dabei erwies sich der Elemententzug von *A. elatius* wiederum als deutlich von der Biomassebildung der Pflanzen in den Mischkulturvarianten abhängig, denn die Transferraten aller untersuchten Elemente stiegen für *A. elatius* sowohl auf UH- als auch auf MH-Boden in Mischkultur an (Tabelle A3.3 im Anhang). Die Transferraten von *E. repens* dagegen wiesen denselben Trend wie der Elemententzug auf (Tabelle A3.3 im Anhang). Demnach wurde der Elemententzug von *E. repens* nicht nur von den Biomassen, sondern auch von den Elementgehalten der Pflanzen determiniert.

Die **Substratsterilisation** und die **Substratfeuchte** veränderten die Auswirkungen der Kulturform auf beide Grasarten nicht.

3.2.1.3 Morphologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Morphologische Reaktionen auf den Substrattyp

Wie oben beschrieben, wirkten sich in diesem Teilversuch mit standorttypischem Substrat (V1a) der Substrattyp, die Substratsterilisation, der Substratfeuchtegehalt und die Kulturform deutlich auf die Elementaufnahme von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* aus. Da davon auszugehen war, dass die Nährstoffversorgung der Pflanzen entscheidend für ihr Wachstum und ihre Entwicklung war, soll nun der Einfluss der genannten geogenen und biogenen Faktoren auf die Morphologie beider Grasarten untersucht werden.

Die untersuchten morphologischen Parameter beider Grasarten wurden deutlich vom Substrattyp (Unterhangboden – UH-Boden oder Mittelhangboden – MH-Boden) bestimmt.

In Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 %WK) lag die Gesamtbiomassebildung von *A. elatius* und *E. repens* auf MH-Boden um jeweils ca. 100 % über der Gesamtbiomasseproduktion auf UH-Boden (je $p = 0,000$ für die Frisch- und Trockenmassen beider Arten, vgl. Abbildung 3.2.1.1; Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang). Da diese Veränderungen besonders über höhere Sprosslängen (je $p = 0,000$) und Biomassen (je $p = 0,000$) beider Grasarten erzielt wurden, verringerten sich auf MH-Boden auch die Wurzel-Spross-Verhältnisse von *A. elatius* und *E. repens* (vgl. Tabelle 3.2.1.4).

Tabelle 3.2.1.4: Das **Wurzel-Spross-Verhältnis** [PfITS] von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und bei verschiedenen Feuchte-stufen des Substrats².

| Substrattyp ¹ | Wurzel-Spross-Verhältnis [PfITS] | | | | | |
|--------------------------|----------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> |
| UH | 1:0,6 | 1:1,0 | 1:0,6 | 1:0,9 | 1:0,8 | 1:0,9 |
| UHs | 1:0,9 | 1:0,5 | 1:1,2 | 1:0,9 | 1:1,0 | 1:0,8 |
| MH | 1:0,8 | 1:0,7 | 1:0,9 | 1:0,7 | 1:0,9 | 1:1,1 |
| MHs | 1:1,1 | 1:0,7 | 1:1,2 | 1:0,8 | 1:0,8 | 1:0,6 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

² Die Werte beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang.

Morphologische Reaktionen auf die Substratsterilisation

Neben den Bodentypen beeinflusste auch die Sterilisation der Böden die morphologischen Parameter beider Grasarten. Dabei wirkte sich besonders die sterilisationsbedingt erhöhte Verfügbarkeit des essentiellen Makronährstoffs Stickstoff im Boden (vgl. Abschnitt 3.1.3) und die damit verbundene verstärkte Stickstoffaufnahme beider Grasarten (siehe oben, Abschnitt 3.2.1.2) auf das Wachstum von *A. elatius* und *E. repens* aus.

So bildeten beide Grasarten bei optimaler Substratfeuchte (60 %) in Reinkultur sowohl auf sterilisiertem UH-Boden (UHs-Boden), als auch auf sterilisiertem MH-Boden (MHs-Boden) deutlich höhere Sprosslängen (*A. e.*: UHs-Boden um 5 %, $p > 0,050$, MHs-Boden um 50 %, $p = 0,000$; *E. r.*: UHs- und MHs-Boden um ca. 30 %, je $p = 0,000$, vgl. Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang) und höhere Sprossbiomassen (*A. e.*: UHs-Boden um 1 % PfITS, $p > 0,050$, MHs-Boden um 53 %, $p = 0,000$; *E. r.*: UHs-Boden um 16 % PfITS, $p = 0,007$, MHs-Boden um 17 %, $p = 0,003$, vgl. Abbildung 3.2.1.1) als auf den naturbelassenen Böden aus.

Auf MH-Boden förderte die Sterilisation auch die Bildung der Wurzelbiomassen beider Grasarten (*A. e.*: $p = 0,017$, *E. r.*: $p = 0,006$, Abbildung 3.2.1.1), während die Sterilisation des UH-Bodens die Wurzelmassen von *A. elatius* und *E. repens* nicht signifikant beeinflusste.

Somit ergab der Vergleich der Gesamtbiosseproduktion auf den vier verschiedenen Substrattypen in Reinkultur bei 60 % WK folgende Abfolgen: für *A. elatius*: UH≈UHs<MH<MHs und für *E. repens*: UH<UHs<MH<MHs.

Auf **MH-Boden** stiegen in Reinkultur mit zunehmendem Substratfeuchtegehalt die Sprossbiomassen beider Grasarten sowie zudem die Wurzelbiomassen von *A. elatius* an (Abbildung 3.2.1.2; Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang). Auf die Wurzelbiomassen von *E. repens* dagegen wirkte sich der Feuchtegehalt des Substrats nicht aus. Diese relative Unempfindlichkeit der Wurzellängen von *E. repens* auf geogene Einflüsse wurde schon beim Substrattyp beobachtet (siehe oben).

Die Längen der Sprosse und Wurzeln beider Grasarten blieben von der Substratfeuchte unbeeinflusst (vgl. Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang).

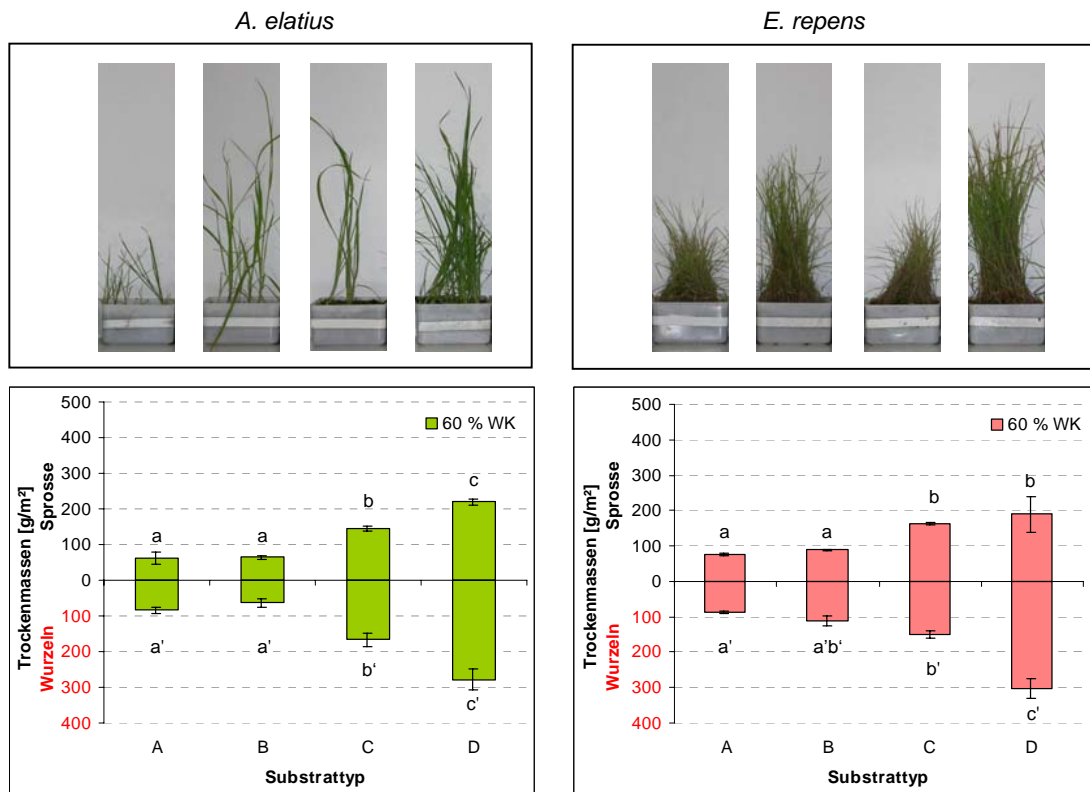


Abbildung 3.2.1.1: Jungpflanzen in der fünften Versuchswoche sowie **Trockenmassen** der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Reinkultur bei **60 % WK** auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6, A3.7 im Anhang.

Auf **UH-Boden** dagegen wirkte die Substratfeuchte in Reinkultur nicht signifikant auf die morphologischen Eigenschaften von *A. elatius* und *E. repens* ein (vgl. Abbildung 3.2.1.2 sowie Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang). Möglicherweise überlagerten auf dem UH-Boden die bodenchemischen und bodenphysikalischen Eigenschaften die Effekte der Substratfeuchte (vgl. Zwischenbilanz und Gesamtdiskussion, Abschnitte 3.2.3 und 4.1.).

Auf den **sterilisierten Böden** übte der Feuchtegehalt in Reinkultur einen ähnlichen Effekt auf die morphologischen Parameter aus, wie auf den eben beschriebenen naturbelassenen Böden (siehe Abbildung 3.2.1.2 sowie Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang).

Morphologische Reaktionen auf die Pflanzenart und die Kulturform

Artspezifische Besonderheiten von *A. elatius* und *E. repens* wurden schon bei der bisherigen Darstellung der Ergebnisse deutlich (vgl. auch Abschnitt 1.4.1). Im Folgenden sollen die artspezifischen Unterschiede unabhängig von geogenen Faktoren betrachtet werden.

So wurde beobachtet, dass sich die fünf Wochen alten Jungpflanzen von *A. elatius* und *E. repens* schon in Reinkultur hinsichtlich ihrer morphologischen Parameter voneinander unter

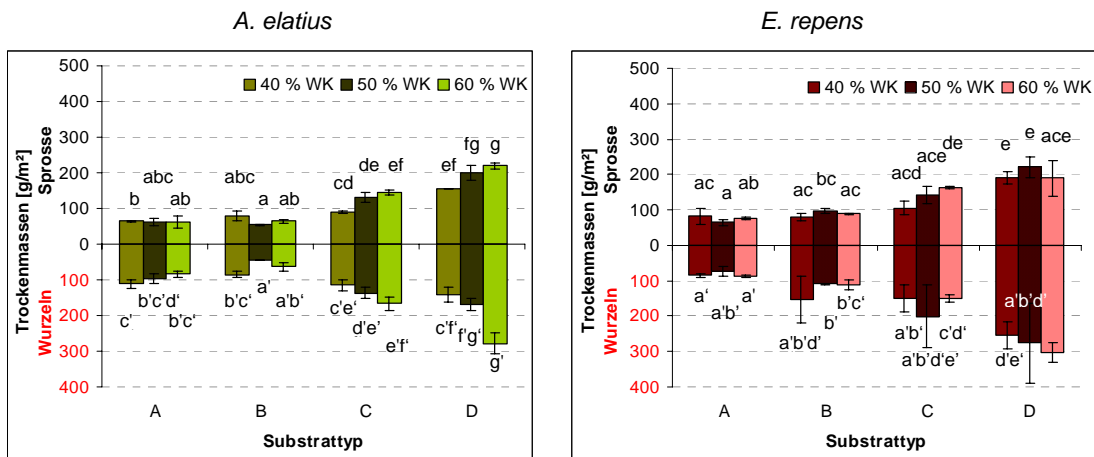


Abbildung 3.2.1.2: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Reinkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden (p ≤ 0,050, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6, A3.7 im Anhang.

schieden. So wies *A. elatius* geringere Spross- (PflFS: p = 0,001, PflTS: p = 0,033) und Wurzelbiomassen (PflFS: p = 0,000, PflTS: p = 0,000) als *E. repens* auf. Bei ähnlichen Spross- und Wurzellängen (Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang) wurde dieser Effekt im vorliegenden Versuch hauptsächlich dadurch verursacht, dass *E. repens* mehr und breitere Blätter sowie dickere und stärker verzweigte Wurzeln als *A. elatius* ausbildete.

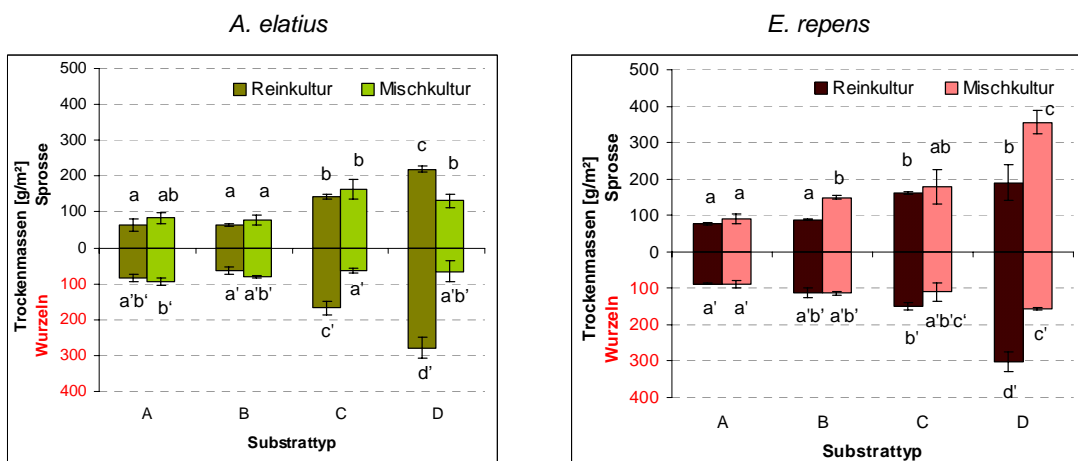


Abbildung 3.2.1.3: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- und in Mischkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden (p ≤ 0,050, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6, A3.7 im Anhang.

Die **Kulturform** (Rein- oder Mischkultur, zu den Begriffen siehe *Glossar*) beeinflusste leicht, aber nicht durchgängig eindeutig die morphologischen Merkmale beider Modellpflanzen.

In Mischkultur wiesen *A. elatius* und *E. repens* bei optimaler Substratfeuchte auf UH- und auf

MH-Boden deutlich längere Sprosse (MH-Boden: *A. e.*: $p = 0,000$; die anderen Varianten $p > 0,050$; Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang) und tendenziell höhere Sprossbiomassen (Abbildung 3.2.1.3, Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang) als in Reinkultur auf.

Die Wurzeln beider Grasarten waren sowohl auf UH-Boden (*A. e.*: $p = 0,010$, *E. r.* $p > 0,050$) als auch auf MH-Boden (*A. e.*: $p = 0,001$, *E. r.*: $p > 0,050$) um bis zu 30 % kürzer als in Reinkultur (Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang). Aber nur auf MH-Boden lagen auch die Wurzeltrockenmassen der beiden Grasarten in Mischkultur unter denen in Reinkultur (*A. e.*: um 60 %, $p = 0,009$, *E. r.*: um 30 %, $p > 0,050$; Abbildung 3.2.1.3, Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang). Möglicherweise wiesen die durch die Mischkultur bedingt verkürzten Wurzeln auf eine unterirdische Kommunikation beider Grasarten hin. Der Aspekt der Pflanze-Pflanze-Interaktionen soll in den nachfolgenden Abschnitten 3.2 und 3.3 näher untersucht werden.

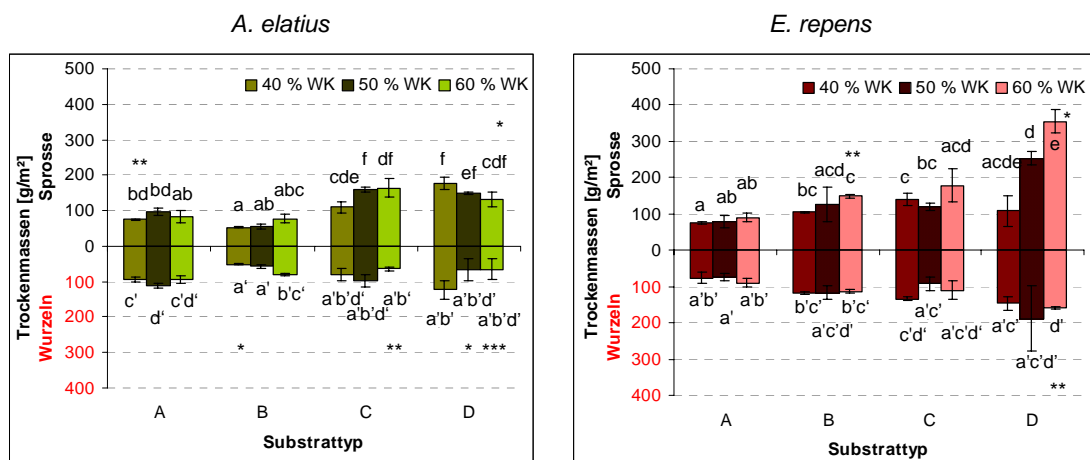


Abbildung 3.2.1.4: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden und Sternchen weisen auf signifikante Unterschiede zur Reinkultur hin ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang.

Die **Sterilisation** beider Böden verstärkte zusätzlich die Sprossbiomassenzunahme von *E. repens* in den Mischkulturvarianten (vgl. Abbildung 3.2.1.3 sowie Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang).

Durch die **Kombination der Faktoren Substratsterilisation, Substratfeuchte und Kulturform** trat auf dem MH-Boden ein interessanter Effekt auf. Bei 40 % WK waren in Mischkultur die Sprossmassen von *A. elatius* deutlich höher, die Sprossmassen von *E. repens* dagegen deutlich geringer als in Reinkultur (Abbildungen 3.2.1.2 und 3.2.1.4; im Anhang Tabellen A3.3 und A3.4). Dabei wies *A. elatius* gleichzeitig um 70 % höhere Sprossmassen auf als *E. repens* (vgl. Tabelle 3.2.1.5). Bei 60 % WK dagegen trat der umgekehrte Effekt auf: In Mischkultur waren die Sprossbiomassen von *A. elatius* deutlich geringer, die Sprossmassen von *E. repens* aber deutlich höher als in Reinkultur. Damit bildete *E. repens* bei ausreichender Substratfeuchte in Mischkultur auch um 170 % höhere Sprossmassen als *A. elatius*.

Tabelle 3.2.1.5: Das **Verhältnis der Biomasseproduktion** der Sprosse von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Rein- und in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und bei verschiedenen Feuchttestufen des Substrats.

| Substrattyp ¹ | Sprossmassenverhältnis <i>A. e.</i> : <i>E. r.</i> | | | | | |
|--------------------------|--|--------------|------------|-------------|------------|--------------|
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Reinkultur | Mischkultur | Reinkultur | Mischkultur | Reinkultur | Mischkultur |
| UH | 1:1,3 | 1:1,0 | 1:1,0 | 1:0,8 | 1:1,2 | 1:1,1 |
| UHs | 1:1,0 | 1:2,0 | 1:1,8 | 1:2,3 | 1:1,4 | 1:1,9 |
| MH | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,1 | 1:0,8 | 1:1,1 | 1:1,1 |
| MHs | 1:1,2 | 1:0,6 | 1:1,1 | 1:1,7 | 1:1,2 | 1:2,7 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden
¹ Die Werte beruhen auf den Daten der Tabellen A3.6 und A3.7 im Anhang.

3.2.1.4 Physiologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Von den physiologischen Parametern wurden die effektive Quantenausbeute (Yield) und die maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) des Photosystems II als Indikatoren des Umwelteinflusses auf die Photosynthese untersucht. Die beiden Parameter wurden aus Kenngrößen der Chlorophyllfluoreszenz ermittelt (siehe Methoden, Abschnitt 2.2.2.5).

In allen Messungen lagen die Werte der effektiven Quantenausbeute unter denen der maximalen Quantenausbeute (siehe Tabellen A3.8 und A3.9 im Anhang).

Es zeigten sich **pflanzenspezifische Unterschiede** in der Ausbildung der photosynthetischen Parameter. *A. elatius* wies eine um jeweils ca. 6 % höhere effektive Quantenausbeute ($p = 0,000$) und maximale Quantenausbeute ($p = 0,000$) auf als *E. repens*. Damit differierten beide Quantenausbeuten im Durchschnitt um 0,02 Einheiten zwischen den Arten (vgl. Tabellen A3.8 und A3.9 im Anhang).

Vom **Substrattyp**, von der **Substratsterilisation**, vom **Substratfeuchtegehalt** und von der **Kulturform** wurden die untersuchten physiologischen Parameter der Pflanzen nicht signifikant beeinflusst (vgl. Tabellen A3.8 und A3.9 im Anhang).

3.2.1.5 Biochemische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Biochemische Reaktionen auf den Substrattyp

Wie schon die Elementaufnahme und die morphologischen Parameter, waren auch die biochemischen Kenngrößen beider Grasarten deutlich vom Substrattyp (Unterhangboden – UH-Boden oder Mittelhangboden – MH-Boden) abhängig.

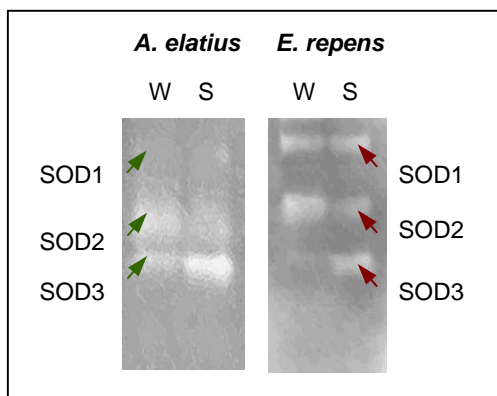
Die Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) wurden vom Substrattyp sowie auch von der Substratsterilisation, der Substratfeuchte und der Kulturform (folgende Abschnitte; vgl.

Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang) nicht verändert. Dies wies auf die Aufrechterhaltung eines gewissen Stickstoffpools in den Pflanzen hin.

Spezifische Proteine, wie die Superoxiddismutasen, freie Aminosäuren (wie freies Prolin) und stickstoffhaltige Pigmente jedoch wurden deutlich vom Substrattyp beeinflusst.

Von den enzymatischen Parametern wurden die Aktivitäten der Superoxiddismutasen (SOD) als Indikator und Biokatalysator für oxidativen Stress untersucht.

Sowohl in *A. elatius* als auch in *E. repens* wurden jeweils drei SOD-Isoenzyme gefunden. Diese wurden mittels Hemmtest nach FRIDOVICH (1983) als je eine manganabhängige SOD (SOD1) und zwei kupfer-/zinkabhängige SOD (SOD2 und SOD3) identifiziert (vgl. Abschnitt



3.1.4). Alle drei SOD-Isoenzyme waren sowohl in den Wurzeln als auch in den Sprossen aktiv (vgl. Abbildung 3.2.1.5). Dabei unterschieden sich die Aktivitäten der beiden kupfer-/zinkabhängigen SOD zwischen den Wurzeln und den Sprossen der Grasarten. Während die SOD2 stärker in den Wurzeln und weniger in den Sprossen aktiv waren, arbeiteten die SOD3 stärker in den Sprossen und weniger in den Wurzeln (Abbildung 3.2.1.5).

Abbildung 3.2.1.5: NATIVE-Gel zur Identifizierung der einzelnen SOD-Isoenzyme der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*.

Im vorliegenden Versuch mit standorttypischen Substrat (V1a) reagierten die SOD-Aktivitäten deutlich auf den Substrattyp. So waren die SOD-Gesamtaktivitäten (als Summe der Aktivitäten der drei SOD-Isoenzyme in den Wurzeln und Sprossen) von *A. elatius* und *E. repens* in Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) auf dem an pflanzenverfügbarem Stickstoff ärmeren UH-Boden sichtlich schwächer als auf dem MH-Boden (vgl. Abbildung 3.2.1.6; Tabellen A3.12, A3.13 und Abbildung A3.1 im Anhang).

Neben den SOD als enzymatische Stressindikatoren zeigten auch die nichtenzymatischen Indikatoren (freies Prolin und Pigmentgehalte) eine Reaktion auf den Substrattyp. So fanden sich in beiden Grasarten auf UH-Boden (Reinkultur, 60 % WK) um bis zu 50 % geringere Gehalte an freiem Prolin in den Wurzeln und Sprossen ($p > 0,050$) als auf dem MH-Boden (Abbildung 3.2.1.6; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang), obwohl die morphologischen Parameter ein stärkeres Stressempfinden beider Grasarten verbunden mit einer stärkeren Prolinakkumulation auf UH-Boden als auf MH-Boden erwarten ließen.

Ebenso wiesen *A. elatius* und *E. repens* auf UH-Boden (Reinkultur, 60 % WK) um ca. 30 % niedrigere Gehalte der stickstoffhaltigen Pigmente Chlorophyll a (*A. e.*: $p > 0,050$, *E. r.*: $p = 0,003$) und Chlorophyll b (*A. e.*: $p > 0,050$, *E. r.*: $p = 0,016$) als auf MH-Boden auf (vgl. Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang).

Biochemische Reaktionen auf die Substratsterilisation

Auch die Sterilisation der Böden und die dadurch hervorgerufenen Veränderungen der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Substrate beeinflussten deutlich die biochemischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens*.

Dabei wirkte sich die Sterilisation auf die Aktivitäten der SOD-Isoenzyme in Abhängigkeit vom Substrattyp aus. Bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) erhöhte die Sterilisation des UH-Bodens die SOD-Gesamtaktivitäten beider Grasarten, während die Sterilisation des MH-Bodens die SOD-Gesamtaktivitäten verringerte (vgl. Abbildung 3.2.1.6; Tabellen A3.12, A3.13 und Abbildung A3.1 im Anhang).

Des Weiteren fanden sich in *A. elatius* und *E. repens* auf den sterilisierten Böden deutlich höhere Gehalte an freiem Prolin als auf den unbehandelten Böden (Abbildung 3.2.1.6; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang). Die Sprossprolingehalte von *A. elatius* wurden durch die Sterilisation sogar verdoppelt (UH-Boden: $p = 0,004$, MH-Boden: $p = 0,050$; Abbildung 3.2.1.6). Auch in diesem Fall wurde aufgrund der sterilisationsbedingten Biomassenzunahmen (vgl. Abschnitt 3.2.1.3) eine verminderte Stressreaktion vermutet und so mit einer geringeren Prolinakkumulation gerechnet.

Ebenso wurden für beide Arten auf den sterilisierten Böden um bis zu 30 % höhere Pigmentgehalte (Chlorophyll a und b, Carotinoide; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang) analysiert als auf den entsprechenden naturbelassenen Böden. Die verstärkte Bildung der freien Aminosäure Prolin und der stickstoffhaltigen Pigmente (Chlorophyll a und b) war wiederum mit einer verbesserten Stickstoffaufnahme der Pflanzen auf den sterilisierten Böden verbunden (siehe oben Abschnitt 3.2.1.2).

Biochemische Reaktionen auf den Substratfeuchtegehalt

Auf eine variierende Substratfeuchte zeigten beide Grasarten auf der biochemischen Ebene deutliche Reaktionen.

So erhöhte Trockenheit (40 % WK) die SOD-Gesamtaktivitäten beider Grasarten in Reinkultur auf UH- und auf MH-Boden im Vergleich zur optimalen Substratfeuchte (60 % WK) (vgl. Abbildung 3.2.1.7 sowie Tabellen A3.12 und A3.13 im Anhang). Verschiedene Arbeiten beschrieben eine besonders starke Zunahme der Aktivitäten der manganabhängigen SOD in den Blättern von *Triticum aestivum*, während die Aktivitäten der kupfer-/zinkabhängigen SOD durch Trockenheit eher unbeeinflusst blieben (WU et al. 1999, ZHANG et al. 2004). Dieser Effekt wurde in den vorliegenden Versuchen (V1 a und b) durch das Sprossmaterial bestätigt.

Auf die Gehalte an freiem Prolin beider Grasarten in Reinkultur wirkte sich die Substratfeuchte in Abhängigkeit vom Bodentyp aus. Auf MH-Boden stiegen die Gesamtgehalte an freiem Prolin mit sinkender Substratfeuchte für *A. elatius* um 470 %, für *E. repens* um 30 % (vgl. Abbildung 3.2.1.7; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang). Auf UH-Boden dagegen veränderten

sich die Gehalte an freiem Prolin mit abnehmender Substratfeuchte nicht (Abbildung 3.2.1.7; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang).

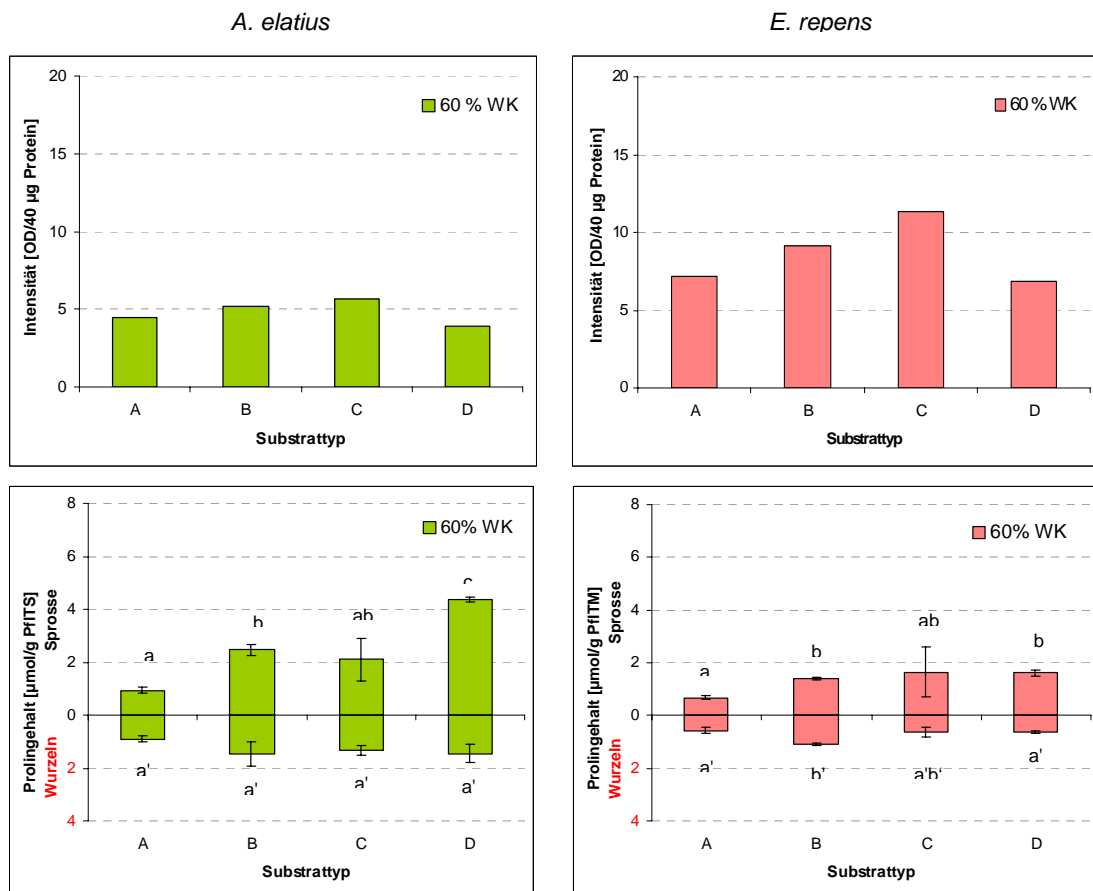


Abbildung 3.2.1.6: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] (oben) und Gehalte an freiem Prolin [µmol/g PfITS] (unten) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Reinkultur bei 60% WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die SOD-Gesamtaktivitäten sind als Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung dargestellt. Bei den Prolingehalten repräsentieren die Balken die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.10 bis A3.13 im Anhang.

Die **Sterilisation** des UH- und des MH-Bodens erhöhte unter Trockenheit zusätzlich die Gehalte an freiem Prolin beider Grasarten in Reinkultur bis auf das Vierfache bei *A. elatius* (auf MH-Boden nur in den Wurzeln) und auf das Fünffache bei *E. repens* (vgl. Abbildung 3.2.1.7; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang).

Somit wurden die Effekte der Substratfeuchte von den Einflüssen des Bodentyps und der Substratsterilisation überlagert.

Biochemische Reaktionen auf die Pflanzenart und die Kulturform

Auch auf der biochemischen Ebene wiesen die Jungpflanzen beider Grasarten schon in Reinkultur bei optimaler Substratfeuchte **artspezifische Unterschiede** auf.

So besaß *A. elatius* ca. die dreifachen Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) in den Wurzeln ($p = 0,000$) und Sprossen ($p = 0,000$) als *E. repens* (Tabellen A3.10 und A3.11

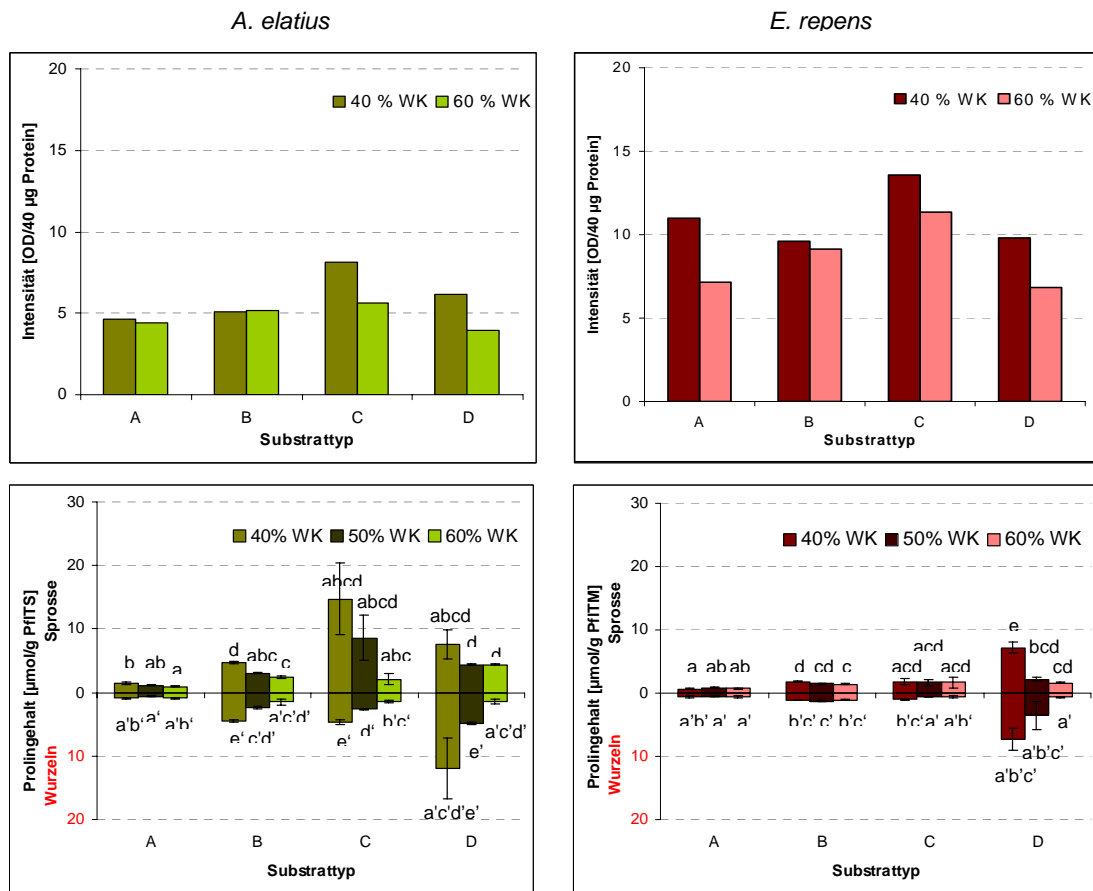


Abbildung 3.2.1.7: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] (oben) und Gehalte an **freiem Prolin** [µmol/g PfITS] (unten) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Reinkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die SOD-Gesamtaktivitäten sind als Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung dargestellt. Bei den Prolinegehalten repräsentieren die Balken die Mittelwerte von vier Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.10 bis A3.13 im Anhang.

im Anhang). Auch andere stickstoffhaltige Metaboliten von *A. elatius*, wie die Gehalte an der freien Aminosäure Prolin (Wurzeln und Sprosse je $p = 0,000$; Abbildung 3.2.1.6; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang) und die Gehalte der Pigmente Chlorophyll a und b (je $p = 0,000$; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang), lagen deutlich über denen von *E. repens*. Demgegenüber wiesen die SOD-Isoenzyme von *E. repens* deutlich höhere Aktivitäten auf als diejenigen von *A. elatius* (Abbildung 3.2.1.5; Abbildung A3.1 sowie Tabellen A3.12 und A3.13 im Anhang).

Wie schon auf die Elementaufnahme und auf die morphologischen Eigenschaften wirkte sich die **Kulturform** auch auf die biochemischen Parameter beider Grasarten aus.

So zeigten die einzelnen SOD-Isoenzyme von *A. elatius* und *E. repens* bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) in Mischkultur niedrigere Aktivitäten als in Reinkultur (vgl. Abbildung 3.2.1.8; Tabellen A3.12 und A3.13 im Anhang).

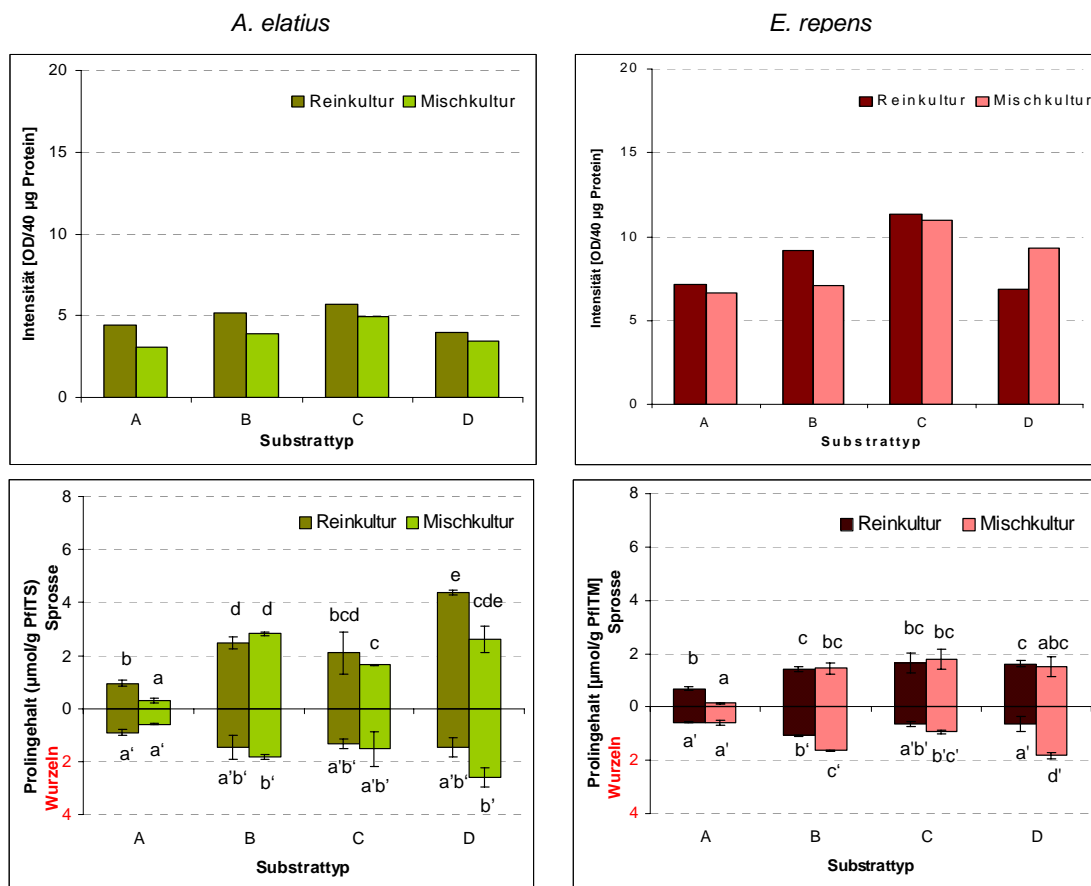


Abbildung 3.2.1.8: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] (oben) und Gehalte an **freiem Prolin** [µmol/g PfITS] (unten) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- und in Mischkultur bei 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die SOD-Gesamtaktivitäten sind als Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung dargestellt. Bei den Prolinegehalten repräsentieren die Balken die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.10 bis A3.13 im Anhang.

Die Gehalte an freiem Prolin wurden von der Kulturform in Abhängigkeit vom Substrattyp bestimmt. So wiesen *A. elatius* ($p = 0,007$) und *E. repens* ($p = 0,025$) auf UH-Böden in Mischkultur (60 % WK) um bis zu 80 % niedrigere Sprossprolinegehalte auf als in Reinkultur (vgl. Abbildung 3.2.1.8; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang), während auf MH-Böden die Gehalte an freiem Prolin der beiden Grasarten nicht durch die Kulturform variiert wurden (Abbildung 3.2.1.8; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang).

Die **Substratsterilisation** drehte auf UH-Böden den Effekt der Kulturform auf beide Grasarten um. Auf UHs-Böden lagen die Gehalte von *A. elatius* und *E. repens* (je $p > 0,050$) an

freiem Prolin in Mischkultur (60 % WK) um bis zu 25 % höher als in Reinkultur (vgl. Abbildung 3.2.1.8; A3.10 und A3.11 im Anhang).

Die Reaktionen der SOD-Isoenzyme auf die Kulturform veränderte die Substratsterilisation nicht (vgl. Abbildung 3.2.1.8; Tabellen A3.12 und A3.13 im Anhang).

Auf eine abnehmende **Substratfeuchte** reagierten beide Grasarten in den Mischkulturvarianten ebenso wie in den Reinkulturvarianten mit zunehmenden SOD-Aktivitäten und steigenden Gehalten an freiem Prolin (vgl. Abbildung 3.2.1.9; Tabellen A3.10 bis A3.13 im Anhang).

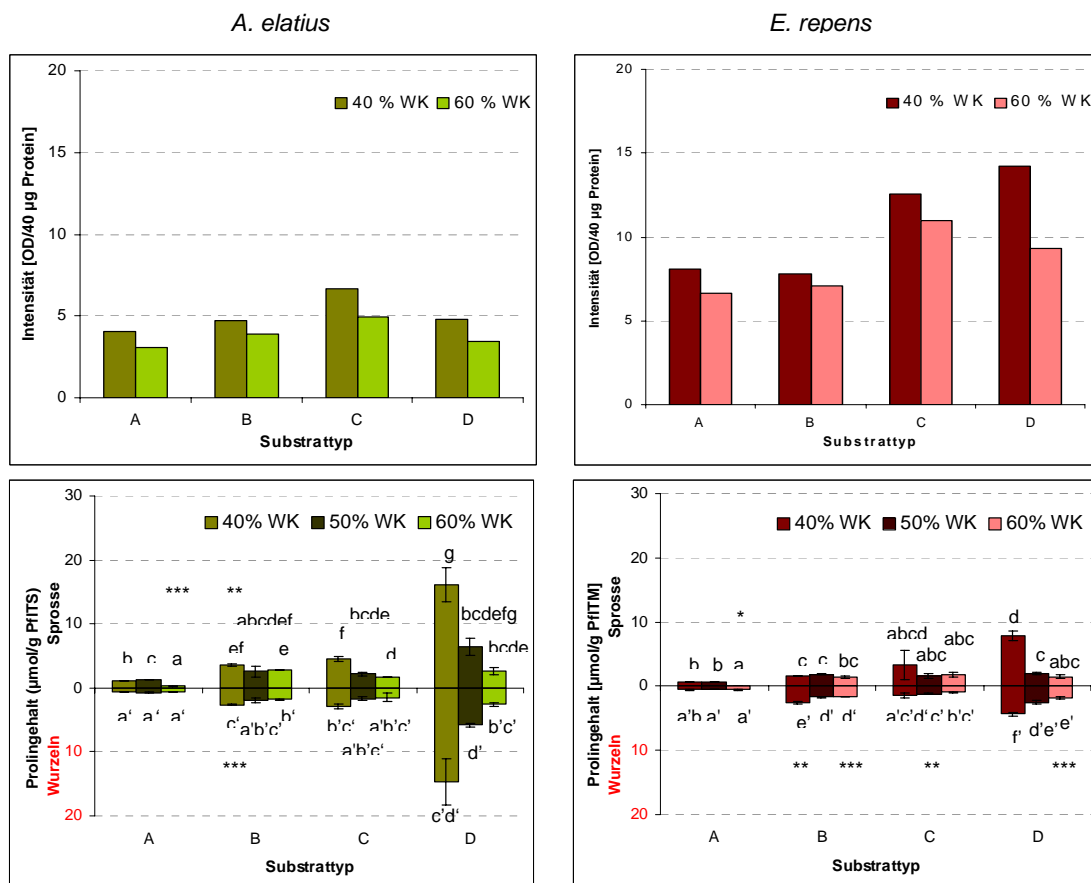


Abbildung 3.2.1.9: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] (oben) und Gehalte an freiem Prolin [µmol/g PfITS] (unten) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf vier Bodensubstrattypen: (A) Unterhangboden, (B) sterilisierter Unterhangboden, (C) Mittelhangboden, (D) sterilisierter Mittelhangboden.

Die SOD-Gesamtaktivitäten sind als Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung dargestellt. Bei den Prolinegehalten repräsentieren die Balken die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden und Sternchen weisen auf signifikante Unterschiede zur Reinkultur hin ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A3.10 bis A3.13 im Anhang.

3.2.1.6 Zusammenfassung der Ergebnisse von V1a

Der Substrattyp (UH- oder MH-Boden) wirkte auf die morphologischen und physiologisch-biochemischen Eigenschaften von *A. elatius* und *E. repens* ein (vgl. Tabelle 3.2.1.5). Die mit den Gehalten an pflanzenverfügbaren Elementen im Boden verbundene Nährstoffversorgung der Pflanzen (besonders mit Stickstoff) beeinflusste das Wachstum und die Bildung von Stressmetaboliten, wie freiem Prolin.

Die Substratsterilisation beeinflusste über veränderte bodenchemische und bodenphysikalische Eigenschaften die Elementaufnahme, die morphologischen und die physiologisch-biochemischen Eigenschaften der beiden Grasarten und damit auch ihre Reaktionen auf Stress (vgl. Tabelle 3.2.1.5). Dies hat weiterführende methodische Konsequenzen.

Für Phytoremediationsbelange waren bodensubstratspezifische und pflanzenartspezifische Faktoren von Bedeutung. Eine bessere Stickstoffversorgung der Pflanzen führte zu einem höheren Stickstoffentzug der beiden Grasarten. Als pflanzenphysiologische Parameter spiegelten die höheren Stickstoffgehalte in den Pflanzen die bessere Stickstoffverfügbarkeit im Substrat wider.

A. elatius und *E. repens* unterschieden sich hinsichtlich ihrer morphologischen, physiologischen und biochemischen Eigenschaften. Auffällig war der höhere Stickstoffbedarf von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens*.

Die Substratfeuchte und die Kulturform wirkten sich auf dem standorttypischen Substrat kaum auf beide Grasarten aus (vgl. Tabelle 3.2.1.5). Dabei waren diese Einflüsse deutlich von substratspezifischen Faktoren, wie dem Substrattyp und der Substratsterilisation abhängig.

Im folgenden Versuch mit Quarzsand als Referenzsubstrat sollen die Auswirkungen von Substratfeuchte und Kulturform auf *A. elatius* und *E. repens* unter weitgehender Ausschaltung substratspezifischer Besonderheiten näher betrachtet werden.

Tabelle 3.2.1.5: Zusammenfassende Gegenüberstellung der Einflüsse von Bodentyp, Substratsterilisation, Substratfeuchte und Kulturform auf verschiedene Parameter von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*)¹.

| Parameter | Einflussfaktoren | | | | | | | |
|------------------|---------------------|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|
| | Bodentyp (UH:MH) | | Substratsterilisation (unsterilisiert : sterilisiert) | | Substratfeuchte (40 % WK : 60 % WK) | | Kulturform (Reinkultur : Mischkultur) | |
| | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> |
| Stickstoffentzug | < | < | < | < | - | - | - | - |
| Biomassen | < | < | < | < | ~ | ~ | (<) | (<) |
| SOD-Aktivitäten | < | < | ~ | ~ | > | > | > | > |
| Prolingehalte | < | < | < | < | ~ | ~ | ~ | ~ |

¹ Die Reaktion der Pflanzen war im Vergleich < - geringer; > - stärker; ~ indifferent bzw. von einer Faktorenkombination abhängig; - - unverändert.

3.2.2 Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf geogene und biogene Faktoren bei einem Referenzsubstrat (V1b)

3.2.2.1 Vorbemerkungen

Im vorangegangenen Experiment mit standorttypischem Substrat (V1a, Ergebnisse siehe Abschnitt 3.2.1) überlagerten die Einflüsse des Substrattyps und der Substratsterilisation teilweise die Effekte der Substratfeuchte und der Kulturform (Reinkultur, Mischkultur). Im vorliegenden Modellexperiment sollten die substratspezifischen Effekte durch die Anzucht auf einem neutralen Referenzsubstrat ausgeschaltet werden. Als Referenzsubstrat diente steriler Quarzsand, der mit Mineralelementen angereichert wurde (siehe Abschnitt 2.1.3.3 sowie Tabelle 3.1.3). Die Elementkonzentration und die Elementverfügbarkeit (weitestgehend mobile Elementfraktionen) im Referenzsubstrat waren für ein optimales Pflanzenwachstum ausgelegt (vgl. Methoden Abschnitt 2.1.3).

Im Unterschied zum Versuch mit standorttypischem Substrat entfiel die Sterilisation als Prüffaktor, da in allen Varianten sowohl steriles Substrat als auch sterile Nährlösungen eingesetzt wurden.

Als Schwerpunkte sollten die Auswirkungen der Substratfeuchte sowie möglicher Pflanze-Pflanze-Interaktionen analysiert werden. Dazu wurden der Feuchtegehalt des Substrats und die Kulturform (Reinkultur, Mischkultur) entsprechend dem Versuch V1a variiert.

Die Reaktionen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* wurden wie im Versuch V1a auf der Ebene der Elementaufnahme sowie auf morphologischer, physiologischer und biochemischer Ebene untersucht. Dabei wurde erwartet, dass unter den Bedingungen dieses Versuchs mit Referenzsubstrat die Auswirkungen der Substratfeuchte und möglicher Pflanze-Pflanze-Interaktionen besser fassbar waren.

3.2.2.2 Transferfaktoren und Elementgehalte in den Pflanzen in Abhängigkeit von geogenen und biogenen Faktoren

Parallel zum Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) sollen auch in diesem Ergebnisteil für den Versuch mit Referenzsubstrat (V1b) zuerst die Einflüsse der Substratfeuchte und der Kulturform auf die Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* dargestellt werden, da die Nährstoffversorgung der Pflanzen die Basis für ihr morphologisches und physiologisch-biochemisches Verhalten schafft.

Wiederum wurde der Elementtransfer zunächst durch die Boden-Pflanze-Transferfaktoren (Quotient aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen und der Elementkonzentration im Boden) als typisches Geos-Bios-Interaktionsresultat charakterisiert.

Im Vergleich zu den Daten des standorttypischen Substrats (vgl. Abschnitt 3.2.1) fiel auf, dass aufgrund der hohen Verfügbarkeit der Elemente im Referenzsubstrat (Quarzsand) die

Transferfaktoren für *A. elatius* und *E. repens* auf dem Referenzsubstrat deutlich höher waren als auf den standorttypischen Substraten. Auf dem Referenzsubstrat erreichten z. B. die Transferfaktoren für Stickstoff das 50fache, für Kalium das 20fache, für Calcium das 600fache, für Phosphat das 250fache und für Mangan das 480fache der Transferfaktoren auf den standorttypischen Substraten (vgl. Tabellen 3.2.2.1; Tabellen A3.3 und A4.1 im Anhang). Rückschließend wurde daraus erkennbar, dass unter natürlichen Standortbedingungen die Elementverfügbarkeit für diese Elemente bis um das 600fache geringer ist.

Tabelle 3.2.2.1: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ ausgewählter Elemente von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) auf Sandsubstrat in Rein- und in Mischkultur bei 40 und 60 % WK.

| Art | WK [%] | Kulturform | Boden-Pflanze-Transferfaktoren ¹ | | | | | |
|--------------|--------|-------------|---|-------------------------|-----------------------|---------------------------|--------------------------|------------------------|
| | | | Protein-N ² | Ca | K | Mg | P | Mn |
| <i>A. e.</i> | 40 | Reinkultur | 111 ± 14,3 | 13,8 ± 0,83 | 130 ± 11,6 | 51,6 ± 0,72 ^a | 77,6 ± 0,13 ^a | 240 ± 5,9 |
| | | Mischkultur | 109 ± 5,1 | 12,3 ± 1,93 | 135 ± 13,6 | 38,3 ± 1,54 ^{ab} | 76,5 ± 4,03 ^a | 225 ± 13,2 |
| | 60 | Reinkultur | 122 ± 30,3 | 14,6 ± 0,22 | 107 ± 2,5 | 41,8 ± 0,17 | 67,5 ± 0,82 | 234 ± 5,9 |
| | | Mischkultur | 105 ± 12,7 | 14,3 ± 0,55 | 100 ± 0,0 | 32,4 ± 0,17 ^b | 63,1 ± 0,88 ^b | 239 ± 4,4 |
| <i>E. r.</i> | 40 | Reinkultur | 53 ± 4,4 | 16,8 ± 2,81 | 87 ± 13,1 | 41,8 ± 3,59 ^a | 70,2 ± 7,12 | 159 ± 17,6 |
| | | Mischkultur | 51 ± 6,6 | 9,6 ± 0,83 ^a | 86 ± 2,5 ^a | 27,0 ± 0,55 ^{ab} | 64,8 ± 0,32 ^a | 119 ± 0,0 |
| | 60 | Reinkultur | 47 ± 4,8 | 13,6 ± 0,28 | 87 ± 0,0 | 26,8 ± 0,11 | 75,9 ± 1,70 | 148 ± 7,4 |
| | | Mischkultur | 53 ± 14,7 | 13,9 ± 0,39 | 78 ± 0,5 ^b | 29,1 ± 0,28 ^b | 57,4 ± 0,95 ^b | 116 ± 1,5 ^b |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PflTS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruht auf den Daten der Tabelle 3.1.3 sowie der Tabelle A4.1 im Anhang.

² Der Protein-Stickstoff wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten bei 60 % WK.

^b Die Werte in Mischkultur unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten in Reinkultur.

Neben den Transferfaktoren wurde die Elementaufnahme wiederum auch durch den Elemententzug (engl. *harvest*) als Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzen und der Biomasseproduktion je Flächen- und Zeiteinheit (Vegetationsperiode von 5 Wochen) dargestellt. Aufgrund der höheren Transferraten und der höheren Biomasseproduktion (vgl. Abschnitt 3.2.2.3) lag auch der Elemententzug beider Grasarten auf dem Referenzsubstrat deutlich höher als auf dem naturbelassenen standorttypischen Substrat (vgl. Tabellen 3.2.1.1, 3.2.2.3; Tabellen A3.4, A3.5 und A4.3 im Anhang).

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit von der Substratfeuchte

Im vorangegangenen Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) überwogen die substratspezifischen Einflüsse auf den Elementtransfer im System Boden-Pflanze und damit auf die Elementgehalte in den Pflanzen, während nur ein geringer Einfluss des Feuchtegehalts des Substrats oder der Kulturform der Pflanzen festgestellt wurde. Im vorliegenden Versuch mit Sandsubstrat (V1b) konnte durch den Ausschluss substratspezifischer Faktoren mit stärkeren Auswirkungen der Substratfeuchte und der Kulturform (im folgenden Abschnitt wiedergegeben) auf die Elementgehalte und damit auf die Transferfaktoren von *A. elatius* und *E. repens* gerechnet werden.

Der Feuchtegehalt des Substrats beeinflusste besonders die Transferfaktoren und Elementgehalte von *A. elatius*. So erhöhten sich für *A. elatius* mit sinkendem Feuchtegehalt des Substrats in Reinkultur die Transferfaktoren und damit auch die Sprosselementgehalte von Kalium (um 21 %, $p > 0,050$), Magnesium (um 23 %, $p = 0,000$), Phosphor (um 15 %, $p = 0,001$) und Mangan (um 3 %, $p > 0,050$; vgl. Tabellen 3.2.2.1 und 3.2.2.2; Tabellen A4.1 und A4.2 im Anhang). Eine wesentliche Ursache hierfür war ein Aufkonzentrierungseffekt aufgrund des verringerten Wachstums (vgl. Abschnitt 3.2.2.2) bei reduzierter Substratfeuchte.

Dagegen sanken mit abnehmender Substratfeuchte die Transferfaktoren und die Elementgehalte der Sprosse für Calcium (um 5 %, $p > 0,050$; Tabellen 3.2.2.1 und 3.2.2.2; Tabellen A4.1 und A4.2 im Anhang), und für Eisen (um 40 %, $p = 0,000$; Tabellen A4.1 und A4.2 im Anhang), da hier der Elementtransfer mit der Wasseraufnahme korrelierte. Die Wasserversorgung beeinflusste damit die Aufnahme dieser Elemente. Dies ist für die spätere Diskussion von Phytoremediationseffekten interessant.

Die Elementgehalte der Wurzeln von *A. elatius* zeigten ein differenzierteres Bild als die Elementgehalte der Sprosse. Auffällig war die Halbierung der **Kaliumgehalte** in den Wurzeln bei 40 % WK gegenüber 60 % WK in Reinkultur ($p = 0,015$, vgl. Tabelle 3.2.2.3; Tabelle A4.1 im Anhang). Hiermit trat bei 40 % WK eine Verlagerung von Kalium aus den Wurzeln in die Sprosse auf. Somit wurde nicht nur eine Aufkonzentrierung von Kalium (vgl. oben) sondern auch ein Anpassungseffekt an die Trockenheit festgestellt.

Tabelle 3.2.2.2: Elementgehalte [g/kg PfITS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur¹ auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt.

| Art | WK [%] | Elementgehalte [g/kg PfITS] | | | | | | |
|--------------|--------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|
| | | Protein-N ² | Ca | K | Mg | P | Mn | |
| <i>A. e.</i> | 40 | Wurzeln (W) | 10,9 ± 2,21 ^b | 4,3 ± 0,04 ^a | 7,4 ± 0,65 ^a | 4,4 ± 0,15 ^a | 5,9 ± 0,24 ^a | 0,14 ± 0,006 ^{ab} |
| | | Sprosse (S) | 21,3 ± 2,75 | 2,1 ± 0,13 | 43,6 ± 3,90 | 7,9 ± 0,11 ^{ab} | 10,4 ± 0,02 ^a | 0,14 ± 0,003 |
| | | Verhältnis W:S | 1:2 | 1:0,5 | 1:5,9 | 1:1,8 | 1:1,8 | 1:1,0 |
| | 60 | Wurzeln (W) | 7,8 ± 1,08 | 4,9 ± 0,12 | 14,2 ± 1,65 ^b | 3,1 ± 0,27 | 7,1 ± 0,24 ^b | 0,18 ± 0,011 ^b |
| | | Sprosse (S) | 23,4 ± 5,83 | 2,2 ± 0,03 | 36,0 ± 0,85 | 6,4 ± 0,03 ^b | 9,1 ± 0,11 ^b | 0,13 ± 0,003 |
| | | Verhältnis W:S | 1:3 | 1:0,4 | 1:2,5 | 1:2,1 | 1:1,3 | 1:0,7 |
| <i>E. r.</i> | 40 | Wurzeln (W) | 10,2 ± 1,51 | 4,7 ± 0,07 ^{ab} | 6,5 ± 0,11 ^{ab} | 3,5 ± 0,03 ^{ab} | 5,6 ± 0,45 ^b | 0,10 ± 0,006 |
| | | Sprosse (S) | 10,1 ± 0,85 | 2,6 ± 0,43 | 29,4 ± 4,41 | 6,4 ± 0,55 ^{ab} | 9,4 ± 0,96 | 0,09 ± 0,010 |
| | | Verhältnis W:S | 1:1 | 1:0,6 | 1:4,5 | 1:1,8 | 1:1,7 | 1:0,9 |
| | 60 | Wurzeln (W) | 9,3 ± 0,95 | 5,5 ± 0,22 ^b | 5,9 ± 0,01 ^b | 2,5 ± 0,16 | 4,2 ± 0,07 ^b | 0,11 ± 0,008 |
| | | Sprosse (S) | 8,9 ± 0,93 | 2,1 ± 0,04 | 29,4 ± 0,01 ^b | 4,1 ± 0,02 ^b | 10,2 ± 0,23 ^b | 0,09 ± 0,004 ^b |
| | | Verhältnis W:S | 1:1 | 1:0,4 | 1:5,0 | 1:1,6 | 1:2,4 | 1:0,8 |

¹ Die Ergebnisse zur Mischkultur sind in der Tabelle A4.1 im Anhang dargestellt.

² Der Protein-Stickstoff wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten bei 60 % WK.

^b Die Werte in Mischkultur unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten in Reinkultur.

Im Gegensatz zu den Transferfaktoren, die je nach Element auf den Substratfeuchtegehalt unterschiedlich reagierten (siehe oben), nahm der Entzug aller untersuchter Elemente für *A. elatius* in Reinkultur mit sinkendem Feuchtegehalt des Substrats ab und damit umgekehrt mit steigender Substratfeuchte zu (Relevanz für die Phytoremediation) (siehe Tabelle 3.2.2.2, im

Anhang Tabelle A4.3). Ein Grund hierfür war in der geringeren Biomassenbildung der Pflanzen bei Trockenheit (40 % WK) zu finden.

Tabelle 3.2.2.3: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur² auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt.

| Art | WK [%] | | Elemententzug ¹ (Mn [mg/m ²], übrige Elemente [g/m ²]) | | | | | |
|--------------|--------|------------------|---|--------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|---------------------------|
| | | | Protein-N ³ | Ca | K | Mg | P | Mn |
| <i>A. e.</i> | 40 | Sprosse (S) | 1,8 ± 0,23 ^a | 0,2 ± 0,01 ^a | 3,6 ± 0,33 ^a | 0,7 ± 0,01 ^a | 0,9 ± 0,00 ^a | 11,6 ± 0,28 ^a |
| | | Ges | 3,2 ± 1,07 | 0,7 ± 0,02 ^a | 4,6 ± 0,41 ^a | 1,2 ± 0,01 | 1,6 ± 0,03 ^a | 28,5 ± 0,50 ^a |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:1,8 | 1:4,0 | 1:1,3 | 1:1,8 | 1:1,8 | 1:2,5 |
| | 60 | Sprosse (S) | 3,7 ± 0,93 | 0,4 ± 0,01 | 5,7 ± 0,14 | 1,0 ± 0,00 | 1,4 ± 0,02 | 21,5 ± 0,54 |
| | | Ges | 4,6 ± 0,83 | 0,8 ± 0,00 | 6,9 ± 0,27 | 1,3 ± 0,03 | 2,0 ± 0,04 | 36,6 ± 0,42 |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:2,2 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,4 | 1:1,7 |
| <i>E. r.</i> | 40 | Sprosse (S) | 2,4 ± 0,20 | 0,6 ± 0,10 | 6,8 ± 1,03 | 1,5 ± 0,13 ^{a†} | 2,2 ± 0,22 | 21,3 ± 2,36 |
| | | Ges | 4,5 ± 1,23 | 1,5 ± 0,09 ^{a†} | 8,1 ± 1,05 | 2,2 ± 0,13 ^{a†} | 3,3 ± 0,31 | 39,8 ± 3,49 ^{a†} |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:1,9 | 1:2,5 | 1:1,2 | 1:1,5 | 1:1,4 | 1:1,9 |
| | 60 | Sprosse (S) | 2,1 ± 0,22 | 0,5 ± 0,01 | 7,1 ± 0,00 | 1,0 ± 0,00 | 2,5 ± 0,06 | 20,4 ± 1,02 |
| | | Ges | 4,8 ± 1,57 | 2,0 ± 0,05 | 8,6 ± 0,00 | 1,7 ± 0,04 | 3,6 ± 0,04 | 50,8 ± 3,16 |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:2,3 | 1:4,0 | 1:1,2 | 1:1,7 | 1:1,5 | 1:2,5 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomassebildung [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A4.1 und A4.4 im Anhang.

² Die Ergebnisse zur Mischkultur sind in der Tabelle 3.2.2.5 (siehe unten) dargestellt.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA) von den Werten bei 60 % WK. Die Werte von *E. repens* wurden nicht mit den Werten von *A. elatius* verglichen und deshalb mit ' gekennzeichnet.

Bei *E. repens* wirkte sich eine veränderte Substratfeuchte geringer auf die Transferfaktoren sowie die Elementgehalte aus als bei *A. elatius*.

Ebenso wie bei *A. elatius* stiegen bei *E. repens* in Reinkultur die Transferfaktoren und Sprosselementgehalte für Magnesium (um 55 %, $p = 0,024$) mit abnehmender Substratfeuchte (Tabellen 3.2.2.1 und 3.2.2.2, im Anhang Tabellen A4.1 und A4.2). Im Gegensatz zu *A. elatius* waren bei *E. repens* zudem die Transferfaktoren anderer Elemente, wie Calcium (um 19 %, $p > 0,050$), Eisen (um 80 %, $p = 0,008$) und Mangan (um 7 %, $p > 0,050$) bei Trockenheit erhöht. Dies wies wiederum auf einen Aufkonzentrierungseffekt aufgrund des verringerten Wachstums (vgl. Abschnitt 3.2.2.2) bei Trockenheit (40 % WK) hin.

Die Elementgehalte der Wurzeln von *E. repens* verhielten sich ähnlich wie bei *A. elatius* bei einem variierenden Substratfeuchtegehalt unspezifischer als die Elementgehalte der Sprosse (vgl. Tabelle 3.2.2.2; Tabelle A4.1 im Anhang).

Der Elemententzug (der Sprosse und der Gesamtpflanzen) von *E. repens* nahm, wie bei *A. elatius*, in Reinkultur mit sinkender Substratfeuchte ab und folglich mit steigender Substratfeuchte zu (Relevanz für die Phytoremediation; Tabelle 3.2.2.2; Tabelle A4.3 im Anhang): z. B. für Calcium (um 90 %, $p = 0,003$), Kalium (um 7 %, $p > 0,050$), Eisen (um 15 %, $p > 0,050$) und Mangan (um 28 %, $p = 0,039$). Dieser Effekt war wiederum hauptsächlich auf die geringere Biomassenbildung (Abschnitt 3.2.2.3) der Pflanzen bei Trockenheit zurückzuführen.

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit von der Pflanzenart und der Kulturform

Neben den oben beschriebenen stärkeren Auswirkungen der Substratfeuchte als geogenem Faktor wurde im vorliegenden Versuch (V1b) durch den Ausschluss substratspezifischer Faktoren auch mit stärkeren Auswirkungen der Kulturform als biogenem Faktor auf die Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* gerechnet.

Verglich man beide Grasarten hinsichtlich ihrer Elementaufnahme, fielen schon in Reinkultur **artspezifische Unterschiede** auf.

So besaß *A. elatius* eine um 260 % ($p = 0,001$) höhere Transferrate für Stickstoff als *E. repens* (Tabelle 3.2.2.1; Tabelle A4.1 im Anhang). Daraus resultierte auch ein nur halb so hohes C:N-Verhältnis der Sprosse von *A. elatius* im Vergleich zu den Sprossen von *E. repens* (Tabelle 3.2.2.4), während sich die Stickstoffgehalte der Wurzeln beider Arten nicht voneinander unterschieden. Der Stickstoffentzug von *A. elatius* war jedoch nur leicht gegenüber demjenigen von *E. repens* erhöht (um 5 %; $p > 0,050$; Tabelle 3.2.2.3; Tabelle A4.3 im Anhang).

Auch für Kalium (um 23 %; $p = 0,002$), Magnesium (um 56 %; $p = 0,000$), Eisen (um 142 %; $p = 0,000$) und Mangan (um 59 %; $p = 0,000$) wies *A. elatius* deutlich höhere Transferfaktoren (Tabelle 3.2.2.1; Tabelle A4.2 im Anhang) und damit auch Sprossgehalte (Tabelle 3.2.2.2; Tabelle A4.1 im Anhang) auf als *E. repens*.

Dagegen war der Entzug für Calcium ($p = 0,000$), Kalium ($p = 0,004$) und Magnesium ($p = 0,000$) für *E. repens* aufgrund der höheren Biomassenbildung (Abschnitt 3.2.2.3) bis zu doppelt so hoch wie für *A. elatius*.

Tabelle 3.2.2.4: Verhältnisse ausgewählter Elementkonzentrationen¹ in den Sprossen von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt im Vergleich mit optimalen Elementverhältnissen² in Pflanzensprossen und mit den Verhältnissen der Gesamtelemente im Substrat³.

| Art | WK [%] | Elementverhältnisse | | | | | | | |
|---|-----------|---------------------|------------------|------------------|--------|-------|---------|--------|--------|
| | | N:C ^{4,5} | N:P ⁵ | N:K ⁵ | K:Mg | Ca:Mg | P:Zn | P:Fe | Fe:Zn |
| A. e. | 40 | 1:20 | 1:0,49 | 1:2,0 | 1:0,18 | 1:3,8 | 1:0,006 | 1:0,04 | 1:0,15 |
| | 60 | 1:17 | 1:0,39 | 1:1,5 | 1:0,18 | 1:2,9 | 1:0,005 | 1:0,08 | 1:0,07 |
| E. r. | 40 | 1:33 | 1:0,93 | 1:2,9 | 1:0,22 | 1:2,5 | 1:0,007 | 1:0,16 | 1:0,14 |
| | 60 | 1:50 | 1:1,15 | 1:3,3 | 1:0,14 | 1:2,0 | 1:0,006 | 1:0,03 | 1:0,21 |
| optimale Verhältnisse² | | 1:14 | 1:0,18 | 1:1 | 1:0,06 | 1:0,4 | 1:0,015 | 1:0,08 | 1:0,2 |
| Verhältnisse im Substrat³ | | - | 1:0,7 | 1:1,7 | 1:0,04 | 1:1 | 1:0,007 | 1:0,01 | 1:0,5 |

¹ Die Pflanzendaten beruhen auf der Tabelle A4.1 im Anhang.

² Es wurden die optimalen Elementverhältnisse in Pflanzensprossen nach BERGMANN (1993) und LARCHER (2001) angegeben.

³ Die Gehalte im Substrat sind als Totalelementgehalte angegeben, sie beruhen auf den Daten der Tabelle 3.1.3.

⁴ Der Kohlenstoff wurde aus den Biomassen kalkuliert in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PfITS enthalten sind.

⁵ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Neben den artspezifischen Besonderheiten beeinflusste auch die **Kulturform** die Elementaufnahme beider Grasarten.

A. elatius wies in Mischkultur bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) deutlich geringere Transferfaktoren und Sprosselementgehalte für Stickstoff (um 14 %; $p > 0,050$), Kalium (um 7 %; $p = 0,083$), Magnesium (um 23 %; $p = 0,000$), Phosphor (um 7 %; $p = 0,004$) und Eisen (um 41 %; $p = 0,000$) auf als in Reinkultur (Tabellen A4.1 und A4.2 im Anhang).

Parallel dazu war auch der Entzug der meisten Elemente für *A. elatius* in Mischkultur niedriger als in Reinkultur (Tabellen 3.2.2.3 und 3.2.2.5; Tabelle A4.3 im Anhang). Damit besitzt nicht nur die Substratfeuchte sondern auch der biogene Faktor Kulturform (Rein- oder Mischkultur) eine entscheidende Bedeutung für die Phytoremediation.

Tabelle 3.2.2.5: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Mischkultur² auf Sandsubstrat mit 40 und 60 % WK Substratfeuchtegehalt.

| Art | WK [%] | | Elemententzug ¹ (Mn [mg/m ²], übrige Elemente [g/m ²]) | | | | | |
|--------------|--------|------------------|---|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | | | Protein-N ³ | Ca | K | Mg | P | Mn |
| <i>A. e.</i> | 40 | Sprosse (S) | 2,4 ± 0,11 ^b | 0,2 ± 0,03 ^b | 5,2 ± 0,52 ^b | 0,7 ± 0,03 | 1,2 ± 0,06 ^b | 14,7 ± 0,87 ^{ab} |
| | | Ges | 5,0 ± 1,53 ^b | 0,8 ± 0,05 ^{ab} | 6,4 ± 0,53 ^b | 1,2 ± 0,00 ^a | 1,8 ± 0,10 | 29,8 ± 1,09 ^a |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:2,1 | 1:3,5 | 1:1,2 | 1:1,8 | 1:1,7 | 1:2,0 |
| | 60 | Sprosse (S) | 2,8 ± 0,34 | 0,3 ± 0,01 | 4,6 ± 0,00 ^b | 0,7 ± 0,00 ^b | 1,2 ± 0,02 ^b | 18,9 ± 0,35 ^b |
| | | Ges | 4,4 ± 0,50 | 1,1 ± 0,05 ^b | 5,8 ± 0,12 ^b | 1,1 ± 0,00 ^b | 1,9 ± 0,03 ^b | 33,6 ± 0,38 ^b |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:1,6 | 1:3,5 | 1:1,2 | 1:1,6 | 1:1,7 | 1:1,8 |
| <i>E. r.</i> | 40 | Sprosse (S) | 1,5 ± 0,20 ^b | 0,2 ± 0,02 ^{ab} | 4,6 ± 0,13 ^a | 0,7 ± 0,01 ^{ab} | 1,4 ± 0,01 ^{ab} | 10,8 ± 0,00 ^{ab} |
| | | Ges | 4,6 ± 1,84 | 1,2 ± 0,04 ^{ab} | 6,3 ± 0,25 ^a | 1,5 ± 0,01 ^{ab} | 2,5 ± 0,01 ^a | 46,6 ± 2,43 ^a |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:3,1 | 1:5,0 | 1:1,4 | 1:2,3 | 1:1,8 | 1:4,3 |
| | 60 | Sprosse (S) | 2,6 ± 0,73 | 0,5 ± 0,02 ^b | 6,7 ± 0,04 ^b | 1,2 ± 0,01 | 2,0 ± 0,03 ^b | 17,2 ± 0,22 ^b |
| | | Ges | 3,7 ± 0,99 | 2,2 ± 0,01 ^b | 8,2 ± 0,01 ^b | 1,7 ± 0,01 ^b | 2,9 ± 0,04 ^b | 35,8 ± 0,45 ^b |
| | | Verhältnis S:Ges | 1:1,4 | 1:4,0 | 1:1,2 | 1:1,5 | 1:1,5 | 1:2,1 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomassebildung [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A4.1 und A4.4 im Anhang.

² Die Ergebnisse zur Reinkultur sind in der Tabelle 3.2.2.3 (siehe oben) dargestellt.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte bei 40 % WK unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten bei 60 % WK.

^b Die Werte in Mischkultur unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten in Reinkultur.

Genauso wie für *A. elatius* lagen bei optimaler Substratfeuchte auch für ***E. repens*** die Transferfaktoren und Sprosselementgehalte von Kalium (um 10 %; $p = 0,000$), Eisen (um 29 %; $p = 0,000$) und Phosphor (um 24 %; $p = 0,000$) in Mischkultur unter denen in Reinkultur (Tabelle 3.2.2.1; Tabelle A4.2 im Anhang). Bezüglich des Elemententzugs reagierte *E. repens* eher unspezifisch auf die Kulturform (Tabellen 3.2.2.3 und 3.2.2.5; Tabelle A4.3 im Anhang).

Zudem erreichte *E. repens* bei optimalem Substratfeuchtegehalt (60 % WK) in Mischkultur um 14 % höhere Stickstofftransferraten ($p > 0,050$; Tabelle 3.2.2.1; Tabelle A4.2 im Anhang) und parallel dazu auch einen höheren Stickstoffentzug ($p > 0,050$; Tabellen 3.2.2.3 und 3.2.2.5; Tabelle A4.3 im Anhang) als in Reinkultur. Gleichzeitig waren bei 60 % WK die Stickstofftransferraten für *A. elatius* um einen ähnlichen Prozentsatz in Mischkultur im Vergleich zur Reinkultur reduziert (siehe oben).

Die **Kombination von Substratfeuchte und Kulturform** drehte diesen Effekt um: Bei Trockenheit (40 %) WK wies *A. elatius* in Mischkultur niedrigere Stickstofftransferraten als in Reinkultur, *E. repens* dagegen in Reinkultur geringere Stickstofftransferraten als in Mischkultur auf (je $p = 0,000$; Tabelle 3.2.2.1; Tabelle A4.2 im Anhang).

Diese Veränderungen der Transferfaktoren ließen durch die Mischkultur eine Verbesserung des Wachstums von *E. repens* bei 60 % WK erwarten, ebenso wie eine Verbesserung des Wachstums von *A. elatius* bei 40 % WK.

3.2.2.3 Morphologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Wie oben beschrieben, wurden in diesem Teilversuch mit Sandsubstrat (V1b) deutliche Auswirkungen von Feuchtegehalt und Kulturform auf die Elementaufnahme von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* erkennbar. Da davon auszugehen war, dass die Nährstoffversorgung der Pflanzen entscheidend für ihr Wachstum und ihre Entwicklung war, soll nun der Einfluss von Feuchtegehalt und Kulturform auf die Morphologie beider Grasarten untersucht werden. In der bisherigen Ergebnisbetrachtung wurden die Pflanzen nach fünfwöchiger Kulturdauer untersucht.

Eine erfolgreiche **Keimung** ist aber die erste Voraussetzung für die Ansiedlung einer Pflanze. Damit stellte die Keimung im Hinblick auf die Biodiversität im Untersuchungsgebiet ein kritisches Stadium dar. Schon bei der Keimung der Saat waren in Abhängigkeit von der Substratfeuchte Wechselwirkungen zwischen den Arten möglich. Deshalb wurden zunächst die Auswirkungen geogener und biogener Einflüsse auf die Keimung von *A. elatius* und *E. repens* analysiert. Dabei wurde festgestellt, dass die Keimung relativ unempfindlich für geogene und biogene Einflüsse war. Aus diesem Grund wurde auf die Ergebnisse der Keimungsversuche an dieser Stelle nicht intensiver eingegangen. Ausführlich wurden die Keimungsversuche im Abschnitt A3.1 im Anhang dargestellt.

Morphologische Reaktionen in Abhängigkeit vom Substratfeuchtegehalt

Die nachfolgend beschriebenen morphologischen Reaktionen sind an Jungpflanzen vor der Anthese untersucht worden. Dazu dienten die Längen und Biomassen der Wurzeln und Sprosse als morphologische Kenngrößen für das Wachstum.

Beide Grasarten wuchsen in Reinkultur bei 60 % WK auf dem Referenzsubstrat Quarzsand deutlich besser als auf dem standorttypischen Substrat (Versuch V1a, vgl. Abschnitt 3.2.1.3). Dies verdeutlichten besonders die höheren Sprossbiomassen (UH-Boden: $p = 0,000$; MH-Boden: $p > 0,050$) auf dem Sandsubstrat. Die Ursache hierfür lag in der optimalen Nährstoffversorgung (besonders der Stickstoffversorgung) der Pflanzen auf dem Sandsubstrat.

Wie auf dem standorttypischen Substrat (Abschnitt 3.2.1.3) beeinträchtigte ein reduzierter Substratfeuchtegehalt auch auf dem Sandsubstrat das Sprosswachstum beider Grasarten deutlich. So waren in Reinkultur bei Trockenheit (40 % WK) die Sprosse von *A. elatius* um 21 % ($p = 0,017$) und von *E. repens* um 9 % ($p > 0,050$) kürzer als bei 60 % WK (Abbildung 3.2.2.1 und Tabelle A4.4 im Anhang). Damit verringerten sich bei Trockenheit (40 % WK) auch die Frisch- und Trockenmassen der Sprosse von *A. elatius* um die Hälfte ($p = 0,029$), von *E. repens* leicht um 3 % ($p > 0,050$) im Vergleich zur optimalen Substratfeuchte (60 % WK) (Abbildung 3.2.2.1; Tabelle A4.4 im Anhang).

Folglich reagierte *A. elatius* im Bezug auf das oberirdische Wachstum empfindlicher auf Trockenheit als *E. repens*. Die Hauptursache hierfür könnte im stark reduzierten Kaliumentzug für *A. elatius* bei 40 % WK liegen (siehe Tabelle 3.2.2.3, Abschnitt 3.2.2.2 oben). Als Trockentoleranzfaktor spielt Kalium eine entscheidende Rolle bei der Resistenz von Pflanzen gegenüber Trockenheit.

Auch der bei 40 % WK stark verringerte Stickstoffentzug für *A. elatius* (Tabelle 3.2.2.3, Abschnitt 3.2.2.2) konnte zur Biomassereduktion von *A. elatius* bei Trockenheit beitragen. Bei *E. repens* veränderten sich der Kalium- und der Stickstoffentzug mit variierender Substratfeuchte nicht im gleichen Maße wie bei *A. elatius*.

Hinsichtlich der Reaktionen ihres unterirdischen Wachstums auf die Substratfeuchte unterschieden sich *A. elatius* und *E. repens* nicht voneinander. Die Längen und Biomassen der Wurzeln beider Arten blieben von der Substratfeuchte unbeeinflusst (Abbildung 3.2.2.1; Tabelle A4.4 im Anhang). Vermutlich schränkten die Pflanzgefäße das Wurzelwachstum beider Arten ein, sodass die Wurzelparameter nur begrenzt aussagefähig waren.

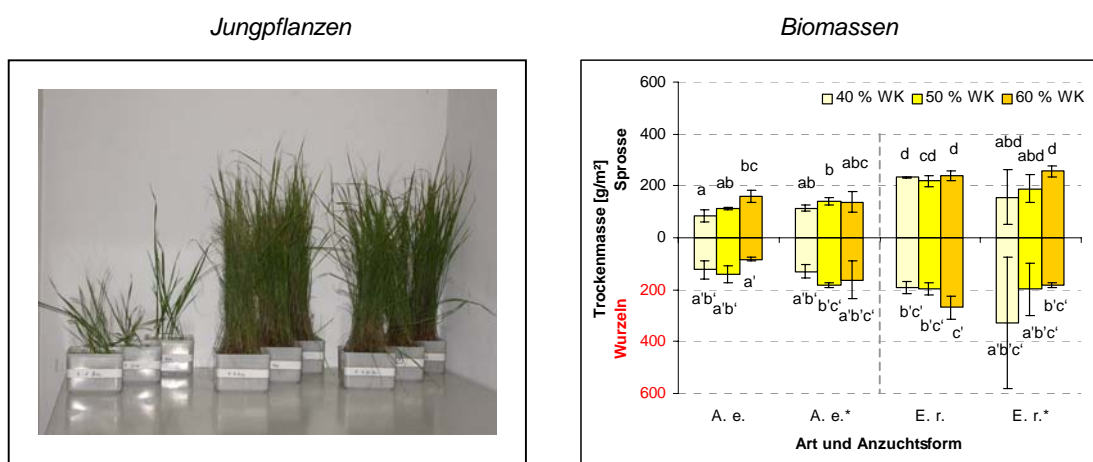


Abbildung 3.2.2.1: Jungpflanzen in der fünften Versuchswoche (links: *Arrhenatherum elatius* [A. e.], mittig: *Elytrigia repens* [E. r.], rechts: Mischkultur von A. e. und E. r.; mit zunehmenden Feuchtetestufen des Substrats von vorne nach hinten) sowie **Trockenmassen** der Wurzeln und Sprosse von A. e. und E. r. in Reinkultur oder in Mischkultur (*) auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A4.4 im Anhang. Auf die bildliche Darstellung der Frischmassen wurde verzichtet, da die Frisch- und Trockenmassen der Sprosse stark miteinander korrelierten ($P = 0,580^*$; Werte siehe Tabelle A4.4 im Anhang).

Morphologische Reaktionen in Abhängigkeit von der Pflanzenart und der Kulturform

Wie oben beschrieben, reagierten beide Grasarten in der Kulturform Reinkultur zwar ähnlich auf den Feuchtegehalt des Substrats, die Reaktion von *A. elatius* auf die Substratfeuchte war aber deutlich intensiver als die Reaktion von *E. repens*. Somit lag eine artspezifische Reaktion vor.

Schon bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) traten auf der morphologischen Ebene **art-spezifische Unterschiede** zwischen den Gräsern auf. *E. repens* bildete in der Kontrollvariante (Reinkultur, 60 % WK) bei gleichen Spross- und Wurzellängen höhere Wurzel- (um 200 %; $p = 0,002$) und Sprosstrockenmassen (um 50 %; $p = 0,001$) als *A. elatius* (Abbildung 3.2.2.1; Tabelle A4.4 im Anhang). Möglicherweise wirkte sich der höhere Entzug von Kalium und Magnesium durch *E. repens* im Vergleich mit *A. elatius* entscheidend auf die unterschiedliche Biomassebildung aus.

Einen Einfluss der **Kulturform** ließen von den untersuchten morphologischen Parametern nur die Sprosslängen beider Arten erkennen. Bei einer optimalen Substratfeuchte (60 % WK) reduzierte die Mischkultur die Sprosslängen von *A. elatius* um 28 % ($p = 0,030$) und von *E. repens* um 16 % ($p = 0,095$) im Vergleich zur Reinkultur (Abbildung 3.2.2.1, Anhang Tabelle A4.4). Da die Biomassen unverändert blieben, ergab sich daraus für beide Grasarten in der Mischkultur eine höhere Trockenmassebildung je Sprosslängeneinheit.

Die **Kombination von Substratfeuchte und Kulturform** beeinflusste nur die Sprosslängen beider Grasarten. So nahmen die Sprosslängen sowohl von *A. elatius* als auch von *E. repens* in Mischkultur mit sinkender Substratfeuchte zu, während sie in Reinkultur mit sinkender Substratfeuchte abnahmen (vgl. Abbildung 3.2.2.1; Tabelle A4.4 im Anhang).

3.2.2.4 Physiologische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Da im vorliegenden Versuch mit Referenzsubstrat (V1b) die beiden Grasarten auf der Ebene der Elementaufnahme und auf der morphologischen Ebene auf die Substratfeuchte und auf die Kulturform reagierten, soll nun die Auswirkung dieser geogenen und biogenen Faktoren auf physiologische Parameter von *A. elatius* und *E. repens* untersucht werden. Durch das Ausschalten bodensubstratspezifischer Faktoren wurde auf dem Sandsubstrat mit stärkeren Auswirkungen der Substratfeuchte und der Kulturform auf die physiologischen Parameter gerechnet als im vorangegangenen Versuch mit standorttypischen Substrat (V1a).

Wie im Versuch V1a wurden auch in diesem Versuch die effektive Quantenausbeute (Yield) und die maximale Quantenausbeute (F_v/F_m) des Photosystems II als physiologische Parameter herangezogen. Beide Parameter wurden aus Kenngrößen der Chlorophyllfluoreszenz ermittelt (siehe Methoden, Abschnitt 2.2.2.5) und konnten damit den Einfluss von Umweltfaktoren auf die Photosynthese widerspiegeln.

Die **Substratfeuchte** wirkte sich, wenngleich nur tendenziell, doch reproduzierbar auf die effektive Quantenausbeute und auf die maximale Quantenausbeute aus. Die effektive und die maximale Quantenausbeute waren unabhängig von der Kulturform bei 40 % WK um bis zu 5 % geringer als bei 60 % WK ($p > 0,050$; Tabelle 3.2.2.5; Tabelle A4.6 im Anhang). Dieses Ergebnis wies auf eine schwache Schädigung des Photosystems II bei Trockenheit hin.

Tabelle 3.2.2.6: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Reinkultur bei 40 und 60 % WK auf Sandsubstrat.¹

| Art | Yield | | Fv/Fm | |
|--------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | 40% WK | 60% WK | 40% WK | 60% WK |
| <i>A. e.</i> | 0,713 ± 0,066 | 0,754 ± 0,032 | 0,785 ± 0,050 | 0,797 ± 0,039 |
| <i>E. r.</i> | 0,694 ± 0,051 | 0,711 ± 0,035 | 0,739 ± 0,072 | 0,766 ± 0,033 |

¹ Die einzelnen Werte unterschieden sich nicht signifikant voneinander ($p > 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Tabelle beruht auf den Daten der Tabelle A4.6 im Anhang. Die Daten der Mischkulturvarianten sind ebenfalls in Tabelle A4.6 im Anhang dargestellt.

Auch leichte biogene Einflüsse auf die untersuchten physiologischen Parameter wurden festgestellt. Einerseits zeigten die effektive und die maximale Quantenausbeute wie im vorangegangenen (Versuch V1a) **artspezifische Unterschiede**: So lagen die effektive ($p = 0,023$) und die maximale Quantenausbeute ($p = 0,007$) von *A. elatius* unabhängig von der Substratfeuchte und von der Kulturform um bis zu 6 % über den entsprechenden Werten von *E. repens* (Tabelle 3.2.2.5; Tabelle A4.6 im Anhang).

Andererseits wirkte sich auch die **Kulturform** tendenziell (aber wiederum reproduzierbar) auf die Quantenausbeuten aus. Diese Einwirkung trat jedoch nur bei *E. repens* auf. In Mischkultur wies *E. repens* unabhängig von der Substratfeuchte um bis zu 6 % höhere effektive und maximale Quantenausbeuten auf als in Reinkultur (Tabelle A4.6 im Anhang).

Im Gegensatz zum vorangegangenen Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a, Abschnitt 3.2.1.4) wurden folglich im vorliegenden Versuch mit Referenzsubstrat (V1b) deutliche Einflüsse der Substratfeuchte oder der Kulturform auf die untersuchten physiologischen Parameter der beiden Grasarten festgestellt. Somit bestätigten die vorliegenden Ergebnisse die Vermutung, dass die substratspezifischen Eigenschaften der Böden die Auswirkungen von Substratfeuchte und Kulturform überlagerten.

3.2.2.5 Biochemische Reaktionen auf geogene und biogene Faktoren

Biochemische Reaktionen in Abhängigkeit vom Substratfeuchtegehalt

Auf der Ebene der Elementaufnahme, auf der morphologischen Ebene und auf der physiologischen Ebene wurden in diesem Versuch mit Referenzsubstrat (V1b) Auswirkungen des Substratfeuchtegehalts und der Kulturform bei den beiden Grasarten beschrieben. Da diese Auswirkungen vermutlich mit biochemischen Veränderungen verbunden waren, soll nun der

Einfluss von Substratfeuchte und Kulturform (im folgenden Abschnitt) auf biochemische Parameter von *A. elatius* und *E. repens* untersucht werden.

Die Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) blieben wie im vorangegangenen Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) auch auf Sandsubstrat von der Substratfeuchte und der Kulturform weitgehend unbeeinflusst (siehe Tabelle A4.5 im Anhang). Damit zeigte sich wiederum die Aufrechterhaltung eines gewissen Stickstoffpools in den Pflanzen. Jedoch wirkten die Substratfeuchte und die Kulturform auf spezifische Proteine, wie die Superoxiddismutasen, auf freie Aminosäuren (wie freies Prolin) und auf stickstoffhaltige Pigmente ein.

Die Aktivitäten der Superoxiddismutasen (SOD) wurden wiederum als enzymatischer Indikator für oxidativen Stress untersucht. Ebenso wie im Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a, Abschnitt 3.2.1.5) wurden für *A. elatius* und für *E. repens* jeweils drei SOD-Isoenzyme identifiziert, die sowohl in den Wurzeln als auch in den Sprossen aktiv waren: je eine manganabhängige SOD (SOD1) und zwei kupfer-/zinkabhängige SOD (SOD2 und SOD3) (siehe auch Abschnitt 3.1.4).

Mit abnehmender Substratfeuchte wiesen beide Grasarten in Reinkultur höhere SOD-Gesamtaktivitäten (als Summe der Aktivitäten der drei SOD-Isoenzyme in den Wurzeln und Sprossen) auf (siehe Abbildung 3.2.2.2; Tabelle A4.8 und Abbildung A4.1 im Anhang). In den Wurzeln beider Grasarten reagierten besonders die kupfer-/zinkabhängigen SOD (SOD2 und 3), in den Sprossen dagegen besonders die manganabhängige SOD (SOD1) auf die veränderten Substratfeuchtegehalte (vgl. Tabelle A4.8 und Abbildung A4.1 im Anhang). Bei *A. elatius* war die Reaktion auf die Substratfeuchte mit einer Steigerung der SOD-Gesamtaktivitäten um 30 % bei Trockenheit (40 % WK) ausgeprägter als bei *E. repens* (Steigerung um 20 % bei 40 % WK gegenüber 60 % WK). Damit löste Trockenheit bei *A. elatius* stärkeren oxidativen Stress aus als bei *E. repens*.

Mit den SOD wurden Unterschiede in der Stressdisposition auf dem makromolekularen enzymatischen Level untersucht. Nachfolgend wird die Stressresponse auf dem niedermolekularen Stressmetabolitenlevel beschrieben.

Die Gehalte an freiem Prolin reagierten von den untersuchten biochemischen Parametern beider Grasarten am stärksten auf den Feuchtegehalt des Substrats. Mit abnehmender Substratfeuchte wurden in den Wurzeln und Sprossen beider Arten in Reinkultur steigende Gehalte an freiem Prolin analysiert (Abbildung 3.2.2.2, Tabelle A4.5 im Anhang). In den Sprossen betrug dieser Anstieg für *A. elatius* 100 %, für *E. repens* 30 %. Durch die Wachstumsabnahme beider Grasarten bei Trockenheit lag somit eine echte Konzentrationszunahme von Prolin vor.

A. elatius zeigte also, wie schon für die oben beschriebenen SOD-Aktivitäten, auch für die Gehalte an freiem Prolin eine stärkere Empfindlichkeit gegenüber der Substratfeuchte als *E. repens*. Diese hohe Empfindlichkeit von *A. elatius* bei Trockenheit wurde bereits auf der

morphologischen und der physiologischen Ebene beschrieben (vgl. Abschnitte 3.2.2.2 und 3.2.2.3).

Diese Ergebnisse wiesen somit die Aussagekraft von Prolin als Indikator für Trockenstress nach, welche im vorangegangenen Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) von substratspezifischen Faktoren überlagert wurde.

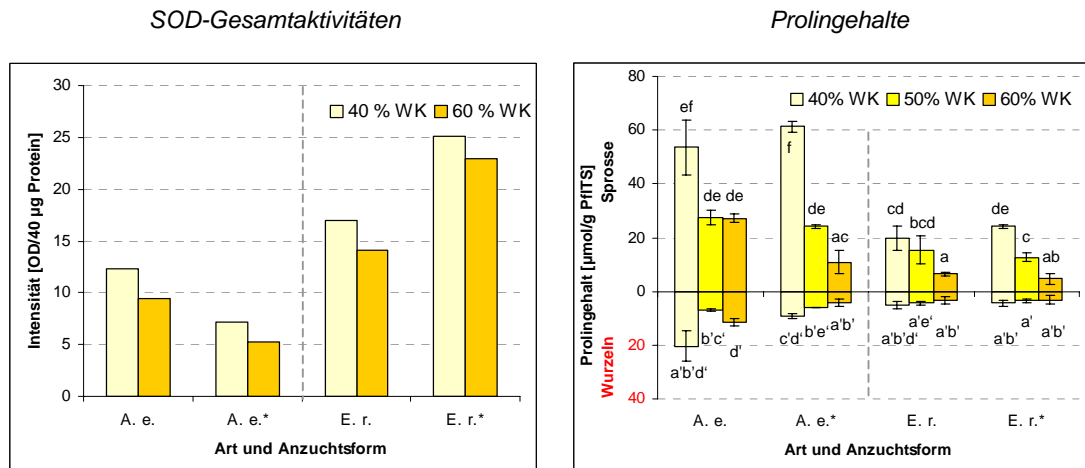


Abbildung 3.2.2.2: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] sowie Gehalte an freiem Prolin [µmol/g PfITS] von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) in Rein- und in Mischkultur (*) auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten.

Die Balken für die SOD-Gesamtaktivitäten repräsentieren die Summe der Aktivitäten von drei SOD-Isoenzymen der Wurzeln und Sprosse in einfacher Bestimmung. Die Balken für die Prolingehalte repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben \pm Standardabweichungen, wobei Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden sind ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A4.5 und A4.8 im Anhang.

Die Substratfeuchte wirkte sich leicht ($p > 0,000$) auf die Pigmentgehalte beider Grasarten aus. Mit abnehmender Substratfeuchte wurde eine Reduktion der Gehalte an den photosynthetisch aktiven Pigmenten Chlorophyll a und b sowie an Carotinoiden für *A. elatius* (um bis zu 20 %) und *E. repens* (um bis zu 10 %) in Reinkultur beobachtet (Tabelle A4.7 im Anhang). Diese Pigmentabnahme konnte auch zur oben beschriebenen eingeschränkten Aktivität des Photosystems II unter Trockenheit führen.

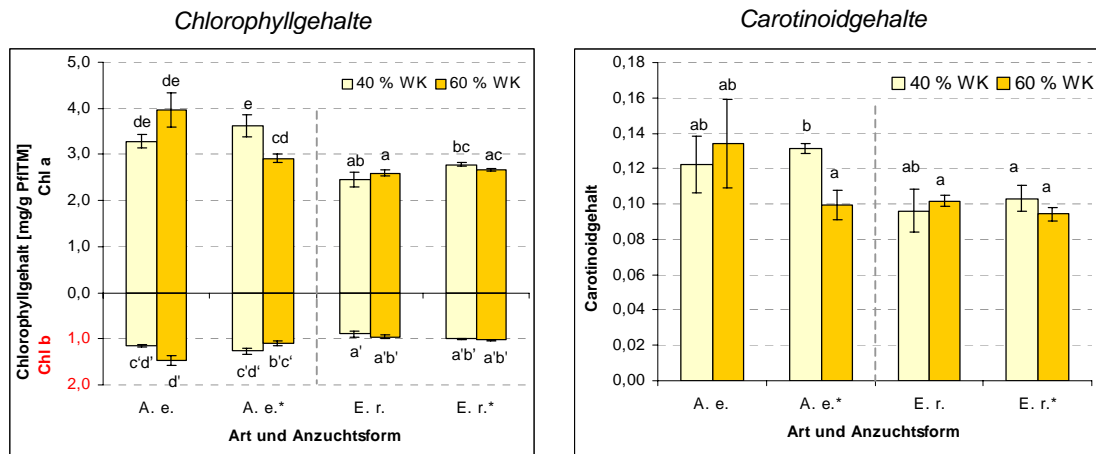


Abbildung 3.2.2.3: Chlorophyllgehalte (Chl a – Chlorophyll a, Chl b – Chlorophyll b) und **Carotinoidgehalte** [mg/g PflTMS] von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischkultur (*) auf Sandsubstrat mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von vier Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A4.7 im Anhang.

Biochemische Reaktionen in Abhängigkeit von der Pflanzenart und der Kulturform

Wie schon für die Ebene der Elementaufnahme, für die morphologische und für die physiologische Ebene beschrieben, traten auch auf der biochemischen Ebene **artspezifische Unterschiede** zwischen den beiden Grasarten auf, welche die Reaktionen der Pflanzen auf geogene und biogene Faktoren beeinflussen konnten. So wies *A. elatius* in der Kontrolle (Reinkultur, 60 % WK) um 500 % höhere Gesamtprolinegehalte ($p = 0,000$) sowie um 35 % höhere Gesamtpigmentgehalte ($p = 0,000$) auf als *E. repens* (vgl. Abbildungen 3.2.2.2 und 3.2.2.3; Tabellen A4.5 und A4.7 im Anhang). *E. repens* dagegen zeigte wie im Versuch V1a höhere SOD-Gesamtaktivitäten (hier um 50 % höher) als *A. elatius*.

Die **Kulturform** Mischkultur wirkte sich bei optimaler Substratfeuchte für beide Arten unterschiedlich auf die biochemischen Parameter aus.

So nahmen die SOD-Gesamtaktivitäten für *A. elatius* in Mischkultur im Vergleich zur Reinkultur um 44 % ab, während für *E. repens* die SOD-Gesamtaktivitäten in Mischkultur um 60 % zunahm (Tabelle A4.8 im Anhang). Dabei reagierten sowohl die SOD der Wurzeln als auch die SOD der Sprosse beider Arten auf das Zusammenleben in Mischkultur. Damit wirkte sich die Kulturform stärker auf die SOD-Gesamtaktivitäten beider Grasarten aus als der Substratfeuchtegehalt.

Die Kulturform Mischkultur beeinflusste die Gehalte an freiem Prolin nur von *A. elatius*. Sowohl in den Wurzeln (um bis zu 40 %, $p = 0,000$) als auch in den Sprossen (um bis zu 60 %, $p = 0,003$) von *A. elatius* wurde in Mischkultur bei 60 % WK weniger freies Prolin gebildet als in Reinkultur. Da *A. elatius* in Mischkultur (60 % WK) gleichzeitig deutlich höhere Transferfaktoren für Stickstoff aufwies (Abschnitt 3.2.2.2), wurde wiederum die Abhängigkeit der Akkumulation des freien Prolins von der Stickstoffversorgung deutlich.

Die **Kombination von Substratfeuchte und Kulturform** wirkte sich nicht zusätzlich auf die Reaktion beider Grasarten auf der biochemischen Ebene aus.

3.2.2.6 Vergleich der Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf Referenzsubstrat (V1b) und auf standorttypischem Substrat (V1a)

Unterschiede zwischen den Reaktionen beider Grasarten auf standorttypischem Substrat (V1a) und auf Quarzsand als Referenz (V1b) wurden bereits beschrieben (siehe oben). An dieser Stelle sollen die Hauptunterschiede nochmals gegenübergestellt werden.

Dabei traten diese Unterschiede im Verhalten beider Grasarten sowohl auf der Ebene der Elementaufnahme, als auch auf der morphologischen, der physiologischen und der biochemischen Ebene auf.

So war die Elementaufnahme beider Grasarten auf dem Sandsubstrat deutlich höher als auf dem standorttypischen Substrat (Tabellen 3.2.2.7, 3.2.2.8; vgl. Abschnitte 3.2.1.2 und 3.2.2.2). Dies verbesserte die Versorgung beider Grasarten mit Nährstoffen, insbesondere mit Stickstoff.

Tabelle 3.2.2.7: Vergleich verschiedener Parameter von *Arrhenatherum elatius* auf Referenzsubstrat¹ (100 %) und auf standorttypischem Substrat².

| Boden ^{1,2} | N-Gehalt ³ der Gesamtpflanze | | N-Entzug ³ der Sprosse | | Gesamtbiomassen | | Gesamtgehalt an freiem Prolin | | SOD-Gesamtaktivitäten | |
|----------------------|---|-----|-----------------------------------|-----|---------------------|-----|-------------------------------|-----|-----------------------|-----|
| | [g/kg PflITS] | [%] | [g/m ²] | [%] | [g/m ²] | [%] | [µmol/g PflITS] | [%] | [OD/40 µg Protein] | [%] |
| S (Referenz) | 15,6 | 100 | 3,7 | 100 | 243 | 100 | 19,3 | 100 | 9,4 | 100 |
| UH | 5,2 | 33 | 0,3 | 8 | 147 | 60 | 0,9 | 5 | 4,4 | 47 |
| UHs | 7,2 | 46 | 0,5 | 13 | 128 | 53 | 2,0 | 10 | 5,2 | 55 |
| MH | 8,5 | 54 | 1,1 | 29 | 311 | 128 | 1,7 | 9 | 5,7 | 61 |
| MHs | 8,9 | 57 | 1,8 | 49 | 499 | 205 | 3,0 | 33 | 3,9 | 41 |

¹ S – sterilisierter Quarzsand (Referenz)

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden)

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.10; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Die bessere Nährstoffversorgung der Pflanzen wiederum führte zur stärkeren Biomassebildung beider Grasarten auf Sandsubstrat (Tabellen 3.2.2.7, 3.2.2.8; vgl. Abschnitte 3.2.1.3 und 3.2.2.3). Zudem trug die bessere Stickstoffversorgung zu höheren Proteingehalten, verstärkten SOD-Gesamtaktivitäten, höheren Gehalten an freiem Prolin und höheren Gehalten an stickstoffhaltigen Pigmenten (Chlorophyll a und b) beider Grasarten auf Sandsubstrat im Vergleich zum standorttypischen Substrat bei (Tabellen 3.2.2.7 und 3.2.2.8; vgl. Abschnitte 3.2.1.5 und 3.2.2.5). Damit wurde der vermutete starke Einfluss der Nährstoffversorgung, insbesondere der Stickstoffversorgung, auf das morphologische und physiologisch-biochemische Verhalten beider Grasarten deutlich.

Gleichzeitig bestätigten diese Ergebnisse, dass am Standort Stress, besonders Stickstoffmangel, vorlag.

Tabelle 3.2.2.8: Vergleich verschiedener Parameter von *Elytrigia repens* auf Referenzsubstrat¹ (100 %) und auf standorttypischem Substrat².

| Boden ^{1,2} | N-Gehalt ³ der Gesamtpflanze | | N-Entzug ³ der Sprosse | | Gesamtbiomassen | | Gesamtgehalt an freiem Prolin | | SOD-Gesamtaktivitäten | |
|----------------------|---|-----|-----------------------------------|-----|---------------------|-----|-------------------------------|-----|-----------------------|-----|
| | [g/kg PflITS] | [%] | [g/m ²] | [%] | [g/m ²] | [%] | [µmol/g PflITS] | [%] | [OD/40 µg Protein] | [%] |
| S (Referenz) | 9,1 | 100 | 2,1 | 100 | 509 | 100 | 5,0 | 100 | 14,1 | 100 |
| UH | 2,5 | 27 | 0,2 | 10 | 164 | 32 | 0,7 | 14 | 7,2 | 51 |
| UHs | 2,9 | 32 | 0,3 | 14 | 200 | 39 | 1,3 | 26 | 9,1 | 65 |
| MH | 3,1 | 34 | 0,5 | 24 | 312 | 61 | 1,1 | 22 | 11,0 | 78 |
| MHs | 4,2 | 46 | 0,8 | 38 | 493 | 97 | 1,1 | 22 | 9,3 | 66 |

¹ S – sterilisierter Quarzsand (Referenz)

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden)

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.10; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Die veränderte Stressreaktion beider Grasarten auf dem Referenzsubstrat im Vergleich zum standorttypischen Substrat verdeutlichteten besonders die Gehalte am Stressindikator freies Prolin. Wie bereits mehrfach erwähnt, waren die Prolingehalte von *A. elatius* und *E. repens* auf Sandsubstrat im Vergleich zum standorttypischen Substrat bis um das 20fache höher (für alle vier Substrattypen und für beide Arten je $p = 0,000$; Tabellen 3.2.2.7, 3.2.2.8; vgl. Abschnitte 3.2.1.5 und 3.2.2.5). Somit konnten die Pflanzen auf Sandsubstrat im Gegensatz zum standorttypischen Substrat auch mit veränderten Gehalten an freiem Prolin auf eine abnehmende Substratfeuchte oder auf die Kulturform reagieren (vgl. Abschnitte 3.2.1.5 und 3.2.2.5).

Damit bestätigte sich Aussagekraft von freiem Prolin als Indikator für Trockenstress in *A. elatius* und *E. repens*. Im vorangegangenen Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) wurde diese Aussagefähigkeit von bodensubstratspezifischen Faktoren (besonders vom Stickstoffmangel) überlagert.

3.2.2.7 Zusammenfassung der Ergebnisse von V1b

Ohne die Überlagerung durch substratspezifische Faktoren (vgl. vorangegangenen Versuch V1a, Abschnitt 3.2.1) konnten auf der Ebene der Elementaufnahme, auf der morphologischen, der physiologischen und der biochemischen Ebene für *A. elatius* und *E. repens* sowohl Einflüsse der Substratfeuchte als auch Einflüsse der Kulturform nachgewiesen werden (Tabelle 3.2.2.9).

Die Ausbildung einer Resistenz gegenüber Trockenheit zeigte sich bei beiden Grasarten an der Akkumulation des für die Trockentoleranz wichtigen Elements Kalium, an der Biomassereduktion und an der Akkumulation des Stressmetaboliten freies Prolin unter Wassermangel.

A. elatius reagierte auf allen oben genannten Ebenen deutlich empfindlicher auf Trockenheit als *E. repens*. Somit konnte der Substratfeuchtegehalt die Biodiversität beeinflussen.

Die differente Intensität der Reaktion beider Arten auf die Trockenheit konnte auf artspezifische Eigenheiten zurückgeführt werden. Schon in der Kontrollvariante wies *A. elatius* einen deutlich höheren Stickstoffentzug, dafür aber einen deutlich geringeren Kalium- und Magnesiumentzug auf als *E. repens*. Parallel zu dem höheren Stickstoffentzug wies *A. elatius* auch höhere Gehalte an stickstoffhaltigen Metaboliten, wie an Protein, freiem Prolin und Chlorophyll, auf als *E. repens*.

Für Phytoremediationsbelange erwies sich auf Sandsubstrat besonders der Wasserfaktor als entscheidend. Der Elemententzug der Sprosse von *A. elatius* konnte in Reinkultur durch eine optimierte Substratfeuchte verbessert werden (z. B. für Kalium um 60 %, für Mangan um 85 %). *E. repens* dagegen wies bei Trockenheit ein höheres Entzugspotential der Sprosse auf als bei ausreichender Feuchte (z. B. für Eisen um 500 %, für Mangan um 4 %).

In geringerem Maße als der Wasserfaktor war die Kulturform für die Phytoremediation interessant. Dabei erwies sich eine Mischkultur von *A. elatius* und *E. repens* im Vergleich zur Reinkultur der Art mit dem höheren Entzug nie als förderlich für den Sprossentzug. Bei ausreichender Substratfeuchte nahm der Entzug einer Mischung von *A. elatius* und *E. repens* sogar für Eisen (um 50 % gegenüber *A. e.* in Reinkultur, um 20 % gegenüber *E. r.* in Reinkultur) und Mangan (um 14 % gegenüber *A. e.* in Reinkultur, um 10 % gegenüber *E. r.* in Reinkultur) deutlich ab.

Bei Trockenheit förderte das Zusammenleben beider Grasarten die Biomasseproduktion von *A. elatius*, bei optimaler Substratfeuchte dagegen die Biomasseproduktion von *E. repens*. Somit beeinflusste neben der Substratfeuchte als geogenem Faktor auch die Kulturform als biogener Faktor die Biodiversität.

Intensiver sollen die Auswirkungen der Pflanze-Pflanze-Interaktionen auf *A. elatius* und *E. repens* anhand der folgenden Experimente näher betrachtet werden.

Tabelle 3.2.2.9: Gegenüberstellung der Einflüsse von Substratfeuchte und Kulturform auf verschiedene Parameter von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*)¹.

| Parameter | Einflussfaktoren | | | |
|------------------|--|--------------|--|--------------|
| | Substratfeuchte (40 % WK : 60 % WK) | | Kulturform (Reinkultur : Mischkultur) | |
| | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> |
| Stickstoffentzug | - | - | - | - |
| Biomassen | ~ | ~ | (<) | (<) |
| SOD-Aktivitäten | > | > | > | > |
| Prolingehalte | ~ | ~ | ~ | ~ |

¹ Die Reaktion der Pflanzen war im Vergleich < - geringer; > - stärker; ~ indifferent bzw. von einer Faktorenkombination abhängig; -- unverändert.

3.2.3 Zwischenbilanz zu den Reaktionen standorttypischer Gräser auf geo-biogene Interaktionen (V1a und V1b)

3.2.3.1 Einfluss der geogenen Faktoren auf *A. elatius* und *E. repens*

3.2.3.1.1 Einfluss der standorttypischen Substrateigenschaften auf *A. elatius* und *E. repens*

Die Unterschiede der bodenchemischen Eigenschaften zwischen Unterhangboden (UH-Boden) und Mittelhangboden (MH-Boden) des Untersuchungsgebietes waren auch zwölf Jahre nach der Stilllegung des ehemaligen Phosphatdüngemittelwerkes in Steudnitz noch stark ausgeprägt (siehe Abschnitt 1.3 und Abschnitt 1.3.2 im Anhang). Dementsprechend wurden das Wachstum und die physiologisch-biochemischen Prozesse beider Arten auch vom Bodentyp beeinflusst.

Besonders die Gehalte an pflanzenverfügbarem **Stickstoff** im Substrat beeinflussten das Wachstum von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* und ihre Reaktion auf den Stressor Trockenheit.

Im unbehandelten standorttypischen Substrat waren die pflanzenverfügbaren Stickstoffgehalte mit 3 ppm Stickstoff auf UH-Boden und 26 ppm auf MH-Boden sehr niedrig (Tabelle A2.3.3 im Anhang; vgl. WAGNER 2004b). Übliche pflanzenverfügbare Stickstoffgehalte im Boden liegen bei 100 bis 200 ppm, auf Graslandflächen sogar noch darüber (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Das Referenzsubstrat Quarzsand enthielt mit 170 ppm (Tabelle A2.3.3 im Anhang) um ein Vielfaches höhere Stickstoffgehalte als das standorttypische Substrat.

Eine schlechte Stickstoffversorgung der Pflanzen reduzierte deutlich ihr Wachstum (Zwergwuchs; Abbildung 3.2.1.1; vgl. BERGMANN 1993). Zudem waren die niedrigen pflanzenverfügbaren Stickstoffgehalte des Substrats auch mit einem niedrigen Gehalt an freiem Prolin (Abbildung 3.2.1.6; vgl. FRANK 1994, KISHOR et al. 1995) und an stickstoffhaltigen Pigmenten (Chlorophyll; Tabellen A3.10 und 4.1.11 im Anhang; vgl. BERGMANN 1993) verbunden.

Die Proteingehalte beider Grasarten erwiesen sich als unabhängig vom Substrattyp, da Pflanzen bei Stickstoffmangel den vorhandenen Stickstoff vorrangig zur Aufrechterhaltung eines bestimmten C/N-Verhältnisses und damit vorerst zur Proteinproduktion nutzen (BERGMANN 1993).

Erst mögliche Stickstoffüberschüsse werden bei Bedarf zur Bildung von Stressmetaboliten wie **freiem Prolin** verwendet (BERGMANN 1993, SCHOPFER & BRENNICKE 1999). Dies erklärte die sehr geringen Konzentrationen an freiem Prolin in beiden Grasarten auf den stickstoffarmen UH- und MH-Substraten (Abbildung 3.2.1.6). Deshalb wurde die erwartete Akkumulation des freien Prolins bei Trockenheit auf UH- und MH-Boden nicht beobachtet. Die Untersuchungen auf dem stickstoffreicheren Referenzsubstrat bestätigten jedoch, dass freies Prolin auch bei *A. elatius* und *E. repens* als Stressindikator besonders bei Trockenheit geeignet war. Zudem wies die eingeschränkte Akkumulation des freien Prolins bei limitiertem pflanzenverfügbarem Substratstickstoff die starke Abhängigkeit der Prolinantwort von der

Stickstoffversorgung der Pflanzen nach. Rückschließend kann also durch eine Stickstoffdüngung neben den Erträgen auch die Stressantwort der Pflanzen beeinflusst werden.

Neben den niedrigen Stickstoffgehalten waren noch die **Salinität** und die Elementimbilanzen auf den standorttypischen Böden ausschlaggebend für Wachstum und Entwicklung der Pflanzen.

Die Salinität im Untersuchungsgebiet ist in den letzten Jahren stark gesunken. Dennoch wurden noch im Jahr 2001 Natriumgesamtgehalte von 15 g/kg BoTS im UH-Boden sowie 12 g/kg BoTS im MH-Boden nachgewiesen (vgl. Tabelle A2.3.3 im Anhang, TEMPERTON & ZIRR 2004). Zwar ließen die Natriumgehalte in den beiden Pflanzenarten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bodentypen erkennen. Trotzdem vermochte die verbleibende Salinität auch das Wachstum und die Entwicklung der Modellpflanzen zu beeinflussen.

Einerseits konnten die osmotischen Wirkungen der Salinität auf den standorttypischen Böden zu einem sekundären Trockenstress in den Jungpflanzen (zum Trockenstress siehe unten) mit den entsprechenden Auswirkungen führen (SCHLEE 1992, HARBORNE 1995, SCHOPFER & BRENNICKE 1999, LÜTTGE et al. 1999).

Andererseits konnte der hohe Natriumentzug (Tabelle 3.2.1.1) die Aufnahme essentieller Elemente, wie Calcium, Kalium oder Magnesium hemmen. Möglicherweise führte dies zu den sehr geringen Sprossgehalten beider Grasarten an Kalium, Calcium und Magnesium auf dem naturbelassenen standorttypischen Substrat (Tabelle 3.2.1.2). Der Mangel an diesen Elementen konnte in den Pflanzen entsprechende Schadsymptome auslösen und wiederum hauptsächlich das Wachstum beeinträchtigen (BERGMANN 1993).

Besonders die Aufrechterhaltung der zellulären **Kalium-Level** in den wachsenden Sprossen ist neben der Vermeidung der Salzakkumulation für die Salzresistenz der Pflanzen von fundamentaler Bedeutung (STOREY & WYN JONES 1977). Für viele physiologische Prozesse, wie die Osmoregulation, die Respiration, die Photosynthese, die Proteinsynthese und die Bewegung der Stomataöffnungen ist Kalium unentbehrlich (ASHRAF et al. 2001). Im Vergleich zum Sandsubstrat enthielten sowohl *A. elatius* als auch *E. repens* auf standorttypischem Substrat deutlich geringere Kaliumsprossgehalte (Tabellen 3.2.1.2 und 3.2.2.2). Ein sekundärer Kaliummangel aufgrund einer erhöhten Salinität konnte zur Störung der genannten Prozesse führen und so zur beobachteten Wachstumsreduktion beider Grasarten auf dem unsterilisierten standorttypischen Substrat beitragen.

3.2.3.1.2 Einfluss der Substratsterilisierung auf *A. elatius* und *E. repens*

Die **Substratsterilisation** veränderte die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Substrats. So beeinflusste die Sterilisation die Mobilität der Elemente. Dabei war besonders die Zunahme der Stickstoffverfügbarkeit für die Pflanzen entscheidend (vgl. Abschnitt 3.1.3, Tabellen A2.3.5 und A2.3.6). Eine Erhöhung der Mobilität von Stickstoff im Boden durch starke Hitze (400-600 °C) wurde bereits vereinzelt beschrieben (CHAMBERS & ATTWILL 1994). EGLI et al. (2006) beobachteten sogar eine leichte Erhöhung der totalen Stickstoff-

gehalte im Boden durch eine Dampfsterilisierung, wobei gleichzeitig die organische Biomasse des Bodens abnahm. Ein höherer Anteil organischer Biomasse durch eine höhere Bodenaufgabe im MH-Substrat (vgl. Tabellen A2.3.1 und A2.3.2 im Anhang) war demnach die Ursache für die deutlich höhere sterilisationsbedingte Zunahme von mobilem Stickstoff im MH-Boden im Vergleich zum UH-Boden. Die Sterilisation zerstörte damit den organischen Masse-Pool des Bodens (Bestätigung bei EGLI et al. 2006), während in einem natürlichen, stabilen Ökosystem der Biomasseanteil des Bodens konstant bleibt (vgl. GISI 1990).

Zusätzlich zur Mobilität der Elemente im Substrat wurden die pH-Werte der Böden durch die Sterilisation erhöht (vgl. Tabelle A2.3.5 im Anhang). Ähnliches beobachteten AHONSI et al. (2002) und EGLI et al. (2006). Auch die Struktur der Substrate änderte sich, was sich in einer erhöhten Wasseraufnahmefähigkeit der sterilisierten Substrate zeigte (Tabelle A2.3.5 im Anhang). Ursache waren die hohen Temperaturen und der hohe Druck bei der Sterilisierung (vgl. Methoden Abschnitt 2.1.1). Sehr hohe Temperaturen können u. a. Lehmkolloide reduzieren (CHAMBERS & ATTIWILL 1994). Auch diese sterilisationsbedingten Veränderungen konnten die beiden Grasarten beeinflussen.

Diese veränderten Substrateigenschaften, besonders die höhere Pflanzenverfügbarkeit des Stickstoffs, wirkten sich auf das morphologische und physiologisch-biochemische Verhalten der Pflanzen aus. So wiesen *A. elatius* und *E. repens* auf sterilisiertem Substrat ein besseres Wachstum auf als auf nicht sterilisiertem Substrat (Abbildung 3.2.1.1), das vor allem durch die deutlich höhere Stickstoffaufnahme beider Grasarten verursacht wurde (vgl. Tabelle 3.2.1.1). Die bessere Stickstoffversorgung der Pflanzen auf den sterilisierten Böden zeigte sich zudem in deutlich höheren Gehalten an freiem Prolin (Abbildung 3.2.1.6) und stickstoffhaltigen Pigmenten (Chlorophyll a und b; Tabellen A3.10 und A3.11 im Anhang). Also war die Prolinakkumulation der Pflanzen und damit auch ihre Stressantwort (z. B. auf Trockenheit, siehe unten) stark von der Stickstoffversorgung der Pflanzen abhängig.

Neben den veränderten bodenphysikalischen und -chemischen Eigenschaften wirkte die Sterilisation auch über die Abtötung der Bodenmikroorganismen auf die Pflanzen ein. Mikroorganismen binden einen Großteil des im Boden vorliegenden Stickstoffs (GISI 1990). Das Abtöten der Mikroorganismen konnte damit zur Erhöhung des mobilen Stickstoffs im Substrat und den damit verbundenen oben beschriebenen Veränderungen der Pflanzen beitragen.

Zudem wurde eine Mykorrhizierung der Wurzeln von *A. elatius* und *E. repens* auf dem sterilisierten Substrat verhindert (vgl. ROTHE unveröff.). Im Freiland (RENKER et al. 2005) und in Modellexperimenten mit standorttypischem Substrat (ROTHE unveröff.) waren beide Grasarten in einer Symbiose mit dem Pilz *Glomus* vergesellschaftet. Eine solche Mykorrhizierung kann den Pflanzen theoretisch verschiedene Vorteile bieten. So werden mykorrhizierte Pflanzen besser mit Wasser und Nährstoffen (besonders Phosphat) versorgt, als nicht mykorrhizierte Pflanzen (BAON et al. 1994b, LÜTTGE et al. 1999, SCHOPFER & BRENNICKE 1999). Unter der Einwirkung verschiedener Stressoren, z. B. von Trockenheit, verbesserte Mykorrhiza das Wachstum der Pflanzen (MARJANOVIĆ et al. 2005, QUILAMBO et al. 2005, PINIOR et al. 2006, SUBRAMANIAN et al. 2006). Zudem wurde auch ein Vorteil der arbuskulären Mykorrhiza auf

die Konkurrenzfähigkeit von Gräsern beschrieben (MOORA & ZOBEL 1996, MARLER et al. 1999).

Im vorliegenden Versuch konnte kein fördernder Effekt durch eine mögliche Mykorrhizierung auf dem nichtsterilisierten standorttypischen Substrat im Vergleich zum sterilisierten Substrat beobachtet werden. Eine Ursache dafür mochte darin liegen, dass die sterilisationsbedingt veränderten bodenchemischen Eigenschaften (siehe oben) für eine bessere Verfügbarkeit von Nährstoffen sorgten und damit die Nachteile einer fehlenden Mykorrhizierung deutlich aufwogen. Indessen konnte die Wachstumsreduktion der Modellpflanzen auf dem unbehandelten Boden auch auf negativen Effekten der Mykorrhizierung beruhen. Eine Mykorrhizierung kann besonders bei einer hohen Phosphatverfügbarkeit im Boden, wie sie sowohl auf UH- als auch auf MH-Substrat vorlag (vgl. Tabelle A2.3.5 im Anhang), gestresste Pflanzen schwächen (KOIDE 1984, BAON et al. 1994a, b, SCHROEDER & JANOS 2004). Diese negativen Einflüsse auf das Wachstum der Pflanzen sind im Allgemeinen darauf zurückzuführen, dass die Pilze den Pflanzen Kohlenhydrate entziehen (SCHROEDER & JANOS 2004, CORRÊA et al. 2006). Zudem konkurrierten die Pilze mit den Pflanzen um Stickstoff, der im nicht sterilisierten standorttypischen Substrat nur knapp bemessenen war.

Insgesamt wirkte sich die Sterilisierung vermutlich stärker über veränderte bodenchemische und bodenphysikalische Eigenschaften als über eine Reduktion der Mikroorganismen auf die beiden Gräser aus. Dies hat methodische Konsequenzen, wenn die Dampfsterilisation eingesetzt wird, um die Effekte von Bodenmikroorganismen auf Pflanzen zu untersuchen.

3.2.3.1.3 Einfluss des Wasserfaktors auf *A. elatius* und *E. repens*

Verschiedene Autoren halten das Vorhandensein von ausreichend Wasser für den wichtigsten abiotischen Faktor, von dem Wachstum, Entwicklung und Stoffwechsel der Landpflanzen abhängen (BERGMANN 1980). Diese Aussage traf im Versuch mit Sandsubstrat (V1b), in dem die bodenspezifischen Faktoren des Belastungsstandorts Steudnitz ausgeschaltet wurden, auch für *A. elatius* und *E. repens* zu. Im Versuch mit standorttypischem Substrat (V1a) dagegen wurde der Einfluss des Substratfeuchtegehalts auf die beiden Grasarten von anderen geogenen Faktoren, wie dem Substrattyp und der Substratsterilisation, überlagert. Dabei erwies sich auf standorttypischem Substrat der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Boden als der entscheidende Faktor für das Wachstum und die Entwicklung von *A. elatius* und *E. repens* (siehe oben).

Die Substratfeuchte beeinflusste das **Wachstum** von *A. elatius* und *E. repens* auf dem neutralen Sandsubstrat deutlicher als auf dem standorttypischen Substrat.

Auf Sandsubstrat ließ sich an den morphologischen Parametern klar erkennen, dass Trockenheit in beiden Grasarten Stressreaktionen auslöste. So stiegen die Wurzel-Spross-Verhältnisse von *A. elatius* und *E. repens* unter Trockenheit an (Tabellen 3.2.1.5 und 3.2.2.6). Dieser Anstieg im Wurzel-Spross-Verhältnis beruhte bei YOUNIS et al. (2000) auf einem stärker hemmenden Effekt des Wachstumshormons Abszissinsäure auf das Wachstum der

Sprosse als auf das Wachstum der Wurzeln. Auch in den vorliegenden Untersuchungen wurden die Sprosse stärker als die Wurzeln durch Trockenheit gehemmt (Abbildungen 3.2.1.1, 3.2.1.2 und 3.2.2.1).

Eine Abnahme der Sprossbiomassen durch Trockenheit wurde u. a. auch für *Festuca arundinacea* (HUANG & FRY 1998), *Poa pratensis* (JIANG & HUANG 2000), *Hordeum vulgare* (LEINHOS et al. 1996, BERGMANN et al. 2002, MASCHER et al. 2005a) sowie *Triticum durum* und *Triticum dicoccum* (CHANDRASEKAR et al. 2000) beschrieben. Durch reduzierte Sprossbiomassen können Pflanzen transpirationsbedingte Wasserverluste vermeiden (HUANG et al. 1998, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001).

Damit zeigte sich schon auf der morphologischen Ebene eine Reaktion der beiden Grasarten auf die Trockenheit, gekennzeichnet durch die abnehmenden Sprossbiomassen und durch die Zunahme der Wurzel-Spross-Relationen. Letztere sind zugleich als Anpassung an die Trockenheit zu werten.

Diese morphologischen Veränderungen waren mit einer Vielzahl von physiologischen und biochemischen Veränderungen, die Trockenheit in den Pflanzen hervorrief, verbunden.

So wurde eine Abnahme **photosynthetischer Parameter**, wie der effektiven Quantenausbeute, des Quantenertrags des Elektronentransports oder der Netto-Photosyntheserate unter Trockenstress häufig beobachtet (DI BLASI et al. 1998, HUANG et al. 1998, JIANG & HUANG 2000, WINKEL et al. 2002, SUBRAHMANYAM et al. 2006, YIN et al. 2006). In den vorliegenden Versuchen V1a und V1b konnte jedoch nur auf Sandsubstrat (V1b) ein Einfluss des Substratfeuchtegehalts auf die Photosynthese festgestellt werden. Auf Sandsubstrat waren die effektive und die maximale Quantenausbeute, die in den vorliegenden Untersuchungen als Kenngrößen der Photosynthese herangezogen wurden, bei Trockenheit tendenziell aber reproduzierbar niedriger als in den gut gewässerten Varianten (Tabelle 3.2.2.6; zu V1a vgl. Tabellen A3.8 und A3.9 im Anhang).

Unter Wassermangel beeinflusst besonders das Schließen der Spaltöffnungen die Photosynthese. Durch die Abnahme des Feuchtegehalts des Bodens sinkt das Blattwasserpotential und damit auch die Stomataleitfähigkeit. Die geschlossenen Stomata vermindern die Verfügbarkeit von CO₂ für die Dunkelreaktion der Photosynthese (LAWLOR & CORNIC 2002, MITTLER 2006, SUBRAHMANYAM et al. 2006). Neben diesen stomatabedingten Einschränkungen können bei Trockenheit auch nichtstomatabedingte Begrenzungen der Photosynthese auftreten, wie eine reduzierte Regeneration des Ribulose-1,5-biphosphats oder ein verminderter Gehalt an verschiedenen Enzymen der Dunkelreaktion (z. B. der Ribulose-1,5-biphosphat-Carboxylase) (LAWLOR 2002, YIN et al. 2006).

Der Einfluss von Trockenheit auf die maximale Quantenausbeute wurde bisher sehr unterschiedlich beschrieben. Manche Arbeiten wiesen neben der Reduktion der oben genannten photosynthetischen Parameter auch eine Abnahme der maximalen Quantenausbeute bei Trockenheit nach (DI BLASI et al. 1998, JIANG & HUANG 2000, ABRAHAM et al. 2004). Nach anderen Ergebnissen blieb jedoch die maximale Quantenausbeute bei Trockenstress kon-

stant, während die Photosyntheserate reduziert wurde (LU & ZHANG 1999, WINKEL et al. 2002, SUBRAHMANYAM et al. 2006 bei *Triticum aestivum*).

Die Reduktion der Photosyntheseleistung unter Trockenstress kann reversibel sein. So beschrieben WINKEL et al. (2002) eine komplette Erholung des Wasserstatus der Blätter und der Photosynthese nach einigen Tagen der Wiederbewässerung. Dabei war die Stabilität der maximalen Quantenausbeute die Voraussetzung für die vollständige Regeneration der photosynthetischen Parameter.

Möglicherweise war die Regenerationsfähigkeit der photosynthetischen Response von *A. elatius* und *E. repens* nach der fünftägigen Wiederbewässerung im Anschluss an das 14-tägige verstärkte Trockenstressintervall (vgl. Methoden Abschnitt 2.1.3.4) die Ursache dafür, dass selbst bei den Varianten mit dem geringsten Feuchtegehalt im Substrat nur eine tendenzielle Abnahme der effektiven Quantenausbeute des Photosystems II beobachtet wurde. Dabei ist nicht auszuschließen, dass ein noch stärkerer oder länger andauernder Trockenstress zu einer deutlichen (irreversiblen) Abnahme der Photosyntheseleistung führen kann.

Eine Abnahme der photosynthetischen Leistung ist in den Pflanzen oft mit reduzierten Gehalten an photosynthetisch aktiven Pigmenten verbunden.

Deshalb wiesen beide Grasarten auf neutralem Sandsubstrat (V1b) bei Trockenheit tendenziell geringere Chlorophyll- und Carotinoidgehalte auf (vgl. Abbildungen 3.2.2.3). Auf standorttypischem Substrat (V1a) zeigte sich wiederum kein signifikanter Einfluss der Substratfeuchte auf die Pigmentgehalte (vgl. im Anhang Tabellen A3.10, A3.11 und A5.7).

Diese Abnahme der Pigmentgehalte trug sicherlich zur beobachteten leicht reduzierten Photosyntheseleistung (vgl. oben) unter Trockenheit bei, denn die Aufrechterhaltung des Chlorophyllgehaltes ist unentbehrlich für die Photosynthese unter Trockenstress (CHANDRASEKAR et al. 2000). Da auch die Carotinoide als akzessorische Pigmente an der Ausnutzung photosynthetisch aktiver Strahlung mitwirken (HOCK & ELSTNER 1995, FROHNE & JENSEN 1998, SCHOPFER & BRENNIKE 1999), konnte auch eine Abnahme der Carotinoidgehalte die Photosyntheseleistung beeinträchtigen.

Neben den Pigmentgehalten wurden auch andere biochemische Parameter vom Wassermangel beeinflusst, denn Trockenheit verursacht oxidativen Stress in den Pflanzen (SCHLEE 1992, SCHOPFER & BRENNIKE 1999). Der durch Wassermangel verursachte Stomataschluss führt zu einem Ungleichgewicht zwischen der Aktivität des Photosystems II und der CO₂-Assimilation in den Pflanzenzellen, indem er die Verfügbarkeit von CO₂ für die Dunkelreaktion reduziert (zur Photosynthese vgl. oben). Damit bestand auch in den vorliegenden Versuchen das Risiko einer lichtbedingt verstärkten Bildung reaktiver Sauerstoffspezies (ROS, Superoxidradikale) unter Wassermangel (SCHLEE 1992, DI BLASI et al. 1998, MITTLER 2006). Die Entgiftungsreaktionen der ROS werden u. a. von den Superoxiddismutasen (SOD, vgl. Methoden Abbildung 1.4.5) katalysiert (SCHLEE 1992, SCHOPFER & BRENNIKE 1999). Aus diesem Grund wurden in den vorliegenden Versuchen (V1a, V1b) unter Trockenheit gesteigerte SOD-Aktivitäten beobachtet (Abbildungen 3.2.1.3, 3.2.1.4 und 3.2.2.2). Verschiedene

Arbeiten beschrieben eine besonders starke Zunahme der Aktivitäten der manganabhängigen SOD in den Blättern von *Triticum aestivum*, während die Aktivitäten der kupfer-/zinkabhängigen SOD durch Trockenheit eher unbeeinflusst blieben (WU et al. 1999, ZHANG et al. 2004). Dieser Effekt wurde in den vorliegenden Versuchen (V1a, V1b) durch das Sprossmaterial bestätigt (Tabellen A3.12, A3.13 und A5.8).

Abgesehen vom oxidativem Stress löste Trockenheit auch osmotischen Stress in den Pflanzen aus. Als Indikatoren für osmotischen Stress dienten die Gehalte an freiem Prolin. Diese zeigten bei beiden Grasarten von allen untersuchten Parametern die stärkste Reaktion auf Trockenheit. Damit wurde auf der biochemischen Ebene für *A. elatius* und *E. repens* eindeutig der experimentell angestrebte Trockenstress bewiesen.

Der Anstieg der Gehalte an freiem Prolin bei Trockenheit wurde erwartet, da ein solcher bisher für verschiedene Arten der Familie *Poaceae* beschrieben wurde, unter anderem für *Hordeum vulgare* (BERGMANN et al. 1994, BERGMANN et al. 2002), *Oryza sativa* (PANDEY & AGARWAL 1998), *Triticum durum* (CHANDRASEKAR et al. 2000) und *Zea mays* (RAYMOND & SMIRNOFF 2002).

Die Anreicherung von freiem Prolin und anderen freien Aminosäuren unter Wassermangel ist auf eine stressbedingte Neusynthese der freien Aminosäuren (besonders von Prolin, vgl. Abbildung 3.2.3.1), auf eine verminderte Proteinsynthese und eine gesteigerte Proteolyse zurückzuführen. Die verminderte Proteinsynthese wiederum ist ein Resultat der limitierten Bildung von ATP durch den trockenstressbedingt veränderten Photosynthesemetabolismus (siehe oben) (WALDREN & TEARE 1974, SAMARAS et al. 1995, BOHNERT & SHEVELEVA 1998, BERGMANN et al. 1999, ASHRAF et al. 2001, BERGMANN et al. 2002, LAWLOR 2002, LAWLOR & CORNIC 2002).

Freies Prolin kann auf zwei Wegen synthetisiert werden: über Ornithin oder über Glutamin. Unter osmotischem Stress (z. B. bei Trockenheit) ist der Glutaminweg der dominante Weg (Abbildung 3.2.3.1; KISHOR et al. 1995, SAMARAS et al. 1995, HONG et al. 2000). Dabei beruht die Akkumulation des freien Prolins unter Wassermangel sowohl auf der gesteigerten Biosynthese des Prolins aus Glutaminsäure als auch auf der geringeren Oxidation des Prolins in den Mitochondrien (KINZEL 1982, SCHLEE 1992, HARBORNE 1995, SAMARAS et al. 1995, RAYMOND & SMIRNOFF 2002). Durch Trockenheit werden die Bildung und die Aktivitäten der meisten Enzyme des Prolinstoffwechsels beeinflusst (siehe Abbildung 3.2.3.1).

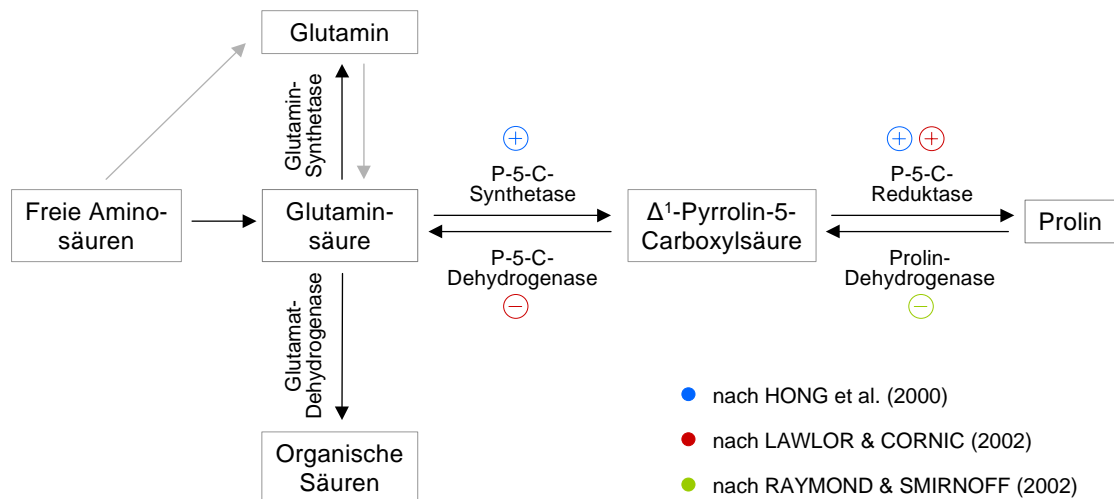


Abbildung 3.2.3.1: Fördernde (\oplus) und hemmende (\ominus) Wirkungen von Trockenheit auf die Enzyme des Prolinstoffwechsels (nach KINZEL 1982, HONG et al. 2000, LAWLOR & CORNIC 2002, RAYMOND & SMIRNOFF 2002).

Bei Wassermangel bietet die Prolinakkumulation den Pflanzen verschiedene Vorteile. So erniedrigt freies Prolin bei Trockenheit das osmotische Potential (HOCK & ELSTNER 1995, BRUNOLD 1996). Es erleichtert die Wasseraufnahme und erschwert gleichzeitig die Wasserabgabe (BRUNOLD 1996). Zudem wird freiem Prolin eine Schutzwirkung auf dehydratierungsempfindliche Cytoplasmabestandteile zugeschrieben (SCHOPFER & BRENNICKE 1999). Außerdem besteht die Möglichkeit, dass freies Prolin aufgrund seiner speziellen osmotischen Eigenschaften fähig ist, selbst direkt zur Bewahrung von Wasser in der Pflanze und damit zur Trockenresistenz beizutragen (HARBORNE 1995). So steigt mit der Prolinakkumulation die Fähigkeit der Pflanzen oxidativen Stress, der durch osmotischen Stress hervorgerufen wurde, zu ertragen. Dabei ist die Anreicherung des freien Prolins möglicherweise besonders für die Langzeitadaptation an Trockenheit wichtig (LAWLOR & CORNIC 2002, vgl. Abschnitt 1.2.2). Ob die Akkumulation des freien Prolins bei Wassermangel auch zu einer besseren Trockentoleranz führt, ist umstritten (FRANK 1994, CHANDRASEKAR et al. 2000, LAWLOR & CORNIC 2002; siehe oben). Die Toleranz von Pflanzen gegenüber Wasserstress wird eher als Ergebnis der kumulativen Wirkung verschiedener physiologischer Prozesse betrachtet (CHANDRASEKAR et al. 2000).

Im Unterschied zur freien Aminosäure Prolin und trotz abnehmender Biomassen blieben die Proteinkonzentrationen der beiden Grasarten selbst bei Trockenheit relativ konstant (vgl. im Anhang Tabellen A3.10, A3.11 und A5.5). Dieser Effekt war darauf zurückzuführen, dass die Pflanzen bestrebt sind, ein gewisses Proteinlevel und ein definiertes C:N-Verhältnis aufrechtzuerhalten (BERGMANN 1993). Erst bei extremem Wassermangel ist auch mit einer Abnahme der Eiweißkonzentration bei annähernd gleich bleibender C:N-Relation (z. B. durch mehr Nitrat und mehr freie Aminosäuren) zu rechnen. Dies wird auf eine erhöhte Proteolyse bei gleichzeitig reduzierter Proteinbildung unter Trockenheit zurückgeführt (LEINHOS & BERGMANN 1995a, HARTUNG 1996, BERGMANN et al. 1998, SCHOPFER & BRENNICKE 1999, LARCHER 2001).

Im Bezug auf die **Elementaufnahme** zeigte sich die Überlagerung der Auswirkungen des Wasserfaktors durch andere substratspezifische Einflüsse.

Deshalb wurde die Elementaufnahme beider Grasarten auf standorttypischem Substrat vom Substratfeuchtegehalt kaum beeinflusst.

Auf Sandsubstrat (Versuch V1b) wies *A. elatius* geringere Sprossgehalte an Calcium und Eisen auf, da der Elementtransfer mit dem Bodenwassergehalt korrelierte. Die Reduktion der Nährstoffversorgung der Pflanzen durch Trockenheit wurde häufig beschrieben (z. B. BERGMANN 1993, HU & SCHMIDHALTER 2005). Eine Ursache hierfür lag darin, dass bei Trockenheit die Transpirationsraten eingeschränkt waren und der aktive Elementtransport sowie die Membranpermeabilität beeinträchtigt wurden, wodurch die Nährstoffaufnahme über die Wurzeln und der Elementtransport in den Pflanzen gestört wurden (ROTH & BERGMANN 1988, SCHOPFER und BRENNICKE 1999, FERNÁNDEZ & REYNOLDS 2000). Außerdem nimmt aufgrund der geringeren Mobilität die Verfügbarkeit vieler Elemente mit sinkendem Bodenwassergehalt ab (MARSCHNER 1995, HU & SCHMIDHALTER 2005).

E. repens dagegen wies unter Trockenheit höhere Calcium- und Eisengehalte in den Sprossen auf. Auch für *Festuca arundinacea* wurde eine Zunahme der Sprosskonzentrationen an Calcium und Eisen unter Trockenheit beschrieben (HUANG 2001). Daran zeigten sich die artspezifischen Unterschiede des Einflusses von Trockenheit auf die Nährstoffversorgung (vgl. auch GONZALEZ-DUGO et al. 2005, HU & SCHMIDHALTER 2005).

Zudem wurde im Versuch mit Sandsubstrat (V1b) für beide Grasarten eine Verlagerung von Kalium aus den Wurzeln in die Sprosse beobachtet. Der selbe Effekt wurde auch von HUANG (2001) am Beispiel von *Festuca arundinacea* gezeigt. Durch seine Funktion bei der Aufrechterhaltung des Turgordrucks spielt Kalium eine entscheidende Rolle bei der Trockentoleranzausprägung von Pflanzen (BERGMANN 1993, MARSCHNER 1995, EGILLA et al. 2001, HU & SCHMIDHALTER 2005). Damit wies eine Kaliumanreicherung in den Sprossen auf eine Anpassungsreaktion beider Gräser an den Wassermangel hin.

Für *A. elatius* nahm auf Sandsubstrat der Elemententzug aller untersuchten Elemente aufgrund der trockenheitsbedingt abnehmenden Biomassen mit sinkendem Substratfeuchtegehalt ab und damit umgekehrt mit steigender Substratfeuchte zu (siehe Tabelle 3.2.2.2, im Anhang Tabelle A5.3). Für *E. repens* dagegen nahm der Sprosselemententzug für Calcium, Magnesium, Eisen, Kupfer und Mangan mit sinkender Substratfeuchte zu und folglich mit steigender Substratfeuchte ab, denn die Biomasseabnahme von *E. repens* war nicht so stark von der Feuchte beeinflusst wie diejenige von *A. elatius*. Diese Ergebnisse sind für Phytoremediationsbelange relevant (vgl. Gesamtdiskussion, Abschnitt 4.2.2).

3.2.3.2 Einfluss der biotischen Faktoren auf *A. elatius* und *E. repens*

3.2.3.2.1 Vergleich von *A. elatius* und *E. repens*

Artspezifische Differenzen riefen auch unterschiedliche Reaktion von *A. elatius* und *E. repens* auf geogene und biogene Interaktionen hervor. Trotz vieler verwandtschaftsbedingter Ähnlichkeiten (siehe Abschnitt 1.4.1) wurden sowohl auf standorttypischem Substrat als auch auf dem Referenzsubstrat (Quarzsand) zwischen beiden Grasarten deutliche Unterschiede hinsichtlich ihrer Elementaufnahme sowie hinsichtlich ihrer morphologischen, physiologischen und biochemischen Eigenschaften analysiert. Diese Unterschiede beeinflussten neben der Konkurrenzfähigkeit auch die Vitalität der Pflanzen in Pflanzenbeständen.

Sowohl auf standorttypischem Substrat als auch auf Sandsubstrat wies der höhere **Stickstoffentzug** durch *A. elatius* bei gleichzeitig schlechterem Wachstum auf einen höheren Stickstoffbedarf von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens* hin. Dieser höhere Stickstoffbedarf spiegelte sich auch in den höheren Proteingehalten, freien Prolingehalten und Chlorophyllgehalten von *A. elatius* wider. Auf stickstoffarmen Bodensubstraten mochte sich der erhöhte Stickstoffbedarf für *A. elatius* als Konkurrenznachteil im Vergleich zu *E. repens* erweisen. Dadurch wurde auch die Ansiedlung von *A. elatius* auf den Böden des Untersuchungsgebietes mit geringem pflanzenverfügbarem Stickstoff erschwert.

Für Kalium und Magnesium wies *E. repens* einen höheren Entzug auf als *A. elatius*. Damit erwies sich *E. repens* auch im Bezug auf die Kalium- und Magnesiumversorgung gegenüber *A. elatius* als konkurrenzfähiger.

Im Kampf der Pflanzen um Bodenressourcen sind gut ausgebildete **Wurzeln** wichtig. In den vorliegenden Versuchen boten die höheren Wurzelbiomassen *E. repens* einen Vorteil bei der Aufnahme des Wassers und der essentiellen Nährstoffe (siehe oben). Eine ausreichende Nährstoffversorgung wiederum bildete die Voraussetzung für ein optimales Wachstum. So wurden die höheren Sprossbiomassen von *E. repens* sicher auch durch die bessere Ausnutzung der Bodenressourcen (z. B. an Kalium, Magnesium) aufgrund der höheren Wurzelmassen bedingt.

Oberirdisch konkurrierten die Gräser hauptsächlich um ihre lebensnotwendige Energiequelle Licht (COX & MOORE 1987, KLÖTZLI 1989, GLAVAC 1996, SITTE et al. 1998). Dabei erwiesen sich höhere **Sprossmassen** als förderlich. *E. repens* wies deutlich höhere Sprossbiomassen auf als *A. elatius*. Die höheren Sprossbiomassen wurden durch zahlreichere und/oder breitere Blätter hervorgerufen. Dies ließ einen Vorteil bei der Absorption photosynthetisch aktiver Strahlung für *E. repens* gegenüber *A. elatius* vermuten.

Die **photosynthetischen Parameter** ergaben jedoch, dass *A. elatius* pro Blatteinheit das Licht besser ausnutzte als *E. repens*.

A. elatius besaß sowohl auf standorttypischem Substrat als auch auf Sandsubstrat durchgehend höhere maximale und effektive Quantenausbeuten als *E. repens*. Dies war aber nicht

auf eine stärkere Schädigung des Photosystems II von *E. repens* zurückzuführen, sondern ließ sich als artspezifische Besonderheit erklären. Auch LI et al. (2004) beschrieben zwischen verschiedenen Arten Unterschiede der maximalen Quantenausbeuten. Dabei zeigten tieferwurzelnde Arten höhere maximale Quantenausbeuten als flacher wurzelnde Arten.

Beide Grasarten erreichten in den Kontrollvarianten (60 % WK) mit Quarzsand maximale Quantenausbeuten von ca. 0,80. Dieser Wert ist üblich für die maximalen Quantenausbeuten der höheren Pflanzen (GENTY et al. 1989), also lagen beide Grasarten im Optimum. Niedrigere maximale Quantenausbeuten würden eine Schädigung oder die Inaktivierung des Photosystems II andeuten (LI et al. 2004).

Verbunden mit der höheren photosynthetischen Aktivität pro Blatteinheit, wies *A. elatius* höhere **Pigmentgehalte** (Chlorophyll und Carotinoide) als *E. repens* auf. Dabei variierten die Verhältnisse von Chlorophyll a zu Chlorophyll b nicht zwischen *A. elatius* und *E. repens* und blieben auch zwischen den verschiedenen Varianten zumeist konstant (vgl. BORRIS & LIBBERT 1985).

Der höhere Gehalt der akzessorischen Pigmente begünstigte die Aufnahme der photosynthetisch aktiven Strahlung und könnte eine Ursache für die höheren maximalen und effektiven Quantenausbeuten des Photosystems II von *A. elatius* sein. Die Carotinoide schützen zudem Chlorophyll vor der Oxidierung. Carotinoide vermögen bei Lichtüberangebot überschüssige Anregungsenergie vom Chlorophyll zu übernehmen und durch Umwandlung in Wärme zu entfernen (BORRIS & LIBBERT 1985, HOCK & ELSTNER 1995, SCHOPFER & BRENNIKE 1999). Mit seinem höheren Carotinoidgehalt tolerierte *A. elatius* möglicherweise oxidativen Stress besser als *E. repens* (vgl. auch CHANDRASEKAR et al. 2000).

Bei den photosynthetischen aktiven Elementen war die Konkurrenzfähigkeit von *E. repens* nicht gegeben. *A. elatius* schien zwar konkurrenzfähiger auf dieser Ebene zu sein, im Bestand wurde dieser Effekt aber aufgehoben.

Bezüglich der untersuchten enzymatischen Parameter ähnelten sich *A. elatius* und *E. repens* sehr. Für beide Grasarten wurden jeweils drei Isoenzyme der **Superoxiddismutasen** (SOD) isoliert: eine manganabhängige SOD und zwei kupfer-/zinkabhängige SOD (siehe Abschnitt A2.4 im Anhang). Diese Isoenzyme wurden häufig in Vertretern der Familie *Poaceae* identifiziert (BEAUCHAMP & FRIDOVICH 1971, BRIDGES & SALIN 1981, JAASKA 1982, ROBINSON et al. 1996, HACISALIHOGU et al. 2003, PLAZEK & ZUR 2003, YAMANE et al. 2004).

Die SOD wurden stärker von der Art selbst, weniger vom pflanzenverfügbaren Stickstoff und damit vom Substrattyp beeinflusst (vgl. Abbildungen 3.2.1.6 bis 3.2.1.9 und 3.2.2.2). Auf den standorttypischen Böden und auf dem Sandboden als Referenzsubstrat wies *E. repens* höhere SOD-Aktivitäten als *A. elatius* auf. Höhere SOD-Aktivitäten wiesen auf eine höhere Toleranz einer Pflanze gegenüber dem durch Trockenheit oder hohe Salzgehalte hervorgerufenen oxidativen Stress hin (vgl. auch SANTOS et al. 1999, BANOWETZ et al. 2004). Die höheren SOD-Aktivitäten von *E. repens* boten dieser möglicherweise einen zusätzlichen Vorteil bei der Besiedlung des noch belasteten Ökosystems im Vergleich zu *A. elatius*.

Auch die Anreicherung des **freien Prolins** war artspezifisch. *A. elatius* wies sowohl in den Kontrollvarianten (60 % WK) als auch bei Trockenheit (40 % WK) deutlich höhere Gehalte an freiem Prolin auf als *E. repens*. Pflanzenspezifische Unterschiede zwischen den freien Prolingehalten der mit den *A. elatius* bzw. *E. repens* verwandten Arten *Avena sativa* und *Triticum aestivum* (vgl. Abschnitt 1.4.1) beschrieb auch KINZEL (1982). Dabei bildete *Avena sativa* unter Salzstress ca. das 1,5-fache an freiem Prolin wie *Triticum aestivum*.

Eine Prolinakkumulation kann den Pflanzen verschiedene Vorteile bieten. So schützt freies Prolin als Osmolytikum Enzyme und zelluläre Strukturen vor den Auswirkungen verschiedener Stressoren, wie extremen Salzkonzentrationen, Hitze oder Trockenheit. Zudem wirkt freies Prolin über die Hydratation von Makromolekülen kryoprotektiv (SCHLEE 1992, LAWLOR & CORNIC 2002). Außerdem ermöglicht die Anreicherung des freien Prolins eine Konservierung des wertvollen Stickstoffs bei ungünstigen Außenbedingungen, die Wachstum und Proteinsynthese hemmen (KINZEL 1982, FRANK 1994, RAYMOND & SMIRNOFF 2002). Somit wäre eine höhere Anreicherung des freien Prolins Ausdruck einer höheren Stressresistenz von *A. elatius*, z. B. bei Trockenheit. Aber die Reaktionen der morphologischen, physiologischen und biochemischen Parameter von *A. elatius* unter Trockenheit (siehe oben) im Vergleich zu *E. repens* widersprachen dieser Theorie.

Denn die Eignung von freiem Prolin als Indikator der Stressresistenz ist umstritten. Einige Arbeiten befürworten, dass freies Prolin die Resistenz gegenüber verschiedenen Stressoren, wie Trockenheit, Hitze, Salinität oder hoher UV-Strahlung erhöht (KISHOR et al. 1995, HONG et al. 2000). Aber nicht bei allen Pflanzen ist eine Anreicherung des freien Prolins auch mit einer erhöhten Stresstoleranz verbunden (FRANK 1994, BOHNERT & SHEVELEVA 1998). Deshalb betrachten andere Autoren die Prolinakkumulation eher als ein Symptom für die Schädigung durch Stress (LIU & ZHU 1997). Diese Sichtweise würde eine stärkere Stressempfindlichkeit von *A. elatius* gegenüber den bodenchemischen Faktoren und der Trockenheit ergeben. Auch in Untersuchungen von ROTHE (unveröff.) erwies sich *A. elatius* als empfindlicher gegenüber bodenchemischen Umweltfaktoren als *E. repens*.

3.2.3.2.2 Einfluss der Mischkultur auf *A. elatius* und *E. repens*

Grundsätzlich wurde auf den standorttypischen Böden eine Überlagerung der Einflüsse der Kulturform Mischkultur durch substratspezifische Faktoren beobachtet. Diese Überlagerung wurde auf allen untersuchten biologischen Ebenen der beiden Grasarten deutlich. Ohne standortsubstratspezifische Einflüsse (auf Referenzsubstrat) ließen beide Gräser Einflüsse der Mischkultur erkennen. Damit sind durch eine Abnahme der geogenen Belastungen im Untersuchungsgebiet auch stärkere biogene Einflüsse auf *A. elatius* und *E. repens* sowie auf die gesamte Biodiversität des Untersuchungsgebiets zu erwarten.

Tendenziell wuchs *E. repens* bei ausreichender Stickstoffverfügbarkeit im Boden und bei optimaler Substratfeuchte in Mischkultur besser als in Reinkultur (vgl. Abbildungen 3.2.1 und

3.2.2), reagierte aber besonders auf sterilisiertem standorttypischen Substrat mit höheren freien Prolingehalten der Wurzeln auf die Anwesenheit von *A. elatius* (vgl. Abbildungen 3.2.3 und 3.2.4). Einerseits könnte dies auf ein erhöhtes Stressempfinden von *E. repens* in Gegenwart von *A. elatius* zurückzuführen sein. Andererseits besitzt freies Prolin neben seiner Funktion als Stressmetabolit auch eine Bedeutung in der schnellen Bereitstellung von Stickstoff im Pflanzenorganismus (KINZEL 1982, FRANK 1994, RAYMOND & SMIRNOFF 2002). Somit war die erhöhte Anreicherung des freien Prolins in den Wurzeln vermutlich die Voraussetzung für eine erhöhte Exsudation stickstoffhaltiger potentieller Allelopathika (z. B. von BOA, vgl. Abschnitt 1.4.2). Da dieser Effekt auf unsterilisiertem UH- und MH-Boden nicht auftrat, zeigte sich hier wieder die Abhängigkeit der Anreicherung des freien Prolins von der Verfügbarkeit des Substratsstickstoffs (siehe oben).

Die geringeren Wurzelbiomassen von *A. elatius* konnten als Reaktion auf eine verstärkte Exsudation durch *E. repens* betrachtet werden. Hemmende Wirkungen von Exsudaten, wie sie auch von *E. repens* ausgeschieden werden, auf das Wachstum und die Entwicklung der Wurzeln verschiedener Pflanzenarten wurden wiederholt beschrieben (FRIEBE et al. 1996, BURGOS et al. 2004, DOS SANTOS et al. 2004, RICE et al. 2005, SINGH et al. 2005, vgl. Abschnitt 1.4.2). Den Aspekt der Exsudatwirkung auf die Modellpflanzen sollen mittels der folgenden Versuche V2 und V3 intensiver untersucht werden (siehe Kapitel 3.3 und 3.4).

Auf nicht sterilisiertem Boden bildete *A. elatius* in Mischkultur längere Sprosse als in Reinkultur. Möglicherweise wirkte sich auf den naturbelassenen Substraten die Anwesenheit von *E. repens* förderlich auf das Wachstum von *A. elatius* aus. Ein solcher „nurse plant effect“ einer Spezies auf die andere wurde häufig beschrieben (FRANCO & NOBEL 1989, CAVIERES et al. 1998, SCHLAG & ERSCHBAMER 2000, TEMPERTON & ZIRR 2004). Eine fördernde Wirkung durch *E. repens* erleichterte *A. elatius* das Ansiedeln und das Ausbreiten im Untersuchungsgebiet. Im vorliegenden Versuch wurde zwar eine potentiell fördernde Wirkung von *E. repens* auf *A. elatius* durch gesteigerte Sprossbiomassen nicht bestätigt, aber *A. elatius* wies in Mischkultur deutlich geringere Natriumgehalte auf als in Reinkultur. Durch die geringere Anreicherung dieses toxischen Elements (vgl. BERGMANN 1993, MARSCHNER 1995) im Organismus, konnte eine Etablierung von *A. elatius* in der Nähe von *E. repens* gefördert werden.

3.2.3.3 Zusammenfassung der Zwischenbilanz zu V1a und V1b

Auf standorttypischem Substrat (V1a) wurden die Auswirkungen von Trockenheit oder von Bio-Bio-Interaktionen auf *A. elatius* und *E. repens* von bestimmten substratspezifischen Faktoren, wie den bodenchemischen und -physikalischen Eigenschaften oder der Substratsterilisation untersucht. Dabei erwies sich auf standorttypischem Substrat der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Substrat als der entscheidende Faktor für das Wachstum und die Entwicklung beider Grasarten.

Die Dampfsterilisierung des Substrats wirkte nur zum Teil über die Abtötung von Mikroorganismen, stärker aber über veränderte bodenchemische und bodenphysikalische Eigenschaften auf *A. elatius* und *E. repens* ein. Daraus ergeben sich auch methodische Konsequenzen für den Einsatz der Autoklavierung als Mittel zur Bodensterilisierung.

Durch das Ausschalten der substratspezifischen Faktoren (auf Sandsubstrat, V1b) zeigte sich der Einfluss von Trockenheit und Bio-Bio-Interaktionen auf *A. elatius* und *E. repens*. Dabei zeigte sich auf der morphologischen Ebene (durch verringerte Sprossbiomassen), auf der physiologischen Ebene (durch reduzierte maximale und effektive Quantenausbeuten) und besonders auf der biochemischen Ebene (durch erhöhte Gehalte an freiem Prolin), dass Trockenheit bei *A. elatius* und *E. repens* durch Stress ausgelöst wurde.

Die Gehalte an freiem Prolin beider Grasarten waren auf an pflanzenverfügbarem Stickstoff armem standorttypischen Substrat im Vergleich zum stickstoffreicheren standorttypischen sowie dem Referenzsubstrat deutlich geringer. Daran zeigte sich die Abhängigkeit des Stressindikators Prolin von der Stickstoffversorgung der Pflanzen. Die Superoxiddismutasen dagegen waren kaum von der Stickstoffversorgung der Pflanzen abhängig.

Aufgrund artspezifischer Besonderheiten, wie seinem höheren Stickstoffbedarf und seinem geringeren Kaliumentzug, besaß *A. elatius* auf dem belasteten Boden im Untersuchungsgebiet einen Konkurrenznachteil gegenüber *E. repens*. Damit wurde die Ansiedlung und Ausbreitung von *A. elatius* im Untersuchungsgebiet erschwert, solange die Bodenbelastung sehr hoch war.

Zudem erwies sich *A. elatius* auch auf dem neutralen Sandsubstrat als deutlich trockenstressempfindlicher als *E. repens*. Dies spiegelte sich besonders am geringeren Wachstum und an der höheren Prolinakkumulation von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens* wider.

Die Bio-Bio-Interaktionen beider Grasarten, über die Kulturform Mischkultur ermittelt, waren nicht immer eindeutig. *E. repens* wuchs in Mischkultur tendenziell besser als in Reinkultur. Dennoch schien *E. repens* mit einer verstärkten Exsudatbildung (vgl. Abschnitt 3.3) auf die Nähe von *A. elatius* zu reagieren. Bei *A. elatius* konnten einerseits die in Mischkultur reduzierten Wurzelbiomassen als eine Hemmung des Wurzelwachstums durch die vermehrt abgegebenen Exsudate von *E. repens* betrachtet werden. Andererseits ließ das verstärkte Sprosslängenwachstum von *A. elatius* in Mischkultur auf den naturbelassenen standorttypischen Substraten vermuten, dass sich die Anwesenheit von *E. repens* förderlich auf das Wachstum von *A. elatius* auswirkte und damit die Ansiedlung und das Überleben von *A. elatius* unterstützte. Die folgenden Versuche (V2 und V3) sollen den Aspekt der Bio-Bio-Interaktionen näher untersuchen.

3.3 Vorkultureinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V2)

3.3.1 Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf eine Vorkultur – zur Aufklärung möglicher Bio-Bio-Wechselwirkungen

3.3.1.1 Vorbemerkungen

In den vorangegangenen Versuchen V1a und V1b wurden die Bio-Bio-Interaktionen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* stark von abiotischen Faktoren, wie bodenchemischen Faktoren und dem Substratfeuchtegehalt, beeinflusst. So ergaben sich aus den vorangegangenen Versuchen V1a und V1b weiterführende Fragen im Bezug auf die Bio-Bio-Interaktionen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*.

Im vorliegenden Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) sollten die Bio-Bio-Interaktionen von *A. elatius* und *E. repens* intensiver und unter Ausschaltung bodenchemischer und bodenhydrologischer Variabilitäten untersucht werden.

Dabei lag als wissenschaftliche Annahme zugrunde, dass eine Vorkultur (vgl. *Glossar*, vgl. unten Abschnitt 3.3.1.2) Nachwirkungen auf den folgenden Pflanzenbestand ausübt. Der vorliegende Versuch sollte deshalb überprüfen, welche Einflüsse ein Vorbewuchs des neutralen Sandbodens oder im Sandsubstrat enthaltene Pflanzenreste auf die beiden Grasarten besaßen (siehe Methoden Abschnitt 2.1.3.6, vgl. unten Abschnitt 3.3.1.2). Während in den vorangegangenen Versuchen (V1a, V1b) räumliche Bio-Bio-Interaktionen beider Grasarten (als Mischkultur) vorlagen, wurden im vorliegenden Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) somit zeitliche Bio-Bio-Interaktionen über die Nachkultur realisiert.

Die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf die Vorkultur wurden ebenso wie in den vorangegangenen Versuchen V1a und V1b auf der Ebene der Elementaufnahme sowie auf der morphologischen, der physiologischen und der biochemischen Ebene untersucht.

3.3.1.2 Charakteristik des Vorbewuchses

Zur experimentellen Umsetzung der zeitlichen Bio-Bio-Interaktionen von *A. elatius* und *E. repens* wurde das neutrale Sandsubstrat entweder (1) mit einer der Grasarten für fünf Wochen vorbewachsen oder (2) mit frischen Pflanzenstücken einer der Grasarten versetzt oder (3) mit einer Kombination aus (1) und (2) behandelt (siehe Methoden, Abschnitt 2.1.3.6, Tabelle 2.1.5).

Zur Ausschaltung von bodenchemischen Variablen wurden die Pflanzen auf Quarzsand angezogen. In allen Varianten wurde eine ausreichende Düngung und Nachdüngung (vgl. Methoden, Abschnitt 2.1.3.6) vorgenommen, so dass die Nährstoffe in allen Varianten im Sättigungsbereich vorlagen. Es wurde also mehr gedüngt als Entzug vorlag (in der agronomischen Terminologie entspricht das der Versorgungsstufe D; vgl. Richtzahlen der Landwirtschaft). Dies galt auch für die Varianten mit Vorbewuchs, da dort die Nachdüngung noch vor

der Nachfrucht begann. Damit hatte auch die zusätzlich hinzugefügte Biomasse in der Form von Pflanzenstücken (vgl. Tabelle A5.1 im Anhang) keine weitere Auswirkung auf die Nährstoffversorgung der Nachfrucht (immer noch Bereich D).

3.3.1.3 Transferfaktoren und Elementgehalte der Nachfrüchte in Abhängigkeit von der Vorkultur

Transferfaktoren und Elementgehalte in Abhängigkeit von der Pflanzenart der Nachfrüchte

Zuerst sollte der Einfluss der Vorkultur auf den Elementtransfer von *A. elatius* und *E. repens* untersucht werden. Zur Erfassung der Wirkungen der Vorkultur war eine Kontrollversuchsgruppe ohne Vorkultur nötig. Diese Kontrollversuchsgruppe solle hier zunächst beschrieben werden, um eine Bezugsgröße zur nachfolgenden Beurteilung der Vorkultureinflüsse zu bilden.

In der Kontrollgruppe fielen die schon im Versuch V1b beobachteten **artspezifischen Unterschiede** bei Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* auf. Die Elementaufnahme wurde zunächst wiederum durch die konventionellen Boden-Pflanze-Transferfaktoren (Quotient aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen und der Elementkonzentration im Boden) charakterisiert. So besaß *A. elatius* einen um 45 % höheren Stickstoff-Transferfaktor als *E. repens* ($p = 0,000$; Tabelle 3.3.1.1 Variante A; Tabelle A5.2 im Anhang). Dies deutete wiederum auf den höheren Stickstoffbedarf von *A. elatius* hin, und wird in der Gesamtdiskus-

Tabelle 3.3.1.1: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ ausgewählter Elemente von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten²

| Art der Nachfrucht | Variante ² | Protein-N ³ | Boden-Pflanze-Transferfaktoren ¹ | | | | | |
|--------------------|-----------------------|-------------------------|---|------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Mn |
| <i>A. e.</i> | A | 162 ± 9,0 | 15 ± 0,9 | 98 ± 3,2 | 45 ± 3,9 | 76 ± 2,8 | 133 ± 32,2 | 215 ± 9,2 |
| | B | 133 ± 21,3 ^a | 23 ± 1,4 ^a | 85 ± 5,4 ^a | 52 ± 6,8 ^a | 64 ± 5,0 ^a | 839 ± 358 ^a | 209 ± 25,7 |
| | C | 150 ± 11,7 | 14 ± 1,4 | 112 ± 5,4 ^a | 45 ± 3,0 | 79 ± 3,2 | 190 ± 9,7 ^a | 261 ± 7,4 ^a |
| | D | 145 ± 11,0 ^a | 18 ± 1,6 ^a | 92 ± 4,7 ^a | 58 ± 6,8 ^a | 91 ± 2,1 ^a | 373 ± 180 ^a | 272 ± 16,5 ^a |
| | E | 157 ± 15,7 | 21 ± 2,4 ^a | 90 ± 16,4 | 45 ± 0,3 | 57 ± 2,4 ^a | 186 ± 43,2 ^a | 157 ± 3,7 ^a |
| | F | 156 ± 4,3 | 14 ± 2,8 | 110 ± 6,6 ^a | 43 ± 10,5 | 72 ± 8,2 | 139 ± 19,3 | 248 ± 29,4 ^a |
| | G | 141 ± 9,6 ^a | 12 ± 5,7 | 92 ± 0,3 ^a | 43 ± 10,6 | 75 ± 11,2 | 258 ± 111 ^a | 213 ± 38,6 |
| <i>E. r.</i> | A | 112 ± 12,0 | 13 ± 0,7 | 96 ± 2,8 | 33 ± 3,1 | 73 ± 6,4 | 392 ± 29,4 | 188 ± 22,1 |
| | B | 94 ± 11,0 ^a | 12 ± 4,8 | 93 ± 32,5 | 24 ± 8,5 | 66 ± 16,5 | 207 ± 62,5 ^a | 110 ± 36,8 ^a |
| | C | 121 ± 8,3 | 14 ± 1,2 | 103 ± 4,7 ^a | 29 ± 0,6 ^a | 71 ± 5,8 | 442 ± 42,7 ^a | 254 ± 5,5 ^a |
| | D | 85 ± 2,9 ^a | 10 ± 3,6 ^a | 67 ± 2,2 ^a | 20 ± 3,2 ^a | 63 ± 3,3 ^a | 452 ± 86,9 | 120 ± 18,4 ^a |
| | E | 97 ± 10,0 | 14 ± 1,0 | 87 ± 4,7 ^a | 34 ± 0,5 | 87 ± 4,1 ^a | 501 ± 146 | 193 ± 7,4 |
| | F | 103 ± 7,0 | 13 ± 0,0 | 72 ± 3,8 ^a | 27 ± 3,9 ^a | 66 ± 1,7 ^a | 362 ± 28,5 | 144 ± 18,4 ^a |
| | G | 124 ± 10,4 | 12 ± 1,7 | 106 ± 1,6 ^a | 30 ± 1,1 | 70 ± 2,4 | 290 ± 101 | 215 ± 16,5 ^a |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PflTS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruhte auf den Daten der Tabelle 3.1.3 sowie der Tabellen A5.3 und A5.4 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte der Vorkulturvarianten (B-G) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA) von der Kontrolle (A).

sion (Abschnitt 4) intensiver erläutert. Auch für Calcium (um 50 %, $p = 0,006$), Magnesium (um 100 %, $p = 0,000$) und Mangan (um 70 %, $p = 0,009$) wies *A. elatius* deutlich höhere Transferfaktoren auf als *E. repens* (Tabelle 3.3.2.1 Variante A; Tabelle A5.2 im Anhang).

Da die Sprosselementgehalte sehr stark mit den Transferfaktoren korrelierten ($P = 0,998^{***}$), waren die Sprossgehalte an diesen Elementen für *A. elatius* ebenfalls deutlich höher als für *E. repens* (Tabelle 3.3.1.2 Variante A; Tabellen A5.3 und A5.4 im Anhang).

Neben den oben beschriebenen klassischen Transferfaktoren diente auch der Elemententzug (Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzen und der Biomasseproduktion je Flächen- und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen]) als Maß für den Elementtransfer. Beide Grasarten unterschieden sich hinsichtlich ihres Elemententzugs. So lag der Stickstoffentzug von *A. elatius* (in der Kontrollvariante A, bezogen sowohl auf die Sprosse, als auch auf die Gesamtpflanze) um 40 % über demjenigen von *E. repens* ($p = 0,000$; Tabelle 3.3.1.2 Variante A; Tabellen A5.5, A5.6 im Anhang). Bei ähnlichen Biomassen (siehe unten, Abschnitt 3.3.1.4) war dieser Effekt auf den höheren Stickstofftransfer zurückzuführen.

Transferfaktoren und Elementgehalte der Nachfrucht in Abhängigkeit von der Spezies der Vorrucht und von der Form der Vorkultur

Grundsätzlich beeinflusste eine Vorkultur die Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens*.

In jeder Vorkulturvariante war der Elemententzug beider Grasarten bezüglich aller untersuchter Elemente geringer als in der Kontrollvariante (A) (vgl. Tabellen 3.3.1.2 und 3.3.1.3 im Vergleich zur Variante A; Tabellen A5.5 und A5.6 im Anhang).

Besonders stark beeinflusste die Vorkultur die Stickstoffaufnahme der Pflanzen. So senkten alle Vorkulturvarianten den Stickstofftransfer von *A. elatius* um bis zu 20 % im Vergleich zur Kontrolle ($p > 0,050$; vgl. Tabelle 3.3.1.1; Tabelle A5.2 im Anhang). Der Stickstofftransfer von *E. repens* war in den meisten Vorkulturvarianten (B, D, E, F) ebenfalls reduziert ($p > 0,050$; vgl. Tabelle 3.3.1.1; Tabelle A5.2 im Anhang). Parallel dazu war auch der Stickstoffentzug beider Grasarten in allen Vorkulturvarianten geringer als in der Kontrollvariante (A. e.: $p \leq 0,003$, *E. r.*: $p \leq 0,030$; vgl. Tabellen 3.3.1.2, 3.3.1.3; Tabellen A5.5 und A5.6 im Anhang). Auffällig war die Abnahme der Wurzelphosphatgehalte beider Grasarten durch alle Vorkulturvarianten (Tabellen A5.3 und A5.4 im Anhang). Dieser Effekt war gleichzeitig mit einem geringeren Phosphorentzug von *A. elatius* und *E. repens* in allen Vorkulturvarianten verbunden (Tabellen 3.3.1.2, 3.3.1.3; Tabellen A5.5 und A5.6 im Anhang).

Zudem konnte eine Zunahme der Eisentransferfaktoren für *A. elatius* in allen Vorkulturvarianten, für *E. repens* in den meisten Vorkulturvarianten beobachtet werden (vgl. Tabelle 3.3.1.1; Tabelle A5.2 im Anhang). Der Elemententzug spiegelte dieses Ergebnis aufgrund seiner

Abhängigkeit von den Biomassen nicht wider (Tabellen 3.3.1.2, 3.3.1.3; Tabellen A5.5 und A5.6 im Anhang).

Tabelle 3.3.1.2: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Variante ² | | Elemententzug ¹ (Mn in mg/m ² , übrige Elemente in g/m ²) | | | | | |
|-----------------------|------------------|---|-------------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------|
| | | Protein-N ³ | Ca | K | Mg | P | Mn |
| A | Sprosse (S) | 7,7 ± 0,50 | 0,6 ± 0,03 | 8,2 ± 0,26 | 1,7 ± 0,15 | 2,5 ± 0,09 | 31 ± 1,3 |
| | Ges | 8,8 ± 0,54 | 0,7 ± 0,04 | 9,4 ± 0,26 | 1,9 ± 0,13 | 3,3 ± 0,01 | 52 ± 1,1 |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,1 | 1:1,3 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,3 | 1:1,7 |
| B | Sprosse (S) | 2,1 ± 0,38 ^a | 0,3 ± 0,02 ^a | 2,3 ± 0,15 ^a | 0,7 ± 0,08 ^a | 0,7 ± 0,05 ^a | 10 ± 1,2 ^a |
| | Ges | 2,5 ± 0,44 ^a | 0,4 ± 0,03 ^a | 2,6 ± 0,26 ^a | 0,7 ± 0,10 ^a | 0,9 ± 0,06 ^a | 13 ± 1,8 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,3 | 1:1,3 |
| C | Sprosse (S) | 3,8 ± 0,35 ^a | 0,4 ± 0,04 ^a | 7,6 ± 0,36 | 1,4 ± 0,09 | 2,2 ± 0,09 ^a | 30 ± 0,9 |
| | Ges | 4,5 ± 0,41 ^a | 0,6 ± 0,02 ^a | 8,9 ± 0,36 | 1,6 ± 0,10 | 2,8 ± 0,10 ^a | 54 ± 1,2 |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,8 |
| D | Sprosse (S) | 5,3 ± 0,47 ^a | 0,4 ± 0,03 ^a | 4,1 ± 0,21 ^a | 1,2 ± 0,14 ^a | 1,6 ± 0,04 ^a | 21 ± 1,3 ^a |
| | Ges | 6,2 ± 0,51 ^a | 0,4 ± 0,02 ^a | 4,5 ± 0,25 ^a | 1,3 ± 0,17 ^a | 1,9 ± 0,07 ^a | 24 ± 1,6 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,1 |
| E | Sprosse (S) | 6,1 ± 0,70 ^a | 0,4 ± 0,04 ^a | 3,3 ± 0,60 ^a | 0,8 ± 0,01 ^a | 0,8 ± 0,04 ^{ab} | 10 ± 0,2 |
| | Ges | 7,4 ± 0,76 ^a | 0,4 ± 0,09 ^a | 3,9 ± 0,87 ^a | 0,9 ± 0,07 ^a | 1,1 ± 0,02 ^{ab} | 15 ± 1,5 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,4 | 1:1,5 |
| F | Sprosse (S) | 3,3 ± 0,10 ^a | 0,4 ± 0,08 | 7,1 ± 0,43 ^a | 1,3 ± 0,31 | 1,9 ± 0,21 ^a | 27 ± 3,2 ^a |
| | Ges | 3,9 ± 0,14 ^a | 0,6 ± 0,08 | 8,4 ± 0,25 ^a | 1,5 ± 0,31 | 2,4 ± 0,13 ^{ab} | 40 ± 2,5 ^{ab} |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,4 | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,5 |
| G | Sprosse (S) | 4,5 ± 0,35 ^a | 0,3 ± 0,15 | 5,1 ± 0,02 ^{ab} | 1,1 ± 0,27 ^a | 1,7 ± 0,25 ^a | 20 ± 3,7 ^a |
| | Ges | 5,3 ± 0,57 ^a | 0,4 ± 0,13 ^a | 5,5 ± 0,07 ^{ab} | 1,2 ± 0,26 ^a | 2,0 ± 0,23 ^a | 24 ± 2,6 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,2 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PflITS] und der Biomasseproduktion [g PflITS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A5.3, und A5.7 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte der Vorkulturvarianten (B-G) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA) von der Kontrolle (A).

Die artspezifischen Unterschiede zwischen *A. elatius* und *E. repens* als Nachfrüchte wurden oben bereits beschrieben. Weiterführend sollten Einflüsse der Vorkultur auf die Nachfrucht in Abhängigkeit von der **botanischen Spezies der Vorfrucht** (*A. elatius* oder *E. repens*) geprüft werden.

Dabei erwiesen sich die Vorkultureinflüsse auf den Elementtransfer der Nachfrucht *A. elatius* als unabhängig von der Spezies der Vorfrucht.

Die Elementaufnahme von *E. repens* dagegen war deutlich von der Spezies der Vorfrucht in Kombination mit der Form der Vorkultur ([1] reiner Vorbewuchs, [2] Zugabe von Stücken zum Substrat oder [3] einer Kombination von [1] und [2]) abhängig.

Deshalb sollen nun die einzelnen Auswirkungen der **Form der Vorkultur** auf die Grasarten näher betrachtet werden.

Für ***A. elatius*** als Nachfrucht zeigte die Kaliumaufnahme die stärkste Abhängigkeit von der Form der Vorkultur. In den Varianten, die nur Stücke enthielten (Varianten C und F), waren

die Kaliumtransferfaktoren ($p \leq 0,097$; vgl. Tabelle 3.3.1.1), der Kaliumentzug ($p > 0,050$); und die Kaliumgehalte der Wurzeln und Sprosse ($p \leq 0,097$; Tabelle A5.2 im Anhang) deutlich höher als in den anderen Vorkulturvarianten.

Außerdem wies *A. elatius* auf rein vorbewachsenem Substrat (Varianten B und E) einen geringeren Elemententzug auf als in den anderen Vorkulturvarianten (Tabelle 3.3.1.2, Tabelle A5.5 im Anhang): z. B. an Calcium (bis zu 50 % im Vergleich zur Kontrolle; B: $p = 0,041$; E: $p > 0,050$), Kalium (bis zu 70 %; B: $p = 0,006$; E: $p > 0,050$), Magnesium (bis zu 60 %, B: $p = 0,046$; E: $p = 0,077$), Phosphor (bis zu 70 %; B: $p = 0,026$; E: $p = 0,003$) und Mangan (bis zu 75 %; B: $p = 0,013$; E: $p = 0,008$)

Diese Effekte waren für *A. elatius*, wie bereits erwähnt, unabhängig von der Spezies der Vorfrucht. Dennoch fiel auf, dass die Anzucht von *A. elatius* nach *A. elatius* als Vorfrucht (B) den Entzug an den genannten Elementen stärker verminderte als die Anzucht nach *E. repens* als Vorfrucht (E).

Tabelle 3.3.1.3: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Elytrigia repens* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Vari- ante ² | Protein-N ³ | Elemententzug ¹ (Mn in mg/m ² , übrige Elemente in g/m ²) ¹ | | | | | Mn |
|----------------------------|-------------------------|--|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|
| | | Ca | K | Mg | P | Mn | |
| A | Sprosse (S) | 5,5 ± 0,68 | 0,5 ± 0,03 | 8,2 ± 0,24 | 1,3 ± 0,12 | 2,5 ± 0,22 | 28 ± 3,2 |
| | Ges | 6,3 ± 0,67 | 0,7 ± 0,06 | 9,6 ± 0,48 | 1,5 ± 0,16 | 3,1 ± 0,40 | 42 ± 8,7 |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,1 | 1:1,4 | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,5 |
| B | Sprosse (S) | 1,5 ± 0,20 ^a | 0,1 ± 0,06 ^a | 2,9 ± 0,90 ^a | 0,3 ± 0,11 ^a | 0,7 ± 0,18 ^a | 5 ± 1,8 ^a |
| | Ges | 1,9 ± 0,25 ^a | 0,2 ± 0,06 ^a | 2,9 ± 0,87 ^a | 0,3 ± 0,12 ^a | 0,9 ± 0,18 ^a | 7 ± 1,8 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,3 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,3 | 1:1,4 |
| C | Sprosse (S) | 4,0 ± 0,32 ^a | 0,4 ± 0,03 ^a | 5,8 ± 0,26 ^a | 0,7 ± 0,02 ^a | 1,6 ± 0,13 ^a | 24 ± 0,5 |
| | Ges | 4,7 ± 0,36 ^a | 0,4 ± 0,07 ^a | 6,4 ± 0,13 ^a | 0,8 ± 0,01 ^a | 2,0 ± 0,02 ^a | 34 ± 3,0 |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,4 |
| D | Sprosse (S) | 2,1 ± 0,08 ^a | 0,3 ± 0,10 ^a | 3,9 ± 0,13 ^a | 0,5 ± 0,09 ^a | 1,5 ± 0,08 ^a | 12 ± 1,8 ^a |
| | Ges | 2,7 ± 0,08 ^a | 0,3 ± 0,10 ^a | 4,2 ± 0,14 ^a | 0,6 ± 0,08 ^a | 1,7 ± 0,10 ^a | 15 ± 1,5 ^a |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,3 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,3 |
| E | Sprosse (S) | 3,1 ± 0,37 ^a | 0,4 ± 0,03 ^{ab} | 5,0 ± 0,27 ^{ab} | 0,9 ± 0,01 ^{ab} | 2,0 ± 0,09 ^{ab} | 19 ± 0,7 ^{ab} |
| | Ges | 3,6 ± 0,33 ^a | 0,4 ± 0,02 ^{ab} | 5,7 ± 0,04 ^{ab} | 1,0 ± 0,03 ^{ab} | 2,4 ± 0,03 ^b | 22 ± 0,5 ^b |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,2 |
| F | Sprosse (S) | 3,4 ± 0,27 ^a | 0,3 ± 0,00 ^{ab} | 3,2 ± 0,17 ^{ab} | 0,6 ± 0,08 ^a | 1,2 ± 0,03 ^{ab} | 11 ± 1,4 ^{ab} |
| | Ges | 4,0 ± 0,30 ^a | 0,3 ± 0,01 ^a | 3,6 ± 0,02 ^{ab} | 0,7 ± 0,08 ^a | 1,5 ± 0,11 ^{ab} | 15 ± 1,7 ^{ab} |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,2 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,4 |
| G | Sprosse (S) | 4,6 ± 0,44 ^a | 0,4 ± 0,05 ^a | 6,8 ± 0,10 ^{ab} | 0,9 ± 0,03 ^{ab} | 1,8 ± 0,06 ^{ab} | 24 ± 1,8 ^b |
| | Ges | 5,3 ± 0,30 ^a | 0,5 ± 0,02 ^a | 7,7 ± 0,07 ^{ab} | 1,1 ± 0,05 ^{ab} | 2,3 ± 0,06 ^b | 41 ± 1,5 ^b |
| | Verhältnis S:Ges | 1:1,2 | 1:1,4 | 1:1,1 | 1:1,2 | 1:1,3 | 1:1,7 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PflITS] und der Biomasseproduktion [g PflITS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A5.4 und A5.7 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte der Vorkulturvarianten (B-G) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA) von der Kontrolle (A).

Die Elementaufnahme von *E. repens* wurde viel stärker durch die Kombination von der Spezies der Vorfrucht und der Form der Vorkultur beeinflusst als die Elementaufnahme von *A. elatius*.

So wies *E. repens* in den Varianten, in denen das Substrat Stücke von *A. elatius* enthielt (C), und in den Varianten, in denen das Substrat mit *E. repens* vorbewachsen wurde und Stücke von *E. repens* enthielt (G), die höchsten Stickstoff- (bis zu 10 % höher als in der Kontrollvariante; $p > 0,050$) und Kaliumtransferfaktoren (bis zu 13 % höher als in der Kontrollvariante; C: $p > 0,050$, E: $p = 0,007$; vgl. Tabelle 3.3.1.1, Varianten C, G) und gleichzeitig die höchsten Sprossgehalte an Stickstoff und Kalium (Tabelle A5.4 im Anhang, Varianten C, G) auf.

Der Elemententzug von *E. repens* war besonders gering, wenn *E. repens* auf Substrat angezogen wurde, welches rein von *A. elatius* als Vorfrucht vorbewachsen worden war (Variante B; Tabelle 3.3.1.3, Tabelle A5.6 im Anhang). So erreicht der Entzug von Calcium ($p = 0,051$), Kalium ($p = 0,072$), Magnesium ($p = 0,068$) und Phosphor ($p > 0,050$) in dieser Variante nur ca. 25 % vom Entzug der Kontrollvariante (A) (Tabelle 3.3.1.3).

Die Vorkultur hat die Elementaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* deutlich moduliert. Die damit veränderte Elementzusammensetzung in den Pflanzen kann auch Auswirkungen auf ihre morphologischen, physiologischen und biochemischen Eigenschaften haben.

3.3.1.4 Morphologische Reaktionen der Nachfrüchte auf die Vorkultur

Morphologischen Reaktionen in Abhängigkeit von der Pflanzenart der Nachfrüchte

Wie oben beschrieben (Abschnitt 3.3.1.3), wurde im vorliegenden Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) der Elementtransfer beider Grasarten deutlich durch biogene Einflüsse bestimmt. Nun sollte überprüft werden, wie die biogenen Faktoren die morphologischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens* beeinflussten. Dabei wurde wiederum zunächst die Kontrollgruppe (A, ohne Vorbewuchs) dargestellt.

Auch auf der morphologischen Ebene zeigten *A. elatius* und *E. repens* in der Kontrollvariante (A) **artspezifische Unterschiede**. Ähnlich wie im vorangegangenen Versuch V1 b (Abschnitt 3.2.2) bildete *E. repens* um 25 % längere Sprosse ($p = 0,000$, siehe Tabelle A5.6 im Anhang) und um 10 % höhere Sprossbiomassen ($p > 0,050$, vgl. Abbildung 3.3.1.1, Variante A; Tabelle A5.6 im Anhang) als *A. elatius*. Die Wurzel-Spross-Verhältnisse der beiden Grasarten unterschieden sich jedoch nicht voneinander (Tabelle 3.3.1.4).

Morphologische Reaktionen der Nachfrüchte in Abhängigkeit von der Spezies der Vorfrucht und der Form der Vorkultur

Sowohl *A. elatius* als auch *E. repens* wuchsen am besten in der Kontrollvariante (ohne Vorkultureinfluss). Beide Arten entwickelten in der Kontrolle die längsten Sprosse (A. e.:

$p \leq 0,006$; *E. r.*: $p > 0,050$; vgl. Tabelle A5.7 im Anhang) und die höchsten Sprossbiomassen (vgl. Abbildung 3.3.1.1). Damit wiesen beide Arten in der Kontrollvariante auch die niedrigsten Wurzel-Spross-Verhältnisse (der Trockenmassen, Tabelle 3.3.1.4) auf.

Tabelle 3.3.1.4: Wurzel-Spross-Verhältnisse¹ (der Trockenmassen) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Art der Nachfrucht | Wurzel-Spross-Verhältnisse ¹ | | | | | | |
|------------------------------|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Variante der Vorkultur ² | | | | | | |
| | A | B | C | D | E | F | G |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> | 1:3,0 | 1:2,1 | 1:2,4 | 1:2,4 | 1:2,2 | 1:2,3 | 1:2,4 |
| <i>Elytrigia repens</i> | 1:3,0 | 1:2,0 | 1:2,9 | 1:2,9 | 1:2,7 | 1:2,3 | 1:2,6 |

¹ Die Berechnung der Wurzel-Spross-Verhältnisse beruhte auf den Daten der Trockenmassen der Tabelle A5.7 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

Von der **botanischen Spezies der Vorfrucht** wurden die morphologischen Eigenschaften von *A. elatius* als Nachfrucht ebenso wie schon der Elementtransfer (siehe oben, Abschnitt 3.3.1.3) nicht beeinflusst

Dagegen wirkte sich die Spezies der Vorfrucht eindeutig auf das Wachstum von *E. repens* als Nachfrucht aus.

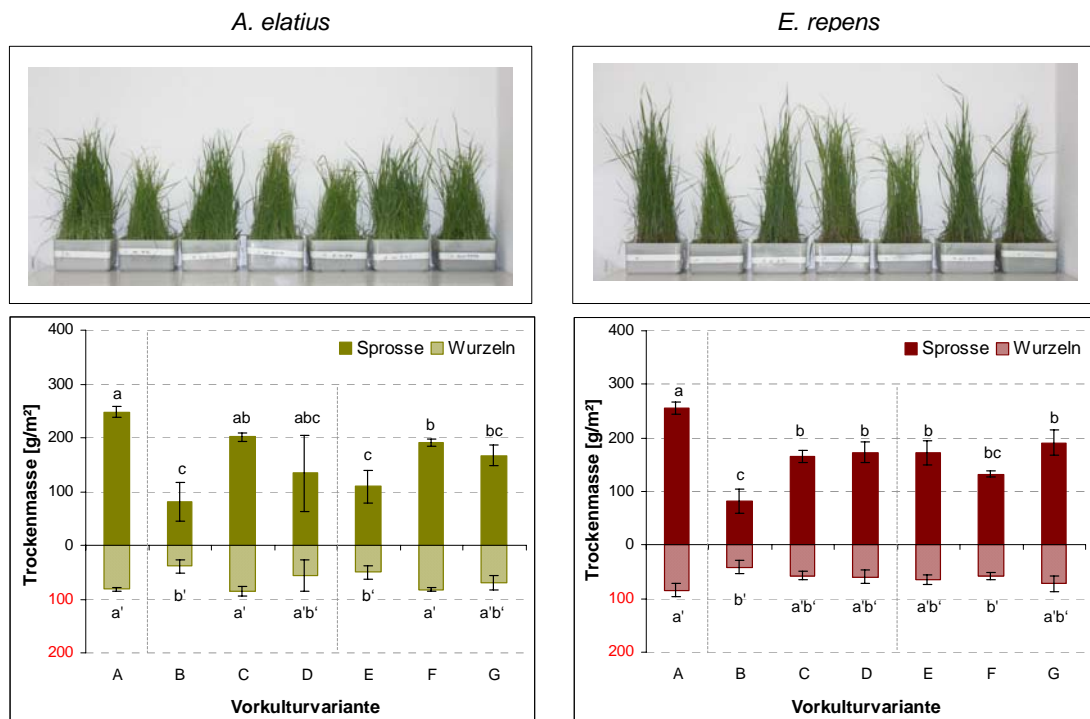


Abbildung 3.3.1.1: Jungpflanzen in der fünften Versuchswoche sowie **Trockenmassen [g/m²]** der Wurzeln und Sprosse von *A. elatius* und *E. repens* als Nachfrüchte bei verschiedenen Vorkulturvarianten: (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielles ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A5.7 im Anhang.

Gleichzeitig besaß die **Form der Vorkultur** ([1] reiner Vorbewuchs, [2] Zugabe von Stücken zum Substrat oder [3] einer Kombination von [1] und [2]) starke Effekte auf die morphologischen Parameter der beiden Nachfruchtarten.

A. elatius reagierte auf die Form des Vorbewuchses unabhängig von der Spezies der Vorfrucht. Besonders stark war das Wachstum von *A. elatius* auf rein vorberechnem Sand (Varianten B und E) eingeschränkt. So waren in diesen Varianten die Sprosslängen um bis zu 35 % ($p \leq 0,002$, Tabelle A5.7 im Anhang), die Wurzelrockenmassen um bis zu 50 % ($p \leq 0,012$, vgl. Abbildung 3.3.1.1) und die Sprosstrockenmassen um bis zu 70 % ($p \leq 0,006$, vgl. Abbildung 3.3.1.1) im Vergleich zur Kontrolle reduziert. Zwischen den Varianten, denen nur Stücke zugegeben wurden (C und F), und den Varianten, denen die Stücke zum vorberechnem Substrat zugegeben wurden (D und G), variierten die morphologischen Parameter von *A. elatius* nicht signifikant.

Auf **E. repens** wirkte sich die Form des Vorbewuchses in deutlicher Abhängigkeit von der Spezies der Vorfrucht aus. Dabei reagierte *E. repens* als Nachfrucht schwächer auf *E. repens* als Vorfrucht, als auf *A. elatius* als Vorfrucht (Abbildung 3.3.1.1):

Lag *A. elatius* als Vorfrucht vor, wies *E. repens* als Nachfrucht die geringsten Sprosslängen (70 % weniger als die Kontrolle (A), $p \leq 0,006$, Tabelle A5.7 im Anhang) sowie die geringsten Wurzel- (50 % weniger als (A), $p \leq 0,006$, vgl. Abbildung 3.3.1.1) und Sprosstrockenmassen (70 % weniger als A, $p \leq 0,008$, vgl. Abbildung 3.3.1.1) auf, wenn das Substrat rein mit *A. elatius* vorberechnem wurde (B, ohne zusätzliche Pflanzenstücke).

Bildete die eigene Art (*E. repens*) die Vorfrucht, reagierte *E. repens* als Nachfrucht besonders auf Pflanzenstücke im nicht vorberechnem Substrat (Variante F) mit verminderten Sprosslängen (um 20 %) sowie reduzierten Wurzel- (um 30 %) und Sprosstrockenmassen (um 50 %) im Vergleich zur Kontrollvariante (A) (Abbildung 3.3.1.1).

Jede Form der Vorkultur (Varianten B bis G), auch der Zusatz von Pflanzenstücken zum reinen, optimal gedüngten Sandsubstrat (Varianten C, F), beeinträchtigte also das Wachstum beider Nachfruchtarten. Somit wurden intra- und interspezifische Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen *A. elatius* und *E. repens* nachgewiesen.

3.3.1.5 Physiologische Reaktionen der Nachfrüchte auf die Vorkultur

Die Reaktionen der Elementaufnahme und der morphologischen Parameter beider Grasarten auf die Vorkultur wurden bereits beschrieben. Nun soll der Einfluss der Vorkultur auf physiologische Parameter von *A. elatius* und *E. repens* überprüft werden.

Ebenso wie in den vorangegangenen Versuchen (V1a, V1b) wurden dazu auch in diesem Versuch die effektive Quantenausbeute (Yield) und die maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) des Photosystems II als physiologische Parameter untersucht. Diese Parameter wurden aus Kenngrößen der Chlorophyllfluoreszenz bestimmt (siehe Methoden, Abschnitt 2.2.2.5). So spiegelten sie den Einfluss der Vorkultur auf die Photosynthese wider.

Die Werte der effektive Quantenausbeute lagen erwartungsgemäß in allen Varianten unter denen der maximalen Quantenausbeute (siehe Anhang Tabelle A5.8, vgl. auch V1a und V1b, Abschnitte 3.2.1.4 und 3.2.2.4).

Ebenso wie in den vorangegangenen Versuchen (V1a, V1b, Abschnitte 3.2.1.4 und 3.2.2.4) traten auch im vorliegenden Versuch **artspezifische Unterschiede** in der Ausbildung der photosynthetischen Parameter auf. Von *A. elatius* lagen sowohl die effektive Quantenausbeute (um 7 %, $p = 0,002$) als auch die maximale Quantenausbeute (um 4 %, $p = 0,000$) über denjenigen von *E. repens* (Tabelle A5.8 im Anhang).

Die einzelnen Vorkulturvarianten wirkten sich dagegen nicht signifikant auf die effektive oder die maximale Quantenausbeute der beiden Nachfruchtarten aus (siehe Tabelle A5.8 im Anhang).

3.3.1.6 Biochemische Reaktionen der Nachfrüchte auf die Vorkultur

Artspezifischer Vergleich der biochemischen Reaktionen der Nachfrüchte

Auf der Ebene der Elementaufnahme und auf der morphologischen Ebene wurden für diesen Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) Auswirkungen der Vorkultur auf die beiden Grasarten als Nachfrüchte beschrieben. Nun soll überprüft werden, wie diese Einflüsse der Vorkultur mit biochemischen Veränderungen von *A. elatius* und *E. repens* als Nachfrüchte verbunden waren.

Die biochemischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens* zeigten in der Kontrollvariante (A) deutliche **artspezifische Unterschiede**.

So wies *E. repens*, wie bereits im vorangegangenen Versuch V1b (Abschnitt 3.2.2.4) beobachtet, in der Kontrolle um 35 % höhere SOD-Gesamtaktivitäten auf als *A. elatius* (Abbildung 3.3.1.2; Tabelle A5.9 und Abbildung A5.1 im Anhang).

Dennoch ähnelten sich beide Arten hinsichtlich ihrer SOD-Isoenzyme. Wie in den vorangegangenen Versuchen V1a und V1b (Abschnitte 3.2.1.4 und 3.2.2.4), wurden auch im vorliegenden Versuch mit Vorkultureinfluss sowohl für *A. elatius* als auch für *E. repens* jeweils drei SOD-Isoenzyme identifiziert: je eine manganabhängige SOD (SOD1) und zwei kupfer-/zinkabhängige SOD (SOD2 und SOD3) (siehe Abschnitt 3.1.4). Alle drei Isoenzyme lagen sowohl in den Wurzeln als auch in den Sprossen der beiden Grasarten vor. Dabei war für jede der Grasarten die SOD2 stärker in den Wurzeln, die SOD3 stärker in den Sprossen aktiv.

Im Gegensatz zu den SOD-Aktivitäten lagen die Proteingehalte von *A. elatius* sowohl in den Wurzeln ($p = 0,000$), als auch in den Sprossen um 45 % über denen von *E. repens* ($p = 0,000$, Tabelle A5.9 im Anhang; vgl. V1b Abschnitt 3.2.2.4).

Ebenso waren die Gehalte an freiem Prolin der Wurzeln (um 300 %, $p = 0,000$) und Sprosse (um 130 %, $p = 0,000$) von *A. elatius* höher als diejenigen von *E. repens* (Abbildung 3.3.1.2; vgl. V1b Abschnitt 3.2.2.4). Die Jungpflanzen von *A. elatius* wiesen auch tendenziell höhere

Gehalte des stickstoffhaltigen Pigments Chlorophyll a (um 3 %, Abbildung 3.3.1.3) als die Jungpflanzen von *E. repens* auf.

Diese Ergebnisse spiegelten den in dieser Arbeit wiederholt geschilderten erhöhten Stickstoffbedarf von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens* wider, der auch zum bereits beschriebenen erhöhten Stickstofftransfer (Abschnitt 3.3.1.3) von *A. elatius* führte.

Biochemische Reaktionen der Nachfrucht in Abhängigkeit von der Spezies der Vorfrucht und der Form der Vorkultur

Wie die bisher beschriebenen morphologischen und physiologischen Parameter erwiesen sich auch die biochemischen Parameter der Nachfrucht *A. elatius* als unabhängig von der **Spezies der Vorfrucht**.

E. repens als Nachfrucht wiederum reagierte, ähnlich wie auf der Ebene der Elementaufnahme und der morphologischen Ebene, auf der biochemischen Ebene deutlich auf die Spezies der Vorkultur.

Jedoch wurden auch die biochemischen Parameter beider Grasarten stark von der **Form der Vorkultur** beeinflusst.

Dieser Einfluss war, wie bereits mehrfach erwähnt für ***A. elatius*** als Nachfrucht unabhängig von der Spezies der Vorfrucht. So lagen die Gesamtaktivitäten der Superoxiddismutasen (SOD) (als Summe der sechs SOD-Isoenzyme der Wurzeln und Sprosse) von *A. elatius* als Nachfrucht in allen Vorkulturvarianten (B bis G) unter den SOD-Aktivitäten in der Kontrollvariante (A, Abbildung 3.3.1.2; Tabelle A5.10 im Anhang). Dies war besonders darauf zurückzuführen, dass die Aktivitäten aller drei SOD-Isoenzyme der Sprosse in den Varianten B bis D im Vergleich zur Kontrolle abnahmen (vgl. Tabelle A5.10 im Anhang). Besonders gering (bis zu 25 % niedriger als in der Kontrolle) waren die SOD-Gesamtaktivitäten von *A. elatius* in den Varianten, in denen das Substrat nur Pflanzenstücke der Vorfrucht enthielt (Varianten C und F, Abbildung 3.3.1.2).

Die Gehalte an freiem Prolin der Wurzeln und Sprosse von *A. elatius* als Nachfrucht verhielten sich gegenläufig zu den SOD-Aktivitäten. So waren in den Varianten, in denen das Substrat nur Pflanzenstücke der Vorfrucht enthielt (Varianten C und F, Abbildung 3.3.1.3, Tabelle A5.9 im Anhang) die Gesamtgehalte an freiem Prolin um bis zu 50 % höher als in der Kontrolle ($p \leq 0,001$). Anders lagen in den Varianten, in denen das Substrat vorbewachsen wurde (B, D, E, G), die Gehalte an freiem Prolin (Wurzeln $p = 0,000$, Sprosse $p > 0,050$) unter denen der Kontrolle (Variante A, Abbildung 3.3.1.3). Dieses Ergebnis war unabhängig von der zusätzlichen Zugabe der Pflanzenstücke zum Substrat.

Die Pigmentgehalte von *A. elatius* als Vorfrucht korrelierten stark mit den Gehalten an freiem Prolin von *A. elatius* ($P = 0,658^*$ für Chlorophyll a). So wurden die tendenziell höchsten Gehalte an Chlorophyll a und b in den Varianten ermittelt, die nur Pflanzenstücke enthielten (C und F, Tabelle A5.8 im Anhang). Wurde das Substrat vorbewachsen (Varianten B, D, E,

G), wies *A. elatius* unabhängig von der Zugabe von Pflanzenstücken um ca. 10 % geringere Pigmentgehalte auf (Chlorophyll a: $p \leq 0,071$, Chlorophyll b: $p \leq 0,045$, Carotinoide: $p \leq 0,030$) als in der Kontrollvariante (A) (Tabelle A5.8 im Anhang).

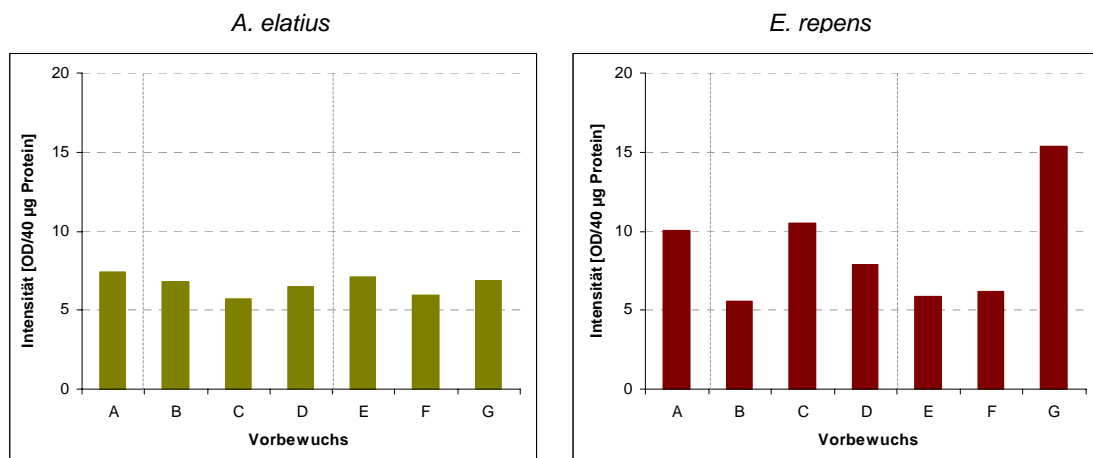


Abbildung 3.3.1.2: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] von *A. elatius* und *E. repens* bei verschiedenen Vorkulturvarianten: (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

Die Balken repräsentieren die Summe von sechs SOD-Isoenzymen in einfacher Bestimmung. Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A5.10 im Anhang.

Im Gegensatz zu *A. elatius* reagierte *E. repens* als Nachfrucht auf der biochemischen Ebene in Abhängigkeit von der Spezies der Vorfrucht auf die einzelnen Formen der Vorkultur.

Bildete *A. elatius* die Spezies der Vorfrucht, wies *E. repens* als Nachfrucht leicht höhere SOD-Gesamtaktivitäten als in der Kontrollvariante (A) auf, wenn das Substrat nur Pflanzenstücke enthielt (Variante C, Abbildung 3.3.1.1, Tabelle A5.10 im Anhang). War *E. repens* die Vorfrucht, reagierte *E. repens* als Nachfrucht auf die Kombination von Vorbewuchs und Pflanzenstücken (G) mit 53 % höheren SOD-Gesamtaktivitäten im Vergleich zur Kontrolle (Abbildung 3.3.1.1). In den anderen Varianten (B, D, E, F) zeigte *E. repens* um bis zu 45 % geringere SOD-Gesamtaktivitäten als in der Kontrolle (vgl. Abbildung 3.3.1.1). Diese geringen SOD-Gesamtaktivitäten wurden besonders durch die Abnahme der SOD2-Aktivitäten in den Wurzeln und Sprossen von *E. elatius* als Nachfrucht hervorgerufen (vgl. Tabelle A5.10 im Anhang).

Die Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* als Nachfrucht verhielten sich ähnlich wie die SOD-Aktivitäten. So wies *E. repens* besonders hohe Gehalte an freiem Prolin auf, wenn das Substrat nur Pflanzenstücke von *A. elatius* enthielt (Variante C) oder mit *E. repens* vorbe-wachsen wurde und Stücke von *E. repens* enthielt (Variante G, vgl. Abbildung 3.3.1.3, Tabelle A5.9 im Anhang). In allen anderen Varianten (B, D, E, F) lagen die Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* unter den Werten der Kontrolle ($p \leq 0,071$; Abbildung 3.3.1.3). Die Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* waren am niedrigsten (um 60 % geringere Gesamtgehalte als in der Kontrolle; $p = 0,000$), wenn das Substrat nur mit *A. elatius* vorbe-

wachsen wurde (Variante B, vgl. Abbildung 3.3.1.3, Tabelle A5.9 im Anhang). Diese Variante (B) führte auch zur geringsten Biomasseproduktion (vgl. Abschnitt 3.3.1.4).

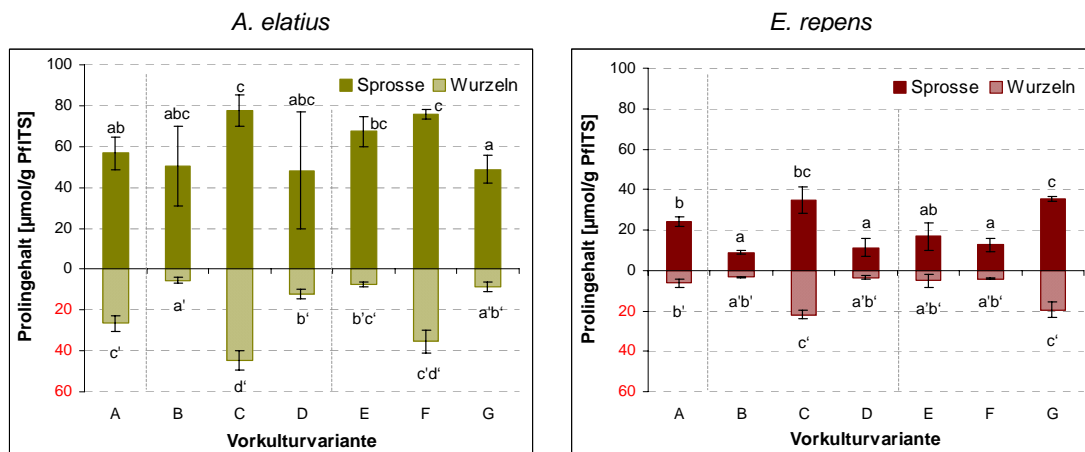


Abbildung 3.3.1.3: Gehalte an freiem Prolin [$\mu\text{mol/g PfITS}$] der Sprosse und Wurzeln von *A. elatius* und *E. repens* bei verschiedenen Vorkulturvarianten: (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) Vorbewuchs mit *A. elatius*, alle Pflanzenteile entfernt; (C) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *A. elatius* im Substrat; (D) Kombination von B und C; (E) Vorbewuchs mit *E. repens*, alle Pflanzenteile entfernt (F) kein Vorbewuchs, aber Stücke von *E. repens* im Substrat; (G) Kombination von E und F.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A5.9 im Anhang.

3.3.1.7 Zusammenfassung der Ergebnisse von V2

Jede Vorkulturvariante beeinflusste im Vergleich zur Kontrolle die Nachfrüchte *A. elatius* und *E. repens* auf der Ebene der Elementaufnahme sowie auf der morphologischen und der biochemischen Ebene. Somit wurden intra- und interspezifische Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen *A. elatius* und *E. repens* nachgewiesen.

Die vorfruchtbeeinflusste Elementaufnahme wurde sowohl über die Transferfaktoren als auch über den Elemententzug charakterisiert. Während sich die Einflüsse von Bio-Bio Interaktionen auf die pflanzliche Elementaufnahme über die Messgröße Transferfaktoren nicht systematisieren ließen, waren die Einflüsse der Bio-Bio-Wechselwirkungen über die Bestimmungsgroße Elemententzug fassbar. Daran zeigte sich wie im vorangegangenen Versuch V1b die eingeschränkte Aussagefähigkeit der Transferfaktoren für Phytoremediationsbelange.

Die Biomassenzunahme beider Grasarten wurde durch jede Vorkulturvariante, selbst durch die zusätzliche Gabe von Pflanzenstücken zum optimal gedüngten Substrat, um bis zu 70 % eingeschränkt. Damit beeinflussten nicht nur ein reiner Vorbewuchs sondern auch Pflanzenrückstände von *A. elatius* und *E. repens* das Wachstum und die Entwicklung von *A. elatius* und *E. repens*.

Die Reaktion der Nachfrucht *A. elatius* auf eine Vorkultur erwies sich als unabhängig von der Spezies der Vorfrucht, aber abhängig von der Form der Vorkultur. Besonders auf einen Vorbewuchs des Substrats (unabhängig vom Zusatz von Pflanzenstücken) antwortete *A. elatius* als Nachfrucht mit Wachstumseinschränkungen, geringerem Elemententzug und reduzierten Gehalten an freiem Prolin.

E. repens als Nachfrucht wurde sowohl von der Spezies der Vorfrucht, als auch von der Form der Vorkultur beeinflusst. Wurde *E. repens* nach *A. elatius* als Vorfrucht angezogen, reduzierte besonders der Vorbewuchs des Substrats durch *A. elatius* (mit abschließender vollständiger Entfernung von Pflanzenresten) die Biomasseproduktion, den Elemententzug, die SOD-Aktivitäten und die Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* als Nachfrucht.

Wurde *E. repens* nach *E. repens* als Vorfrucht angezogen, schränkten besonders im Substrat enthaltene Pflanzenstücke von *E. repens* das Wachstum von *E. repens* als Nachfrucht, den Elemententzug, die SOD-Aktivitäten und die Gehalte an freiem Prolin ein.

3.3.2 Zwischenbilanz zum Vorkultureinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V2)

3.3.2.1 Bio-Bio-Interaktionen zwischen der Vorfrucht und der Nachfrucht

Der vorliegende Versuch mit Vorkultureinfluss beruhte auf der wissenschaftlichen Annahme, dass eine Vorfrucht durch Abgabe von Exsudaten und/oder durch im Substrat verbliebene Biomassen die Nachfrüchte im Sinne einer Bio-Bio-Wechselwirkung beeinflussen kann. Diese Annahme wurde bestätigt, da jede Vorkulturvariante die morphologischen und biochemischen Merkmale der Nachfrucht veränderte.

Aus der Agrarwissenschaft ist lange bekannt, dass eine Vorfrucht das Wachstum und die Entwicklung von Folgekulturen beeinflussen kann (ROEMER et al. 1952, KAISER & SCHEFFER 1974, ELTZ & NORTON 1997, SADRAS et al. 2004). Diese Vorfruchteffekte wurden unter anderem auf generelle unspezifische Biomasseeffekte (Mineralstoff- und Nährstofffreisetzung, Grundlage für heterotrophe Mikroben) oder auf allelopathische Substanzen zurückgeführt. Auch die Vorkulturauswirkungen der vorliegenden Untersuchung konnten hauptsächlich auf diese beiden Ursachen zurückgeführt werden.

Effekte des Vorbewuchses auf die Stickstoffversorgung der Nachfrucht

Die Vorkultur im Allgemeinen (Begriff siehe *Glossar*) beeinträchtigte die Stickstoffversorgung beider Nachfruchtarten. Dies zeigten sowohl die geringeren Stickstofftransferfaktoren (vgl. Tabelle 3.3.1.1) als auch der niedrigere Stickstoffentzug (vgl. Tabellen 3.3.1.2 und 3.3.1.3) beider Grasarten als Nachfrüchte.

Besonders stark verminderte sich die Stickstoffaufnahme der Nachfrüchte bei den **Vorbewuchsvarianten** (Varianten B, D, E und G, zum Begriff Vorbewuchs siehe *Glossar*), unabhängig davon, ob das Substrat zusätzliche Pflanzenstücke enthielt. Dieser Effekt war zunächst überraschend, denn da das Substrat Stickstoff im Sättigungsbereich enthielt (Ausgleichsdüngung zum Optimallevel der Pflanzen, vgl. Methoden Abschnitt 2.1.3.5), konnte der veränderte Stickstoffversorgungsstatus der beiden Grasarten nicht auf einer unzureichenden Stickstoffdüngung beruhen. Es mussten also andere Gründe für die Unterschiede im Stickstoffstatus vorliegen.

So ist bekannt, dass ein Pflanzenbewuchs die Ansiedlung von Mikroorganismen fördert (GRIFFITHS et al. 1992, JUNG et al. 2004, FRANCHINI et al. 2007). Im Wurzelraum von *E. repens* wurden z. B. erhöhte Konzentrationen der Gattungen *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Stenotrophomonas*, *Acetobacter* und *Pseudomonas* beschrieben (STURZ et al. 2001). So war für den vorliegenden Versuch anzunehmen, dass der fünfwöchige Vorbewuchs des zu Versuchsbeginn sterilen Substrats die Ansiedlung und die Vermehrung von Mikroorganismen im Substrat förderte. Die Bodenmikroorganismen und die Pflanzen konkurrierten nun um die Nährstoffressourcen des Bodens, besonders um den Stickstoff (vgl. LILJEROTH et al. 1990,

KAYE & HART 1997, DUNN et al. 2006). Da die Keimlinge der Nachfruchtsaaten in den ersten Tagen ihrer Entwicklung die Nährstoffe aus den Karyopsen entnahmen und somit nicht auf die Nährstoffe des Substrats angewiesen waren (vgl. HOCK & ELSTNER 1995, MARSCHNER 1995), konnte der verfügbare Stickstoff schon von den Mikroorganismen genutzt werden, bevor die Pflanzen genug entwickelt waren. Dies führte für die Nachfrucht zu einem mikrobiell verursachten temporären physiologischen Stickstoffmangel, von dem auch die morphologischen und biochemischen Eigenschaften der Nachfrüchte beeinflusst wurden. Damit zeigte sich auch im vorliegenden Versuch mit Vorkultureinfluss (V3), dass die Stickstoffversorgung der Pflanzen deren Reaktionen auf andere Umwelteinflüsse entscheidend bedingte.

So war die verminderte Biomassebildung in den Vorbewuchsvarianten (B, D, E, G) auf die reduzierte Stickstoffaufnahme der Pflanzen zurückzuführen (vgl. Abbildung 3.3.1.1, Tabelle A5.6 im Anhang). Das geringere Wachstum wiederum verursachte erwartungsgemäß den verringerten Entzug der untersuchten Makro- und Mikroelemente in den Vorkulturvarianten (vgl. Tabellen 3.3.1.1, 3.3.1.2 und 3.3.1.3).

Obwohl die geringe Biomassebildung in diesen Varianten darauf hinwies, dass eine Vorkultur in den Pflanzen Stress auslöste, wiesen die Vorkulturvarianten mit Vorbewuchs (B, D, E, G) sehr niedrige Gehalte des Stressindikators freies Prolin auf (vgl. Abbildung 3.3.1.3). Bereits im Abschnitt 3.1.3 wurde die Abhängigkeit der Stickstoffverbindung freies Prolin von der Stickstoffversorgung der Pflanzen beschrieben und diskutiert. So verursachte die temporäre Stickstoffbindung durch das Substrat die geringe Prolinakkumulation in den Nachfrüchten.

Weitere Vorkultureinflüsse auf die Nachfrüchte

Die Stickstoffaufnahme und damit verbunden die Biomassebildung von *A. elatius* und *E. repens* als Nachfruchtarten wurde jedoch nicht nur in den Vorkulturvarianten mit Vorbewuchs reduziert, sondern auch in den Varianten ohne Vorbewuchs, die aber zusätzliche **Pflanzenstücke** der Vorfrüchte enthielten (Varianten C und F, vgl. Tabellen 3.3.1.1 bis 3.3.1.3, Abbildung 3.3.1.1).

Auch in diesen Varianten lag zu Aussaatbeginn der Nachfrüchte der Stickstoff im Sättigungsbereich vor. Da das Substrat in diesen Varianten nicht vorbewachsen wurde, lassen sich hier die reduzierte Stickstoffaufnahme und die verminderte Biomassebildung nicht allein durch eine mikrobiell bedingte temporäre Stickstoffbindung begründen. Dass in diesen Varianten ein temporärer Stickstoffmangel weniger ausgeprägt vorlag, bestätigten auch die Gehalte an freiem Prolin. Beide Nachfruchtarten reagierten in den Varianten ohne Vorbewuchs (C und F) mit einem deutlichen Anstieg der freien Prolingehalte auf die Vorkultur (Abbildung 3.3.1.3). Damit zeigten die vorliegenden Ergebnisse, dass freies Prolin auch als Indikator für Bio-Bio-Interaktionen geeignet ist, solange die Pflanzen ausreichend mit Stickstoff versorgt sind (vgl. oben).

Der Vorkultureffekt auf die Nachfrüchte wurde in diesen Varianten ohne Vorbewuchs durch die Pflanzenstücke selbst verursacht. Das lässt allelopathische Wechselwirkungen zwischen den Vorfrüchten und den Nachfrüchten vermuten. Eine Freisetzung potentiell allelopathischer Verbindungen aus Pflanzenresten ist durchaus bekannt (HOCK & ELSTNER 1995, GLAVAC 1996, SCHOPFER & BRENNICKE 1999).

Auch die besondere Reaktion von *E. repens* als Nachfrucht nach der eigenen Art (*E. repens*) als Vorfrucht (Varianten E, F, G) ließ sich nur mit allelopathischen Effekten begründen. Dabei ließen die besonders hohen SOD-Gehalte und Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* in der Variante mit Vorkultur und Pflanzenstücken der eigenen Art (G), auf **autotoxische Tendenzen** von *E. repens* schließen. Auch von der eng verwandten Art *Triticum aestivum* sind solche autotoxischen Effekte bekannt (HEß 1999, WU et al. 2001c, BERTIN et al. 2003, MA 2005).

3.3.2.2 Das allelopathische Potential von *E. repens* und *A. elatius*

Allelopathische Effekte wurde besonders für *E. repens* als Vorfrucht erwartet, da das hohe allelopathische Potential (siehe *Glossar*) von *E. repens* seit langem bekannt ist (GÜNTHER 1980, KLÖTZLI 1989, KÄDING et al. 1990, HOCK & ELSTNER 1995, AICHELE & SCHWEGLER 1998, BAZIRAMAKENGA & LEROUX 1998, vgl. Einführung Abschnitt 1.4.2). In den Exsudaten von *E. repens* wurden verschiedene allelopathisch wirksame Substanzen nachgewiesen, darunter zahlreiche phenolische Verbindungen (wie 4-Hydroxyzimtsäure, Benzoesäure, Kaffeesäure, Ferulasäure, o-Cumarinsäure, Zimtsäure, Vanillinsäure, Syriginsäure, Protokatechusäure) und Benzoxazinone (DIBOA [Dihydroxybenzoxazinon], BOA [Benzoxazinolin]) (HAGIN & BOBNICK 1991, SCHULZ et al. 1994, BAZIRAMAKENGA et al. 1994, FRIEBE et al. 1995, BAGHESTANI et al. 1999, GLINWOOD et al. 2003). Zudem wurden aus den Sprossen von *E. repens* die phenolische Verbindung Tricin (ein Flavonid) und ein Tricin-Analogen isoliert, die für das besonders hohe allelopathische Potential der Stängel von *E. repens* verantwortlich sind (SCHULZ et al. 1994, vgl. Varianten F und G).

Das allelopathische Potential von *A. elatius* ist bisher kaum untersucht worden. Lediglich eine hemmende Wirkung von *A. elatius* auf die Wurzelentwicklung von *Trifolium pratense* wurde beschrieben (KOHOUTEK et al. 1998). Da aber in verschiedenen mit *A. elatius* eng verwandten Arten allelopathische Substanzen (wie Scopholetin oder Benzoxazin-4-on) nachgewiesen wurden (BENNETT & WALLSGROVE 1994, HARBORNE 1995, HOCK & ELSTNER 1995, GIANOLI & NIEMAYER 1998), ist nicht auszuschließen, dass auch *A. elatius* allelopathisch wirksame Substanzen produziert. Auch traten im vorliegenden Versuch die Vorkultureffekte gleichermaßen bei *A. elatius* und *E. repens* als Vorfrüchte auf. Somit bestätigte sich die Vermutung, dass *A. elatius* ein gewisses allelopathisches Potential besitzt.

Aufgrund des allelopathischen Potentials der Vorfrüchte führten sowohl die Exsudate des vollständig entfernten Vorbewuchses, als auch die Zugabe von Pflanzenstücken dazu, dass die Nachfrüchte allelopathischen Wirkungen der Vorfrüchte ausgesetzt waren. Dabei wurde

eine Konkurrenz von Vorfrucht und Nachfrucht um Nährstoffe ausgeschlossen, da in allen Varianten die Nährstoffe im Sättigungsbereich vorlagen. Aus diesem Grund werden die beobachteten Effekte der Vorkultur auf die Nachfrüchte nicht auf direkte Nährstoffeinflüsse, sondern auf die Einflüsse der im Substrat verbliebenen allelopathischen Substanzen zurückgeführt. Eine genauere Untersuchung der allelopathischen Wechselwirkungen von *A. elatius* und *E. repens* soll im nachfolgenden Abschnitt 3.4 erfolgen.

3.3.2.3 Zusammenfassung der Zwischenbilanz von V2

Die Vorkulturvarianten beeinflussten die Elementaufnahme sowie die morphologischen und biochemischen Merkmale der Nachfrüchte.

Dabei erwies sich der Stressindikator freies Prolin als geeignet, Bio-Bio-Wechselwirkungen anzuzeigen, wies aber wie im vorangegangenen Versuch eine deutliche Abhängigkeit von der Stickstoffversorgung der Pflanzen auf.

Es wurden zwei Ursachen für die Vorkultureffekte abgeleitet:

Erstens förderte ein Vorbewuchs des Substrats die Mikroflora des Substrats, wodurch für die Nachfrüchte ein temporärer Stickstoffmangel verursacht wurde. Dieser Stickstoffmangel spiegelte sich sowohl in der niedrigeren Stickstoffaufnahme der Nachfrüchte als auch in reduzierten Biomassen und in verringerten Gehalten an freiem Prolin der Nachfrüchte wider.

Zweitens wiesen die Ergebnisse auf allelopathische Effekte der Vorfrüchte auf die Nachfrüchte hin. Dabei ist besonders für *E. repens* ein sehr hohes allelopathisches Potential bekannt.

Intensiver sollen mögliche allelopathische Auswirkungen der Pflanze-Pflanze-Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens* anhand des folgenden Versuchs mit Wirkstoffeinfluss (V3) betrachtet werden.

3.4 Wirkstoffeinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V3)

3.4.1 Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf Wirkstoffe – zur Aufklärung allelopathischer Wirkungen

3.4.1.1 Vorbemerkungen

Der vorangegangene Versuch mit Vorkultureinfluss (V2) ergab, dass zwischen *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* intra- und interspezifische Bio-Bio-Wechselwirkungen bestanden. Im vorliegenden Versuch mit Stoffeinfluss (V3) sollten diese Bio-Bio-Interaktionen im Hinblick auf allelopathische Beziehungen näher untersucht werden.

Das hohe allelopathische Potential von *E. repens* wurde in der Literatur häufig beschrieben. Dabei erwiesen sich unter den in der Literatur für *E. repens* ausgewiesenen allelopathischen Substanzen (siehe Abschnitt 1.4.2) Ferulasäure und DIBOA (Dihydroxybenzoxazinon) bzw. dessen spontanes Zerfallsprodukt BOA (Benzoxazolinon) als besonders wirksam.

So wurden zur genaueren Untersuchung der Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen *A. elatius* und *E. repens* dem Substrat (steriler Quarzsand mit einem für die Pflanzen optimalen Nährstoffgehalt) im vorliegenden Versuch mit Stoffeinfluss (V3) Ferulasäure und BOA beigelegt (vgl. Methoden, Abschnitt 2.1.3.7, Tabelle 2.1.6).

Verschiedene Umweltfaktoren können die Toleranz der Pflanzen gegenüber Allelochemikalien beeinflussen. Deshalb wurde zusätzlich zur Stoffzugabe der Substratfeuchtegehalt variiert¹.

Der Einfluss der Stoffe¹ auf *A. elatius* und *E. repens* wurde ebenso wie in den vorangegangenen Untersuchungen auf der Ebene der Elementaufnahme sowie auf der morphologischen, der physiologischen und biochemischen Ebene erforscht.

3.4.1.2 Transferfaktoren und Elementgehalte in den Pflanzen unter Stoffeinfluss

Da die Nährstoffversorgung der Pflanzen die Basis für ihr morphologisches und physiologisch-biochemisches Verhalten bildet, wurden parallel zu den vorangegangenen Untersuchungen auch im vorliegenden Stoffversuch zuerst die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf der Ebene der Elementaufnahme betrachtet.

¹ Erwartungsgemäß beeinflussten die Substratfeuchte und artspezifische Unterschiede auch im vorliegenden Stoffversuch (V3) deutlich die Elementaufnahme sowie die morphologischen, physiologischen und biochemischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens*, wodurch die nachfolgend beschriebene Response beider Grasarten auf die Stoffe modifiziert wurde. Da die Reaktionen der beiden Grasarten auf die Substratfeuchte und die artspezifischen Unterschiede zwischen *A. elatius* und *E. repens* jedoch den Resultaten der vorangegangenen Versuche (V1b, V2) entsprachen und ausführlich im Abschnitt 3.2.2 (V1b) dargestellt wurden, sollte im vorliegenden Ergebnisteil nicht näher auf sie eingegangen werden (siehe dafür Tabellen A6.1 bis 6.13 im Anhang).

Bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) beeinflussten die Wirkstoffe Ferulasäure und BOA eindeutig die Transferfaktoren, die Elementgehalte der Sprosse und Wurzeln sowie den Elemententzug von *A. elatius* und *E. repens* (Tabellen 3.4.1.1 und 3.4.1.2; Tabellen A6.1 bis A6.5 im Anhang).

Dabei waren die vorliegenden Stoffeinflüsse auf die Elementaufnahme sowohl elementals auch dosisspezifisch. Einige auffallende Ergebnisse werden im Folgenden beschrieben.

Tabelle 3.4.1.1: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* bei 60 % WK und mit verschiedenen Stoffzusätzen² zum Substrat³.

| Variante ² | Protein-N ⁴ | Elemententzug ¹ (Fe und Mn in mg/m ² , übrige Elemente in g/m ²) | | | | | |
|-----------------------|------------------------|--|-------------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------------|-----------------------|
| | | K | Mg | P | Fe | Mn | |
| S | A | 8,6 ± 1,30 | 6,2 ± 0,77 | 0,7 ± 0,33 | 1,6 ± 0,40 | 0,11 ± 0,065 | 28 ± 9,6 |
| | B | 5,1 ± 3,37 ^a | 6,2 ± 0,46 | 1,1 ± 0,33 | 2,0 ± 0,07 | 0,18 ± 0,056 ^b | 24 ± 6,2 |
| | C | 6,6 ± 2,17 | 6,6 ± 0,10 ^b | 0,6 ± 0,17 | 1,5 ± 0,10 | 0,13 ± 0,037 | 27 ± 4,5 |
| | D | 7,2 ± 0,49 ^b | 4,4 ± 0,52 | 0,4 ± 0,01 | 1,0 ± 0,16 | 0,24 ± 0,018 | 23 ± 0,8 |
| | E | 7,7 ± 4,11 ^a | 7,0 ± 0,27 ^b | 1,2 ± 0,03 ^b | 2,0 ± 0,04 | 0,19 ± 0,052 ^b | 28 ± 0,0 |
| | F | 5,0 ± 2,81 ^a | 6,5 ± 0,27 | 0,9 ± 0,05 | 1,7 ± 0,04 | 0,14 ± 0,034 | 29 ± 1,9 |
| | G | 7,0 ± 2,89 | 5,4 ± 0,16 | 0,5 ± 0,06 | 1,2 ± 0,01 | 0,10 ± 0,028 | 21 ± 2,1 |
| | H | 8,7 ± 1,41 ^b | 5,9 ± 0,56 | 0,6 ± 0,11 ^b | 1,4 ± 0,14 | 0,18 ± 0,025 ^b | 23 ± 5,4 |
| Ges | A | 9,4 ± 1,33 | 6,9 ± 0,72 | 0,8 ± 0,33 | 1,9 ± 0,37 | 0,16 ± 0,039 | 37 ± 8,1 |
| | B | 6,2 ± 2,91 | 6,9 ± 0,64 | 1,1 ± 0,36 | 2,4 ± 0,22 | 0,30 ± 0,020 ^a | 30 ± 7,9 |
| | C | 7,3 ± 1,83 ^a | 7,3 ± 0,13 ^b | 0,6 ± 0,18 | 1,8 ± 0,17 | 0,20 ± 0,004 | 34 ± 6,8 |
| | D | 7,7 ± 0,55 ^{ab} | 4,9 ± 0,55 ^a | 0,5 ± 0,01 | 1,2 ± 0,15 | 0,28 ± 0,210 | 30 ± 0,7 |
| | E | 9,1 ± 3,73 ^a | 7,7 ± 0,33 ^b | 1,3 ± 0,01 ^b | 2,4 ± 0,05 ^b | 0,29 ± 0,058 ^a | 34 ± 1,5 ^b |
| | F | 5,7 ± 2,57 ^a | 7,1 ± 0,32 | 0,9 ± 0,05 | 1,9 ± 0,06 | 0,17 ± 0,034 | 35 ± 3,0 ^b |
| | G | 7,8 ± 2,75 ^a | 6,0 ± 0,12 | 0,5 ± 0,05 | 1,5 ± 0,04 | 0,16 ± 0,064 | 27 ± 2,2 |
| | H | 9,5 ± 1,09 ^b | 6,6 ± 0,65 | 0,7 ± 0,11 ^b | 1,7 ± 0,16 | 0,25 ± 0,013 ^a | 32 ± 6,6 |

¹ Der Elemententzug (Fe und Mn in mg/m², übrige Elemente in g/m²) stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A6.1 und A6.6 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

³ Die Daten für 40 % WK sind in Tabelle A6.4 im Anhang dargestellt.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A6.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

^a Die Werte der Varianten mit Stoffeinfluss (B-H) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von der Kontrolle (A).

^b Die Werte bei 60 % WK unterschieden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten bei 40 % WK.

BERGMANN (1993) vertritt die Hypothese, dass die Nährstoffaufnahme der Pflanzen entscheidend für ihr Wachstum ist. Deshalb wurde an dieser Stelle ein Ergebnis der morphologischen Ebene vorweggenommen: Die Biomassenbildung beider Grasarten verbesserte sich im vorliegenden Versuch in den Varianten mit geringen Stoffgehalten (Varianten B und E) im Vergleich zur Kontrolle (A), während mit zunehmenden Stoffgehalten die Biomassen abnahmen (siehe unten, Abschnitt 3.4.1.3).

Nun soll geprüft werden, ob die Biomassen mit der Elementaufnahme korrelierten. Dies traf für die Magnesiumaufnahme beider Grasarten zu (*A. e.*: $P = 0,480^{**}$; *E. r.*: $P = 0,382^*$). Bei **niedrigen Stoffgehalten** im Substrat (Variante B – 0,1 mM Fer und Variante E – 0,01 mM BOA) nahmen die Transferfaktoren (Tabelle A6.3 im Anhang), die Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse (Tabelle A6.1 im Anhang) sowie der Elemententzug beider

Grasarten (Tabelle 3.4.1.2) für Magnesium im Vergleich zur Kontrolle (Variante A, ohne Zusatz, 60 % WK) zu. **Steigende Wirkstoffkonzentrationen** im Substrat verringerten schließlich die Magnesiumaufnahme beider Grasarten, wobei die Transferfaktoren, die Elementgehalte der Sprosse und Wurzeln sowie der Elemententzug von *A. elatius* die Werte der Kontrollvariante (A, 60 % WK) nicht erreichten (Tabellen 3.4.1.1, 3.4.1.2; Tabellen A6.1 bis A6.5 im Anhang). Für Magnesium bestätigte sich folglich die Hypothese von BERGMANN (1993).

Die Aufnahme der restlichen untersuchten Elemente korrelierte jedoch nicht mit der Biomassebildung. Für Stickstoff und Kalium beispielsweise verringerten **niedrige Wirkstoffgehalte** im Substrat (Varianten B – 0,1 mM Fer und Variante E – 0,01 mM BOA) die Transferfaktoren (Tabelle A6.3 im Anhang) und die Elementgehalte (Tabelle 3.4.1.3; Tabellen A6.1 und A6.2 im Anhang) beider Grasarten im Vergleich zur Kontrolle (Variante A, ohne Zusatz, 60 % WK). Mit **steigenden Wirkstoffkonzentrationen** im Substrat nahm die Aufnahme dieser Elemente zu (vgl. Tabelle 3.4.1.3; Tabellen A6.1 bis A6.5 im Anhang). Für diese Elemente traf die Hypothese von BERGMANN (1993) also nicht zu. In diesen Fällen durchbrachen Regenerationseffekte der Wirkstoffe die BERGMANN-Hypothese. Für Phytoremediationsbelange erwies sich damit neben der Düngung und der Bewässerung auch die Wirkstoffgabe als bedeutend (vgl. Gesamtdiskussion Abschnitt 4).

Tabelle 3.4.1.2: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Elytrigia repens* bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen² zum Substrat³.

| Variante ² | Protein-N ³ | Elemententzug ¹ (Fe und Mn in mg/m ² , übrige Elemente in g/m ²) | | | | | |
|-----------------------|------------------------|--|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|
| | | K | Mg | P | Fe | Mn | |
| S | A | 4,7 ± 0,27 ^b | 5,1 ± 0,16 ^b | 0,4 ± 0,02 ^b | 1,3 ± 0,04 ^b | 0,1 ± 0,01 ^b | 14 ± 0,6 ^b |
| | B | 4,7 ± 0,72 | 6,3 ± 0,36 ^a | 1,0 ± 0,02 ^a | 2,0 ± 0,13 ^{ab} | 0,3 ± 0,07 ^a | 22 ± 1,3 ^{ab} |
| | C | 5,0 ± 1,04 | 6,5 ± 0,48 | 1,0 ± 0,42 | 1,8 ± 0,09 ^a | 0,2 ± 0,05 | 23 ± 6,2 |
| | D | 2,7 ± 0,65 ^a | 5,3 ± 0,47 | 0,7 ± 0,15 | 1,3 ± 0,13 | 0,1 ± 0,02 ^a | 25 ± 0,6 ^a |
| | E | 6,1 ± 0,12 ^b | 6,5 ± 0,31 ^a | 1,2 ± 0,45 | 2,0 ± 0,14 ^a | 0,2 ± 0,10 | 26 ± 8,6 |
| | F | 4,5 ± 0,41 ^b | 5,4 ± 0,90 | 0,6 ± 0,08 ^{ab} | 1,3 ± 0,03 | 0,2 ± 0,06 | 18 ± 0,7 ^a |
| | G | 4,8 ± 0,28 ^b | 6,5 ± 0,11 ^{ab} | 0,7 ± 0,09 | 1,7 ± 0,17 ^a | 0,2 ± 0,04 ^a | 25 ± 4,8 |
| | H | 5,6 ± 0,58 ^a | 6,8 ± 0,77 | 0,9 ± 0,09 ^a | 1,8 ± 0,08 ^a | 0,2 ± 0,08 | 32 ± 10 |
| Ges | A | 5,0 ± 0,01 ^b | 5,6 ± 0,16 ^b | 0,5 ± 0,02 ^b | 1,6 ± 0,03 ^b | 0,1 ± 0,01 ^b | 17 ± 1,4 ^b |
| | B | 4,9 ± 0,07 ^{ab} | 6,8 ± 0,34 ^a | 1,0 ± 0,01 ^a | 2,4 ± 0,17 ^a | 0,4 ± 0,11 ^a | 28 ± 0,0 ^a |
| | C | 6,3 ± 0,97 ^b | 7,0 ± 0,46 ^a | 1,0 ± 0,42 | 2,1 ± 0,12 ^a | 0,2 ± 0,06 ^{ab} | 28 ± 6,7 ^a |
| | D | 2,7 ± 0,04 ^a | 5,7 ± 0,58 | 0,7 ± 0,15 | 1,6 ± 0,17 | 0,2 ± 0,01 | 30 ± 0,4 ^a |
| | E | 7,2 ± 0,16 ^{ab} | 7,2 ± 0,41 ^a | 1,2 ± 0,45 | 2,5 ± 0,24 ^a | 0,5 ± 0,30 | 34 ± 6,8 ^a |
| | F | 5,0 ± 0,08 ^{ab} | 6,1 ± 0,80 | 0,7 ± 0,10 | 1,7 ± 0,46 ^a | 0,3 ± 0,06 ^a | 25 ± 2,7 ^a |
| | G | 5,4 ± 0,00 ^{ab} | 7,2 ± 0,05 ^{ab} | 0,8 ± 0,09 ^a | 2,0 ± 0,18 ^b | 0,3 ± 0,10 | 31 ± 5,2 ^a |
| | H | 6,4 ± 0,11 ^{ab} | 7,3 ± 0,77 | 0,9 ± 0,09 ^a | 2,1 ± 0,09 ^a | 0,3 ± 0,08 | 37 ± 10 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Gesamtpflanzen [mg/g PflITS] und der Biomasseproduktion [g PflITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A6.2 und A6.6 im Anhang.

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

³ Die Daten für 40 % WK sind in Tabelle A6.5 im Anhang dargestellt.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A6.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt A5.2 im Anhang).

^a Die Werte der Varianten mit Stoffeinfluss (B-H) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von der Kontrolle (A).

^b Die Werte bei 60 % WK unterschieden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorische ANOVA) von den Werten bei 40 % WK.

Tabelle 3.4.1.3: Elementgehalte [g/kg PflTS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen¹ zum Substrat².

| Art | Variante ¹ | WK | Elementgehalte [g/kg PflTS] | | | | | | |
|-------|-----------------------|----|-----------------------------|---------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|
| | | | Protein-N ³ | K | Mg | P | Fe | Mn | |
| A. e. | A | 40 | Wurzeln (W) | 13,4 ± 2,91 | 9,2 ± 1,2 ^b | 1,0 ± 0,2 | 5,4 ± 0,6 | 0,54 ± 0,04 | 0,11 ± 0,018 |
| | | | Sprosse (S) | 35,8 ± 3,38 | 45,6 ± 10,6 | 7,1 ± 1,4 ^b | 10,3 ± 0,8 | 0,46 ± 0,06 | 0,16 ± 0,038 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:2,7 | 1:4,9 | 1:7,1 | 1:1,9 | 1:0,9 | 1:1,5 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 13,5 ± 1,86 | 12,1 ± 0,9 | 0,8 ± 0,1 | 5,6 ± 0,5 | 0,76 ± 0,45 | 0,16 ± 0,027 |
| | | | Sprosse (S) | 37,1 ± 5,60 | 26,8 ± 3,3 | 3,1 ± 1,4 | 6,8 ± 1,7 | 0,49 ± 0,28 | 0,12 ± 0,041 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:2,7 | 1:2,3 | 1:3,9 | 1:1,2 | 1:0,6 | 1:0,8 |
| | B | 40 | Wurzeln (W) | 13,0 ± 5,33 | 8,8 ± 0,3 | 1,1 ± 0,2 ^b | 5,3 ± 0,6 | 2,06 ± 0,27 ^{ab} | 0,11 ± 0,003 ^{ab} |
| | | | Sprosse (S) | 19,3 ± 11,31 ^a | 24,9 ± 0,6 ^b | 4,0 ± 0,1 | 6,3 ± 0,3 ^a | 0,26 ± 0,05 ^a | 0,08 ± 0,002 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,5 | 1:2,8 | 1:3,6 | 1:1,9 | 1:0,1 | 1:0,8 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 11,6 ± 4,92 | 6,5 ± 1,8 ^a | 0,5 ± 0,3 | 4,3 ± 1,5 | 1,19 ± 0,36 | 0,06 ± 0,017 ^a |
| | | | Sprosse (S) | 16,5 ± 10,97 ^a | 20,3 ± 1,5 | 3,4 ± 1,1 | 6,3 ± 0,2 | 0,59 ± 0,18 | 0,08 ± 0,020 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,4 | 1:3,1 | 1:6,8 | 1:1,5 | 1:0,5 | 1:1,2 |
| | E | 40 | Wurzeln (W) | 13,8 ± 4,11 | 5,8 ± 0,9 ^a | 0,3 ± 0,1 ^a | 3,8 ± 0,0 ^b | 0,92 ± 0,53 | 0,05 ± 0,010 ^a |
| | | | Sprosse (S) | 31,3 ± 2,92 | 21,8 ± 0,3 | 3,8 ± 0,0 ^a | 6,0 ± 0,2 ^a | 0,52 ± 0,03 | 0,08 ± 0,002 ^b |
| | | | Verhältnis W:S | 1:2,3 | 1:3,9 | 1:12,7 | 1:1,6 | 1:0,6 | 1:1,5 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 13,1 ± 3,91 | 6,9 ± 0,6 ^a | 0,5 ± 0,2 | 4,3 ± 0,0 ^a | 0,96 ± 0,06 | 0,06 ± 0,014 ^a |
| | | | Sprosse (S) | 24,1 ± 12,82 | 21,8 ± 0,8 | 3,8 ± 0,1 | 6,2 ± 0,1 | 0,60 ± 0,16 | 0,09 ± 0,000 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,8 | 1:3,5 | 1:7,6 | 1:1,4 | 1:0,6 | 1:1,4 |
| E. r. | A | 40 | Wurzeln (W) | 14,3 ± 1,80 | 10,6 ± 0,7 | 1,2 ± 0,1 ^b | 5,0 ± 0,2 ^b | 1,18 ± 0,23 | 0,11 ± 0,024 |
| | | | Sprosse (S) | 20,9 ± 1,97 ^b | 39,2 ± 2,4 ^b | 9,9 ± 1,5 ^b | 11,5 ± 0,1 ^b | 0,83 ± 0,06 ^b | 0,21 ± 0,036 ^b |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,5 | 1:3,7 | 1:8,3 | 1:2,3 | 1:0,7 | 1:1,9 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 11,9 ± 2,33 | 11,8 ± 0,1 | 0,6 ± 0,1 | 6,2 ± 0,3 | 0,69 ± 0,44 | 0,08 ± 0,020 |
| | | | Sprosse (S) | 25,2 ± 1,46 | 27,8 ± 0,8 | 2,4 ± 0,1 | 7,0 ± 0,2 | 0,36 ± 0,04 | 0,08 ± 0,003 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:2,1 | 1:2,3 | 1:4,0 | 1:1,2 | 1:0,5 | 1:1,0 |
| | B | 40 | Wurzeln (W) | 9,9 ± 0,69 | 4,8 ± 1,4 ^a | 0,8 ± 0,1 ^a | 3,0 ± 1,5 | 2,48 ± 0,78 | 0,08 ± 0,017 |
| | | | Sprosse (S) | 16,5 ± 2,87 ^a | 22,4 ± 1,2 ^a | 3,9 ± 0,5 ^a | 6,6 ± 0,3 ^a | 0,81 ± 0,23 | 0,07 ± 0,002 ^a |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,6 | 1:4,7 | 1:4,9 | 1:2,2 | 1:0,3 | 1:0,9 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 12,8 ± 3,83 ^a | 6,1 ± 0,2 ^a | 0,5 ± 0,1 | 4,0 ± 0,5 ^a | 1,39 ± 0,47 | 0,07 ± 0,016 |
| | | | Sprosse (S) | 15,3 ± 2,34 ^a | 20,5 ± 1,2 ^a | 3,2 ± 0,1 ^a | 6,6 ± 0,4 | 0,90 ± 0,23 | 0,07 ± 0,004 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,2 | 1:3,4 | 1:6,4 | 1:1,7 | 1:0,6 | 1:1,1 |
| | E | 40 | Wurzeln (W) | 10,6 ± 1,05 | 5,7 ± 0,4 ^a | 0,5 ± 0,1 ^a | 3,5 ± 1,3 | 2,41 ± 0,59 | 0,08 ± 0,008 |
| | | | Sprosse (S) | 16,2 ± 3,22 ^a | 25,4 ± 3,3 ^a | 4,0 ± 0,4 ^a | 7,0 ± 0,7 ^a | 1,05 ± 0,03 ^a | 0,08 ± 0,003 ^a |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,5 | 1:4,5 | 1:8,0 | 1:2,0 | 1:0,4 | 1:1,0 |
| | | 60 | Wurzeln (W) | 11,5 ± 0,45 ^a | 7,3 ± 1,1 ^a | 0,6 ± 0,0 | 4,8 ± 1,0 | 2,20 ± 1,76 | 0,07 ± 0,018 |
| | | | Sprosse (S) | 19,0 ± 0,38 ^a | 20,2 ± 1,0 ^a | 3,6 ± 1,4 | 6,3 ± 0,4 | 0,77 ± 0,40 | 0,08 ± 0,027 |
| | | | Verhältnis W:S | 1:1,7 | 1:2,8 | 1:6,0 | 1:1,3 | 1:0,4 | 1:0,9 |

¹ (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM BOA

² Die Daten für die übrigen Varianten sind im Anhang in den Tabellen A6.1 und A6.2 dargestellt.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A6.11 im Anhang; zur Berechnung siehe Abschnitt A5.2 im Anhang).

^a Die Werte der Varianten mit Stoffeinfluss (B und E) unterscheiden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von der Kontrolle (A).

^b Die Werte bei 60 % WK unterschieden sich signifikant ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA) von den Werten bei 40 % WK. Die Ergebnisse zu 40 % WK sind in den Tabellen A3.1 und A3.2 im Anhang dargestellt.

Weniger abhängig von der Stoffdosis nahm die Eisenaufnahme beider Grasarten unter dem Einfluss von Ferulasäure und BOA deutlich zu. Die Eisentransferfaktoren von *A. elatius* und *E. repens* lagen unter Stoffzugabe deutlich höher als in der Kontrolle (Variante A, 60 % WK; vgl. Tabelle 3.4.1.1; Tabelle A6.3 im Anhang). Für *A. elatius* wurde sogar eine tendenzielle Zunahme der Sprossgehalte an Eisen mit steigenden Stoffgehalten an Ferulasäure im Substrat beobachtet (Tabelle A6.1 im Anhang). Da gleichzeitig mit steigenden Ferulasäuregehalten im Substrat die Wurzelgehalte an Eisen abnahmen (Tabelle A6.1 im

Anhang), trat bei *A. elatius* unter dem Einfluss von Ferulasäure eine leichte Eisenverlagerung aus den Wurzeln in die Sprosse auf. Für *E. repens* konnte eine gleichartige leichte Eisenverlagerung unter BOA-Einwirkung beobachtet werden (Tabelle A6.2 im Anhang).

Auch im vorangegangenen Versuch (V2, vgl. Abschnitt 3.3.1.3) fiel in den Varianten mit Vorkultureinfluss eine Zunahme der Eisenaufnahme von *A. elatius* und *E. repens* auf. Der vorliegende Versuch wies nun nach, dass diese erhöhte Eisenaufnahme auf die Anwesenheit phenolischer Säuren im vorbewachsenen Substrat zurückzuführen war.

Um ein mögliches Zusammenspiel von verschiedenen Allelopathika zu studieren, wurden Ferulasäure und BOA auch gemeinsam appliziert. Jedoch wurde nur für *A. elatius* ein **synergistischer Effekt von Ferulasäure und BOA** (Variante H) für die Calcium- sowie für die Zinkaufnahme in die Wurzeln und Sprosse beobachtet, was sich auch im Calcium- und im Zinkentzug ausdrückte (Tabellen 3.4.1.1, 3.4.1.2; Tabellen A6.1, A6.3 und A6.4 im Anhang). Für *E. repens* wurden keine synergistischen Wirkungen der beiden Wirkstoffe festgestellt.

Bei Trockenheit (40 % WK) zeigten sich für die meisten Elemente dieselben Tendenzen wie unter feuchten Bedingungen (60 % WK; vgl. Tabelle 3.4.1.3; siehe Abschnitt A6.2.3 im Anhang). Das **Zusammenspiel von Wirkstoffen und Trockenheit** (40 % WK) wirkte sich aber bei geringen Wirkstoffkonzentrationen auf beide Grasarten aus. So verringerten niedrige Wirkstoffkonzentrationen (Variante B – 0,1 mM Fer und Variante E – 0,01 mM BOA; Tabelle 3.4.1.3) die trockenheitsbedingte Anreicherung von Calcium, Kalium und Magnesium (vgl. Kontrollvariante A) in den Wurzeln und Sprossen von *A. elatius* und *E. repens*.

3.4.1.3 Morphologische Reaktionen unter Stoffeinfluss

Nach der Elementaufnahme sollte nun die Reaktion von *A. elatius* und *E. repens* unter Stoffeinfluss auf der morphologischen Ebene überprüft werden.

Wiederum wurde der Einfluss der Wirkstoffe auf die beiden Grasarten zunächst bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) analysiert. Dabei zeigte sich, dass die verschiedenen Wirkstoffzusätze die morphologischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens* stark beeinflussten. Wie schon auf die Elementaufnahme (Abschnitt 3.4.1.2) besaßen die Wirkstoffe auch auf das Wachstum dosispezifische Effekte.

Die **niedrigsten Wirkstoffgehalte** an Ferulasäure oder BOA im Substrat (Varianten B und E) förderten bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) das Wachstum beider Grasarten. Im Vergleich zur Kontrollvariante (A, ohne Wirkstoffzusatz, 60 % WK) waren die Wurzelrockmassen (*A. e.* und *E. r.*: je um über 50 %, je $p = 0,000$, Abbildung 3.4.1.1; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang) und die Sprossrockmassen beider Grasarten (*A. e.*: um über 30 %, $p \leq 0,050$; *E. r.*: über 60 %, $p \leq 0,008$) erhöht (Abbildung 3.4.1.1; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Damit begünstigten die geringsten Wirkstoffgehalte die Sprossbiomassebildung von *E. repens* stärker als diejenige von *A. elatius*.

Trotz der erhöhten Wurzelbiomassen, wies *E. repens* in den Varianten mit den geringsten Gehalten an Ferulasäure (B) oder BOA (E) kürzere Wurzeln (um ca. 30 %, $p = 0,045$) auf als in der Kontrolle (Variante A, Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Die Sprosslängen von *E. repens* sowie die Wurzel- und Sprosslängen von *A. elatius* wurden durch die geringsten Gehalte der Zusätze nicht beeinflusst (Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang).

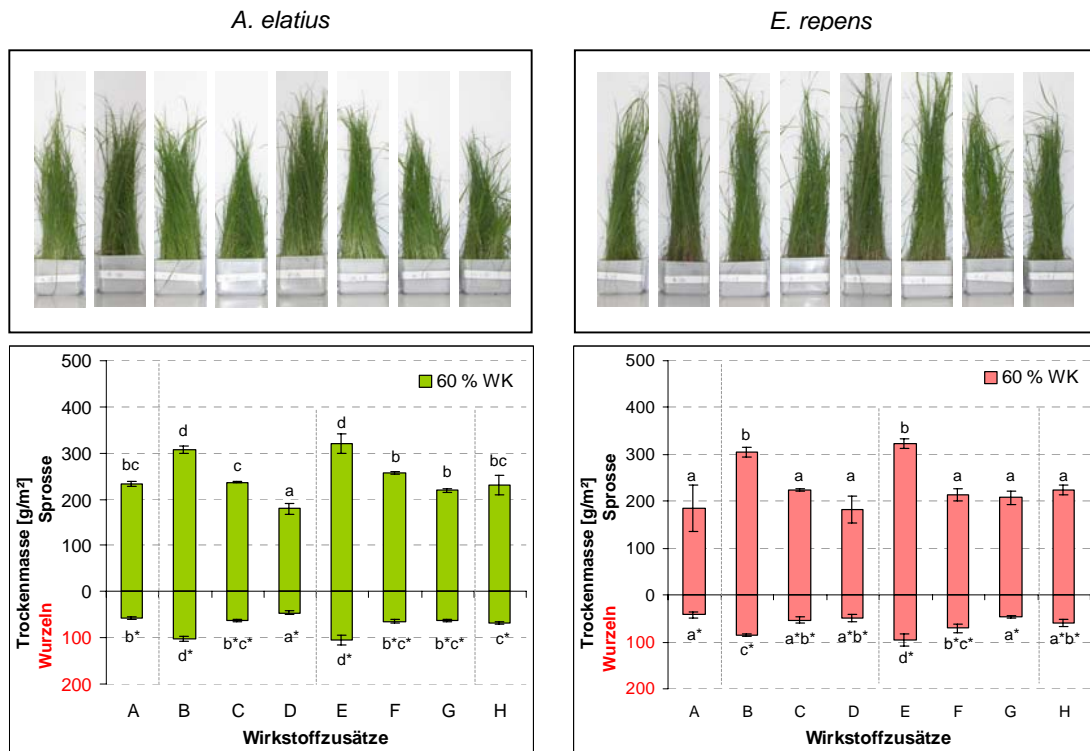


Abbildung 3.4.1.1: Jungpflanzen in der fünften Versuchswoche sowie **Trockenmassen** der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A6.6, A6.7 im Anhang.

Steigende Wirkstoffgehalte an Ferulasäure (Varianten C und D) oder BOA (Varianten E und F) im Substrat beeinträchtigten bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) zunehmend das Wachstum von *A. elatius* und *E. repens* (Abbildung 3.4.1.1; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Die Trockenmassen der Wurzeln (*A. e.* und *E. r.*: je $p = 0,000$) und Sprosse (*A. e.*: $p \leq 0,022$, *E. r.*: $p \leq 0,002$) beider Grasarten nahmen mit höheren Wirkstoffgehalten im Substrat verglichen mit den geringsten Wirkstoffgehalten im Substrat (Varianten B und E, 60 % WK) deutlich ab (Abbildung 3.4.1.1; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Für *A. elatius* sanken die Sprosstrockenmassen bei einer Ferulasäurekonzentration von 10 mM (Variante D) sogar unter die Werte der Kontrolle (Abbildung 3.4.1.1; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang).

Im Vergleich zur Nährstoffaufnahme zeigte sich, dass die Wirkstoffe das Wachstum nicht nur über eine veränderte Nährstoffaufnahme beeinflussten (Ernährungseffekt nach BERGMANN

1993, siehe Abschnitt 3.4.1.2 oben), sondern zudem andere Regelkreise beeinträchtigt, wodurch die speziellen Stoffeffekte hervorgerufen wurden.

Synergistische Wirkungen von Ferulasäure und BOA auf die morphologischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens* konnten nicht festgestellt werden, da sich Variante H (1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA) nicht signifikant von den Varianten C (1 mM Ferulasäure) und F (0,1 mM BOA) unterschied.

Während ein **Zusammenspiel von Substratfeuchte und Wirkstoffen** auf der oben beschriebenen Ebene der Elementaufnahme beider Grasarten (siehe Abschnitt 3.4.1.2) festgestellt wurde, konnte auf der morphologischen Ebene kein zusätzlicher Einfluss der Substratfeuchte auf die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* gegenüber den Wirkstoffen beobachtet werden (vgl. Abbildung 3.4.1.2; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Genauso wie bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) bildeten beide Grasarten auch unter Trockenheit (40 % WK) höhere Biomassen als in der Kontrolle (Variante A, ohne Wirkstoffzusatz), wenn dem Substrat 0,1 mM Ferulasäure oder 0,01 mM BOA (Varianten B und E) zugesetzt wurden (Abbildung 3.4.1.2; Tabellen A6.6, A6.7 sowie Abschnitt A6.2.3 im Anhang).

Damit war der Stoffeinfluss auf die morphologischen Parameter von *A. elatius* und *E. repens* unabhängig von der Wasserversorgung der beiden Grasarten. Selbst bei geringster Substratfeuchte förderten die Stoffe das Wachstum beider Grasarten.

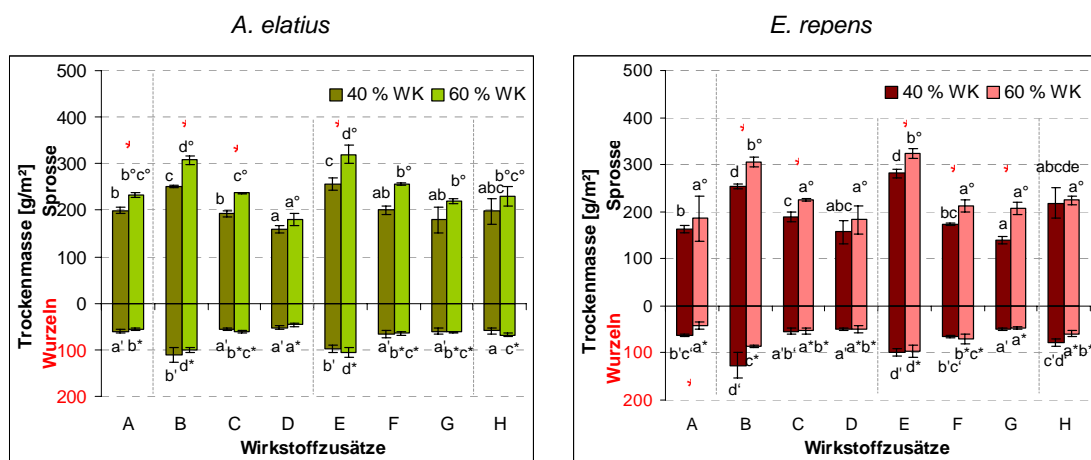


Abbildung 3.4.1.2: Trockenmassen der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA); die Sternchen (*) verweisen auf signifikante Unterschiede zwischen den beiden Feuchtestufen ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang.

3.4.1.4 Physiologische Reaktionen unter Stoffeinfluss

Da sowohl die Elementaufnahme als auch die morphologischen Parameter beider Grasarten im vorliegenden Versuch mit Stoffeinfluss (V2) von der Substratfeuchte und vom Stoffzusatz beeinflusst wurden, sollen nachstehend die Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf der physiologischen Ebene beschrieben werden.

Dazu wurden parallel zu den vorangegangenen Versuchen (V1a, V1b und V2) auch im vorliegenden Versuch die effektive Quantenausbeute (Yield) und die maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) des Photosystems II als Indikatoren für eine Störung des Photosyntheseprozesses (vgl. Methoden, Abschnitt 2.2.2.5) untersucht.

Dabei wurde ersichtlich, dass die einzelnen **Stoffzusätze** nicht signifikant auf die effektive oder auf die maximale Quantenausbeute von *A. elatius* und *E. repens* einwirkten (vgl. Tabellen A6.8 und A6.9 im Anhang).

3.4.1.5 Biochemische Reaktionen unter Stoffeinfluss

Da die Stoffe sowohl die Elementaufnahme als auch das Wachstum von *A. elatius* und *E. repens* beeinflussten, war auch mit einem Stoffeffekt auf die biochemischen Parameter zu rechnen.

Tatsächlich ergaben sich dosisspezifische Effekte der Stoffzusätze an Ferulasäure und BOA auf die biochemischen Merkmale der beiden Grasarten.

Genauso wie in den vorangegangenen Versuchen V1a, V1b und V2 (Abschnitte 3.2.1.5, 3.2.2.5 und 3.3.1.6) wurden auch im vorliegenden Stoffversuch (V3) für *A. elatius* und für *E. repens* jeweils drei SOD-Isoenzyme identifiziert. Wiederum waren je eine manganabhängige SOD (SOD1) und zwei kupfer-/zinkabhängige SOD (SOD2 und SOD3) nachweisbar (vgl. Abschnitt 3.1.4). Alle drei Isoenzyme lagen sowohl in den Wurzeln als auch in den Sprossen beider Grasarten vor. Dabei war für jede der Grasarten die SOD2 wiederum stärker in den Wurzeln, die SOD3 stärker in den Sprossen aktiv (Abbildung A6.1, Tabellen A6.12 und A6.13 im Anhang). Damit waren die Voraussetzungen für die folgenden Untersuchungen gegeben.

Bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) senkte die Stoffzugabe in allen Varianten (B bis H) die SOD-Gesamtaktivitäten (als Summe der Aktivitäten der drei SOD-Isoenzyme in den Wurzeln und den Sprossen) von ***A. elatius*** um bis zu 50 % im Vergleich zur Kontrolle (Variante A, Abbildung 3.4.1.3). Dabei wurden besonders die kupfer-/zinkabhängigen SOD2 und SOD3 der Wurzeln und Sprosse von den Stoffen beeinträchtigt (vgl. Tabelle A6.12 im Anhang).

Da von ***E. repens*** das hohe allelopathische Potential durch Phenole und Benzoxazinone (siehe Abschnitt 3.3.2.2) lange bekannt war, ließ die weitere Zugabe von solchen allelopathi-

schen Verbindungen besonders auf der biochemischen Ebene interessante Resultate erwarten. Die SOD-Gesamtaktivitäten von *E. repens* wurden bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) nur beim geringsten BOA-Gehalt im Substrat (Variante E) im Vergleich zur Kontrolle (Variante A, 60 % WK, Abbildung 3.4.1.3 und Tabelle A6.13 im Anhang) gesenkt, wobei insbesondere die stark (um 60 %) reduzierten SOD-Aktivitäten in den Wurzeln zu diesem Ergebnis beitrugen (vgl. Tabelle A6.13 im Anhang).

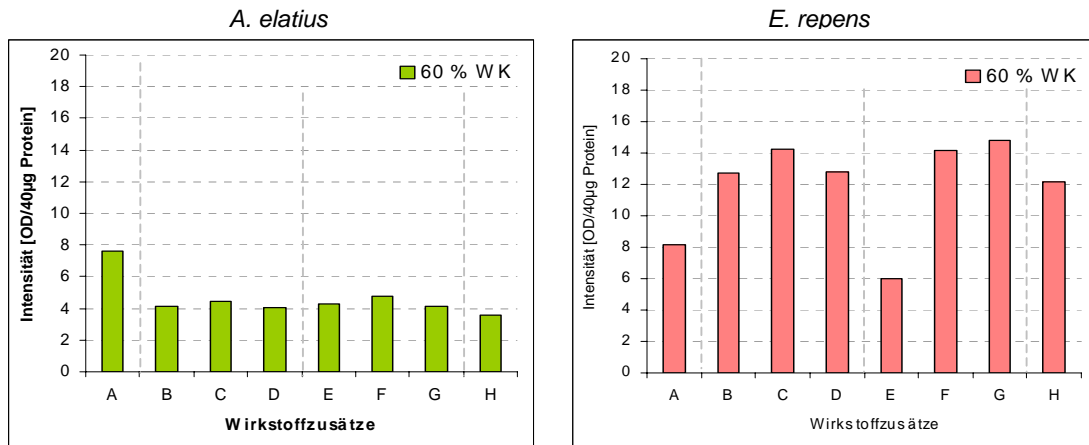


Abbildung 3.4.1.3: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] in den Gesamtpflanzen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung. Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A6.12 und A6.13 im Anhang.

In den übrigen Varianten mit Wirkstoffzusatz (B, C, D, F, G, H, 60 % WK) erhöhten die zugefügten allelopathischen Substanzen die SOD-Gesamtaktivitäten im Vergleich zur Kontrollvariante um mindestens 50 % (A, 60 % WK) (vgl. Abbildung 3.4.1.4; Abbildung A6.1 und Tabelle A6.13 im Anhang). Auch bei *E. repens* reagierten vor allem die kupfer-/zinkabhängigen SOD2 und SOD3 auf den Wirkstoffzusatz (vgl. Tabelle A6.13 im Anhang).

Die Zunahme der SOD-Aktivitäten von *E. repens* nach dem Zusatz hoher Wirkstoffmengen, ließ erkennen, dass hier die Konzentrierung aus der Summe von nativen und zugegebenen Allelopathika Stressreaktionen auslöste (Autotoxizität, vgl. Abschnitte 3.3.2.1 und 3.4.2).

Die Gehalte an freiem Prolin ließen erkennen, dass schon geringste Wirkstoffkonzentrationen Stress in den Pflanzen auslösten. Bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) lagen die Gehalte an freiem Prolin der Sprosse von *A. elatius* sowohl unter dem Einfluss von Ferulasäure, als auch unter dem Einfluss von BOA über denen der Kontrolle. In den Varianten B ($p = 0,000$) und D ($p = 0,000$) überschritten sie die Werte der Kontrolle um mehr als 70 % (Abbildung 3.4.1.5; Tabelle A6.11 im Anhang).

Auch die Gehalte an freiem Prolin von *E. repens* wurden in der Tendenz durch geringe Wirkstoffdosen (Varianten B, C, E und F) erhöht (Abbildung 3.4.1.5; Tabelle A6.11 im Anhang). Während die Gehalte an freiem Prolin stiegen, sanken die SOD-Aktivitäten (vgl. oben). Dieser Effekt lässt sich begründen und wird in der Zwischenbilanz (3.4.2) diskutiert.

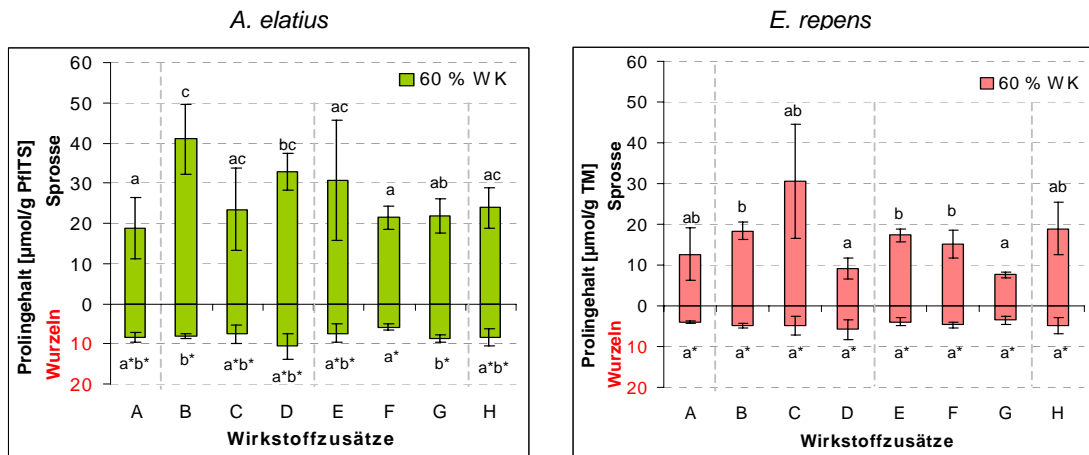


Abbildung 3.4.1.4: Gehalte an freiem Prolin [$\mu\text{mol/g TM}$] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben \pm Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A6.11 im Anhang.

Während auf der morphologischen Ebene keine **synergistischen Effekte von Ferulasäure und BOA** auftraten, wurden auf der biochemischen Ebene (SOD-Aktivitäten) von *A. elatius* und *E. repens* solche synergistischen Auswirkungen beobachtet. Die Kombination von 1 mM Ferulasäure mit 0,1 mM BOA (Variante H, 60 % WK) verringerte die SOD-Aktivitäten beider Grasarten im Vergleich zu den entsprechenden Einzelkonzentrationen von Ferulasäure (1 mM, Varianten C, 60 % WK) und BOA im Substrat (0,1 mM BOA, Variante F, 60 % WK, Abbildung 3.4.1.4 sowie Tabellen A6.12, A6.13 und Abbildung A6.1 im Anhang). Damit verstärkte die Kombination von Ferulasäure und BOA bei *A. elatius* die stressmindernde Wirkung der Einzeldosen auf die SOD-Aktivitäten. Bei *E. repens* wurde die autotoxische Wirkung der Einzeldosen durch die Kombination abgeschwächt.

Auch das **Zusammenspiel von Substratfeuchte und Wirkstoffen** wirkte sich auf die untersuchten biochemischen Eigenschaften der Grasarten aus.

So beeinflussten die Wirkstoffzusätze unter trockenen Bedingungen (40 % WK) die SOD-Aktivitäten von *E. repens* deutlich in Abhängigkeit von der Substratfeuchte. Während die SOD-Gesamtaktivitäten, wie oben beschrieben, bei 60 % WK in nahezu allen Varianten unter Wirkstoffzugabe höher als in der Kontrollvariante (A) waren, lagen die SOD-Gesamtaktivitäten bei 40 % WK in allen Varianten mit Wirkstoffzusatz unter denen der Kontrolle (Abbildung 3.4.1.5; Tabelle A6.13 und Abbildung A6.1 im Anhang).

Bei *A. elatius* senkten die Wirkstoffe bei 40 % WK ebenso die SOD-Gesamtaktivitäten wie bei 60 % WK.

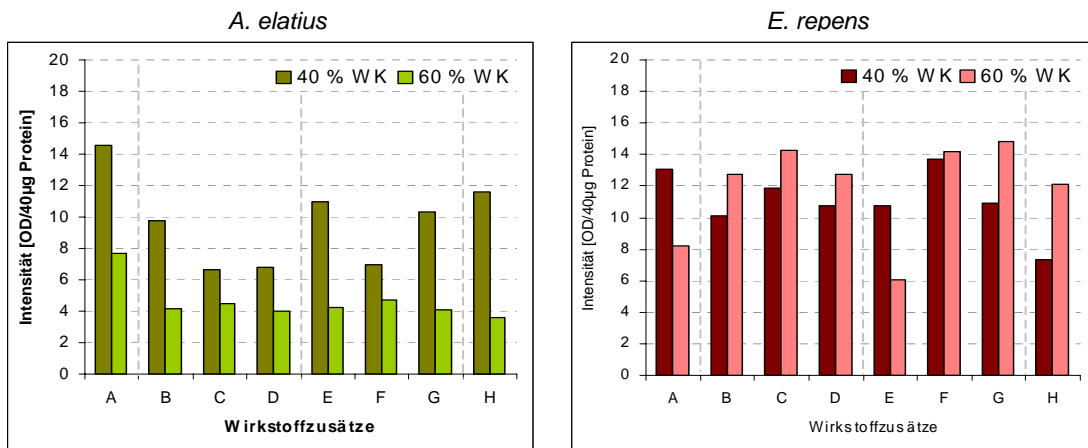


Abbildung 3.4.1.5: SOD-Gesamtaktivitäten [OD/40 µg Protein] in den Gesamtpflanzen von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Summe von sechs SOD-Isoenzymen der Gesamtpflanzen in einfacher Bestimmung. Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabellen A6.12 und A6.13 im Anhang.

Zudem nahmen unter Trockenheit (40 % WK) die Gehalte an freiem Prolin besonders der Wurzeln, tendenziell auch der Sprosse beider Grasarten im Vergleich zur Kontrolle (Variante A) ab, wenn das Substrat geringe Wirkstoffkonzentrationen enthielt (Varianten B und E) (Abbildung 3.4.1.6; Tabelle A6.11 im Anhang), während bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) die Prolingehalte der Wurzeln und Sprosse beider Grasarten im Vergleich zur Kontrolle (Variante A) tendenziell anstiegen, wenn das Substrat geringe Wirkstoffkonzentrationen enthielt (Varianten B und E) (Abbildung 3.4.1.6; Tabelle A6.11 im Anhang).

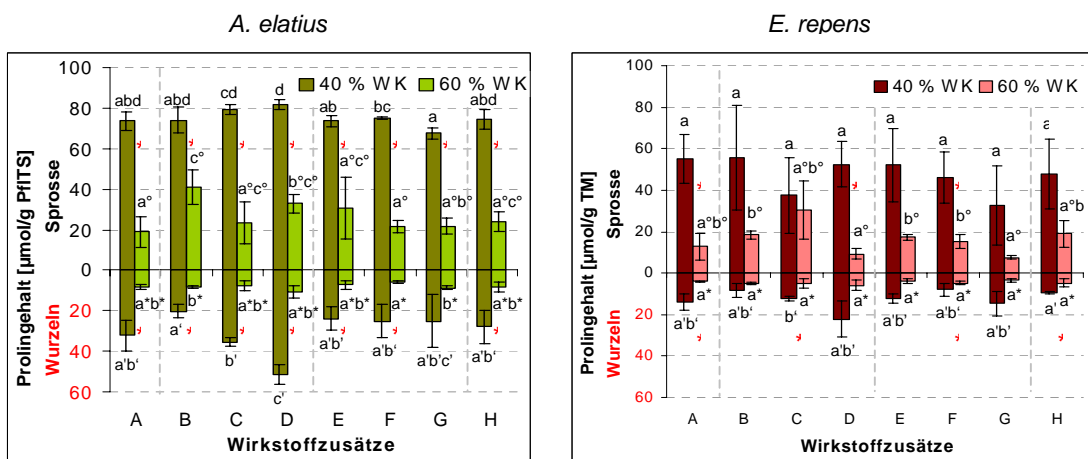


Abbildung 3.4.1.6: Gehalte an freiem Prolin [µmol/g TM] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei 40 und 60 % WK und mit verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA.

Die Balken repräsentieren die Mittelwerte von sechs Proben ± Standardabweichungen. Innerhalb der Graphiken sind Werte mit verschiedenen Buchstaben signifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Sternchen (*) verweisen auf signifikante Unterschiede zwischen den beiden Feuchtestufen ($p \leq 0,050$, einfaktorielle ANOVA). Die Graphiken beruhen auf den Daten der Tabelle A6.11 im Anhang.

Damit reduzierten die Wirkstoffe Ferulasäure und BOA besonders in geringen Konzentrationen, die gleichzeitig eine Wachstumsförderung erzielten, auch die oxidativen und osmotischen Auswirkungen des Stressors Trockenheit auf die Grasarten.

Überdies zeigte somit das Zusammenspiel von Substratfeuchte und Wirkstoffen, ebenso wie der synergistische Effekt beider Wirkstoffe, dass auf der biochemischen Ebene schon ein Wirkungseffekt beobachtet werden konnte, bevor morphologische Veränderungen auftraten.

3.4.1.6 Dosis-Wirkungsabhängigkeit von Ferulasäure und BOA

Anhand der oben beschriebenen Ergebnisse ließ sich nachweisen, dass unter Stoffeinfluss ein Stresssystem vorlag. Dabei ergaben sich stark dosisabhängige Effekte der Wirkstoffe Ferulasäure und BOA. An dieser Stelle sollte die Dosis-Wirkungsabhängigkeit nochmals gesondert dargestellt werden.

Es fiel auf, dass BOA auf der Ebene der Elementaufnahme, der morphologischen und der biochemischen Ebene in einer zehnfach geringeren Dosis ebensolche Wirkungen erzielte wie Ferulasäure (vgl. Abbildung 3.4.1.7). Interessanterweise wurden aus Exsudaten von *E. repens* Ferulasäure und BOA im Verhältnis von 10:1 isoliert (vgl. Anhang A5.3).

Am Beispiel des Wachstums zeigte sich, dass **niedrige Wirkstoffdosen** (Variante B – 0,1 mM Fer und Variante E – 0,01 mM DIBOA) auch fördernde Effekte (Eustress) auf die beiden Grasarten ausübten, indem sie die Biomassenbildung erhöhten (Abbildung 3.4.1.7). In diesen Varianten mit geringen Wirkstoffdosen wurde sogar Trockenstress kompensiert (vgl. Abbildung 3.4.1.7). Der trockenstressabschwächende Effekt spiegelte sich auch auf der biochemischen Ebene in niedrigeren Gehalten an freiem Prolin im Vergleich zur Kontrolle (Variante A – ohne Wirkstoffzugabe) bei 40 % WK wider.

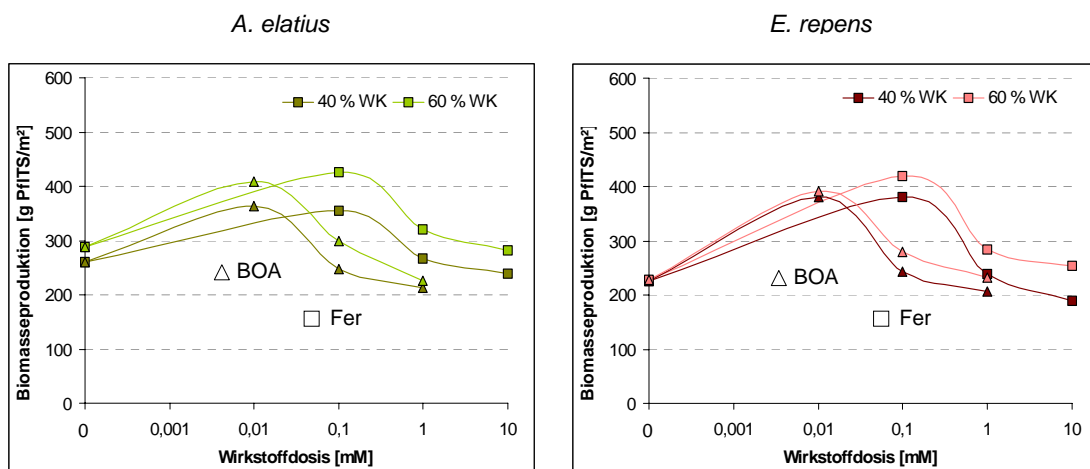


Abbildung 3.4.1.7: Dosis-Wirkungs-Kurven der Wirkstoffe Ferulasäure (□ Fer) und BOA (△) in den hier untersuchten Dosen auf die Gesamtbiomassebildung von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*. Die Werte für die Biomassen beruhen auf den Daten der Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang.

Höhere Wirkstoffdosen (ab 0,1 mM Fer oder 0,1 mM BOA) verursachten Stress in den Pflanzen. Dies zeigte sich auf der morphologischen Ebene in einer steilen Abnahme des Wachstums (vgl. Abbildung 3.4.1.7) und gleichzeitig auf der biochemischen Ebene durch einen Anstieg der Gehalte des Stressindikators freies Prolin.

Die höheren Wirkstoffkonzentrationen verstärkten sogar die Auswirkungen der Trockenheit auf die Pflanzen, was die stärkere Abnahme der Biomassen (Abbildung 3.4.1.7) und die stärkere Zunahme der Gehalte an freiem Prolin bei 40 % WK im Vergleich zu 60 % WK widerspiegelten.

Für die Gehalte an freiem Prolin ließen sich demnach ebenso wie für das Wachstum Dosis-Wirkungs-Beziehungen feststellen. Im Gegensatz dazu konnte zwischen den Wirkstoffkonzentrationen im Substrat und den SOD-Aktivitäten keine Dosis-Wirkungs-Beziehung festgestellt werden, da die Senkung der SOD-Aktivitäten in allen Varianten nahezu gleich war. Demzufolge wirkten vermutlich schon geringere Ferulasäure und BOA-Konzentrationen SOD-aktivierend.

3.4.1.7 Zusammenfassung der Ergebnisse von V3

Die zugegebenen Wirkstoffe Ferulasäure (Fer) und BOA wirkten sich auf die Elementaufnahme sowie auf die morphologischen, physiologischen und biochemischen Eigenschaften beider Grasarten aus. Es ergaben sich deutlich dosisabhängige Effekte der Wirkstoffe. Dabei erzielte BOA in einer zehnfach geringeren Konzentration nahezu die gleichen Wirkungen wie Ferulasäure.

Schon die geringsten Wirkstoffdosen lösten bei optimaler Substratfeuchte (60 % WK) Stress in den Pflanzen aus. Dies ließ sich anhand der erhöhten Gehalte des Stressindikators freies Prolin unter Stoffeinfluss nachweisen.

Dennoch förderten niedrige Wirkstoffkonzentrationen im Substrat (0,1 mM Fer, 0,01 mM BOA) das Wachstum beider Grasarten (vgl. Tabelle 3.4.1.4).

Zudem milderten niedrige Wirkstoffzusätze zum Substrat (0,1 mM Fer, 0,01 mM BOA) die Auswirkungen des Stressors Trockenheit auf *A. elatius* und *E. repens*. Dies zeigten die geringeren Biomasseabnahmen sowie die geringeren Zunahmen der Gehalte an freiem Prolin und die Abnahme der SOD-Aktivitäten unter Trockenheit bei diesen Wirkstoffzugaben.

Mit steigenden Gehalten an Ferulasäure und BOA im Substrat wirkte sich der Stress auch auf die morphologischen Eigenschaften der Pflanzen aus. Darauf wies die Abnahme der Biomassen hin (Tabelle 3.4.1.4).

Außerdem verstärkten die höheren Wirkstoffgehalte die Auswirkungen von Trockenstress auf beide Grasarten. Das zeigte sich in einer stärkeren Abnahme der Biomassen und in höheren Prolingehalten bei Trockenheit unter dem Einfluss der höheren Wirkstoffdosen.

Tabelle 3.4.1.4: Gegenüberstellung der Einflüsse von niedrigen¹ und hohen² Wirkstoffgehalten im Substrat auf verschiedene Parameter von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) im Vergleich zur Kontrolle (ohne Wirkstoffe)³.

| Parameter | Einflussfaktoren | | | |
|-------------------------|--------------------------------------|--------------|----------------------------------|--------------|
| | Niedrige Wirkstoffdosen ¹ | | Hohe Wirkstoffdosen ² | |
| | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> | <i>A. e.</i> | <i>E. r.</i> |
| Stickstoffentzug | ~ | ~ | ~ | ~ |
| Biomassen | > | > | < | < |
| SOD-Aktivitäten | < | < | ~ | ~ |
| Prolingehalte | ~ | ~ | ~ | ~ |

¹ Varianten B (0,1 mM Fer) und E (0,01 mM BOA)

² Varianten C (01 mM Fer), D (10 mM Fer), F (0,1 mM BOA) und E (1 mM BOA)

³ Die Reaktion der Pflanzen war im Vergleich zur Kontrolle < - geringer; > - stärker; ~ von der Kombination mit dem Wasserfaktor abhängig; - - unverändert.

3.4.2 Zwischenbilanz zum Stoffeinfluss auf geo-biogene Interaktionen standorttypischer Gräser (V3)

3.4.2.1 Auswirkungen der Einzelgaben von Ferulasäure und BOA auf die Grasarten

Der vorliegende Stoffversuch (V3) soll die Effekte der allelopathischen Stoffe Ferulasäure (Fer) und Benzoxazolinon (BOA) auf *A. elatius* und *E. repens* aufzeigen. Die Ergebnisse zeigten eindeutig, dass Ferulasäure und Benzoxazolinon Wirkungen auf *A. elatius* und *E. repens* ausübten. Dabei beeinflussten die Stoffe sowohl die morphologischen und die biochemischen Parameter als auch die Elementaufnahme der beiden Grasarten.

Sowohl für Ferulasäure als auch für BOA ist eine hohe allelopathische Wirksamkeit bekannt (u. a. HOLAPPA & BLUM 1991, SCHULZ et al. 1994, BAZIRAMAKENGA et al. 1994, BURGOS et al. 2004, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005; vgl. auch Tabelle 3.4.2.1). So wurden für den vorliegenden Stoffversuch hemmende Einflüsse der beiden Substanzen auf das Wachstum und die Entwicklung von *A. elatius* und *E. repens* erwartet.

Doch die Wirkungen von Ferulasäure und BOA erwiesen sich im vorliegenden Versuch als deutlich **dosisspezifisch** (vgl. Abbildung 3.4.1.3).

Dies zeigte sich besonders in der Biomassebildung. **Niedrige Wirkstoffkonzentrationen** (0,1 mM Fer oder 0,01 mM BOA) erhöhten das Wachstum der beiden Grasarten (vgl. Abbildung 3.4.1.1). Ein ähnlicher stimulierender Effekt von niedrigen Ferulasäurekonzentrationen auf das Wachstum wurde für *Lactuca sativa* (Blattsalat) beschrieben (CASPERSEN et al. 1999). Die Ursache für dieses verbesserte Wachstum konnte in einer allgemeinen Vitalitätssteigerung der beiden Grasarten durch die niedrigen Wirkstoffdosen liegen (vergleichbar mit der Wirkung von Aminoalkoholen; vgl. Abschnitt 8.2 im Anhang). Zudem wurde für niedrige Ferulasäuregehalte (bis 0,5 mM Fer) beschrieben, dass sie die photosynthetische Leistung der Pflanzen verbessern können (DEVI & PRASAD 1996). Eine intensiverte Photosynthese wiederum kann über eine verstärkte Assimilatbildung auch das Wachstum steigern. Da *E. repens* dafür bekannt ist, sowohl Ferulasäure als auch BOA zu exsudieren, konnte die fördernde Wirkung der niedrigen Wirkstoffkonzentrationen auch zum beobachteten leicht verbesserten Wachstum von *A. elatius* in Mischkultur mit *E. repens* (vgl. V1) beitragen.

Auf der biochemischen Ebene lösten selbst die niedrigsten Wirkstoffdosen von Ferulasäure und BOA Stress in den beiden Grasarten aus. Das bewiesen die erhöhten Gehalte des Stressindikators freies Prolin (vgl. Abbildung 3.4.1.4). Da jedoch die niedrigen Wirkstoffdosen fördernd auf das Wachstum und zudem stressabschwächend bei Trockenheit wirkten (siehe unten), konnte dieser Stress als positiv, als sogenannter **Eustress** betrachtet werden (vgl. Abschnitt 1.2.1).

Hohe Wirkstoffkonzentrationen (1 bzw. 10 mM Fer sowie 0,1 bzw. 1 mM BOA) wirkten sich erwartungsgemäß hemmend auf beide Grasarten aus. So beeinträchtigten sowohl Ferulasäure als auch BOA in höheren Konzentrationen deutlich das Wachstum beider Grasarten (siehe Abbildung 3.4.1.1; vgl. auch HOLAPPA & BLUM 1991, FRIEBE et al. 1997, YANG et al. 2002,

JUNG et al. 2004, DOS SANTOS et al. 2004, RICE et al. 2005, SANCHES-MOREIRAS & REIGOSA 2005).

Ferulasäure wirkte im vorliegenden Versuch eher indirekt über veränderte physiologische und biochemische Prozesse (vgl. z. B. Abbildungen 3.4.1.2, 3.4.1.3) auf die Morphologie von *A. elatius* und *E. repens* ein. Es ist lange bekannt, dass Ferulasäure eine Vielzahl physiologischer und biochemischer Vorgänge in Pflanzen beeinträchtigt, z. B. die Photosynthese (DEVI & PRASAD 1996 [für Konzentrationen ab 1 mM], BLUM & REBBECK 1989, YU et al. 2003), den Proteinstoffwechsel (CAMERON & JULIAN 1980), das Hormongleichgewicht (EINHELLIG 1995), den Mineralstoffhaushalt (LYU & BLUM 1990, LEHMAN & BLUM 1999a, JUNG et al. 2004, GNIAZDOWSKA & BOGATEK 2005; vgl. auch Tabelle 3.4.2.1) sowie verschiedene Enzymaktivitäten (YU et al. 2003, DOS SANTOS et al. 2004, YE et al. 2004).

Tabelle 3.4.2.1: Auswirkungen von Ferulasäure (Fer) und Benzoxazolinon (BOA) auf verschiedene Pflanzenarten.

| Substanz | Beeinflusste Prozesse | Zielspezies | Literaturquelle |
|----------------------------------|--|--|---|
| Ferulasäure | Keimung ↓ | <i>Plantago lanceolata</i> | REIGOSA et al. 1999 |
| | | <i>Rumex crispus</i> | REIGOSA et al. 1999 |
| | Biomassebildung ↓ | <i>Cucumis sativus</i> | HARBORNE 1995, HEß 1999 |
| | | <i>Glycine max</i> | HOLAPPA & BLUM 1991, BLUM & GERIG 2005 |
| | | <i>Oryza sativa</i> | DOS SANTOS et al. 2004 |
| | | <i>Solanum lycopersicum</i> | YANG et al. 2002, YANG et al. 2004 |
| | Stomataleitfähigkeit ↓ Photosynthese ↓ | <i>Cucumis sativus</i> | HOLAPPA & BLUM 1991, JUNG et al. 2004 |
| | | <i>Cucumis sativus</i> | YU et al. 2003 |
| | Chlorophyllsynthese ↓ | <i>Cucumis sativus</i> | BLUM & REBBECK 1989, YU et al. 2003 |
| | | <i>Zea mays</i> | DEVI & PRASAD 1996 (bei 1 bis 3 mM Fer) |
| | | <i>Glycine max</i> | EINHELLIG & RASMUSSEN 1979 |
| | SOD-Aktivität ↑ POD-Aktivität ↑ | <i>Oryza sativa</i> | YANG et al. 2002, YANG et al. 2004 |
| <i>Cucumis sativus</i> | | YU et al. 2003 | |
| Störung des Mineralstoffwechsels | <i>Glycine max</i> | DOS SANTOS et al. 2004 | |
| | <i>Cucumis sativus</i> | LYU & BLUM 1990, LEHMAN & BLUM 1999a, GNIAZDOWSKA & BOGATEK 2005 | |
| | <i>Glycine max</i> <i>Solanum lycopersicum</i> | BAZIRAMAKENGA et al. 1994 JUNG et al. 2004 | |
| Benzoxazolinon (BOA) | Keimung ↓ | <i>Cucumis sativus</i> | BURGOS & TALBERT 2000 |
| | | <i>Lolium perenne</i> | SCHULZ et al. 1994 |
| | Biomassebildung ↓ | <i>Phaseolus aureus</i> | SINGH et al. 2005 |
| | | <i>Raphanus sativus</i> | CHIAPUSIO et al. 2004 |
| | | <i>Avena fatua</i> , <i>Avena sativa</i> | FRIEBE et al. 1997 |
| | | <i>Chenopodium album</i> | HOCK & ELSTNER 1995, |
| | | <i>Lactuca sativa</i> | RICE et al. 2005, SANCHES-MOREIRAS & REIGOSA 2005, |
| | Aktivitäten der Plasmamembran-ATPase, Vakuolen-H ⁺ -ATPase und der Phosphatasen ↓ | <i>Avena sativa</i> | FRIEBE et al. 1997, NIEMEYER et al. 1987 |
| | | <i>Phaseolus aureus</i> | SINGH et al. 2005 |
| | SOD-Aktivitäten ↓ Photosynthese ↓ | <i>Lactuca sativa</i> | SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005 |
| | | <i>Dactylis glomerata</i> <i>Lactuca sativa</i> | DURAN-SERANTES et al. 2002 SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005 |
| | Chlorophyllgehalte ↓ Atmungsaktivität ↓ Störung des Mineralstoffwechsels | <i>Phaseolus aureus</i> | SINGH et al. 2005 |
| <i>Phaseolus aureus</i> | | SINGH et al. 2005 | |
| <i>Lactuca sativa</i> | | SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005 | |

Die hemmenden Eigenschaften von **BOA** (Benzoxazolinon) auf das Wurzelwachstum (vgl. auch HOCK & ELSTNER 1995, FRIEBE et al. 1997, BELZ & HURLE 2004, BURGOS et al. 2004, SINGH et al. 2005) konnten zum Teil auf direkte Einflüsse der Substanz auf die Wurzeln zurückgeführt werden. So hemmte BOA die Differenzierung der Zellen des Pericycls in den Lateralwurzeln von *Cucumis sativus* und reduzierte die Entwicklung der Wurzelhaubenzellen (BURGOS et al. 2004). BOA veränderte die Ultrastrukturen sowie die Färbung der Wurzeln und verminderte die Anzahl der Wurzelhaare (SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005, SINGH et al. 2005). Zudem vermochte BOA die Cytoplasma-Vakuolation zu steigern, die Ribosomendichte und die Dictyosomen zu reduzieren sowie die Anzahl an Mitochondrien zu verringern (BURGOS et al. 2004).

Das Sprosswachstum modifizierte BOA eher indirekt über die Beeinträchtigung einer Vielzahl von Stoffwechselfvorgängen im Pflanzenorganismus. BOA beeinträchtigte den Stickstoff- und Proteinstoffwechsel (BURGOS et al. 2004, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005, SINGH et al. 2005), (DURÁN-SERANTES et al. 2002, BELZ & HURLE 2004, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005), die Atmungsaktivität (SINGH et al. 2005) und den Stoffwechsel verschiedener Enzyme (NIEMEYER et al. 1987, FRIEBE et al. 1997, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005).

Ferulasäure und BOA lösten schon in niedrigen Dosen auch auf der biochemischen Ebene **Stress** in den beiden Grasarten aus. Das bewiesen die erhöhten Gehalte des Stressindikators freies Prolin (vgl. Abbildung 3.4.1.4).

Da Prolin besonders unter physiologischer Trockenheit und physiologisch erhöhtem osmotischen Druck (bzw. gesteigertem negativen osmotischen Potential) angereichert wird (KINZEL 1982, SCHLEE 1992, HARBORNE 1995, SAMARAS et al. 1995, BERGMANN et al. 2002, RAYMOND & SMIRNOFF 2002), wurde angenommen, dass beide Wirkstoffe Signale für osmotischen Stress setzten. Daran zeigte sich, dass Prolin grundsätzlich geeignet war, biogenen Stress bei beiden Grasarten anzuzeigen (siehe auch den vorangegangenen Versuch V2, Abschnitt 3.3.2). Die tendenzielle Abnahme der Prolingehalte unter den höchsten Wirkstoffdosen wurde auf den gestörten Stickstoffhaushalt (zum Stickstoffentzug siehe Tabellen 3.4.1.1 und 3.4.1.2; vgl. CAMERON & JULIAN 1980, BURGOS et al. 2004, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005, SINGH et al. 2005) zurückgeführt.

Neben der Signalisierung von osmotischem Stress kann die Anwesenheit potentieller Allelopathika in Pflanzen auch oxidativen Stress induzieren (YU et al. 2003, DOS SANTOS et al. 2004). Deshalb wurde unter Stoffeinfluss mit einer Aktivitätszunahme des Enzyms Superoxiddismutase (SOD) gerechnet. Dieser Effekt trat im vorliegenden Wirkstoffversuch aber nur bei *E. repens* auf. *A. elatius* dagegen reagierte zum gleichen Messzeitpunkt (Momentaufnahme, muss nicht dem physiologisch gleichen Zeitpunkt entsprechen) mit verringerten SOD-Aktivitäten auf die Anwesenheit der Wirkstoffe im Substrat. Damit verhielten sich die beiden Grasarten hinsichtlich ihrer SOD-Aktivitäten ähnlich wie nach einer Vorkultur (vgl. Versuch V2, Abschnitte 3.3.1.4 und 3.3.2.2).

Phenolische Verbindungen, wie die Ferulasäure, können radikalfangende Aktivitäten aufweisen (CASTELLUCCIO et al. 1995, RICE-EVANS et al. 1996) und ähnliche Funktionen wie die SOD erfüllen. Dieser Effekt würde dazu führen, dass weniger SOD gebildet werden müssen. Da die Wirkstoffe bei *E. repens* verstärkt oxidativen Stress auslösten, ließen sich **autotoxische Tendenzen** von *E. repens* erkennen. Dieser Effekt war von verstärkter Bedeutung, da *E. repens* selbst Ferulasäure und BOA ausscheidet.

Neben den morphologischen und biochemischen Eigenschaften modifizierten die Wirkstoffe auch die Elementaufnahme beider Grasarten. Dabei traten nicht nur dosis- sondern auch elementspezifische Effekte der beiden Wirkstoffe auf.

Besonders stark wurde die Eisenaufnahme beider Grasarten von den Wirkstoffen verändert. **Ferulasäure** und andere phenolische Verbindungen können durch eine Absenkung des Boden-pH-Wertes die Mobilität z. B. von Eisen steigern (ERNST 1996; vgl. Tabellen 3.4.1.1 und 3.4.1.2). Dies erklärte auch die auffällig verstärkte Eisenaufnahme im vorangegangenen Versuch V2 (vgl. Tabellen A5.3 und A5.4 im Anhang). Daneben besitzen Phenole ein hohes antioxidatives Potential (ADOM & LIU 2002) und werden selbst bevorzugt oxidiert. Somit werden pflanzenverfügbare Elemente (z. B. Eisen-(II)) seltener oxidiert (z. B. zum für Pflanzen nicht verfügbaren Eisen-(III)) und vermehrt aufgenommen (SEAL et al. 2004).

Ein Effekt von **BOA** auf die Elementaufnahme beruht auf seiner Fähigkeit, Eisen als Komplex zu binden und besonders in den Wurzelspitzen von *Poaceae* zu lagern (BAUMELER et al. 2000, POSCHENRIEDER et al. 2005). Möglicherweise wurde dieser Effekt durch die strukturelle Ähnlichkeit von Benzoxazinonen als Hydroxamsäureabkömmlinge mit Hydroxamasiderophoren hervorgerufen. Von *Poaceae* ist bekannt, dass sie Phytosiderophore ausscheiden, um mangelnde Nährstoffe besser aufzunehmen (RÖMHELD 1987, MARSCHNER 1995, SEAL et al. 2004).

Die gesteigerte Elementaufnahme (Tabellen 3.4.1.1 und 3.4.1.2) war vermutlich nicht nur auf die Mobilitätserhöhung durch die Wirkstoffe zurückzuführen. Da Ferulasäure und BOA mit zunehmenden Gehalten toxisch auf die Pflanzen wirkten (siehe oben), wurde durch die Schädigung von Biomembranen und Transportenzymen (NIEMEYER et al. 1987, FRIEBE et al. 1997, YE et al. 2004, SÁNCHEZ-MOREIRAS & REIGOSA 2005) die Elementaufnahme in die Pflanzen gestört.

Nach BERGMANN (1993) sollte dieser veränderte Nährstoffversorgungsstatus der Pflanzen rückwirkend wiederum das Wachstum der beiden Grasarten beeinträchtigen. Dennoch zeigte sich im vorliegenden Versuch, dass nicht nur ein Ernährungseffekt auf das Wachstum vorlag (vgl. oben), sondern auch ein weiterer Stoffeffekt über die Beeinflussung verschiedener entwicklungsphysiologischer und biochemischer Prozesse (Phytohormonstatus, Proteinstoffwechsel; siehe oben).

3.4.2.2 Auswirkungen der Kombination von Ferulasäure und BOA auf die Grasarten

Ferulasäure und BOA wurden auch gemeinsam appliziert, um ein mögliches Zusammenspiel von verschiedenen Allelopathika zu studieren.

Aus der Literatur ist bekannt, dass die allelopathische Aktivität von Pflanzen vorwiegend durch eine Mischung verschiedener Allelopathika und nicht durch einzelne Substanzen hervorgerufen wird (EINHELLIG 1995, INDERJIT & DUKE 2003). Die Gesamtexsudate besaßen dabei in der Regel stärker hemmende Wirkungen als einzelne, isolierte allelopathische Verbindungen (WU et al. 2001b, YU et al. 2003).

Aus diesem Grund wurde auch für den vorliegenden Wirkstoffversuch (V3) damit gerechnet, dass die Kombination von Ferulasäure und BOA stärker hemmende Effekte auf die beiden Grasarten auslöst als die entsprechenden Einzeldosen.

Dennoch konnte eine additive Hemmung durch die Wirkstoffkombination im vorliegenden Versuch nicht bestätigt werden. Für die meisten Parameter entsprachen die Effekte der Wirkstoffmischung den Wirkungen der jeweiligen Einzelsubstanzen in vergleichbarer Dosierung.

Ausgenommen von dieser Aussage war ein synergistischer Effekt der Wirkstoffkombination auf die **SOD-Aktivitäten** beider Grasarten. Diese wurden bei optimaler Substratfeuchte durch die Kombination der Wirkstoffe im Vergleich zu den entsprechenden Einzelapplikationen der Wirkstoffe im Substrat verringert. Bei *E. repens* wurde damit die bereits mehrfach erwähnte autotoxische Wirkung der Einzeldosen (vgl. oben, vgl. V2 Abschnitt 3.3.2.2) durch die Kombination abgeschwächt (Abbildung 3.4.1.4).

Bei *A. elatius* hingegen wurde der aktivitätssenkende Effekt der Wirkstoffeinzeldosen auf die SOD-Isoenzyme noch intensiviert (vgl. Abbildung 3.4.1.4 sowie Abbildung A6.1 und Tabelle A6.13 im Anhang).

Dennoch waren diese positiven synergistischen Effekte der Wirkstoffe auf die SOD der analytischen Momentaufnahme geschuldet, währenddessen die Wachstumsgrößen ein morphologisch manifestiertes Langzeitresultat (vgl. Abschnitt 1.2) darstellten. Die enzymatischen Veränderungen waren nicht intensiv genug, um auch morphologische Veränderungen hervorgerufen zu werden.

3.4.2.3 Einfluss der Wirkstoffe unter Trockenheit

In den vorangegangenen Abschnitten (3.4.2.1 und 3.4.2.2) wurde der Stoffeinfluss bei optimaler Substratfeuchte diskutiert. Da den Ergebnissen (Abschnitt 3.4.1) zufolge die Wirkstoffe unter Wassermangel Wirkungsunterschiede zu den bedarfsgerecht mit Wasser versorgten Pflanzen aufwiesen, soll hierzu eine gesonderte Betrachtung angestellt werden.

Geringe Wirkstoffkonzentrationen (0,1 mM Fer bzw. 0,01 mM BOA) minderten im vorliegenden Versuch (V3) den Trockenstress in beiden Grasarten.

Dieser trockenstressmindernde Effekt zeigte sich besonders in den Prolingehalten. Während sowohl bei Anwendung der Wirkstoffe unter optimalen Feuchtebedingungen als auch bei Trockenheit ohne Wirkstoffanwendung die Gehalte an freiem Prolin anstiegen, reduzierte die Wirkstoffanwendung (niedrigdosiert) bei gleichzeitiger Trockenheit die Gehalte an freiem Prolin in beiden Grasarten (Abbildung 3.4.1.6, Tabelle A6.11 im Anhang). Damit deckten sich die Effekte der Wirkstoffe Ferulasäure und BOA mit den Auswirkungen anderer stressabschwächender Substanzen, wie dem langjährig geprüften Toleranzaktivator 2-Aminoethanol (vgl. BERGMANN et al. 1999, BERGMANN et al. 2002, MASCHER et al. 2005b; vgl. Abschnitt A8.2 im Anhang).

Parallel dazu schwächten niedrige Wirkstoffkonzentrationen die trockenheitsbedingte Anreicherung von Kalium, Calcium und Magnesium in *A. elatius* und *E. repens* ab (Tabelle 3.4.1.3). Sowohl Prolin als auch Kalium sind kompatible Osmotika. Sie helfen bei der Trockenstressanpassung auf der zellulären und biochemischen Ebene. Ein geringerer Gehalt dieser Osmotika deutete darauf hin, dass Trockenheit in den Pflanzen durch die Applikation geringer Wirkstoffdosen weniger Stress erzeugte.

Es ist bekannt, dass Trockenheit oder Nährstoffmangel zu einer Unempfindlichkeit gegenüber phenolischen Säuren führen können (LEHMAN & BLUM 1999b). Im vorliegenden Versuch wurden die Wirkstoffe jedoch appliziert, bevor Wasserstress auftrat. Möglicherweise führten umgekehrt geringe Wirkstoffdosen zu einer gewissen Anpassung an die Trockenheit (*gekoppelte Resistenz*, BRUNOLD 1996, vgl. Abschnitt 1.2.1). Eine recht eigenwillige Interpretation dazu wurde von ECKERT in seiner Habilitationsschrift (1988) vorgeschlagen. Demnach schwächen Stresstoleranzaktivatoren Stressoren ab, wodurch Pflanzen gegenüber Stressorenwirkungen unempfindlicher reagieren.

Hohe Wirkstoffgehalte (10 mM Fer bzw. 1 mM BOA) verstärkten leicht die Auswirkungen von Trockenheit. So führte das Zusammenspiel der höchsten Wirkstoffgehalte mit Trockenheit zu tendenziell stärkeren Wachstumseinschränkungen als die einzelnen Faktoren (Abbildung 3.4.1.2; Tabellen A6.6 und A6.7 im Anhang). Die Wachstumseinschränkungen waren in den Wurzeln mit einem deutlichen Anstieg der Gehalte an freiem Prolin (Abbildung 3.4.1.6, Tabelle A6.11 im Anhang) als Indikator für osmotischen Stress verbunden.

Dieser Effekt wurde erwartet, da die hohen Wirkstoffdosen schon bei optimaler Substratfeuchte das Wachstum und den Stoffwechsel beider Grasarten stark beeinträchtigten (siehe oben). Der geschwächte Gesamtzustand der Pflanzen unter den hohen Wirkstoffdosen musste schließlich auch ihre Reaktionen auf weitere Stressoren, wie Trockenheit, stören.

3.4.2.4 Zusammenfassung der Zwischenbilanz zu V3

Die allelopathischen Phytoeffektoren Ferulasäure und BOA (Benzoxazolinon) wirkten sowohl auf *A. elatius* als auch auf *E. repens* ein, indem sie eine Vielzahl von physiologischen und biochemischen Veränderungen (z. B. der Photosynthese, der Nährstoffaufnahme, des Proteinstoffwechsels, des Hormonhaushalts oder der Enzymaktivitäten) bewirkten, die schließlich auch die Morphologie beider Grasarten modifizierten.

Niedrige Wirkstoffdosen (0,1 mM Fer bzw. 0,01 mM BOA) wirkten vitalitätssteigernd auf beide Grasarten. So verbesserten die niedrigen Wirkstoffdosen das Wachstum beider Grasarten und erhöhten deren Toleranz gegenüber Trockenstress. Auf der biochemischen Ebene (freies Prolin) Stress lösten auch diese niedrigen Wirkstoffdosen Stress aus (Eustress).

Hohe Wirkstoffdosen (ab 1 mM Fer bzw. 0,1 mM BOA) führten schließlich zu den erwarteten hemmenden Effekten (Störung der Elementaufnahme, der Enzymaktivitäten, des Proteinstoffwechsels mit schließlich daraus resultierender Wachstumshemmung), auf die auch die allelopathische Aktivität von Ferulasäure und BOA zurückzuführen ist. Außerdem verstärkten die hohen Wirkstoffdosen über eine Schwächung des gesamten Organismus die Auswirkungen der Trockenheit auf *A. elatius* und *E. repens*.

4 GESAMTDISKUSSION

4.1 Geo-Bio-Interaktionen

4.1.1 Der Stickstofffaktor als maßgebliche Einflussgröße auf die Geo-Bio-Interaktionen

Die vorliegenden Versuche zeigten, dass die morphologischen, die physiologisch-biochemischen und die ökochemischen Reaktionen der beiden untersuchten Grasarten *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* vorrangig von geogenen Faktoren, wie den bodenchemischen und -physikalischen Eigenschaften, der Substratsterilisation oder der Substratfeuchte beeinflusst wurden (V1, Abschnitt 3.2; V2, Abschnitt 3.3; V3 Abschnitt 3.4).

Als der limitierende geogene Faktor für das Wachstum und die Entwicklung beider Grasarten erwies sich der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Substrat (vgl. V1, Abschnitt 3.2; V2, Abschnitt 3.3).

Dies ergab sich sowohl aus den Reaktionen von *A. elatius* und *E. repens* auf dem an pflanzenverfügbarem Stickstoff armen standorttypischen Substrat (V1, Abschnitt 3.2), als auch aus dem Versuch mit Vorkultureinfluss (V2; Abschnitt 3.2). Dabei wurde der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff des Substrats sowohl vom **Substrattyp** (vgl. Zwischenbilanz 3.2.3) als auch vom **Vorbewuchs** (vgl. Zwischenbilanz 3.3.2) bestimmt. Überraschenderweise änderte auch eine **Substratsterilisation** die Pflanzenverfügbarkeit des Substratstickstoffs (vgl. Abschnitt 1.3.2 sowie Zwischenbilanz 3.2.3). Dieser Effekt wurde bisher nur vereinzelt in der Literatur beschrieben (z. B. CHAMBERS & ATTIWILL 1994, EGLI et al. 2006).

Ein niedriger Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Substrat und damit eine geringe Stickstoffversorgung der Pflanzen wirkte sich auf den gesamten pflanzlichen Organismus aus. Erwartungsgemäß wurde besonders stark der **Stickstoffstoffwechsel** der Pflanzen beeinflusst (V1, V2; vgl. Zwischenbilanzen 3.2.3 und 3.3.2). Der Proteinsyntheseumfang der gesamten Pflanze wird durch einen Stickstoffmangel gehemmt (BERGMANN 1993). Dies schränkte das Wachstum der Pflanzen ein und schlug sich in den vorliegenden Versuchen in niedrigen Biomassen nieder. So blieb die Proteinkonzentration (je g PflITS) in den Pflanzen konstant, um ein physiologisch notwendiges N/C-Verhältnis nicht zu unterschreiten. Diese Feststellung fand sich auch bei BERGMANN (1993) und SCHOPFER & BRENNICKE (1999). Bei einem Stickstoffüberschuss verengt sich umgekehrt das N/C-Verhältnis (BERGMANN 1993).

Die bei Stickstoffmangel reduzierte Nettoproteinsynthese in den Pflanzen schließt einen gesteigerten Abbau der Proteine in den Plastiden ein (BERGMANN 1993). In den vorliegenden Versuchen spiegelte sich das in reduzierten Gehalten der stickstoffhaltigen Pigmente Chlorophyll a und b wider (V1, V2; vgl. Abschnitte 3.2.3 und 3.3.2). Die verminderte Chloroplastenbildung störte die Energiegewinnung der Pflanzen, wodurch wiederum ihr Wachstum beeinträchtigt wurde.

Da ein Stickstoffmangel vorlag, wurden auch weniger Aminosäuren gebildet (vgl. Abschnitt 3.2.3; vgl. FRIEDRICH 2002). Somit blieb ebenfalls die Konzentration der freien Aminosäure Prolin, die als Stressindikator dient, sehr niedrig (V1, V2; vgl. auch ROTHE unveröff.). In

bedarfsgerecht mit Stickstoff versorgten Pflanzen wird freies Prolin in Stresssituationen wie Trockenheit (FRANK 1994, KISHOR et al. 1995, vgl. Abschnitt 3.2.3) in relativ hohen Mengen angereichert (hier bis zu 80 $\mu\text{mol/g}$ PfITS), um eine osmoprotektive Wirkung zu erzielen (zur tiefergehenden Teildiskussion zum Prolin vgl. Abschnitt 3.2.3). Deshalb wirkte sich ein Stickstoffmangel der Pflanzen sofort auf die Prolingehalte aus, so dass dieser erwartete Anstieg unter Stickstoffmangel ausblieb. Demzufolge war die Stressantwort mit Prolin bei Stickstoffmangel verzerrt. Damit ist freies Prolin nur bei ausreichender Stickstoffversorgung als Stressindikator geeignet (vgl. auch Abschnitt 4.2.1).

Die ebenfalls stickstoffhaltigen Superoxiddismutasen (SOD) blieben vom Stickstoffangebot beeinflusst, da sie als Biokatalysatoren in geringen Mengen vorlagen und somit weitgehend vom Stickstoffangebot im Substrat abgekoppelt waren und zudem die Aktivität der SOD und nicht ihre Mengen entscheidend für ihre Enzymfunktion war. Auf diese Weise behielten die SOD-Aktivitäten im Gegensatz zum freien Prolin auch bei Stickstoffmangel ihre Aussagekraft als Stressindikator (vgl. Abschnitt 4.2.1).

Also beeinflusste das Stickstoffangebot über den Energie- und Stickstoffstoffwechsel im Substrat die **Stressresponse** der beiden Grasarten. Auch BERGMANN (1993) führte an, dass ein Stickstoffmangel über die Störung des Proteinstoffwechsels die Stressresistenz von Pflanzen reduzieren kann.

Es ist bekannt, dass der Aufbau einer Stressresistenz sehr energieaufwendig ist (HARBORNE 1995, BERGMANN et al. 1998, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001). Deshalb beeinträchtigte eine Störung im Energiehaushalt der Pflanzen (z. B. über den Chloroplastenabbau, siehe oben) auch deren Resistenzaufbau. Hinzu kam, dass Stickstoff als Baustein von Resistenzfaktoren, wie freiem Prolin (siehe oben) fehlte.

Über den Stickstoffbedarf der Pflanzen beeinflusste das Stickstoffangebot im Substrat auch die **Konkurrenzfähigkeit** (als Bio-Bio-Interaktionen) von *A. elatius* und *E. repens* (V1, V2). Auch in anderen Untersuchungen wurde ein Einfluss des Stickstoffangebots auf die Konkurrenzfähigkeit von *A. elatius* (TUMA et al. 2005) und *E. repens* (TILMAN & WEDIN 1991, WEDIN & TILMAN 1993) ermittelt.

In den vorliegenden Untersuchungen wies *A. elatius* einen deutlich höheren Stickstoffbedarf auf als *E. repens*. Dies zeigte sich im höhern Stickstoffentzug sowie in höheren Gehalten an Protein, freiem Prolin und stickstoffhaltigen Pigmenten (V1, V2, V3). Für *E. repens* dagegen wurde eine sehr hohe Biomassebildungseffizienz für Stickstoff beschrieben (TILMAN 1986, PETERSEN 1988); d. h. mit wenig Stickstoff konnte *E. repens* mehr Biomasse bilden als *A. elatius*. Dies spiegelte sich auch in einem weiteren N/C-Verhältnis von *E. repens* im Vergleich zu *A. elatius* wider (V1, V2, V3). Außerdem konnte *E. repens* aufgrund eines starken Wurzelsystems Nährstoffe und Assimilate in großem Umfang speichern (GÜNTHER 1980, KÄDING et al. 1990). Damit besaß *E. repens* bei knappen Stickstoffressourcen des Bodens einen deutlichen Konkurrenzvorteil im Vergleich zu *A. elatius*, wogegen sich der erhöhte Stickstoffbedarf auf stickstoffarmen Bodensubstraten für *A. elatius* als Konkur-

renznachteil im Vergleich mit *E. repens* erwies. Dadurch wurde auch die Ansiedlung von *A. elatius* auf den Böden des Untersuchungsgebietes mit niedrigen Gehalten an pflanzenverfügbarem Stickstoff erschwert (siehe auch Abschnitt 4.3).

Bei ausreichender Stickstoffversorgung nahm die Konkurrenzstärke von *A. elatius* tendenziell zu (vgl. V1). Zu gleichen Erkenntnissen gelangten TUMA et al. (2005). Somit konnte eine bessere Stickstoffversorgung die Konkurrenzverhältnisse von *A. elatius* und *E. repens* verändern. Im Freiland begünstigte eine zunehmende Konkurrenzfähigkeit von *A. elatius* (infolge der mit der abnehmenden Belastungssituation steigenden Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff) das Einwandern von *A. elatius* in die *Elytrigia*-Population sowie das langsame Verdrängen von *E. repens* (siehe auch Abschnitt 4.3).

Somit stellte die Stickstoffversorgung der Pflanzen den entscheidenden Faktor für das Wachstum, die Entwicklung und die Stressreaktion beider Grasarten dar, der auch die Auswirkungen weiterer Stressoren, wie der Trockenheit und der Bio-Bio-Interaktionen überwog. Eine Stickstoffdüngung bildet somit ein geeignetes Mittel um neben den Erträgen auch die Stressantwort der Pflanzen sowie Sukzessionsprozesse zu beeinflussen.

4.1.2 Der Wasserfaktor als geogene Einflussgröße auf Geo-Bio-Interaktionen

Trockenheit löste bei *A. elatius* und *E. repens* Stress aus (vgl. V1b und V3). Dies zeigten die untersuchten Stressindikatoren auf der morphologischen Ebene (verringerte Sprossbiomassen), auf der physiologischen Ebene (reduzierte maximale und effektive Quantenausbeuten) und besonders auf der biochemischen Ebene (verstärkte SOD-Aktivitäten und erhöhte Gehalte an freiem Prolin; vgl. auch BERGMANN 1980, BRUNOLD et al. 1996, RICHTER 1996, SCHOPFER & BRENNIKE 1999, LARCHER 2001, BERGMANN et al. 2002).

Diese Auswirkungen von Trockenheit auf die beiden Grasarten wurden jedoch erst deutlich, wenn die Stressorenaktivität bestimmter geogene Faktoren abgeschwächt oder ausgeschaltet wurden. Lagen nämlich hohe bodenspezifische Belastungen vor, wie auf den Böden des Untersuchungsgebietes (z. B. extrem niedrige Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff, hohe Salzgehalte, hohe pH-Werte, starke Elementimbilanzen), dann wurden die Auswirkungen der Substratfeuchte von den Effekten der bodenspezifischen Stressoren überlagert (siehe oben; vgl. V1a; vgl. Zwischenbilanz 3.2.3.2.3).

Die Trockenheit wirkte sich ebenso wie die Stickstoffversorgung der Pflanzen (siehe oben, Abschnitt 4.1.1) auf **Konkurrenzfähigkeit** beider Grasarten aus. So erwies sich *A. elatius* als deutlich trockenstressempfindlicher als *E. repens* (V1a, V3, insbesondere in Reinkultur). Dies zeigten besonders die stärkeren Biomasseabnahmen und die bei optimaler Stickstoffversorgung höhere Prolinakkumulation von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens*. Diese Empfindlichkeit muss sich unter trockeneren Freilandbedingungen nachteilig auf die Konkurrenzstärke von *A. elatius* auswirken. Ganz sicher war die Empfindlichkeit von *A. elatius* gegenüber Trockenheit, neben seiner Sensibilität gegenüber bodenchemischen Belastungsfaktoren, im

Freiland ein Hinderungsgrund für das Vordringen von *A. elatius* auf den Unterhang mit seinem schnell austrocknenden Boden (vgl. WAGNER 2004a).

Vor diesem Hintergrund überraschte der nachfolgende Sachverhalt: *A. elatius* erwies sich auf sterilisiertem Mittelhangboden bei Trockenheit in Mischkultur mit *E. repens* als konkurrenzstärker als *E. repens* (V1a, vgl. bes. Wachstumsparameter). Umgekehrt war *E. repens* bei optimaler Substratfeuchte im Hinblick auf den Stressindikator Wachstum deutlich konkurrenzstärker als *A. elatius* (V1a). Dieses scheinbare Paradoxon ließ sich mit der Stickstoffversorgung, dem Wasserhaushalt oder über Elementimbilanzen nicht erklären. Hier musste eine andere Wirkungsgröße eingeschaltet sein: Signalstoffe als chemisch ökologische Funktionsgrößen.

Das verbesserte Wachstum von *A. elatius* unter Trockenheit konnte auf die Anwesenheit von *E. repens* zurückgeführt werden. Für *E. repens* ist bekannt, dass sie allelopathische Substanzen exsudiert (AICHELE & SCHWEGLER 1998, BAZIRAMAKENGA & LEROUX 1998, GLINWOOD et al. 2003). Unter diesen wurden Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) identifiziert (u. a. SCHULZ et al. 1994, FRIEBE et al. 1995, BAGHESTANI et al. 1999, REIGOSA et al. 1999), die in niedrigen Konzentrationen trockenstressabschwächend wirkten (V3; vgl. Abschnitt 4.2.2 unten). Bei Trockenheit werden verstärkt Exsudate abgegeben (LEINHOS & BERGMANN 1995b, WU et al. 2000a) und diese können länger im Boden persistieren als unter feuchten Bedingungen (EINHELLIG 1999). So wurde geschlossen, dass von *E. repens* abgegebene phenolische Verbindungen in Mischkultur unter Trockenheit das Wachstum von *A. elatius* förderten.

Damit erwies sich der Wasserfaktor in Abhängigkeit von weiteren geogenen Faktoren als entscheidende Einflussgröße auf die Konkurrenzfähigkeit der beiden Grasarten. Eine gezielte Modellierung des Wasserfaktors eignet sich folglich, sowohl Phytoremediationsprozesse als auch Sukzessionsprozesse zu beeinflussen (siehe unten, Abschnitte 4.3.1 und 4.3.2).

4.1.3 Elementimbilanzen, pH-Wert und weitere substratspezifische Einflussfaktoren auf Geo-Bio-Interaktionen

Neben dem Stickstofffaktor wirkten weitere chemische und physikalische Eigenschaften des Substrats, wie die pflanzenverfügbaren Elementgehalte, die Elementverhältnisse im Substrat oder der Boden-pH-Wert auf die **geo-biogenen Interaktionen**, besonders auf die Konkurrenzstärke, von *A. elatius* und *E. repens* ein (vgl. V1).

Auf Elementimbilanzen, hohe Bodensalzgehalte oder einen hohen pH-Wert reagierte *E. repens* weniger empfindlich als *A. elatius* (V1a; ROTHE unveröff.). So zählte *E. repens* als relativ unempfindliches Gras (PETERSEN 1988, HANF 1990, KÄDING et al. 1990) zu den Besiedlern während der hohen Belastungssituation im Untersuchungsgebiet Steudnitz, wogegen *A. elatius* sich im Untersuchungsgebiet erst verbreiten konnte, als die Bodenbelastungen abnahmen (HEINRICH et al. 2004; vgl. Abschnitt 1.3). Auch WAGNER (2004a, b) beschrieb,

dass die Reihenfolge der Besiedlung im Untersuchungsgebiet mit der Toleranz der sich ansiedelnden Pflanzenarten gegenüber den Bodenbelastungen korreliert war.

Die hier aufgezeigten Bodenbelastungen störten also die Konkurrenzfähigkeit und die Konkurrenzkraft der beiden Grasarten. Erst mit abnehmenden geogenen Belastungen traten Bio-Bio-Interaktionen zwischen beiden Grasarten stärker hervor.

Damit bestimmten die Bodeneigenschaften maßgeblich das Wachstum, die Entwicklung und die Bio-Bio-Interaktionen von *A. elatius* und *E. repens* und folglich auch das Biodiversitätsmuster im Untersuchungsgebiet.

4.1.4 Rückwirkende Einflüsse der Pflanzen auf den Boden

Bisher wurde die Wirkung des Bodens auf die Pflanzen diskutiert. Nun stellte sich die Frage, ob Pflanzen rückwirkend auch den Boden beeinflussten.

Zunächst vermochten die Pflanzen über eine aktive pH-Wert-Senkung durch **Pflanzenausscheidungen** die Pflanzenverfügbarkeit der im Boden enthaltenen Elemente, z. B. von Eisen, zu verändern (vgl. V2, V3; Nachweis über die Elementaufnahme; Bestätigung bei ERNST 1996, MARSCHNER 1998). Zudem zeigten die vorliegenden Untersuchungen, dass Exsudate der Pflanzen auf die Bodenmikroflora einwirkten (vgl. V2, indirekter Nachweis über die mikrobielle Stickstoffimmobilisierung). Stimulierende Effekte auf die mikrobielle Aktivität in der Wurzelzone wurden häufig phenolischen Säuren zugeschrieben (DAVIS et al. 2002, JUNG et al. 2004), wie sie auch von *E. repens* exsudiert werden (Abschnitt 3.3.2.2). Dieser stimulierende Effekt wurde jedoch nicht durchgängig in der Literatur bestätigt. So wurden für verschiedene Exsudatbestandteile von *E. repens*, wie Phenole oder Benzoxazinone, auch hemmende Wirkungen auf das Wachstum von Mikroorganismen beschrieben (HOCK & ELSTNER 1995, YENISH et al. 1995, FREY et al. 1997, WILKES et al. 1999, LÜTTGE et al. 2005).

Stärkere Effekte der Pflanzen auf den Boden sind mit andauerndem Bewuchs älterer, etablierter Pflanzen zu erwarten. So bilden die **Wurzelsysteme** vieler Pflanzen ein dichtes Netz im Boden. Dieser Effekt wurde hier nicht untersucht. Aber weitere Arbeiten im Rahmen des Graduiertenkollegs beschrieben am Untersuchungsstandort Steudnitz besonders für *E. repens* einen dichten Wurzelfilz (ROTHE 2003). Solche Bodennetze stabilisieren die Bodenstruktur. Einerseits halten sie den Boden mechanisch zusammen und sichern ihn damit gegen Wind- und Wassererosion (DAVIS et al. 2002). Andererseits verbessert die Abgabe von Nährionen und Kohlenstoff über die Pflanzenwurzeln die Aggregatstabilität des Bodens (POJASOK & KAY 1990, ANGERS & CARON 1998). Z. B. erhöhte der Anbau von Futterpflanzen den Anteil der Makroaggregate (>1,00 mm) im Boden und verringerte gleichzeitig den Anteil der Mikroaggregate (<0,5 mm) im Boden (GÜLSER 2006). Stabilere Aggregate wiederum schützen den Boden vor Verkrustung und Verfestigung (ANGERS & CARON 1998).

Zudem lockern die Pflanzenwurzeln den Boden aufgrund seiner Durchwachsung auf. Es entstehen bleibende Makroporen, welche wiederum die Durchlüftung, die Wasserbewegung und

die Wasserspeicherung im Boden erleichtern (DAVIS et al. 2002, PASSIOURA 2002). Damit vereinfachen Pflanzen auch die Ansiedlung anderer Pflanzen auf diesem Boden (ANGERS & CARON 1998). *E. repens* vermochte im Untersuchungsgebiet mit Hilfe ihrer Rhizome auch harten Boden zu durchwachsen. Dies war vorteilhaft für die Ansiedlung und Verbreitung von *E. repens* auf dem aufgrund der geochemischen Belastungen wenig bewachsenen Boden im Untersuchungsgebiet. Gleichzeitig war *E. repens* damit sehr gut geeignet, den Boden für Folgesiedler wie *A. elatius* vorzubereiten. Eine Veränderung der Bodenstruktur durch *E. repens* erleichterte somit das Einwandern von *A. elatius*.

Auch rückwirkende Einflüsse von **Pflanzenmaterial** (als Streu) auf die Bodenstruktur sind bekannt (SOANE 1990, RAWITZ et al. 1994, ANGERS & CARON 1998), wurden aber in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht. Als Nahrungsgrundlage verschiedener Mikroorganismen beeinflusste abgestorbenes Pflanzenmaterial zudem wiederum die Mikroflora des Bodens (vgl. V2; GISI 1990).

Ferner spielen die rückwirkenden Einflüsse der Pflanzen auf den Boden bei der Bodensanierung und Rekultivierung kontaminierter Böden eine entscheidende Rolle (vgl. unten, Abschnitt 4.3.1). Neben der Phytoremediation verschiedener Schwermetalle oder Schadelemente aus dem Boden helfen verschiedene Pflanzen auch bei der Phytoremediation organischer Moleküle (z. B. von Pestiziden, Lösungsmitteln, Sprengstoffen und industriellen Nebenprodukten) (DAVIS et al. 2002, GROOM et al. 2002, MILLER & DYER 2002, MAKRIKIS et al. 2007).

4.1.5 Bio-Bio-Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens*

Grundsätzlich lagen Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen *A. elatius* und *E. repens* vor (V1a, V1b, V2, V3). Dabei war es schwierig, die genaue Art der Interaktionen (vgl. Tabelle 1.2.1) beider Arten zu beschreiben, da die ermittelten Wechselwirkungen beider Grasarten nicht immer eindeutig waren.

Ganz sicher **konkurrierten** *A. elatius* und *E. repens* miteinander um Nährstoffe, Wasser, photochemische Energie und Raum (COX & MOORE 1987, KLÖTZLI 1989, GLAVAC 1996, SITTE et al. 1998). Demnach dominierte in den vorliegenden Versuchen die interspezifische Konkurrenz zwischen *A. elatius* und *E. repens* nicht über ihre intraspezifische Konkurrenz.

Bio-Bio-Interaktionen sind sehr empfindlich für äußere Einflüsse. So können andere Stressoren die Konkurrenzstärke der einzelnen Pflanzen verändern (WILSON & TILMAN 1991, NOVOPLOANSKY & GOLDBERG 2001). Auch in den vorliegenden Versuchen beeinflussten substratspezifische Eigenschaften, wie der Stickstoffgehalt des Substrats oder die Substratfeuchte, die Bio-Bio-Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens* (V1, V2, V3; siehe oben, Abschnitt 4.1).

So traten auf dem besonders stark belasteten, stickstoffarmen Unterhangsubstrat (V1a) keine Bio-Bio-Wechselwirkungen zwischen *A. elatius* und *E. repens* auf, obwohl beim Aus-

schalten der geogenen Stressoren Bio-Bio-Interaktionen zu erkennen waren (V1b). Die geogenen Faktoren, besonders der Stickstofffaktor (vgl. oben, Abschnitt 4.1.1), waren in ihrer Stressintensität so stark ausgeprägt, dass sie die sensitiven Bio-Bio-Interaktionen überlagerten (V1, V2). Demnach bildete ein bestimmtes Nährstoffversorgungsniveau der Pflanzen (besonders mit Stickstoff) die Voraussetzung für Bio-Bio-Interaktionen zwischen *A. elatius* und *E. repens*.

War das Substrat ausreichend mit Stickstoff versorgt (und damit ein entscheidender geogener Faktor ausgeschaltet), modifizierte die Variation der Substratfeuchte die Bio-Bio-Interaktionen (V1a, siehe oben, Abschnitt 4.1.3). So erwies sich *A. elatius* in Mischkultur mit *E. repens* auf dem stickstoffreichen MHS-Boden bei Trockenheit als konkurrenzstärker im Vergleich zu *E. repens*, bei optimaler Substratfeuchte jedoch als konkurrenzschwächer.

Neben der Konkurrenz um lebensnotwendige Ressourcen lagen weitere **direkte Bio-Bio-Wechselwirkungen** zwischen *A. elatius* und *E. repens* vor (V1, V2), die ebenso wie die Konkurrenz von geogenen Faktoren determiniert wurden.

Eine Mischkultur schien sich bei beiden Grasarten förderlich auf das Wachstum auszuwirken (V1). Dieser Effekt war darauf zurückzuführen, dass *E. repens* vermutlich mit einer verstärkten Exsudatbildung auf die Anwesenheit von *A. elatius* reagierte. Darauf wiesen z. B. die in Mischkultur reduzierten Wurzelbiomassen von *A. elatius* hin (V1). Die Exsudate von *E. repens* konnten Ferulasäure und BOA enthalten (u. a. BAZIRAMAKENGA et al. 1994, SCHULZ et al. 1994, BAGHESTANI et al. 1999, GLINWOOD et al. 2003). Geringe Konzentrationen dieser Wirkstoffe im Substrat (0,1 mM Fer oder 10 mM BOA) führten zur Wachstumssteigerung beider Grasarten und verbesserten sogar ihre Stressresistenz (vgl. V3; Abschnitt 3.3).

Dabei muss bedacht werden, dass in den vorliegenden Versuchen mit Jungpflanzen die Mischkultur für fünf Wochen bestand (vgl. Methoden, Abschnitt 2.1.3). Ein länger andauernder Bewuchs, z. B. unter Standortbedingungen, kann aufgrund höherer Exsudatmengen zu hemmenden Effekten führen, da ausgeschiedene Chemikalien in der Bodenumwelt angereichert werden und damit ihre toxischen Eigenschaften auf Nachbarpflanzen erhöhen können (DOS SANTOS et al. 2004). Solche hemmende Wirkungen von Exsudaten trugen zu den wachstumsstörenden Effekten einer Vorkultur bei (V2). Spezieller zeigte der Versuch V3 die phytotoxischen Wirkungen hoher Gehalte an Ferulasäure (1 oder 10 mM) und BOA (0,1 oder 1 mM). Dabei beeinträchtigten die höheren Konzentrationen dieser Wirkstoffe nicht nur das Wachstum der Pflanzen, sondern verstärkten zudem die Auswirkungen von Trockenheit auf beide Grasarten. Damit wurden nicht nur die Bio-Bio-Interaktionen von geogenen Faktoren beeinflusst. Ebenso veränderten Bio-Bio-Interaktionen die Pflanzenantwort auf geogene Stressoren (vgl. auch DUNNETT & GRIME 1999; SCEBBA et al. 2006).

Exsudatbestandteile wie Ferulasäure und BOA spielten nicht nur bei interspezifischen Bio-Bio-Interaktionen eine entscheidende Rolle, sondern sie trugen auch zu den wiederholt beobachteten **autotoxischen Effekten** von *E. repens* bei (vgl. Abschnitte 3.3.1.1, 3.4.2.1

und 3.4.2.2; V2, V3). Folglich überwogen bei *E. repens* die intraspezifischen Bio-Bio-Interaktionen teilweise die interspezifischen Bio-Bio-Wechselwirkungen zu *A. elatius*.

Somit umfassten die Bio-Bio-Wechselwirkungen trotz ihres eher unspezifischen Charakters **allelopathische Effekte** (V2, V3), die im nächsten Abschnitt näher betrachtet werden sollen.

4.1.6 Wirkstoffe als biogene Einflussfaktoren auf die Geo-Bio-Interaktionen

A. elatius und *E. repens* reagierten auf die exogenen Einwirkungen von Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) selbst in Monokultur. Dabei beeinflussten die Wirkstoffe dosisabhängig das Wachstum, die Entwicklung und die Stressantwort der Pflanzen über die Mineral-elementaufnahme, den Proteinstoffwechsel, die Enzymaktivitäten und die Hormonwirkungen (V3; vgl. Zwischenbilanz im Abschnitt 3.4.2).

Neben der Einwirkung von Ferulasäure und BOA auf die beide Grasarten in Monokultur wurde auch ein Einfluss der Wirkstoffe auf die **Bio-Bio-Wechselwirkungen** zwischen *A. elatius* und *E. repens* erwartet, da die allelopathischen Eigenschaften dieser Wirkstoffe sehr oft beschrieben wurden (z. B. BAZIRAMAKENGA et al. 1994, SCHULZ et al. 1994, FRIEBE et al. 1995, GLINWOOD et al. 2003, JUNG et al. 2004, KHANH et al. 2005, RICE et al. 2005; vgl. Abschnitte 1.4.3 und 3.3.2).

Bisher kaum beschrieben wurde aber die Dosisabhängigkeit der Wirkungseffekte auf Bio-Bio-Interaktionen. In den vorliegenden Untersuchungen (V3) verbesserten niedrige Wirkstoffdosen (0,1 mM Fer bzw. 0,01 mM BOA) das Wachstum bei beiden Pflanzenarten; hohe Wirkstoffdosen dagegen (ab 1 mM Fer bzw. 0,1 mM BOA) beeinträchtigten das Wachstum der Gräser in Mono- und in Mischkultur, wenn nur der Wirkstofffaktor variiert und studiert wurde.

Wurde zusätzlich zu den Wirkstoffvarianten der Wasserfaktor variiert, zeigte sich der Einfluss der Wirkstoffe auf die Stressresistenz der Pflanzen. Mit der vorliegenden Arbeit sollte der Einfluss der Wirkstoffe in Kombination mit verschiedenen Substratfeuchtegehalten untersucht werden. Dabei ergab sich, dass niedrige Wirkstoffkonzentrationen (0,1 mM Fer oder 0,01 mM BOA) die Trockenresistenz der Pflanzen steigerten. Damit erzielten Ferulasäure und BOA in niedrigen Konzentrationen ähnliche Effekte wie der Trockenresistenzaktivator 2-Aminoethanol (BERGMANN et al. 1999, BERGMANN et al. 2002, MASCHER et al. 2005a, b, PUHL 2007, vgl. Abschnitt A8.2 im Anhang).

Höhere Dosen der Wirkstoffe (1 bzw. 10 mM Fer oder 0,1 bzw. 1 mM BOA) verstärkten jedoch die Auswirkungen von Trockenheit auf die Pflanzen (V3). Hier überwogen die phytotoxischen Effekte der Wirkstoffe. Z. B. hemmt Ferulasäure die Wasseraufnahme bei *Cucumis sativus* (LYU & BLUM 1990, HOLAPPA & BLUM 1991). Zudem können allelopathische Verbindungen wie Ferulasäure oder BOA unter Trockenheit die Pflanzen länger beeinflussen, weil Allelochemikalien bei Trockenheit längere Zeit im Boden persistieren als in feuchter Um-

gebung. Die Ursache hierfür liegt im geringeren chemischen Zerfall und im niedrigeren mikrobiellen Abbau unter Trockenheit (EINHELLIG 1999).

Als Allelopathika mit interspezifischer Signalgebung (SCHLEE 1992) waren Ferulasäure und BOA seit langem bekannt (vgl. Abschnitte 1.4.3, 3.4.2). In Exsudaten von *E. repens* wurden sowohl Ferulasäure (BAZIRAMAKENGA et al. 1994, SCHULZ et al. 1994, BAGHESTANI et al. 1999, REIGOSA et al. 1999) als auch BOA (SCHULZ et al. 1994, FRIEBE et al. 1995, GLINWOOD et al. 2003) identifiziert; für *A. elatius* sind Ferulasäure und BOA als Exsudatbestandteile nicht belegt. Somit ist *E. repens* fähig über die Exsudation von Ferulasäure und BOA *A. elatius* direkt zu beeinflussen.

Am Standort Steudnitz trug dieser Effekt dazu bei, dass *A. elatius* in den Randzonen der *Elytrigia*-Population, wo geringe Dosen der Wirkstoffe aus *Elytrigia*-Exsudaten vorlagen, gefördert wurde. Sollte die Dosierung der Wirkstoffe auch in den Randzonen der *Elytrigia*-Population zu hoch sein, existieren auch Anpassungs- und Entgiftungsmechanismen, die die toxischen Effekte der Wirkstoffe auf *A. elatius* abschwächten (vgl. Abschnitt 1.4.3).

Die Anreicherung von Allelochemikalien im Boden kann nicht nur für die Nachbarpflanzen toxisch sein, sondern auch für die Donorpflanze zur **Autotoxizität** führen (DOS SANTOS et al. 2004). Für den Fall, dass in der Rhizosphäre von *E. repens* hohe Konzentrationen allelopathischer Substanzen (wie Ferulasäure und BOA) vorliegen, wiesen die dargestellten Untersuchungen die autotoxischen Tendenzen von *Elytrigia-Elytrigia*-Fruchtfolgen im Modell nach (KV4, V2, V3). Auch für die eng mit *E. repens* verwandte Art *Triticum aestivum* wurden bei ständigem Nachbau solch autotoxische Effekte beschrieben (Bodenmüdigkeit von Weizen; vgl. HEß 1999, WU et al. 2001c, MA 2005).

Eine Autotoxizität vermag bereits etablierten Pflanzen temporäre Vorteile zu bringen. So kann eine zu hohe Bestandsdichte der eigenen Art verhindert werden, wodurch die intraspezifische Konkurrenz um Wasser, Licht und Nährstoffe verringert und gleichzeitig die Anfälligkeit für Infektionen oder Schädlinge gesenkt wird (HEß 1999).

E. repens wuchs seit Jahrzehnten am Standort. Über diesen Zeitraum reicherten sich allelopathische Substanzen im Boden an (vgl. REIGOSA 1999, DOS SANTOS et al. 2004). Gleichzeitig erschöpfte sich der Nährstoffvorrat. So war es möglich, dass *E. repens* am Standort ihr eigenes Wachstum hemmte.

4.2 Konsequenzen für Verfahren und weitere Versuche

4.2.1 Eignung der untersuchten Parameter als Stressindikatoren und zum Bio-monitoring

Die stressbedingten Veränderungen in den Pflanzen wurden bisher ausführlich beschrieben (siehe oben Abschnitt 4.1; vgl. Abschnitte 3.2.3, 3.3.2 und 3.4.2). Nun soll resümiert werden, ob stressbedingte Veränderungen in den Pflanzen auch als Stressindikatoren dienen können, also etwa einen Stresszustand des pflanzlichen Organismus anzeigen. Dabei wurde die Eignung von morphologischen, physiologischen und biochemischen Parameter der Pflanzen als Stressindikatoren betrachtet.

Morphologische Veränderungen zählen zu den Langzeitreaktionen der Stressreaktion (vgl. LEINHOS & BERGMANN 1995b; vgl. Abschnitt 1.2). Diese morphologischen Veränderungen erfolgen in der Regel später als physiologische und biochemische Veränderungen und erst wenn diese entsprechend intensiv sind (SCHLEE 1992, HAUSCHILD 1993, HIPPELI & ELSTNER 1995, ERDAI et al. 1995, HARTUNG 1996, LICHTENTHALER 1996, SCEBBA et al. 2006).

Die vorliegenden Versuche ergaben, dass sich morphologische Veränderungen (z. B. die Längen und Biomassen der Wurzeln und Sprosse) dazu eignen, sowohl geogenen Stress (durch Stickstoffmangel oder Trockenheit; V1, V3) als auch biogenen Stress (durch Konkurrenz oder Wirkstoffeinfluss V2, V3) anzuzeigen (ausführlich in den Abschnitten 3.2.3, 3.3.2 und 3.4.2 diskutiert).

Wie in der Einleitung erörtert (Abschnitt 1.1), bestand die Aufgabe des Graduiertenkollegs „Regenerations- und Funktionsanalyse belasteter Ökosysteme“ zuvorderst darin, Regenerationsprozesse zu beschreiben und zu erklären. Dafür sind Langzeitreaktionen, wie sie die morphologischen Parameter indizieren, wichtiger als Kurzzeitreaktionen. Somit sind gerade die Wachstumsparameter als sichere Indikatoren für die Interpretation des eingangs beschriebenen Belastungsstandortes (Abschnitt 1.3) elementar.

Dabei waren den stressbedingten Wachstumsveränderungen der Pflanzen auch in den vorliegenden Versuchen physiologische und biochemische Prozesse vorgeschaltet. Somit sind morphologische Parameter sehr komplexe (integrierende) Stressindikatoren. Aus diesem Grund sollten begleitend zu den morphologischen Stressindikatoren weitere Stressindikatoren auf der physiologisch-biochemischen Ebene betrachtet werden.

Gerade bezüglich der Chlorophyllfluoreszenz, als Indikator der Photosyntheseeffizienz, wird propagiert, dass sie verschiedene Stresssituationen anzeigen (z. B. Trockenheit: DI BLASI et al. 1998, TALWAR et al. 1999, YIN et al. 2006 oder Konkurrenz: IQBAL & WRIGHT 1999, WANG et al. 2005, REYNOLDS et al. 2007). In den vorliegenden Versuchen jedoch zeigten die untersuchten physiologischen Parameter **maximale** und **effektive Quantenausbeute** des Photosystems II Stressoren, wie Stickstoffmangel, Trockenheit oder Konkurrenz, nicht an (V1, V2, V3; ausführlich diskutiert in den Abschnitten 3.2.3 und 3.4.2).

Die Ursache hierfür lag darin, dass bei den vorliegenden Untersuchungen nur punktuelle Fluoreszenzmessungen vorgenommen wurden. Die Messungen erfolgten in der fünften Woche (vgl. Methoden, Abschnitt 2.2.2.5). Zu diesem Zeitpunkt waren die Jungpflanzen den jeweiligen Stressoren schon längere Zeit ausgesetzt (vgl. Abschnitt 2.1.3). So konnten die Pflanzen Anpassungsmechanismen an die Stressoren ausbilden. Da die Photosynthese als primärer Prozess der Energiebindung für die Stressantwort und das Überleben der Pflanzen unentbehrlich ist, sind die Pflanzen bestrebt, auch unter Stress die Photosyntheseaktivität aufrecht zu erhalten, woraus auch das hohe Regenerationsvermögen der Photosynthese unter Stress resultiert (vgl. LU & ZHANG 1999, WINKEL et al. 2002). So war die Photosynthese der beiden Grasarten zum Messzeitpunkt bereits soweit adaptiert, dass sie als Stressindikator nicht mehr aussagekräftig war. Als Konsequenz für folgende Versuchsansätze ergibt sich daraus, dass kontinuierliche Photosynthesemessungen während des Versuchs nötig sind, um stressbedingte Beeinträchtigungen der Photosynthese zu erfassen. Dies gilt insbesondere für Versuchsansätze, die den Pflanzen eine Anpassung an gegebene Stressoren ermöglichen.

Kontinuierliche Messungen der Chlorophyllfluoreszenz eignen sich also als Stressindikatoren. Für andere Stressoren, wie Phosphatmangel oder -überschuss, sind aber auch punktuelle Fluoreszenzmessungen als Stressindikatoren für *A. elatius* und *E. repens* geeignet (vgl. ROTHE unveröff.). Damit können die effektive und die maximale Quantenausbeute grundsätzlich auch als Stressindikatoren für *A. elatius* und *E. repens* genutzt werden.

Neben morphologischen und den physiologischen Stressindikatoren gibt es eine Vielzahl von Metaboliten, die auf der biochemischen Ebene Stress anzeigen. In den vorliegenden Untersuchungen wurden vor allem die Superoxiddismutasen und die Gehalte an freiem Prolin zur Stressindikation auf der biochemischen Ebene herangezogen.

Superoxiddismutasen (SOD) katalysieren die Entgiftungsreaktionen von reaktiven Sauerstoffformen (vgl. Zwischenbilanz 3.2.3; vgl. auch SCHLEE 1992, SCHOPFER & BRENNIKE 1999). Deshalb sind sie hauptsächlich unter oxidativem Stress aktiv und sowohl zur Indikation von Trockenstress als auch von Schwermetallstress geeignet (BEAUCHAMP & FRIDOVICH 1971, JAASKA 1982, ROBINSON et al. 1996, HACISALIHOGU et al. 2003).

In den vorliegenden Untersuchungen wurden die SOD-Aktivitäten besonders von der Trockenheit als geogenem Stressor verändert (V1, V3; ausführlich diskutiert im Abschnitt 3.2.3). Selbst nach drei Wochen unter dem Einfluss von Trockenheit waren die SOD-Aktivitäten noch erhöht, während sich im Gegensatz dazu die Photosynthese schon adaptiert hatte (siehe oben). Dies wies indirekt die Schutzfunktion der SOD nach, so dass die Photosyntheseaktivität konstant gehalten werden konnte. Somit zeigten die SOD-Aktivitäten auch mittelfristig noch Stress an. Zudem sind die SOD nach Literaturangaben besonders gut geeignet um Kurzzeiteffekte anzuzeigen (BERGMANN et al. 1996, MASCHER et al. 2005b). Folglich ergibt sich ein breiter Indikationseinsatz für die SOD-Aktivitäten.

Ein weiterer Vorteil war, dass die SOD-Aktivitäten von der Stickstoffversorgung der Pflanzen unabhängig waren (V1a; siehe Abschnitt 4.1.1 oben). Damit behalten sie auch unter Stickstoffmangel ihre Aussagekraft als Stressindikator, im Gegensatz zu anderen Stressmetaboliten, wie dem freien Prolin (siehe unten). Somit bilden die SOD eine gute Ergänzung für Orte mit geringer Stickstoffverfügbarkeit. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass die Bestimmung der SOD-Aktivitäten methodisch sehr aufwendig ist.

Biogene Einflüsse, wie Nachbarpflanzen oder die Gegenwart der allelopathisch aktiven Wirkstoffe Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) wirkten sich in den vorliegenden Versuchen eher unspezifisch auf die SOD-Aktivitäten der Pflanzen aus (V2, V3; vgl. Abschnitt 3.4.2).

Zur Indikation biogener Einflüsse eignen sich die SOD-Aktivitäten folglich nur begrenzt, wiederum im Gegensatz zum nachfolgend behandelten freien Prolin.

Freies Prolin zählt zu den unter Stress neu gebildeten Metaboliten. Eine Anreicherung von freiem Prolin erfolgt in Pflanzen unter osmotischem Stress und deshalb besonders unter Trockenheit (vgl. Zwischenbilanz 3.2.3; vgl. auch KISHOR et al. 1995, HONG et al. 2000, LAWLOR 2002, RAYMOND & SMIRNOFF 2002), aber ebenfalls unter Salz- oder Schwermetallstress (HARBORNE 1995, ERNST 1996, SCHOPFER & BRENNICKE 1999). So war freies Prolin auch in den vorliegenden Untersuchungen sehr gut geeignet, Trockenstress in *A. elatius* und *E. repens* zu indizieren (V1, V3).

Daneben zeigte freies Prolin auch Bio-Bio-Wechselwirkungen an (V1b, V2, V3). Diese Eigenschaft von freiem Prolin wurde bisher in der Literatur nicht aufgeführt; lediglich für den Pool an freien Aminosäuren insgesamt wurden Veränderungen durch Bio-Bio-Interaktionen beschrieben (SHOWLER 2002). Somit erwies sich erstmals, dass freies Prolin auch als Indikator von Bio-Bio-Interaktionen geeignet ist.

Der Einsatz von freiem Prolin als Stressindikator unterliegt jedoch einer Einschränkung: Unter Stickstoffmangel ist freies Prolin als Stressindikator nicht aussagekräftig, da die Akkumulation des freien Prolins von der Stickstoffversorgung der Pflanzen determiniert wird (vgl. V1, V2; siehe oben Abschnitt 4.1.1). Auch dieses Erkenntnis wurde in der Literatur bisher nicht beschrieben; eine noch nicht abgeschlossene Arbeit von ROTHE (unveröff.) wird dieses Ergebnis überdies bestätigen.

Verschiedene Autoren (z. B. BERGMANN et al. 1999, BERGMANN et al. 2002; ECKERT et al. 1992) bevorzugten **Glycinbetain** als Stressindikator, da es sehr inert und vom Proteinstoffwechsel unabhängig ist. Ähnlich wie das freie Prolin besitzt auch Glycinbetain osmoprotektive Eigenschaften und wird deshalb unter osmotischem Stress, z. B. Trockenheit, verstärkt angereichert (für *Poaceae* siehe NAIDU et al. 1991, ECKERT et al. 1992, RHODES & HANSON 1993, LEINHOS et al. 1996, BERGMANN et al. 1998, BERGMANN et al. 1999, BERGMANN et al. 1999; BERGMANN et al. 2002). Ähnlich wie freies Prolin spielt Glycinbetain zudem eine Rolle in der Stresstoleranzausbildung. Ein Einfluss biogener Faktoren auf Glycinbetain wurde bisher nicht beschrieben.

Aber ebenso wie das freie Prolin ist auch Glycinbetain als Ammoniumverbindung stickstoffhaltig und wird in größeren Mengen angereichert, um osmoprotektiv aktiv zu sein. Deshalb muss auch für die Glycinbetainakkumulation eine Abhängigkeit von der Stickstoffversorgung der Pflanzen angenommen werden. Glycinbetain und freies Prolin sind in ihren stressabschwächenden Eigenschaften sehr ähnlich und deshalb alternativ als Stressindikatoren einsetzbar.

Ein Nachteil von Glycinbetain als Stressindikator besteht darin, dass Glycinbetain Stresssituationen nicht dynamisch nachvollzieht, sondern eher einen Memory-Effekt besitzt. Freies Prolin dagegen weist eine bessere Angleichung an die Stressdynamik auf. Aus diesem Grund wurde in den vorliegenden Untersuchungen freies Prolin als Stressindikator genutzt.

Somit eignen sich die verschiedenen, hier beschriebenen Parameter als Stressindikatoren. Da sie aber in der Regel unspezifisch auf Stress reagieren, sind sie meist nur geeignet, generell zu indizieren, ob sich ein System im Stress befindet oder nicht. Dies ist auch nicht weiter verwunderlich, da die Stressreaktion auf die meisten Stressoren unspezifisch ist.

Dennoch zeigten die vorliegenden Untersuchungen, dass eine Kombination verschiedener Stressindikatoren Hinweise auf die Art des Stressors liefert (vgl. Tabelle 4.2.1). So wiesen beispielsweise niedrige Biomassen bei gleichzeitig reduzierten Gehalten an freiem Prolin auf einen Stickstoffmangel im Substrat hin. Des Weiteren ließ ein vermindertes Wachstum in Kombination mit hohen SOD-Aktivitäten und hohen Gehalten an freiem Prolin auf Trockenstress in den Pflanzen schließen. Auf biogenen Stress durch Nachbarn deuteten niedrige Biomassen bei hohen Gehalten an freiem Prolin und indifferenten SOD-Aktivitäten hin.

Tabelle 4.2.1: Empfohlene Parameterkombination zur **Stressindikation**.

| Indizierter Stress | Stressindikatoren | | |
|-------------------------|-------------------|-----------------|--------------------------|
| | Biomassen | SOD-Aktivitäten | Gehalte an freiem Prolin |
| Stickstoffmangel | reduziert | erhöht | reduziert |
| Trockenstress | reduziert | erhöht | erhöht |
| Biogener Stress | reduziert | indifferent | erhöht |

Zum Biomonitoring im Allgemeinen sind die untersuchten Stressindikatoren als Parameter folglich gut geeignet. Möchte man jedoch Remediationsprozesse beeinflussen (siehe nachfolgenden Abschnitt 4.2.2.2), ist es wichtig die Art der Stressoren genauer zu identifizieren. Dazu sind weitere ursachenbezogene Untersuchungen nötig, wie Bodenanalysen, Luftanalysen oder Pflanzengesellschaftsanalysen.

4.2.2 Konsequenzen für die Phytoremediation

4.2.2.1 Transferfaktoren versus Elemententzug

In den vorliegenden Versuchen wurden sowohl die Transferfaktoren als auch der Elemententzug dazu genutzt, die Aufnahme von Schwermetallen und anderen Elementen aus dem Boden in die Pflanze zu charakterisieren.

Dabei dienen die **Transferfaktoren** als Maßzahlen für den von Pflanzen dem Boden entnommenen **relativen** Elementanteil. Sie sind stark vom pH-Wert, vom Tongehalt, von der organischen Substanz, von der Elementkonzentration im Boden sowie von Pflanzenfaktoren abhängig. Somit können sie für verschiedene Standorte oder auch Pflanzenteile stark schwanken (LÜBBEN & SAUERBECK 1991).

Eine große Bedeutung haben die Transferfaktoren bei der Bestimmung des Eintrags von Schadsubstanzen in die Nahrungskette (spezifische Form der Bioindikation als Transferindikation in Nahrungsketten bis hin zum Verbraucherschutz), denn zu diesem Zweck ist die Elementaufnahme pro Biomasseeinheit interessant. Zum Bewerten der Pflanzen für Phytoremediationsbelange sind die reinen Transferfaktoren jedoch kaum geeignet (vgl. V1, V2, V3), da sie die Biomassezunahme der Pflanzen nicht berücksichtigen. Die Biomassenbildung der Pflanzen aber ist für die Phytoremediation von entscheidender Bedeutung, sowohl im Hinblick auf die Elementfestlegung als auch im Hinblick auf den Elementaustrag aus belasteten Ökosystemen (vgl. CUNNINGHAM et al. 1995).

Der **Elemententzug** ist als Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzen und der Pflanzenbiomasse ein Maß für die **totale** Elementaufnahme der Pflanzen aus dem Boden (Grundkonzept dieser Arbeitsgruppe; vgl. auch SHAHANDEH et al. 2001). Der Elemententzug berücksichtigt also die Biomasseproduktion der Pflanzen. Dabei war in den vorliegenden Versuchen der Einfluss der Biomassen auf den Elemententzug sehr stark, so dass der Elemententzug und die Transferfaktoren nicht zwingend miteinander korrelierten (vgl. V1, V2, V3). Deshalb eignet sich der Elemententzug besser zur Bewertung von Pflanzen hinsichtlich ihrer Eignung für die Phytoremediation als die reinen Transferfaktoren. So steht auch im nachfolgenden Abschnitt (4.2.3.2) über die Eignung der Pflanzen zur Phytoremediation der Elemententzug im Mittelpunkt.

4.2.2.2 Eignung von *A. elatius* und *E. repens* für die Phytoremediation

Strebt man zur Phytoremediation eine Dauerbegrünung an, eignet sich besonders Grasland. Eine Graslandbegrünung bietet mehrere Vorteile: So ist Grasland mehrjährig stabil. Es ist wintergrün und vermindert somit die Erosion, während es die Transpiration fördert. Damit stabilisiert eine Graslandbegrünung aus ökologischer Sicht das Ökosystem. Ferner kann auf eine arbeits- und kostenaufwendige jährliche Bodenbearbeitung verzichtet werden.

Der Einsatz der beiden Grasarten *A. elatius* und *E. repens* zum Zweck der Dauerbegrünung soll hier betrachtet werden.

Dabei sind für Phytoremediationsbelange zwei Punkte von Bedeutung. Erstens müssen die Pflanzen auf den belasteten Standorten überleben und wachsen (Resistenz/Toleranz gekoppelt mit Biomassebildung). Zweitens müssen die Pflanzen fähig sein die relevanten Stoffe in die Wurzeln (Stofffestlegung) oder in die Sprosse (Stoffaustrag) aufzunehmen (vgl. SHAHAN-DEH et al. 2001).

Als Ruderalpflanze wäre besonders *E. repens* interessant als Phytoemitent belasteter Böden. Für eng mit *E. repens* verwandte Arten, wie *Agropyron elongatum* (CHEN & WONG 2006), *Agropyron smithii* (GROOM et al. 2002) oder *Elymus dauricus* (SICILIANO & GERMIDA 1999), wurde auch eine Eignung zur Phytoremediation von Schwermetallen (Nickel) und organischen Substanzen beschrieben. In diesen veröffentlichten Untersuchungen wurde *E. repens* selbst bisher nicht mit einbezogen.

E. repens erträgt hohe Gehalte an Salzen und Schwermetallen im Boden (vgl. V1a) und ist zudem gegenüber anderen geogenen und biogenen Umwelteinflüssen resistent (GÜNTHER 1980, PETERSEN 1988, HANF 1990, KÄDING et al. 1990). Damit erfüllt *E. repens* die erste der oben genannten Forderungen für die Eignung zur Phytoremediation. Im Vergleich zu *A. elatius* kann *E. repens* auch auf stickstoffärmeren Böden noch wachsen und damit Schadstoffe binden. Folglich kann *E. repens* bei der biologischen Festlegung von Schadelementen aus Rohböden oder neukonturierten Böden hilfreich sein.

Strebt man die Entfernung von Schadelementen aus dem Boden an, so sind neben der Elementaufnahme hohe Biomassen für den Entzug von Elementen aus dem Boden interessant. Durch ausreichende Bewässerung, Stickstoffdüngung oder geringe Wirkstoffgaben (z. B. 0,1 mM Ferulasäure oder 0,01 mM Benzoxazolinon [BOA]) konnte in den vorliegenden Versuchen die Biomasseproduktion von *E. repens* gesteigert werden (vgl. V1a, V1b, V3). Somit liegt entsprechend dieser Arbeit für die Biomassebildung ein Verfahrenskonzept vor.

Überraschenderweise vollzog sich bei *E. repens* auch bei geringem Biomassezuwachs doch ein bemerkenswerter Elemententzug, wenn der Biomassezuwachs mit der Wasserversorgung gekoppelt war (V1, V3)). Denn es wurde beobachtet, dass bei *E. repens* der Elemententzug nicht so stark von der Biomassenbildung abhängig war, wie derjenige von *A. elatius*. So nahm der Elemententzug von *E. repens* mit sinkender Substratfeuchte zu und somit mit steigender Substratfeuchte ab, obwohl die Biomassen von *E. repens* bei Trockenheit abnahmen, allerdings in geringerem Umfang als die Biomassen von *A. elatius*. Dafür erhöhte eine bessere Stickstoffversorgung von *E. repens* neben dem Wachstum auch den Elemententzug der Pflanzen. Die Wirkstoffzusätze verbesserten den Eisenentzug von *E. repens*. Der Entzug der anderen Elemente wurde von den Wirkstoffen jedoch nicht erhöht.

Aufgrund des sehr stark entwickelten Rhizom- und Wurzelsystems (vgl. ROTHE 2003) ist *E. repens* besonders zum Festlegen von Schadstoffen im Boden geeignet. Damit ergab sich aus dieser Arbeit, dass *E. repens* besonders zur Phytoremediation stark belasteter, eher

trockener Böden dienen kann. Um den Elemententzug von *E. repens* zu erhöhen und *E. repens* damit für die Phytoremediation zu optimieren, erweist sich nach den vorliegenden Ergebnissen eine bedarfsgerechte Stickstoffversorgung der Pflanzen als vorteilhaft. Auf eine kostenaufwendige Bewässerung kann bei *E. repens* verzichtet werden.

A. elatius ist weniger tolerant gegenüber Schadstoffen als *E. repens* (V1a, V3) und andere Gräser (SCHWARTZ et al. 2001). Auf geringer belasteten Böden eignet sich aber auch *A. elatius* als guter Phytoremitent. Dabei wurde *A. elatius* als besonders tauglich für die Phytoremediation von cadmium- und zinkbelasteten Böden beschrieben (SCHWARTZ et al. 2001, DERAM et al. 2006).

Die vorliegenden Versuche ergaben, dass die Biomassebildung von *A. elatius*, ebenso wie diejenige von *E. repens*, durch eine Stickstoffdüngung, durch optimale Bewässerung und durch geringe Wirkstoffgaben (0,1 mM Fer oder 0,01 mM BOA) gesteigert wird (V1a, V1b, V2, V3). Im Gegensatz zu *E. repens* erhöhten für *A. elatius* eine optimale Stickstoff- und eine optimale Wasserversorgung auch den Elemententzug (V1a, V1b, V2, V3).

Der Zusatz geringer Wirkstoffgehalte förderte, wie bei *E. repens*, auch den Eisenentzug von *A. elatius*. Der Entzug der anderen Elemente wurde durch die Wirkstoffe nicht verbessert.

Damit zeigte die vorliegende Arbeit, dass *A. elatius* besonders geeignet als Phytoremitent schwächer belasteter, feuchter Böden ist. Durch Bewässerung oder Stickstoffdüngung kann die Eignung von *A. elatius* für die Phytoremediation noch verbessert werden.

4.2.3 Experimentelle Konsequenz – Dampfsterilisation versus chemische Sterilisation

Die vorliegenden Versuche ergaben, dass eine Autoklavierung (Dampfsterilisierung) des Substrats deutliche Effekte auf die Pflanzen ausübte. Überraschenderweise wirkte die Substratsterilisierung dabei nur zum Teil über das Abtöten von Mikroorganismen, stärker aber über veränderte bodenchemische und bodenphysikalische Eigenschaften auf *A. elatius* und *E. repens* ein (Begründung siehe Abschnitt 3.2.3). So veränderte die Sterilisation der Böden die Mobilität der Elemente, besonders von Stickstoff, sowie die Wasserhaltefähigkeit des Substrats und den pH-Wert (vgl. V1a und Abschnitt 3.2.3). Über die veränderten Bodeneigenschaften, besonders über die geänderte Nährstoffverfügbarkeit, wurden auch Wachstum und Entwicklung der Pflanzen beeinflusst.

Da folglich mikrobenspezifische und substratspezifische Auswirkungen nicht mehr klar voneinander abzugrenzen sind, ergeben sich methodische Konsequenzen für den Einsatz der Autoklavierung als Mittel zur Bodensterilisierung. Dies wurde bisher in der Literatur kaum belegt (z. B. EGLI et al 2006).

Für weitere Arbeiten ergeben sich als Alternativen zur Autoklavierung die zu empfehlende, da nebenwirkungsarme, Bestrahlung oder auch die chemische Sterilisierung (z. B. mit Methylbromid, Quecksilberchlorid Ethylenoxid oder Chlortetracyclin; WANG et al. 1991, LOTRARIO et al. 1995, BURGESS & HEPWORTH 1996, EGLI et al. 2006).

4.2.4 Schlussfolgerungen für die Resistenzzüchtung und Wirkstoffentwicklung

Die Wirkstoffe Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) erwiesen sich in den vorliegenden Untersuchungen in niedrigen Dosen als trockenstressreduzierend (V3). Eine gezielte Applikation dieser Wirkstoffe, ähnlich wie 2-Aminoethanol (vgl. Abschnitt A8.1 im Anhang), zur Trockenresistenzsteigerung ist folglich denkbar.

Im Gegensatz dazu wurden für hohe Konzentrationen der Wirkstoffe Ferulasäure und BOA antibakterielle, fungizide, molluskizide und herbivorizide Wirkungen beschrieben (ARGANDOÑA & CORCUERA 1985, HAGIN & BOBNICK 1991, HARBORNE 1995, HOCK & ELSTNER 1995, YENISH et al. 1995, FREY et al. 1997, GIANOLI & NIEMEYER 1998, HEß 1999, OIKAWA et al. 1999, WILKES et al. 1999, KHANH et al. 2005, LÜTTGE et al. 2005, UNDERSTRUP et al. 2005; vgl. auch Abschnitte 1.4.3 und 3.4.2). Die potentiellen Wirkungsvorteile von Ferulasäure und BOA werden dadurch erhöht. Folglich erweitert sich auch das mögliche Einsatzspektrum der Wirkstoffe, zumal sie ökotoxikologisch unbedenklich sind. So eröffnet eine Naturstoffapplikation dieser Wirkstoffe beispielsweise Einsatzmöglichkeiten im ökologischen Landbau.

Für den wirtschaftlichen Einsatz der Wirkstoffe ist zunächst zu fragen, ob eine **Applikation** der Wirkstoffe auch die Resistenz der Zielpflanzen erhöht. Dabei sollte überprüft werden, ob Ferulasäure und BOA als Reinsubstanzen oder als Bestandteile von Naturstoffgemischen eine stärkere Wirkung erzielen. So kann z. B. *E. repens*, oben bereits als Favorit für trockene Standorte beschrieben, zudem ferulasäure- und BOA-haltige Exsudate bilden. Für die Applikation dieser Exsudate wurden bereits protektive Effekte bei *H. vulgare* nachgewiesen (GLINWOOD et al. 2003).

Neben der Applikation der Wirkstoffe ist auch eine **Züchtung** zur Erhöhung der Eigensynthese der Wirkstoffe in den Zielpflanzen denkbar. Dabei ist vor der Züchtung zu untersuchen, ob nicht bereits genetische Programme zur Synthese der Wirkstoffe in den Zielpflanzen vorliegen. Liegen solche genetische Programme vor, so muss deren Induzierbarkeit überprüft werden; dies kann z. B. durch angelegten Trockenstress geschehen. Des Weiteren wäre eine Wirkstoffinduktion durch Aminoalkohole denkbar, da von Aminoalkoholen bekannt ist, dass sie die Phenolkonzentrationen (z. B. an Ferulasäure) mono- und dikotyler Pflanzen steigern (vgl. Abschnitte A8.1 und 8.2 im Anhang; vgl. LEINHOS & BERGMANN 1996, BERGMANN et al. 2002). Als Ziel sollte eine Verdopplung bis Verdreifachung der Wirkstoffsynthese in den Pflanzen angesehen werden.

Wenn keine induzierbaren genetischen Programme in den Zielpflanzen vorliegen, wäre eine Resistenzzüchtung auf Wirkstoffbasis der nächste Schritt. Dabei stellt sich die Frage, ob die Bildung der Substanzen in die Pflanze selbst zu verlagern ist, indem über Züchtung die Biosynthese der Wirkstoffe in den Pflanzen programmiert werden kann. Bei Getreidearten wurde die Möglichkeit der Resistenzzüchtung auf Grundlage von Benzoxazinone (BOA zählt zu den Benzoxazinonen; vgl. Abschnitt 1.4.3) bereits erforscht. Dabei gelang es die Resistenz von Getreidearten gegenüber Krankheiten oder Herbivoren durch das Einkreuzen von

eng verwandten, benzoxazinonbildenden Gräsern zu steigern (FRANKE et al. 1992, GIANOLI & NIEMEYER 1998). Besonders für *Avena sativa* wäre diese Möglichkeit der Resistenzzüchtung interessant, da *Avena sativa* selbst keine Benzoxazinone bildet. Dafür produzieren eng verwandte Arten des Tribus *Avenae* Benzoxazinone (GIANOLI & NIEMEYER 1998), womit eine Einkreuzung der Benzoxazinonbildung und damit eine Resistenzsteigerung auch für *Avena* denkbar werden.

Wird die Strategie der Resistenzzüchtung praktiziert, sollte bedacht werden, ob die Bildung der Wirkstoffe in den Pflanzen konstitutiv erfolgt (was zu einem ständig hohen Level der Wirkstoffe in den Pflanzen führt) oder durch Stress induziert wird (wobei die Wirkstoffe verstärkt gebildet werden, sobald eine Stressorenattacke erfolgt). Die vorliegende Literatur ließ nicht erkennen, ob die Wirkstoffbildung konstitutiv oder induzierbar in die Pflanzen eingebracht wurde. Vorteilhafter für die Pflanzen wäre eine induzierbare Wirkstoffsynthese, da dann die Wirkstoffproduktion nur unter Stressdruck anspringt und folglich Ressourcen geschont und weniger toxische Vorstufen der Wirkstoffe (vgl. Abschnitt 1.4.3) im Stoffwechsel angereichert werden.

Die Einsatzmöglichkeiten der Wirkstoffe Ferulasäure und BOA als Biopestizide und zur Resistenzsteigerung sind somit sehr vielseitig und lohnen der weiteren Erforschung.

4.3 Übertragung der gewonnenen Ergebnisse auf die Situation am Standort

4.3.1 Erklärung des Sukzessionsverlaufs im Freiland über die Modellexperimente anhand der dynamischen Filtertheorie

Geo-Bio-Interaktionen wirken sich einerseits auf die morphologischen und physiologischen Prozesse in Pflanzen als Individuen aus (vgl. Abschnitt 4.1 oben), andererseits aber auch auf die Biodiversität, Abundanz und Produktivität des gesamten Ökosystems. Damit sind Geo-Bio-Interaktionen wichtige Schlüsselprozesse bei der Strukturierung von Pflanzengesellschaften und der Populationsdynamik (vgl. auch GRIME 1979, HUBER-SANNWALD 2001).

Die vorliegenden Untersuchungen befassten sich mit einem ins Modellexperiment übertragenen Ausschnitt der Sukzessionsabläufe am Standort Steudnitz (vgl. Abschnitt 1.3). Nun soll die Verklammerung der im Experimentalmodell gewonnenen Erkenntnisse mit der Ausgangssituation am oben genannten Standort erfolgen und anhand der Erkenntnisse aus der vorliegenden Arbeit der Ablauf der Sukzession begründet werden. Dabei wurde zur Erklärung des Verhaltens von *A. elatius* und *E. repens* am Standort das „**Dynamische Filtermodell**“ nach FATTORINI & HALLE (2004) herangezogen (Abbildung 4.1).

Als erste Voraussetzung für die Ansiedlung einer Pflanze und damit als entscheidend für die spätere Vegetationsmusterprägung gilt eine erfolgreiche Keimung (LARCHER 2001). Die vorliegenden Interaktionsstudien im Keimungsstadium (KV1 bis KV5; vgl. Abschnitt 3.1.5) ergaben, dass die Keimung von *A. elatius* und *E. repens* von moderaten abiotischen oder

biotischen Störungen der Umgebung unabhängig war. Somit hatten beide Grasarten grundsätzlich die gleichen Chancen sich in einem Gebiet anzusiedeln.

Jedoch ging aus den vorliegenden Jungpflanzenversuchen hervor, dass sich die Grasarten in späteren Entwicklungsstadien in ihren Reaktionen auf die Umwelteinflüsse eindeutig voneinander unterschieden. So benötigte *A. elatius* deutlich mehr Stickstoff als *E. repens* (vgl. V1, V2; vgl. auch PETERSEN 1988, HANF 1990, ROTHMALER 1996, AICHELE & SCHWEGLER 1998, SITTE et al. 1998). Stickstoff lag im Untersuchungsgebiet nur begrenzt verfügbar vor (vgl. Tabelle 3.1.3; ROTHE 2003, ROTHE unveröff.). Die vorliegende Arbeit zeigte, dass dieser Stickstoffmangel verschiedene andere geogene und auch biogene Einflüsse überlagerte (vgl. Abschnitte 3.2.3 und 4.1.1). Zudem reagierte *A. elatius* auf Trockenheit und die hohen Bodenbelastungen im Untersuchungsgebiet empfindlicher als *E. repens* (vgl. V1, V3). Dazu trug sicherlich bei, dass *A. elatius* deutlich mehr Elemente anreicherte als *E. repens* (vgl. V1b, V2, V3), darunter auch solche, die in höheren Dosen toxisch wirken (vgl. V1a, ROTHE unveröff.).

Bezieht man diese Ergebnisse in das „**Dynamische Filtermodell**“ nach FATTORINI & HALLE (2004; Abbildung 4.1) ein, so zählen diese Faktoren zum abiotischen Filter. Die „Dynamische Filtertheorie“ geht davon aus, dass der *abiotische Filter* in der Raum-Zeitordnung zuerst greift und der *biotische Filter* nachgeschaltet ist (ROUGHGARDEN & DIAMOND 1986, KEDDY 1992, ZOBEL 1997, DÍAZ et al. 1998, LAMBERS et al. 1998, GEORGE & BAZZAZ 1999, WAGNER 2004a). Ob diese Aussage auch für das Untersuchungsgebiet Steudnitz gilt, soll nachfolgend anhand der vorgelegten Untersuchungen überprüft werden. Die vorliegenden Ergebnisse (bes. V1) zeigten, dass der abiotische Filter (hier: die Stickstoffverfügbarkeit, Elementimbilanzen und Salinität als geochemische Belastungsfaktoren sowie die Substratfeuchte) die Etablierung von *A. elatius* im Untersuchungsgebiet Steudnitz hemmte, solange die Emissionsquelle aktiv war (siehe Abschnitt 1.3). *E. repens* dagegen war unempfindlicher für geogene Belastungen als *A. elatius* und konnte somit den *abiotischen Filter* (Abbildung 4.1) eher durchdringen als *A. elatius*. Folglich besaß *E. repens* einen Etablierungsvorteil gegenüber *A. elatius* und breitete sich verstärkt im Untersuchungsgebiet aus, solange die nähere Umgebung des Werkes stark belastet war (vgl. Abschnitt 1.3.2; vgl. HEINRICH et al. 2001, WAGNER 2004b). Damit bewiesen auch die vorgelegten Untersuchungen (V1, V2, V3), dass der *abiotische Filter* vor dem *biotischen Filter* ansetzt.

Nun stellt sich die Frage, ob der nachgeschaltete *biotische Filter* bei unterschiedlichen geochemischen Stressorintensitäten differenziert in seiner Filterwirkung greift.

Bei hoher geochemischer Belastung ergaben die vorliegenden Untersuchungen eine zusätzliche Behinderung der Ausbreitung von *A. elatius* durch *E. repens* (*biotische Filterwirkungen*). Die Ursache hierfür lag darin, dass *E. repens* unter dieser hohen geochemischen Stressoreinwirkung verstärkt Ferulasäure und Benzoxazolinon (BOA) exsudierte (vgl. V1a). Zudem wurde dieser Hemmeffekt durch die geochemisch bedingte Schwächung von *A. elatius* noch amplifiziert (vgl. V3).

Mit abnehmender geochemischer Belastung trat eine Lockerung der *abiotischen Filterwirkung* ein (vgl. V1) und der nachgeschaltete *biotische Filter* gewann an Wirkungskraft. Dies ließ sich wie folgt belegen: Die gelockerten *abiotischen Filterwirkungen* behinderten die potentielle Etablierung von *A. elatius* kaum noch. Damit trifft bei mechanistischer Betrachtungsweise die Ausbreitung von *A. elatius* nur noch auf den *biotischen Filter*. Wie sich diese *biotischen Filterwirkungen* und damit der Einfluss von *E. repens* auf *A. elatius* darstellten, soll anhand der nachfolgenden Beispiele erklärt werden:

1. Bei mäßiger geochemischer Belastung und bedarfsgerechter Wasserversorgung beeinträchtigte *E. repens* in Mischkultur die Ausbreitung von *A. elatius* in Raum und Zeit (vgl. V1).
2. Bei mäßiger geochemischer Belastung und limitierter Wasserversorgung wurde in Mischkultur mit *E. repens* die Ausbreitung von *A. elatius* gefördert (V1a). Die Ursache hierfür konnte in niedrigen Mengen der Exsudatbestandteile Ferulasäure und BOA besonders in den Randgebieten der *Elytrigia*-Monopopulation (vgl. V3, Abschnitte 3.2.3 und 4.1.6) sowie in der fördernden Wirkung bereits etablierter Pflanzen (*nurse plant effect*; vgl. Fenner 1987, TEMPERTON & ZIRR 2004) liegen.

Damit wurde der ursprünglich als der zur „Barriere“ erklärte Filter zu einem Förderer von Etablierungsvorgängen im Ökosystem. Dieser Gesichtspunkt findet in der „Dynamischen Filtertheorie“ von FATTORINI & HALLE (2004) bisher keine Berücksichtigung, stellt aber den Erkenntnissen aus der vorliegenden Arbeit zufolge eine Erweiterung der Filtertheorie dar.

3. Die vorliegenden Untersuchungen (V1, V2, V3) wiesen mehrfach auf das autotoxische Potential von *E. repens* hin (siehe Abschnitt 4.1.6 oben). Dies würde eine Selbstzerstörung des *biotischen Filters* bedeuten. Dieser Aspekt der Selbstzerstörung des *biotischen Filters* durch Autotoxizität blieb ebenfalls bisher in der Filtertheorie nicht berücksichtigt.

Die **Autotoxizität** von *E. repens* beruhte auf einer Akkumulation allelopathischer Substanzen im Boden. Unter natürlichen Bedingungen musste mit einer kontinuierlichen Abgabe von Exsudaten durch *E. repens* gerechnet werden (vgl. UNDERSTRUP et al. 2005). Diese enthalten nachgewiesen allelopathisch wirksame Verbindungen (vgl. Abschnitt 3.3.2.2). Damit erfolgte im Untersuchungsgebiet eine Akkumulation der allelopathischen Substanzen in der Rhizosphäre des langjährigen *Elytrigia*-Monobestands (vgl. DOS SANTOS et al. 2004), wobei mit steigenden Konzentrationen auch die hemmenden Wirkung der allelopathischen Substanzen im Boden zunahm (UNDERSTRUP et al. 2005). Die Autotoxizität von *E. repens*, verbunden mit einer monokulturbedingten Verknappung bestimmter Nährstoffressourcen im Boden, behinderte damit das Wachstum von *E. repens* und begünstigte somit wiederum die Ausbreitung von *A. elatius*.

Bisher nicht erfasst von der Filtertheorie wurde zudem das genetische Potential für limitierte Wachstumsbedingungen. Das genetische Potential von *E. repens* ist auf extensive Wachstumsbedingungen programmiert. Deshalb kann sich *E. repens* unter ungünstigen Bedingungen besser anpassen. *A. elatius* dagegen besitzt ist auf intensive Wachstumsbedingungen

programmiert. Deshalb besitzt *A. elatius* unter günstigen Bedingungen ein höheres Ertragspotential, welches auch besser ausgefahren werden kann. Zum Beleg dieser Hypothese sind jedoch noch weiterer Untersuchungen nötig.

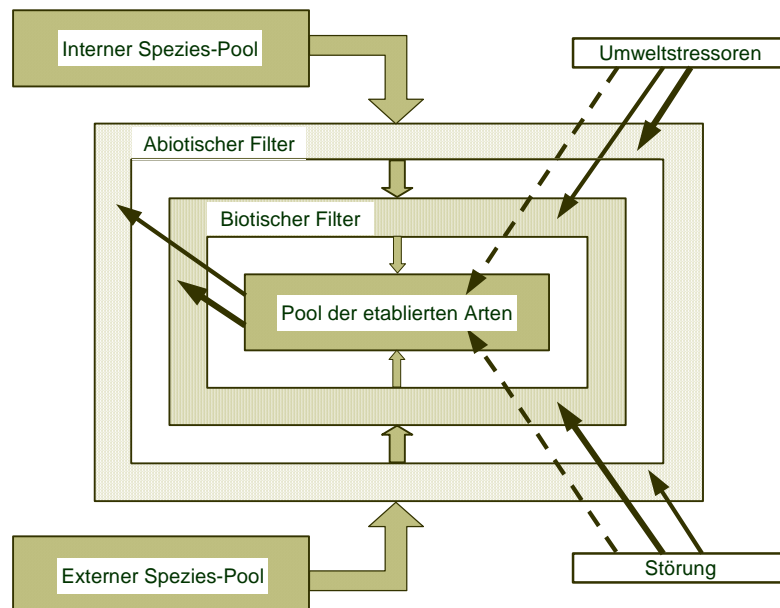


Abbildung 4.1: Dynamisches Filtermodell nach FATTORINI & HALLE (2004).

Nach der Dynamischen-Filter-Theorie repräsentiert der Pool der etablierten Arten die aktuelle Population in einem Lebensraum. Die Summe der potentiellen neuen Mitglieder einer Gemeinschaft wird als Speziespool bezeichnet (ZOBEL et al. 1998), wobei zwischen dem internen Spezies-Pool (Organismenbank im Lebensraum) und dem externen Speziespool (Samen- bzw. Diasporenregen aus der Umgebung) unterschieden wird. Die potentiell neuen Mitglieder der Gemeinschaft müssen zwei Filter passieren, um sich in der lokalen Population durchzusetzen (vgl. KEDDY 1992, DÍAZ et al. 1998). Dabei sind nur Arten mit speziellen Eigenschaften fähig, die Filter zu durchdringen. Die eindringenden Arten müssen den abiotischen Filter (geogene Faktoren) vor dem biotischen Filter (biogene Faktoren wie Konkurrenten, Symbionten, Herbivoren oder Krankheitserreger) überwinden. Somit stellt der abiotische Filter den elementareren der beiden Filter dar (vgl. V1, V2, V3; FATTORINI & HALLE 2004, WAGNER 2004a). Die Ausbildung der Filtersysteme ist vom Ökosystem und der Pflanzengemeinschaft abhängig (HAIRSTON et al. 1995, GEORGE & BAZZAZ 1999). Zudem sind die Filter durch interne Rückkopplungsmechanismen und durch externe Einflüsse (Stressoren, Störungen) ständig zeitlichen Veränderungen unterworfen (Pfeile; vgl. ROUGHGARDEN & DIAMOND 1986, LAMBERS et al. 1998). Die Stärke dieser Veränderungen ist von der Art, der Intensität, der Dauer und der Frequenz der Störung, von Interaktionen verschiedenartiger Störungen, von der Jahreszeit, in der es zur Störung kommt, von der Habitatscharakteristik sowie dem regionalen und dem lokalen Spezies-Pool abhängig (GROSS 1987, WEIHER & KEDDY 1995, ZOBEL et al. 1998, FATTORINI & HALLE 2004).

4.3.2 Konsequenzen für den Eingriff in Regenerationsprozesse

Soeben wurde der Verlauf der Sukzession am Standort Steudnitz anhand des dynamischen Filtermodells theoretisch erklärt (Abschnitt 4.3.1). Nun soll auch auf die praktischen Konsequenzen der vorliegenden Ergebnisse für die Steuerung von Regenerationsprozessen eingegangen werden.

Die hier besprochene Untersuchungsfläche in der Nähe von Steudnitz ist im regionalen Randordnungsplan fixiert. Dabei zählt diese Fläche als Sukzessionsfläche nach dem Agrarraumnutzungs- und Pflegeplan (ANP) zu den ökologischen und landeskulturellen Vorrang-

flächen (ÖLV). Folglich entscheiden die regionalen und lokalen Behörden, ob eine Sanierung, eine Renaturierung oder eine Rekultivierung für die Fläche anzusetzen ist.

Für gezielte Eingriffe muss zunächst geklärt werden ob die Belastung der Sukzessionsfläche (abiotischer Filter; vgl. „Dynamische Filtertheorie“ Abschnitt 4.3.1) noch so hoch ist, dass eine Sanierung nötig ist. Ein Sanierungsbedarf besteht, wenn bestimmte Prüfwerte überschritten werden (BBODSCHV 1999), um die Gefahr für den Wasser-, den Luft- und den Biopfad einzudämmen. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt sind Sanierungsmaßnahmen für Steudnitz nicht mehr erforderlich, da die Belastungssituation stark zurückgegangen ist. Falls jetzt Renaturierungsabsichten bestehen, sind Pflegepläne zu erstellen.

Zur Erstellung von Begleitplänen für mögliche Eingriffe in gestörte Ökosysteme auf belasteten Standorten mit Kalkausgangsgestein lieferten die vorliegenden Ergebnisse wichtige Grundlagen. Die Konsequenzen der vorliegenden Untersuchungen zur gezielten Beeinflussung von Remediationsprozessen auf der Grundlage von Bewässerung, Stickstoffdüngung, Pflanzen-Mischkulturen und Wirkstoffapplikation wurden bereits ausführlich im Abschnitt 4.2.2 dargestellt.

Zudem ergaben die vorliegenden Untersuchungen Erkenntnisse zur besseren Indikation belasteter Standorte:

- Aus den vorliegenden Ergebnissen kristallisierten sich Faktoren heraus, die zur Modellierung von Regenerationsprozessen im Rahmen des „Dynamischen Filtermodells“ von entscheidender Bedeutung sind. So stellten der Bodenstickstoffstatus und der Substratfeuchtegehalt die wesentlichen Einflussgrößen auf die Ausbreitungsdynamik der beiden Grasarten dar und waren damit fundamentale Bestandteile des abiotischen Filters.
- Nach den vorliegenden Untersuchungen können die beiden untersuchten Pflanzenspezies aufgrund ihrer unterschiedlichen Ausbreitungsdynamik in Abhängigkeit von der geogenen Belastungssituation Hinweise auf den Grad der Belastung eines Standortes geben: *Elytrigia*-Rasen deuten auf ungünstige Standortbedingungen hin (geochemische Belastung, Stickstoffmangel, Trockenheit), die Sanierungsmaßnahmen zur Folge haben könnten. Großflächige *Arrhenatherum*-Bestände weisen dagegen auf niedrige geogene Belastungen und eine optimale Stickstoffverfügbarkeit im Substrat hin, ein Sanierungsbedarf ist unwahrscheinlich. Zur genauen Beurteilung einer Belastungssituation sind jedoch weitere Untersuchungen eines Standorts nötig.
- Zudem ergaben die vorliegenden Untersuchungen, dass eine Kombination verschiedener pflanzenphysiologischer Stressindikatoren auf die Art eines Stressors hinweist (vgl. Tabelle 4.2.1). Dies ermöglicht die Analyse von Stressfaktoren und die Beurteilung von Belastungssituationen in gestörten Ökosystemen über stressphysiologische Pflanzenuntersuchungen.

5 ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit studierte die geo-biogenen Interaktionsmechanismen der beiden Grasarten *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens*.

Den Hintergrund für die vorliegende Arbeit im Rahmen des Graduiertenkollegs „Funktions- und Regenerationsanalyse belasteter Ökosysteme“ bildete die Situation im Untersuchungsgebiet Steudnitz. Die Emissionen des ehemaligen Phosphatdüngemittelwerkes Steudnitz beeinflussten den Boden (z. B. erhöhte P-Gehalte, verschobene Na:K-Verhältnisse, Boden-salinität) und veränderten die Artenzahl und die Artenzusammensetzung der Flora und Fauna der angrenzenden Gebiete. Mit der Stilllegung des Werkes begann die Regeneration des gestörten Gebietes.

Die vorliegende Arbeit verlagerte einen Prozessausschnitt des Regenerationsprozesses vom Standort Steudnitz ins Modell. Dabei bildete folgende Tatsache die Grundlage für Arbeit: Solange der Emittent aktiv war, erwies sich *E. repens* als eine der dominanten Arten des gestörten Ökosystems; doch nach der Stilllegung des Werkes und mit dem Rückgang der Bodenbelastung ging der *Elytrigia*-Bestand zurück. Demgegenüber breitete sich *A. elatius* erst nach der Stilllegung des Werkes zunehmend aus.

Die im Rahmen der vorgelegten Arbeit durchgeführten Untersuchungen wurden in drei experimentelle Abschnitte mit folgenden Problemstellungen untergliedert:

- 1) Untersuchungen zum Einfluss geochemischer und geohydrologischer Faktoren von standorttypischen Substraten (V1a) und von einem Referenzsubstrat (V1b) auf *A. elatius* und *E. repens* unter der zusätzlichen Einwirkung zeitgleicher Bio-Bio-Interaktionen (Mischkultur);
- 2) Untersuchungen zum Einfluss inter- und intraspezifischer Bio-Bio-Interaktionen beider Grasarten in einer zeitlichen Abfolge (Fruchtfolge von Monokulturen, V2);
- 3) Untersuchungen zum Einfluss allelopathisch wirkender Phytoeffektoren auf geo-biogene Interaktionen beider Grasarten (V3).

Anhand morphologischer und physiologisch-biochemischer Indikatoren wurden die Reaktionen der Grasarten auf geogene und biogene Faktoren analysiert. Dabei ergaben sich aus den vorliegenden Untersuchungen verschiedene methodische Konsequenzen, die zugleich zur methodischen Weiterentwicklung beitragen sollten. Daneben ließen sich aus den vorliegenden Untersuchungen Konsequenzen für die Phytoremediation ableiten. Des Weiteren wurden die populationsökologischen Reaktionen beider Grasarten im Zusammenhang mit der Gültigkeit der Thesen des Dynamischen Filtermodells diskutiert. Zudem wurde die Frage gestellt, ob sich aus den vorliegenden Untersuchungen Konsequenzen für die Phytoremediation ableiten lassen.

Die Untersuchungen zum Einfluss der geochemischen und geohydrologischer Faktoren von verschiedenen Substraten unter der zusätzlichen Einwirkung von Bio-Bio-Interaktionen (V1) führten zu folgenden Resultaten:

- 15 Jahre nach der Stilllegung des Emittenten reduzierte sich das geochemische **Belastungsmuster** am Standort Steudnitz deutlich (Salinitätsabnahme, pH-Wert-Neutralisierung, verminderte Cadmiumverfügbarkeit im Oberboden). Damit nahm auch der Einfluss dieser geogenen Faktoren auf die Artendiversität im Untersuchungsgebiet ab.

- Die Ausbreitungsdynamik von *A. elatius* und *E. repens* und damit auch ihre Etablierung im Untersuchungsgebiet Steudnitz wurde auch zum Untersuchungszeitpunkt primär von geogenen (speziell von geochemischen) Faktoren bestimmt. Als wichtigster und gleichzeitig limitierender geogener Faktor erwies sich in den vorliegenden Untersuchungen der Gehalt an pflanzenverfügbarem **Stickstoff** im Substrat. Mit 3 ppm im Unterhangboden und 26 ppm im Mittelhangboden wiesen die standorttypischen Böden für Graslandstandorte extrem niedrige Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff auf.

Die daraus resultierende eingeschränkte Stickstoffaufnahme der Pflanzen limitierte das Wachstum (Wachstumsreduktion um 70 % auf Unterhangsubstrat im Vergleich zum optimal gedüngten Referenzsubstrat) und den Bodenbedeckungsgrad der beiden Grasarten. Diese Wachstumshemmung resultierte aus physiologisch-biochemischen stressbedingten Veränderungen.

Folglich war die Stickstoffversorgung der Pflanzen zum Untersuchungszeitpunkt die wesentliche Einflussgröße für die Ausbreitungsdynamik von *A. elatius* und *E. repens* und für den Sukzessionsverlauf in Steudnitz (sowie für beabsichtigte Remediationsvorhaben).

- Um geochemische substratspezifische Faktorenwirkungen bestimmen zu können, wurden *A. elatius* und *E. repens* auf einem Referenzsubstrat kultiviert, das den Pflanzen eine optimale Stickstoffversorgung bot und frei von Salinität, Schwermetallbelastung und anderen geochemischen Stressoren war. Auf diesem Referenzsubstrat wurde der Einfluss der **Substratfeuchte** auf *A. elatius* und *E. repens* erfasst. Dabei löste Trockenheit bei beiden Gräsern eindeutig Stress aus. Dies wurde in der vorliegenden Arbeit durch morphologische Parameter (um bis zu 20 % verringerte Sprossbiomassen unter Trockenheit), durch physiologische Daten (um 5 % reduzierte effektive und maximale Quantenausbeuten) und besonders durch biochemische Indikatoren (um bis zu 100 % erhöhte Gehalte an freiem Prolin; gesteigerte Aktivitäten der Superoxiddismutasen) nachgewiesen.

Eine beginnende Resistenzbildung gegenüber Trockenheit zeigte sich bei beiden Grasarten an der Akkumulation des für die Trockentoleranz wichtigen Elements Kalium, der Spross-Wurzel-Verhältnisse zu Gunsten der Wurzeln und an der Akkumulation des Stressmetaboliten freies Prolin unter Wassermangel. Somit beeinflusste neben dem Bodenstickstoffstatus auch die Substratfeuchte als entscheidender Faktor die Ausbreitungsdynamik (Artendiversität) am Standort und damit den Regenerationsprozess.

- Die genannten geogenen Faktoren bestimmten zudem wesentlich die **Konkurrenzkraft** beider Gräser. Z. B. wies *A. elatius* einen deutlich höheren Stickstoffbedarf (gekennzeichnet durch einen um 260 % höheren Stickstofftransfer) auf als *E. repens*. Eine niedrige Stickstoffverfügbarkeit, wie sie auf den standorttypischen Substraten vorlag, führte somit zu einem Konkurrenznachteil von *A. elatius* gegenüber *E. repens* mit der Folge, dass die Arr-

henatherum-Etablierung auf den stickstoffarmen Böden im Untersuchungsgebiet erschwert wurde. Daneben reagierte *A. elatius* auf Trockenheit deutlich empfindlicher als *E. repens* (vgl. z. B. die um bis zu 500 % höhere Akkumulation des Stressindikators freies Prolin von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens*). Somit wurde die Konkurrenzkraft von *A. elatius* im Vergleich zu *E. repens* auch auf trockenen Standorten beeinträchtigt. *E. repens* dagegen konnte sowohl Stickstoffmangel als auch Wasserknappheit besser tolerieren und erzielte damit auf den stickstoffarmen Böden am Standort einen Konkurrenzvorteil gegenüber *A. elatius*. Umgekehrt gewann *A. elatius* jedoch durch eine bessere Stickstoff- und Wasserversorgung an Konkurrenzkraft gegenüber *E. repens*.

- **Bio-Bio-Interaktionen** gewannen für die Artendiversität am Standort erst mit deutlich reduzierter geogener Belastungssituation und unter moderater Substratfeuchte an Bedeutung. Die vorliegenden Untersuchungen ergaben, dass in einer Mischkultur (zeitgleiche) biogene Einflüsse auf *A. elatius* und *E. repens* bestanden. Diese Bio-Bio-Interaktionen waren jedoch nicht immer eindeutig und wurden zudem stark von geochemischen und geohydrologischen Faktoren überlagert.

Im Hinblick auf eine beabsichtigte Phytoremediation wird bei einer optimalen Nährstoffverfügbarkeit und einer moderaten Substratfeuchte in einer Mischkultur das Wachstum beider Grasarten stimuliert. Bezogen auf das Untersuchungsgebiet Steudnitz konnte sich folglich die Anwesenheit der bereits am Standort gut etablierten Spezies *E. repens* fördernd auf das Wachstum von *A. elatius* auswirken und damit die Verbreitung von *A. elatius* am Standort unterstützen.

Die Untersuchungen zum Einfluss biogener Interaktionen zwischen beiden Grasarten in einer zeitlichen Abfolge (Fruchtfolge von Monokulturen V2) ergaben folgende Erkenntnisse:

- Eine **Vorkultur** (als „zeitliche“ Mischkultur in Form einer Fruchtfolge) wirkte sich störend auf beide Grasarten aus. Jede Vorkulturvariante (Vorbewuchs und/oder Pflanzenstücke) beeinflusste im Vergleich zur Kontrolle die Nachfrüchte auf der Ebene der Elementaufnahme sowie auf der morphologischen und der biochemischen Ebene. Die Biomassenbildung beider Grasarten wurde durch jede Vorkulturvariante, selbst durch die zusätzliche Gabe von Pflanzenstücken zum optimal gedüngten Substrat, um bis zu 70 % eingeschränkt. Damit beeinflusste nicht nur ein Vorbewuchs sondern auch Pflanzenrückstände von *A. elatius* und *E. repens* das Wachstum und die Entwicklung von *A. elatius* und *E. repens*.

Für die Vorkultureffekte wurden zwei Ursachen abgeleitet: Erstens förderte ein Vorbewuchs des Substrats die Mikroflora des Substrats, wodurch für die Nachfrüchte ein temporärer Stickstoffmangel verursacht wurde. Dieser Stickstoffmangel spiegelte sich sowohl in der niedrigeren Stickstoffaufnahme der Nachfrüchte als auch in reduzierten Biomassen und in verringerten Gehalten an freiem Prolin der Nachfrüchte wider. Zweitens traten allelopathische Effekte der Vorfrüchte auf die Nachfrüchte auf.

Die Untersuchungen zum Einfluss allelopathisch wirkender Phytoeffektoren auf geo-biogene Interaktionen beider Grasarten (V3) führten zu folgenden Erkenntnissen:

- Als allelopathische Phytoeffektoren mit Signalwirkung verursachten die **Wirkstoffe** Ferulasäure und BOA eine Vielzahl von physiologischen und biochemischen Veränderungen (z. B. der Nährstoffaufnahme, des Proteinstoffwechsels oder der Enzymaktivitäten), die schließlich auch in einem veränderten Wachstum beider Grasarten resultierten. Dabei wirkten beide Wirkstoffe dosisspezifisch auf die Grasarten ein.

Niedrige Wirkstoffdosen (0,1 mM Fer bzw. 0,01 mM BOA) verbesserten das Wachstum beider Grasarten (um ca. 50 %) und erhöhten zudem die Toleranz der Pflanzen gegenüber Trockenstress.

Hohe Wirkstoffdosen (ab 1 mM Fer bzw. 0,1 mM BOA) verursachten schließlich die erwarteten hemmenden Effekte auf das Wachstum beider Grasarten, die auf die allelopathische Aktivität von Ferulasäure und BOA zurückzuführen waren. Ferner verstärkten die hohen Wirkstoffdosen über eine Schwächung des gesamten Organismus die Auswirkungen der Trockenheit auf *A. elatius* und *E. repens*.

Damit bieten die Wirkstoffe Einsatzmöglichkeiten als Stresstoleranzaktivatoren sowie zur Steuerung von Remediationsprozessen.

- Neben den bisher genannten biogenen Einflussgrößen auf die Etablierung beider Grasarten im Untersuchungsgebiet spielte auch die allelopathische **Autotoxizität** von *E. repens* eine entscheidende Rolle für die Vegetationsdynamik. Die vorliegenden Untersuchungen wiesen vermehrt auf eine solche Autotoxizität hin. Über allelopathische Substanzen, wie Ferulasäure und BOA, und über eine Nährstoffverknappung durch den langjährigen *Elytrigia*-Monobestand am Standort Steudnitz schwächte sich *E. repens* selbst, begünstigte damit aber gleichzeitig die Ausbreitung von *A. elatius* in Steudnitz.

Die Diskussion der populationsökologischen Reaktionen beider Grasarten im Zusammenhang mit der Gültigkeit der Thesen der **Dynamischen Filtertheorie** nach FATTORINI & HALLE (2004) ergab folgende Aspekte:

- Die grundsätzliche Gültigkeit der Filtertheorie konnte durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt werden. Der Bodenstickstoffstatus und der Bodenwassergehalt erwiesen sich als die entscheidenden Komponenten des abiotischen Filters. Für eine Modellierung von Remediationsprozessen anhand des Dynamischen Filtermodells sind diese beiden Komponenten damit von entscheidender Bedeutung.
- Im Bezug auf biogene Interaktionen verdeutlichten die vorliegenden Untersuchungen aber, dass die Dynamische Filtertheorie bestimmte Aspekte, wie eine fördernde Wirkung (statt der bisher konstatierten selektierenden Wirkung) des biotischen Filters oder eine autotoxizitätsbedingte Selbstzerstörung des biotischen Filters bisher nicht berücksichtigt.

Ferner ergaben sich aus der vorliegenden Arbeit folgende methodische Konsequenzen:

- Die **Dampfsterilisation** des Substrats wirkte nur zum Teil über die Abtötung von Bodenorganismen, stärker aber über veränderte bodenchemische Eigenschaften (Elementverfüg-

barkeit, besonders Stickstoffverfügbarkeit, pH-Wert, Wasserhaltekapazität) auf die beiden Grasarten ein. Dieser Effekt wurde bisher nur vereinzelt in der Literatur beschrieben, muss aber beim Einsatz der Autoklavierung als Mittel zur Bodensterilisierung beachtet werden.

- Die untersuchten morphologischen, physiologischen und biochemischen Parameter eigneten sich grundsätzlich als **Stressindikatoren**. Dabei erwiesen sich morphologische Parameter und der biochemische Stressindikator freies Prolin sogar als geeignet, Bio-Bio-Wechselwirkungen anzuzeigen. Dieser Aspekt wurde für das freie Prolin bisher kaum in anderen Arbeiten beschrieben.

Jedoch können nicht alle der Stressindikatoren ohne Einschränkungen eingesetzt werden: Gerade der Stressindikator freies Prolin war deutlich von der Stickstoffversorgung der Pflanzen abhängig. Bei einer niedrigen Stickstoffversorgung (z. B. auf naturbelassenem standorttypischen Substrat) zeigte freies Prolin keinen Stress an. Auch dieser Aspekt fand in anderen Arbeiten bisher kaum Beachtung.

Die Superoxiddismutasen dagegen waren als enzymatische Stressindikatoren kaum von der Stickstoffversorgung der Pflanzen abhängig und damit auch zur Stressindikation bei Stickstoffmangel-Pflanzen geeignet.

- Zur Beurteilung der Eignung einer Pflanzenart für die **Phytoremediation** sind die biomasseunabhängigen Transferfaktoren nur bedingt geeignet. Zu diesem Zweck sollte der Elemententzug bevorzugt werden, da dieser auch die Biomassebildung der Pflanzen mit einbezieht.

Zusammenfassend wurde die Artendiversität, die Abundanz und die Vegetationsdynamik am Standort Steudnitz vorrangig durch geogene Faktoren, insbesondere durch den Stickstofffaktor, und erst danach durch biogene Einflüsse determiniert. Zugleich stellten der Stickstofffaktor, der Wasserfaktor und schließlich eine räumliche oder zeitliche Mischkultur (als biogene Faktoren) entscheidende Einflussgrößen auf den Sukzessionsprozess in Steudnitz dar. Durch eine gezielte Variation dieser Faktoren können Remediationsprozesse gesteuert werden.

Damit liefern die vorliegenden Untersuchungen wichtige Erkenntnisse zur Bewertung und Interpretation der Belastungssituation gestörter Ökosysteme. Zugleich präsentieren die Untersuchungen Wege, Regenerationsprozesse auf solchen Ökosystemen zu steuern, mit dem Ziel die Belastungssituation zum Schutz vor Umwelt- und Gesundheitsschäden zu minimieren.

LITERATUR

- ABRAHAM EM, HUANG B, BONOS SA & MEYER WA (2004) Evaluation of drought resistance for Texas Bluegrass, Kentucky Bluegrass and their hybrids. *Crop Science* 44(5): 1746-1753.
- ADLER PR, ARORA R, EI-GHAOUTH A, GLENN DM & SOLAR JM (1994) Bioremediation of phenolic compounds from water with plant root surface peroxidases. *Journal of Environmental Quality* 23(5): 1113-1117.
- ADOM KK & LIU RH (2002) Antioxidant activity of grains. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 50(21): 6182-6187.
- AGBODEN (2005) Bodenkundliche Kartieranleitung. Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe & Staatliche Geologische Dienste der Bundesrepublik Deutschland, Hannover, 438 S.
- AHONSI MO, BERNER DK, EMECHEBE AM & LAGOKE ST (2002) Effects of soil pasteurisation and soil N status on severity of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. in maize. *Soil Biology & Biochemistry* 34(11): 1675-1681.
- AICHELE & SCHWEGLER (1998) Unsere Gräser. Franck Kosmos Verlag, Stuttgart, 224 S.
- ALEF K (1991) Methodenhandbuch Bodenmikrobiologie. Aktivitäten, Biomasse, Differenzierung. Ecomed Verlag, Landsberg/Lech, 284 S.
- ALPIEVA KI, TASKOVA RM, EVSTATIEVA LN, HANDJIEVA NV & POPOV SS (2003) Benzoxazinoids and iridoid glucosides from four *Lamium* species. *Phytochemistry* 64(8): 1413-1417.
- AL-KARAKI GN (2001) Germination, sodium, and potassium concentrations of barley seeds as influenced by salinity. *Journal of Plant Nutrition* 24(3): 511-522.
- ALMANSOURI M, KINET JM & LUTTS S (2001) Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant and Soil* 231(2): 243-254.
- ANGERS DA & CARON J (1998) Plant-induced changes in soil structure: processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42(1-2): 55-72.
- ANKE M, SCHÄLLER G, MÜLLER M & KRÄMER K (1991a) Die Auswirkungen der Emissionen eines Phosphatwerkes im Mittleren Saaletal auf die Zusammensetzung der Flora. 1. Mitt.: Mengenelemente (Asche, Phosphor, Kalzium, Magnesium, Natrium). In: M ANKE, B GROPPPEL, H GÜRTLER, M GRÜN, I LOMBECK & HJ SCHNEIDER (Hrsg.): *Mengen und Spurenelemente, 11. Arbeitstagung*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ANKE M, SCHÄLLER G, DORN W, GRÜN M & SUCMAN E (1991b) Die Auswirkungen der Emissionen eines Phosphatwerkes im Mittleren Saaletal auf die Zusammensetzung der Flora. 3. Mitt.: Ultrapurenelemente (Fluor, Molybdän, Nickel, Blei, Kadmium, Arsen). In: M ANKE, B GROPPPEL, H GÜRTLER, M GRÜN, I LOMBECK & HJ SCHNEIDER (Hrsg.): *Mengen und Spurenelemente, 11. Arbeitstagung*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ANKE M, SCHÄLLER G, VON KNORRE D, KRÄMER K, GLEI M, DORN W, KMINIAK M (1992a) Die Auswirkungen der Emissionen eines Phosphatwerkes im Mittleren Saaletal auf die Zusammensetzung der Flora und Fauna. 4. Mitt.: Der Mengenelementgehalt (Asche, Phosphor, Kalzium, Magnesium, Kalium, Natrium) verschiedener Mäuse- und Spitzmausarten.. In: M ANKE, B GROPPPEL, H GÜRTLER, M GRÜN, I LOMBECK & HJ SCHNEIDER (Hrsg.): *Mengen- und Spurenelemente, 12. Arbeitstagung*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ANKE M, SCHÄLLER G, ARNHOLD W, VON KNORRE D, MÜLLER M, GLEI M & KRÄMER K (1992b) Die Auswirkungen der Emissionen eines Phosphatwerkes im Mittleren Saaletal auf die Zusammensetzung der Flora. 5. Mitt.: Spurenelemente (Mangan, Zink, Kupfer, Lithium, Kadmium) verschiedener Mäuse- und Spitzmausarten.. In: M ANKE, B GROPPPEL, H GÜRTLER, M GRÜN, I LOMBECK & HJ SCHNEIDER (Hrsg.): *Mengen- und Spurenelemente, 12. Arbeitstagung*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ARGANDOÑA VH & CORCUERA LJ (1985) Distribution of hydroxamic acids in *Zea mays* tissues. *Phytochemistry* 24(1): 177-178.
- ASHRAF M, AHMAD A & MCNEILLY T (2001) Growth and photosynthetic characteristics in pearl millet under water stress and different potassium supply. *Photosynthetica* 39(3): 389-394.
- AZEVEDO MD, ALAS RM, SMITH RJ & LEA PJ (1998) Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation in the leaves and roots of wild type and catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum* 104(2): 280-292.
- BAGHESTANI A, LEMIEUX C, LEROUX GD, BAZIAMAKENGA R & SIMARD RR (1999) Determination of allelochemicals in spring cereal cultivars of different competitiveness. *Weed Science* 47(5): 498-504.
- BANOWETZ GM, DIERKSEN KP, AZEVEDO MD & STOUT R (2004) Microplate quantification of plant leaf superoxide dismutases. *Analytical Biochemistry* 332(2): 314-320.

- BAON JB, SMITH SE & ALSTON AM (1994a) Growth-response and phosphorus uptake of rye with long and short root hairs - interactions with mycorrhizal infection. *Plant and Soil* 167(2): 247-254.
- BAON JB, SMITH SE & ALSTON AM (1994b) Phosphorus uptake and growth of barley as affected by soil-temperature and mycorrhizal infection. *Journal of Plant Nutrition* 17(2-3): 479-492.
- BATES LS, WALDREN RP & TEARE ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39(1): 205-207.
- BAUMELER A, HESSE M & WERNER C (2000) Benzoxazinoids-cyclic hydroxamic acids, lactams and their corresponding glucosides in the genus *Aphelandra* (Acanthaceae). *Phytochemistry* 53(2): 213-222.
- BAZIRAMAKENGA R & LEROUX GD (1998) Economic and interference threshold densities of quackgrass (*Elytrigia repens*) in potato (*Solanum tuberosum*). *Weed Science* 46(2): 176-180.
- BAZIRAMAKENGA R, SIMARD RR & LEROUX GD (1994) Effects of benzoic and cinnamic acids on growth, mineral composition, and chlorophyll content of soybean. *Journal of Chemical Ecology* 20(11): 2821-2833.
- BBODSCHV (1999) Bundes-Bodenschutz- und Altlastenverordnung Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Bonn.
- BEAUCHAMP CO & FRIDOVICH I (1971) Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Annals of Biochemistry* 44(1): 276-287.
- BELZ RG & HURLE K (2004) A novel laboratory screening bioassay for crop seedling allelopathy. *Journal of Chemical Ecology* 30(1): 175-198.
- BENNETT RN & WALLSGROVE RM (1994) Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist* 127(4): 617-633.
- BERGMANN H (1980) Biologische Grundlagen zur Erhöhung der Wasserausnutzung bei ausgewählten Kulturpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Anwendung von Phytoeffektoren (*Dissertation B*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- BERGMANN (1996) Physiologische Wirkung von biogenen Aminen bei Pflanzen. In: DM BEUTLING (Hrsg.) *Biogene Amine in der Ernährung*. Springer-Verlag, Berlin, S. 31-43.
- BERGMANN H, ECKERT H & MEISGEIER G (1990) Einfluß von Monoethanolamin auf Ertrag und Wasserausnutzung von Sommergerste. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 153: 21-24.
- BERGMANN H, LIPPMANN B & LEINHOS V (1998) Einfluß einer Streßresistenz- und Streßtoleranzaktivierung auf die Qualität von Pflanzenprodukten. XXXIII. Vortragstagung der Deutschen Gesellschaft für Qualitätsforschung Dresden, 9-28.
- BERGMANN H, LIPPMANN B, LEINHOS V, TIROKE S & MACHELETT B (1999) Activation of stress resistance in plants and consequences for product quality. *Journal of Applied Botany* 73(5-6), 153-161.
- BERGMANN H, MACHELETT B & LEINHOS V (1994) Effects of natural amino-alcohols on the yield of essential amino-acids and the amino-acid pattern in stressed barley. *Amino Acids* 7(3): 327-331.
- BERGMANN H, ROST S & MACHELETT B (2002) Improvement of drought toleration and changes of glycine betaine or proline accumulation in *Hordeum vulgare* L. by choline and 2-aminoethanol treatments. *Journal of Applied Botany* 76(3-4): 87-95.
- BERGMANN W (1993) Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena, 836 S.
- BERTIN C, YANG X & WESTON LA (2003) The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* 256(1): 67-83.
- BLANKE V, RENKER C, WAGNER M, FÜLLNER K, HELD M, KUHN AJ & BUSCOT F (2005) Nitrogen supply affects arbuscular mycorrhizal colonization of *Artemisia vulgaris* in a phosphate-polluted field site. *New Phytologist* 166: 981-992.
- BLUM U & GERIG TM (2005) Relationships between phenolic acid concentrations, transpiration, water utilization, leaf area expansion, and uptake of phenolic acids: Nutrient culture studies. *Journal of Chemical Ecology* 31(8): 1907-1932.
- BLUM U & REBBECK J (1989) Inhibition and recovery of cucumber roots given multiple treatments of ferulic acid in nutrient culture. *Journal of Chemical Ecology* 15(3): 917-928.
- BLUM U, WENTWORTH TR, KLEIN K, WORSHAM AD, KING LD, GERIG TM & LYU SW (1991) Phenolic acid content of soils from wheat-no till, wheat-conventional till, and fallow-conventional till soybean cropping systems. *Journal of Chemical Ecology* 17(6): 1045-1068.

- BOHNERT HJ & SHEVELEVA E (1998) Plant stress adaptations – making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology* 1(3): 267-274.
- BOLHAR-NORDENKAMPF HR, LONG SP, BAKER NR, ÖQUIST G, SCHREIBER U & LECHNER E (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology* 3(4): 497-514.
- BORRIS HG & LIBBERT R (Hrsg.) (1985) Wörterbücher der Biologie. Pflanzenphysiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 591 S.
- BOWLER C, VAN MONTAGU M & INZÉ D (1992) Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 83-116.
- BRADFORD MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72(1-2): 248-254.
- BRAVO HR, COPAJA SV, FIGUEROA-DUARTE S, LAMBOROT M & SAN MARTÍN J (2005) 1,4-benzoxazin-3-one, 2-benzoxazolinone and gallic acid from *Calceolaria thyrsoiflora* Graham and their antibacterial activity. *Zeitschrift für Naturforschung C (Biosciences)* 60(5-6): 389-393.
- BRIDGES SM & SALIN ML (1981) Distribution of iron-containing superoxide dismutase in vascular plants. *Plant Physiology* 68(2): 275-278.
- BRUNOLD C (1996) Einleitung. In: C BRUNOLD, A RÜEGSEGGER & R BRÄNDLE (Hrsg.) *Stress bei Pflanzen*. Verlag Paul Haupt, Bern, 1-34.
- BURGESS DR & HEPWORTH G (1996) Examination of sclerotial germination in *Sclerotinia minor* with an in vitro model. *Canadian Journal of Botany* 74(3): 450-455.
- BURGOS NR & TALBERT RE (2000) Differential activity of allelochemicals from *Secale cereale* in seedling bioassays. *Weed Science* 48(3): 302-310.
- BURGOS NR, TALBERT RE, KIM KS & KUK YI (2004) Growth inhibition and root ultrastructure of cucumber seedlings exposed to allelochemicals from Rye (*Secale cereale*). *Journal of Chemical Ecology* 30(3): 671-689.
- CALLAWAY RM & DAVIS FW (1998) Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *Journal of Vegetation Science* 9(5): 647-656.
- CAMERON HJ & JULIAN GR (1980) Inhibition of protein-synthesis in lettuce (*Lactuca-sativa* L) by allelopathic compounds. *Journal of Chemical Ecology* 6(6): 989-995.
- CASPERSEN S, SUNDIN P, MUNRO M, ADALSTEINSSON S, Hooker JE & Jensen P (1999) Interactive effects of lettuce (*Lactuca sativa* L.), irradiance, and ferulic acid in axenic, hydroponic culture. *Plant and Soil* 210(1): 115-126.
- CASTELLUCCIO C, PAGANGA GN, MILIKIAN N, BOLWELL GP, PRIDHAM J, SAMPSON J & RICE-EVANS CA (1995) Antioxidant potential of intermediates in phenylpropanoid metabolism in higher plants. *FEBS Letters* 368(1): 188-192.
- CAVIERES LA, PENALOZA A, PAPIĆ C & TAMBUTTI M (1998) Nurse effect of *Laretia aculis* (Umbelliferae) in the high Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71(3): 337-347.
- CHAMBERS DP & ATTILLI PM (1994) The ash-bed effect in eucalyptus-regnans forest – chemical, physical and microbiological changes in soil after heating or partial sterilization. *Australian Journal of Botany* 42(6): 739-749.
- CHANDRASEKAR V, SAIRAM RK & SRIVASTAVA GC (2000) Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185(4): 219-227.
- CHEN Q & WONG JWC (2006) Growth of *Agropyron elongatum* in a simulated nickel contaminated soil with lime stabilization. *Science of the Total Environment* 366(2-3): 448-455.
- CHENG HY & SONG SQ (2006) Species and organ diversity in the effects of hydrogen peroxide on superoxide dismutase activity in vitro. *Journal of Integrative Plant Biology* 48(6): 672-678.
- CHIAPUSIO G, PELLISSIER F & GALLET C (2004) Uptake and translocation of phytochemical 2-benzoxazolinone (BOA) in radish seeds and seedlings. *Journal of Experimental Botany* 55(402): 1587-1592.
- CONERT HJ (2000) Pareys Gräserbuch. Parey Buchverlag, Berlin, 592 S.
- CORRÉA A, STRASSER RJ & MARTINS-LOUÇÃO MA (2006) Are mycorrhiza always beneficial? *Plant and Soil* 279(1-2): 65-73.
- CORTAS NK & WAKID NW (1990) Determination of inorganic nitrate in serum and urine by a kinetic cadmium-reduction method. *Clinical Chemistry* 36(8):1440-1443.
- COX CB & MOORE PD (1987) Einführung in die Biogeographie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 311 S.
- CUNNINGHAM SD, BERTI WR & HUANG JWW (1995) Phytoremediation of contaminated soils. *Trends in Biotechnology* 13(9): 393-397

- DAEHLER CC & GOERGEN EM (2005) Experimental restoration of an indigenous Hawaiian grassland after invasion by buffel grass. *Restoration Ecology* 13(2): 380-389.
- DAVIS LC, CASTRO-DIAZ S, ZHANG QZ & ERICKSON LE (2002) Benefits of vegetation for soils with organic contaminants. *Critical Reviews in Plant Sciences* 21(5): 457-491.
- DELGADO NJ, CASLER MD, GRAU CR & JUNG HG (2002) Reactions of smooth brome grass clones with divergent lignin or etherified ferulic acid concentration to three fungal pathogens. *Crop Science* 42(6): 1824-1831.
- DERAM A, DENAYER FO, PETIT D & VAN HALUWYN C (2006) Seasonal variations of cadmium and zinc in *Arrhenatherum elatius*, a perennial grass species from highly contaminated soils. *Environmental Pollution* 140(1): 62-70.
- DEVI SR & PRASAD MNV (1996) Ferulic mediated changes in acid oxidative enzymes of maize seedlings: implications in growth. *Biologia Plantarum* 38(3): 387-395.
- DI BLASI S, POLIGA S, LOSI L & VAZZANA C (1998) *S. stapfianus* and *E. curvala* cv. Consol in vivo photosynthesis, PS II activity and ABA content during dehydration. *Plant Growth Regulation* 25(2): 97-104.
- DÍAZ S, CABIDO M & CASANOVES F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9(1): 113-122.
- DOS SANTOS WD, FERRARESE MLL, FINGER A, TEIXEIRA ACN & FERRARESE-FILHO O (2004) Lignification and related enzymes in *Glycine max* root growth-inhibition by ferulic acid. *Journal of Chemical Ecology* 30(6): 1203-1212.
- DUKE SO, WILLIAMS RD & MARKHART AH (1983) Interaction of moisture stress and 3 phenolic-compounds on lettuce seed-germination. *Annals of Botany* 52(6): 923-926.
- DUNN RM, MIKOLA J, BOL R & BARDGETT RD (2006) Influence of microbial activity on plant-microbial competition for organic and inorganic nitrogen. *Plant and Soil* 289(1-2): 321-334.
- DUNNETT NP & GRIME JP (1999) Competition as an amplifier of short-term vegetation responses to climate: an experimental test. *Functional Ecology* 13(3): 388-395.
- DURÁN-SERANTES B, GONZÁLEZ L & REIGOSA MJ (2002) Comparative physiological effects of three allelochemicals and two herbicides on *Dactylis glomerata*. *Acta Physiologiae Plantarum* 24(4): 385-392.
- ECKERT H (1988) Untersuchungen über Wirkung, Wirkungsweise und Verhalten von Monoethanolamin (EA) in Getreide als Grundlage zur Auffindung neuer stressabschwächender Wirkstoffe (*Dissertation B*). Akademie der Landwirtschaftswissenschaften Berlin.
- ECKERT H, BERGMANN H, ECKERT G & MÜLLER H (1992) Einfluss von Aminoalkoholen auf die Glycinbetainakkumulation in Sommergerstentpflanzen bei mäßigem Trockenstress. *Angewandte Botanik* 66: 124-129.
- EGILLA JN, DAVIES FT & DREW MC (2001) Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant and Soil* 229(2): 213-224.
- EGLI M, MIRABELLA A, KÄGI B, TOMASONEC R & COLORI OC (2006) Influence of steam sterilisation on soil chemical characteristics, trace metals and clay mineralogy. *Geoderma* 131(1-2): 123-142.
- EINHELLIG FA & ECKRICH PC (1984) Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain-sorghum and soybeans. *Journal of Chemical Ecology* 10(1): 161-170
- EINHELLIG FA & RASMUSSEN JA (1979) Effects of three phenolic acids on chlorophyll content and growth of soybean and grain sorghum seedlings. *Journal of Chemical Ecology* 5(5): 815-824.
- EINHELLIG FA (1995) Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy. *ACS Symposium Series* 582: 96-116.
- EINHELLIG FA (1999) An integrated view of allelochemicals amid multiple stresses. In: Inderjit, KMM KAKSHINI & CL FOY (Hrsg.) *Principles and practices in plant ecology*. CRC Press, Boca Raton, 479-494.
- ELTZ FLF & NORTON LD (1997) Surface roughness changes as affected by rainfall erosivity, tillage, and canopy cover. *Soil Science Society of America Journal* 61(6): 1746-1755.
- ERDAI L, PESTENÁČZ A, BARABÁS K & SZEGLETES ZS (1995) Adaptive responses of plants under stress conditions. *Phytopathologica et Entomologica Hungaria* 30(1-2): 27-37.
- ERIKSSON O & ERIKSSON A (1998) Effects of arrival order and seed size on germination of land plants: are there assembly rules during recruitment? *Ecological Research* 13(2): 229-239.
- ERNST WHO (1996) Schwermetalle. In: C BRUNOLD, A RÜEGSEGGER & R BRÄNDLE (Hrsg.) *Stress bei Pflanzen*. Verlag Paul Haupt, Bern, 189-220.
- FATTORINI & HALLE (2004) The dynamic environmental filter model: how do filtering effects change in assembling communities after disturbance? In: VM TEMPERTON, RJ HOBBS, T NUTTLE & S HALLE (Hrsg.) *Assembly rules*

- and restoration ecology. Island Press, London, 96-114.
- FENNER M (1987) Seedlings. *New Phytologist* 106(Suppl.) 35-37.
- FERNÁNDEZ RJ & REYNOLDS JF (2000) Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of trade-off? *Oecologia* 123(1): 90-98.
- FERRARESE MDL, de SOUZA NE, RODRIGUES JD & FERRARESE O (2001) Carbohydrate and lipid status in soybean roots influenced by ferulic acid uptake. *Acta Physiologiae Plantarum* 23(4): 421-427.
- FERRARESE MDL, FERRARESE-FILHO O & RODRIGUES JD (2000) Ferulic acid uptake by soybean root in nutrient culture. *Acta Physiologiae Plantarum* 22(2): 121-124.
- FRANCHINI JC, CRISPINO CC, SOUZA RA, TORRES E & HUNGRIA M (2007) Microbiological parameters as indicators of soil quality under various soil management and crop rotation systems in southern Brazil. *Soil & Tillage Research* 92(1-2): 18-29.
- FRANCO AC & NOBEL PS (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77(3): 870-886.
- FRANK AB (1994) Physiological comparison of crested wheatgrass and western wheatgrass to water. *Journal of Range Management* 47(6): 460-466.
- FRANKE R, NESTROWICZ R, SENULA A & STAAT B (1992) Intergeneric hybrids between *Triticum aestivum* L and wild *Triticeae*. *Hereditas* 116(3): 225-231.
- FREY M, CHOMET P, GLAWISCHNIG E, STETTNER C, GRÜN S, WINKLMAI A, WISENREICH W, BACHER A, MEELEY RB, BRIGGS SP, SIMCOX K & GIERL A (1997) Analysis of a chemical plant defense mechanism in Grasses. *Science* 277(5326): 696-699.
- FRIDOVICH I (1983) Superoxide radical: an endogenous toxicant. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* 23: 239-257.
- FRIDOVICH I (1989) Superoxide dismutases: an adaptation to a paramagnetic gas. *Journal of Biological Chemistry* 264(14): 7761-7764.
- FRIEBE A, ROTH U, KÜCK P, SCHNABL H & SCHULZ M (1997) Effects of 2,4-dihydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones on the activity of plasma membrane H⁺-ATPase. *Phytochemistry* 44(6): 979-983.
- FRIEBE A, SCHULZ M, KÜCK P & SCHNABL H (1995) Phytotoxins from shoot extracts and root exudates of agropyron-repens seedlings. *Phytochemistry* 38(5): 1157-1159.
- FRIEBE A, VILICH V, HENNIG L, KLUGE M & SICKER D (1998) Detoxification of benzoxazolinone allelochemicals from wheat by *Gaeumannomyces graminis* var. tritici, *G-graminis* var. graminis, *G-graminis* var. avenae, and *Fusarium culmorum*. *Applied and Environmental Microbiology* 64(7): 2386-2391.
- FRIEBE A, WIELAND I & SCHULZ M (1996) Tolerance of *Avena sativa* to the allelochemical Benzoxazolinone. Degradation of BOA by root-colonizing bacteria. *Journal of Applied Botany* 70(3-4): 150-154.
- FRIEDRICH Y (2002) Physiologische und biochemische Indikation des Belastungs- und Adaptionszustandes von Pflanzen im Emissionsgebiet des ehemaligen Phosphat-Düngemittelwerkes Steudnitz (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- FROHNE D & JENSEN U (1998) Systematik des Pflanzenreichs. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart, 371 S.
- GENTS MB, MORTENSEN AG, NIELSEN ST, CHRISTOFFERSEN C & FOMSGAARD IS (2005) Transformation products of 2-Benzoxazolinone (BOA) in soil. *Chemosphere* 61(1): 74-84.
- GENTY B, BRIANTAIS JM & BAKER NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990(1): 87-92.
- GEORGE LO, BAZZAZ FA (1999) The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80(3): 846-856.
- GIANOLI E & NIEMAYER HM (1998) DIBOA in wild poaceae: Sources of resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) and the greenbug (*Schizaphis graminum*). *Euphytica* 102(3): 317-321.
- GISI U (1990) Bodenökologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 336 S.
- GLAVAC V (1996) Vegetationsökologie. Gustav Fischer Verlag, Jena, 358 S.
- GLAWISCHNIG E, GRÜN S, FREY M & GIERL A (1998) Cytochrome P450 monooxygenases of DIBOA biosynthesis: Specificity and conservation among grasses. *Phytochemistry* 50(6): 925-930.
- GLINWOOD R, PETTERSON J, ELHAM A, NINKOVIC V, BIRKETT M & PICKETT J (2003) Change in acceptability of barley plants to aphids after exposure to allelochemicals from couch-grass (*Elytrigia repens*). *Journal of Chemical*

- Ecology* 29(2): 261-274.
- GNAZDOWSKA A & BOGATEK R (2005) Allelopathic interactions between plants. Multi site action of allelochemicals. *Acta Physiologiae Plantarum* 27(3B): 395-407.
- GONZALEZ-DUGO V, DURAND JL, GASTAL F & PICON-COCHARD C (2005) Short-term response of the nitrogen nutrition status of tall fescue and Italian ryegrass swards under water deficit. *Australian Journal of Agricultural Research* 56(11): 1269-1276.
- GRACE JB & TILLMAN D (Hrsg.) (1990) Perspectives on Plant Competition. Academic Press, New York, 484 S.
- GRIFFITHS BS, WELSCHEN R, VAN ARENDINK JJCM & LAMBERS H (1992) The effect of nitrate-nitrogen supply on bacteria and bacterial-feeding fauna in the rhizosphere of different grass species. *Oecologia* 91(2): 253-259.
- GRIME JP (1979) Plant Strategies and Vegetation Processes. Verlag John Wiley & Sons, Chichester, 222 S.
- GROOM CA, HALASZ A, PAQUET L, OLIVIER L, DUBOIS C & HAWARI J (2002) Accumulation of HMX (octahydro-1,3,5,7-tetranitro-1,3,5,7-tetrazocine) in indigenous and agricultural plants grown in HMX-contaminated anti-tank firing-range soil. *Environmental Science & Technology* 36(1): 112-118.
- GROSS KL (1987) Mechanisms of colonization and species persistence in plant communities. In: WR Jordan, ME Gilpin & JD Aber (Hrsg.) *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge university press, 173-188.
- GÜLSER C (2006) Effect of forage cropping treatments on soil structure and relationships with fractal dimensions. *Geoderma* 131(1-2): 33-44.
- GULZAR S & KHAN MA (2001) Seed germination of a halophytic grass *Aeluropus lagopoides*. *Annals of Botany* 87(3): 319-324.
- GÜNTHER C (1980) Die Entwicklung der Grasarten einer Neuansaat mit Standardmischung mit und ohne Konkurrenz durch *Agropyron repens* (L.) P. B. *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde* (Berlin) 24(9): 607-614.
- HACISALIHOGU G, HART JJ, WANG YH, ÇAKMAK I & KOCHIAN LV (2003) Zinc efficiency is correlated with enhanced expression and activity of zinc-requiring enzymes in wheat. *Plant Physiology* 131: 595-602.
- HAGIN RD & BOBNICK SJ (1991) Isolation and identification of a slug-specific molluscicide from quack grass (*Agropyron repens*, L. Beauv.). *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 39(1): 192-196.
- HAIRSTON NG, VANBRUNT RA, KEARNS CM & ENGSTROM DR (1995) Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76(6): 1706-1711.
- HANF M (1990) Farbatlas Feldflora. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 254 S.
- HARBORNE JB (1995) Ökologische Biochemie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 383 S.
- HARTUNG W (1996) Trockenheit. In: C BRUNOLD, A RÜEGSEGG & R BRÄNDLE (Hrsg.) *Stress bei Pflanzen*. Verlag Paul Haupt, Bern, 119-132.
- HAUSCHILD MZ (1993) Putrescine (1,4-diaminobutane) as an indicator of pollution-induced stress in higher plants: barley and rape stressed with Cr(III) or Cr(VI). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 26(2):228-247.
- HEINRICH W & SCHÄLLER G (1987) Veränderungen von Ökosystemstrukturen im Einflussbereich eines Düngemittelwerkes. *Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme XI. Hercynia N.F.* 24: 328-334.
- HEINRICH W (1984) Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. *Wissenschaftliche Zeitschriften der Friedrich-Schiller-Universität, Naturwissenschaftliche Reihe* 33:251-289.
- HEINRICH W, PERNER J & MARSTALLER R (2001) Regeneration und Sekundärsukzession – 10 Jahre Dauerflächenuntersuchungen im Immissionsgebiet eines ehemaligen Düngemittelwerkes. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 9: 237-253.
- HELD M & BALDWIN IT (2005). Soil degradation slows growth and inhibits jasmonate-induced resistance in *Artemisia vulgaris*. *Ecological Applications* 15(5): 1689-1700.
- HEß D (1999) Pflanzenphysiologie: Grundlagen von Stoffwechsel und Entwicklung. Ulmer Verlag, Stuttgart, 608 S.
- HIPPELI S & ELSTNER EF (1995) Mechanisms of oxygen activation during plant stress: biochemical effects of air pollutants. *Journal of Plant Physiology* 148(3-4): 249-257.
- HOCK B & ELSTNER EF (1995) Schadwirkungen auf Pflanzen. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 444 S.
- HOFMANN D, KNOP M, HAO H, HENNIG L, SICKER D & SCHULZ M (2006) Glucosides from MBOA and BOA Detoxification by *Zea mays* and *Portulaca oleracea*. *Journal of Natural Products* 69(1): 34-37
- HOLAPPA L & BLUM U (1991) Effects of exogenously applied ferulic acid, a potential allelopathic compound, on leaf

- growth, water utilization, and endogenous abscisic acid levels of tomato, cucumber, and bean. *Journal of Chemical Ecology* 17(5): 865–886.
- HONG Z, LAKKINENI K, ZHANG Z & VERMA DPS (2000) Removal of feedback inhibition of Δ^1 -Pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology* 122(4): 1129-1136.
- HOSSEINI MK, POWELL AA & BINGHAM IJ (2002) Comparison of the seed germination and early seedling growth of soybean in saline conditions. *Seed Science Research* 12(3): 165-172.
- HU Y & SCHMIDHALTER U (2005) Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168(4): 541-549.
- HUANG B & FRY JD (1998) Root anatomical, physiological, and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Science* 38(4): 1017-1022.
- HUANG B (2001) Nutrient accumulation and associated root characteristics in response to drought stress in tall fescue cultivars. *Hortscience* 36(1): 148-152.
- HUANG B, FRY JD & Wang B (1998) Water relations and canopy characteristics of tall fescue cultivars during and after drought stress. *Hortscience* 33(5): 837-840.
- HUBBARD CE (1985) Gräser. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 475 S.
- HUBER-SANNWALD E (2001) Konkurrenzverhältnisse und Konkurrenzverhalten von Pflanzen im Dauergrünland. 7. *Alpenländisches Expertenforum, Bundesanstalt für alpenländische Landwirtschaft Gumpenstein*: 9-19.
- INDERJIT & DUKE SO (2003) Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217(4): 529-539.
- IQBAL J & WRIGHT D (1999) Effects of weed competition on flag leaf photosynthesis and grain yield of spring wheat. *Journal of Agricultural Science* 132(1): 23-30.
- ISTA – International Seed Testing Association (1999) International Rules for Seed Testing, Rules 1999. *Seed Science & Technology* 27(Supplement): 155-175.
- JAASKA V (1982) Isoenzymes of superoxide dismutase in wheats and their relatives: alloenzyme variation. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 177(9): 747-755.
- JIANG Y & HUANG B (2000) Effects of drought or heat stress alone and in combination on Kentucky Bluegrass. *Crop Science* 40(5): 1358-1362.
- JUNG V, OLSSON E, CASPERSEN S, ASP H, JENSEN P & ALSANIUS BW (2004) Response of young hydroponically grown tomato plants to phenolic acids. *Scientia Horticulturae* 100(1-4): 23-37.
- KÄDING H, WEISE G, KREIL W, KNABE O, ROBOWSKI K-D & SCHUPPENS R (1990) Wert der Quecke (*Agropyron repens* L.) auf Graslandstandorten. *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde Berlin* 34(10): 723-728.
- KAISER C & SCHEFFER K (1974) Ackerbau und Pflanzenbau. In: U BILSTEIN (Hrsg.) *Lexikon der Landwirtschaft. Bd. II Ackerbau, Pflanzenbau, Grünlandwirtschaft*. Verlag Feld und Wald, Essen, 406 S.
- KAMINAKA H, MORITA S, TOKUMOTO M, MASAMURA T & TANAKA K (1999) Differential gene expressions of rice superoxide dismutase isoforms to oxidative and environmental stresses. *Free radical Research* 31(Suppl.): 219-225.
- KANCHANAPOOM T, KAMEL MS, KASAI R, PICHEANSOONTHON C, HIRAGA Y & YAMASAKI K (2001) Benzoxazinoid glucosides from *Acanthus ilicifolius*. *Phytochemistry* 58(4): 637-640.
- KATEMBE WJ, UNGAR IA & MITCHEL JP (1998) Effect of Salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). *Annals of Botany* 82(2): 167-175.
- KAYE JP & HART SC (1997) Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Tree* 12(4): 139-143.
- KEDDY PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3(2): 157-164.
- KEENEY DR (1982) Nitrogen availability indexes. In: AL PAGE, RH MILLER and DR KEENEY (Hrsg.) *Methods of Soil Analysis*, Teil 2, Am. Soc. Agron. Madison, Wisconsin, 711-733.
- KHANH TD, CHUNG MI, XUAN TD & TAWATA S (2005) The exploitation of crop allelopathy in sustainable agricultural production. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191(3): 172-184.
- KINZEL H (1982) Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 534 S.
- KISHOR PBK, HONG Z, MIAO G-H, HU C-AA & VERMA DPS (1995) Overexpression of Δ^1 -Pyrroline-5-Carboxylate Synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology*, 108(4): 1387-1394.

- KLAPP E & VON BOBERFELD WO (1990) Taschenbuch der Gräser. Parey Verlag, Berlin, 282 S.
- KLÖTZLI FA (1989) Ökosysteme. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 464 S.
- KOHOUTEK A, FOJTIK A, HORAK J, ODSTRCILOVA V & NOVOSADOVA P (1998) The effect of lyophilized soil extracts on germination, length of hypocotyl and root of *Trifolium pratense*, cv. Vesna and *Festuca arundinacea*, cv. Kora. *Rostlinna Vyroba* 44(6): 251-260.
- KOIDE R (1984) The nature of growth depressions in sunflower caused by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. *New Phytologist* 99(3): 449-462.
- KRAMER PJ (1983) Water relations of plants. Academic Press, New York, 489 S.
- KREB KH (1996) Salzstress. In: C BRUNOLD, A RÜEGSEGG & R BRÄNDLE (Hrsg.) *Stress bei Pflanzen*. Verlag Paul Haupt, Bern, 149-172.
- KULL U (2000) Grundriß der Allgemeinen Botanik. Spektrum Akademischer Verlag, Stuttgart, 469 S.
- KUTSCHERA L, SOBOTIK M & LICHTENEGGER E (1997) Wurzelatlas Bd. 5: Bewurzelung von Pflanzen in den verschiedenen Lebensräumen. *Stapfia* 49.
- LAEMMLI UK (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of the bacteriophage T4. *Nature* 227(5259): 680-685.
- LAMBERS H, CHAPIN FS & PONS TL (1998) Plant Physiological Ecology. Springer Verlag, New York, 540 S.
- LANGER U (2000) Bodenbiologische Zustandsanalyse eines ehemaligen Phosphat-Düngemittelwerkes Steudnitz anhand ausgewählter chemisch-physikalischer und mikrobiologischer Parameter (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- LARCHER W (1987) Streß bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74(4): 158-167.
- LARCHER W (2001) Ökophysiologie der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 408 S.
- LAWLOR DW & CORNIC G (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* 25(2): 275-294.
- LAWLOR DW (2002) Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. Metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89(7): 871-885.
- LEHMAN M & BLUM U (1999a) Evaluation of ferulic acid uptake as a measurement of allelochemical dose: Effective concentration. *Journal of Chemical Ecology* 25(11): 2585-2600.
- LEHMAN M & BLUM U (1999b) Influence of pre-treatment stresses on inhibitory effects of ferulic acid, an allelopathic phenolic acid. *Journal of Chemical Ecology* 25(7): 1517-1529.
- LEINHOS V & BERGMANN H (1995a) Changes in yield, lignin content and protein patterns of Barley (*Hordeum vulgare* cv. Alexis) induced by drought stress. *Journal of Applied Botany* 69(5-6): 206-210.
- LEINHOS V & BERGMANN H (1995b) Effect of amino alcohol application, rhizobacteria and mycorrhiza inoculation on the growth, the content of protein and phenolics and the protein pattern of drought stressed lettuce (*Lactuca sativa* L. cv. "Amerikanischer Brauner"). *Journal of Applied Botany* 69(5-6): 153-156.
- LEINHOS V & BERGMANN H (1996) Biosynthese und Gehalte von Phenylpropanen in Nahrungspflanzen bei zunehmender Umweltbelastung. XXXI. Vortragsstagung der Deutschen Gesellschaft für Qualitätsforschung, Kiel, 103-108.
- LEINHOS V, TIROKE S & BERGMANN H (1996) Influence of osmotic stress and amino alcohol treatment on protein content, protein patterns and growth of germinating barley. *Journal of Applied Botany* 70(5-6): 199-204.
- LI YG, LI LH, JIANG GM, NIU SL, LIU MZ, GAO LM, PENG Y & JIANG CD (2004) Traits of chlorophyll fluorescence in 99 plant species from the sparse-elm grassland in Hunshandak Sandland. *Photosynthetica* 42(2): 243-249.
- LICHTENTHALER HK & SCHWEIGER J (1998) Cell wall bound ferulic acid, the major substance of the blue-green fluorescence emission of plants. *Journal of Plant Physiology* 152(2-3): 272-282 MAR 1998
- LICHTENTHALER HK (1996) Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology* 148(1-2): 4-14.
- LILJEROTH E, SCHELLING GC & VANVEEN JA (1990) Influence of different application rates of nitrogen to soil on rhizosphere bacteria. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 38(3): 255-264.
- LIU J & ZHU JK (1997) Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in a salt-hypersensitive mutant of arabidopsis. *Plant Physiology* 114(2): 591-596.
- LORTIE CJ & TURKINGTON R (2002) The facilitative effects by seeds and seedlings on emergence from the seed bank of a desert annual plant community. *Ecoscience* 9(1): 106-111.
- LOTRARIO JB, STUART BJ, LAM T, ARANDS RR, O'CONNOR OA & KOSSON DS (1995) Effects of sterilization methods

- on the physical characteristics of soil: implications for sorption isotherms analyses. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 54(5): 668-675.
- LU C & ZHANG J (1999) Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 50(336): 1199-1206.
- LÜBBEN S & SAUERBECK D (1991) Transferfaktoren und Transferkoeffizienten für den Schwermetallübergang Boden-Pflanze. *Forschungszentrum Jülich GmbH: Berichte aus der ökologischen Forschung* 6: 180-223.
- LÜTTGE U, KLUGE M & BAUER G (2005) Botanik. Wiley-VCH Verlag, Weinheim, 651 S.
- LYU SW & BLUM U (1990) Effects of ferulic acid, an allelopathic compound, on net P, K, and water uptake by cucumber seedlings in a split-root system. *Journal of Chemical Ecology* 16 (8): 2429-2439.
- MA Y (2005) Allelopathic studies of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Weed Biology and Management* 5(3): 93-104.
- MAKRIS KC, SHAKYA KM, DATTA R, SARKAR D & PACHANOR D (2007) High uptake of 2,4,6-trinitrotoluene by vetiver grass – Potential for phytoremediation? *Environmental Pollution* 146(1): 1-4.
- MARJANOVIĆ Z, NEHLS U & HAMPP R (2005) Mycorrhiza formation enhances adaptive response of hybrid poplar to drought. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1048: 496-499.
- MARLER MJ, ZABINSKI CA & CALLAWAY RM (1999) Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology* 80(4): 1180-1186.
- MARSCHNER H (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London, 889 S.
- MARSCHNER H (1998) Soil-Root Interface: biological and biochemical processes. In: PM HUANG, DC ADRIANO, TJ LOGAN & RT CHECKAI (Hrsg.) *Soil chemistry and ecosystem health*. Soil Science Society of America, Madison, 387 S.
- MASCHER R (2002) Untersuchung physiologischer und biochemischer Prozesse der Schwermetalltoleranz bei Pflanzen (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- MASCHER R, FISCHER S, SCHEIDING W, NEAGOE A & BERGMANN H (2005a) Exogenous 2-aminoethanol can diminish paraquat induced oxidative stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Growth Regulation* 45(2): 103-112.
- MASCHER R, NAGY E, LIPPMANN B, HORNLEIN S, FISCHER S, SCHEIDING W, NEAGOE A & BERGMANN H (2005b) Improvement of tolerance to paraquat and drought in barley (*Hordeum vulgare* L.) by exogenous 2-aminoethanol: effects on superoxid dismutase activity and chloroplast ultrastructure. *Plant Science* 168(3): 691-698.
- MAXWELL K & JOHNSON GN (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.
- MER RK, PRAJITH PK, PANDYA, DH & PANDEY, AN (2000) Effect of salts on germination of seeds and growth of young plants of *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, *Cicer arietinum* and *Brassica juncea*. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185(4): 209-217.
- METZNER K, FRIEDRICH Y & SCHÄLLER G (1997) Bodenparameter eines Immissionsgebietes vor und nach der Schließung eines Düngemittelwerkes (1979-1990). *Beiträge zur Ökologie* 3(1): 51-75.
- MILLER EK & DYER WE (2002) Phytoremediation of pentachlorophenol in the crested wheatgrass (*Agropyron cristatum* x *desertorum*) rhizosphere. *International Journal of Phytoremediation* 4(3): 223-238.
- MIRITI MN, HOWE HE & WRIGHT SJ (1998) Spatial patterns of mortality in a Colorado desert plant community *Plant Ecology* 136(1): 41-51.
- MITTLER R (2006) Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11(1): 15-19.
- MOLES AT & WESTOBY M (2004) Seed mass and seedling establishment after fire in Ku-ring-gai Chase National Park, Sydney, Australia. *Austral Ecology* 29(4): 383-390.
- MONACO TA, MACKOWN CT, JOHNSON DA, JONES TA, NORTON JM, NORTON JB & REDINBAUGH MG (2003) Nitrogen effects on seed germination and seedling growth. *Journal of Range Management* 56(6): 646-653.
- MOORA M & ZOBEL M (1996) Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia*, 108(1): 79-84.
- MORGAN JW (1995) Ecological studies of the endangered *Rutidosia leptorrhynchoides*. I. Seed production, soil seed bank dynamics, population density and their effects on recruitment. *Australian Journal of Botany* 43(1): 1-13.
- NAIDU BP, PALEG LG, ASPINALL D, JENNINGS AC & JONES GP (1991) Amino-acid and glycine betaine accumulation in cold-stressed wheat seedlings. *Phytochemistry* 30(2): 407-409.

- NEAGOE A, EBENÀ G & CARLSSON E (2005) The effect of soil amendments on plant performance in an area affected by acid mine drainage. *Chemie der Erde – Geochemistry* 65(S1): 115-129.
- NIEMEYER HM (1988) Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defence chemicals in Gramineae. *Phytochemistry* 27(11): 3349-3358.
- NIEMEYER HM, CALCATERRA NB & ROVERI OA (1987) Inhibition of energy metabolism by benzoxazolin-2-one. *Comparative Biochemistry and Physiology B (Biochemistry and Molecular Biology)* 87(1): 35-39.
- NOVOPLANSKY A & GOLDBERG D (2001) Interactions between neighbour environments and drought resistance. *Journal of Arid Environments* 47(1): 11-32.
- OIKAWA A, EBISUI K, SUE M, ISHIHARA A & IWAMURA H (1999) Purification and characterization of a β -glucosidase specific for 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) glucoside in maize. *Zeitschrift für Naturforschung C (Biosciences)* 54c(3-4): 181-185.
- OLSEN SR, COLE CV, WATANABE FS & DEAN CA (1954) Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *Circular of the U. S. Departement of Agriculture* 939: 19.
- ÖZDEN S, ÖZDEN T, ATTILA I, KÜÇKISLAMOĞLU M & OKATAN A (1992) Isolation and identification via high performance liquid chromatography and thin layer chromatography of benzoxazolinone precursors from *Consolida orientalis* flowers. *Journal of Chromatography* 609(1-2): 402-406.
- PANDEY R & AGARWAL RM (1998) Water stress-induced changes in proline contents and nitrate reductase activity in rice under light and dark conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 4: 53-57.
- PASSIOURA JB (2002) Environmental biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29(5): 537-546.
- PETERSEN A (1988) *Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker*. Akademie-Verlag, Berlin, 280 S.
- PINIOR A, GRUNEWALDT-STÖCKER G, VON ALTEN H & STRASSER RJ (2006) Mycorrhizal impact on drought stress tolerance of rose plants probed by chlorophyll a fluorescence, proline content and visual scoring. *Mycorrhiza* 15(8): 596-605.
- PLAZEK A. & ZUR I (2003) Cold-induced plant resistance to necrotrophic pathogens and antioxidant enzyme activities and cell membrane permeability. *Plant Science* 164(6): 1019-1028.
- POJASOK T & KAY BD (1990) Effect of root exudates from corn and bromegrass on soil structural stability. *Canadian Journal of Soil Science* 70(3): 351-362.
- POLOMSKI J & Kuhn N (1998) *Wurzelsysteme*. Verlag Paul Haupt, Bern, 290 S.
- POSCHENRIEDER C, TOLRA RP & BARCELO J (2005) A role for cyclic hydroxamates in aluminium resistance in maize? *Journal of Inorganic Biochemistry* 99(9): 1830-1836.
- PRATT K, KUMAR P & CHILTON WS (1995) Cyclic hydroxamic acids in dicotyledonous plants. *Biochemical Systematics and Ecology* 23(7/8): 781-785.
- PRECHT M (1992) *Bio-Statistik 1*. R. Oldenbourg Verlag, München, 290 S.
- PRÜEB A (1992) *Vorsorgewerte und Prüfwerte für mobile und mobilisierbare, potentiell ökotoxische Spurenelemente in Böden*. Verlag Ulrich E. Grauer, Wendlingen, 145 S.
- PUHL M (2007) *Wirkung einer Saatgutvorbehandlung mit 2-Aminoethanol auf Wachstum, Genexpression und Stresstoleranz von Gerstenpflanzen (Hordeum vulgare L.) (Diplomarbeit)*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- QUILAMBO OA, WEISSEHORN I, DODDEMA H, KUIPER PJC & STULEN I (2005) Arbuscular mycorrhizal inoculation of peanut in low-fertile tropical soil. II. Alleviation of drought stress. *Journal of Plant Nutrition* 28(9): 1645-1662.
- RASHID A, FURNESS NH, ELLIS BE & UPADHYAYA MK (2005) Inhibition of seed germination and seedling growth by hound's-tongue (*Cynoglossum officinale* L.) seed leachate. *Weed Biology and Management* 5(3): 143-149.
- RAUBER R (1984) Quantifizierung von Konkurrenzfaktoren zwischen Winterweizen und der Gemeinen Quecke (*Agropyron repens*) mit Hilfe des Verdrängungskoeffizienten k nach DE WITT. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 91(6): 580-589.
- RAWITZ E, HADAS A, ETKIN H & MARGOLIN M (1994) Short-term variations of soil physical-properties as a function of the amounts and c/n ratio of decomposing cotton residues. II. Soil compressibility, water-retention and hydraulic conductivity. *Soil & Tillage Research* 32(2-3): 199-212.
- RAYMOND MJ & SMIRNOFF N (2002) Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. *Annals of Botany* 89(7): 813-823.
- REIGOSA MJ, SOUTO XC & GONZÁLEZ L (1999) Effect of phenolic compounds on the germination of six weed species. *Plant Growth Regulation* 28(2): 83-88.

- RENKER C, BLANKE V & BUSCOT (2005) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in grassland spontaneously developed on area polluted by a fertilizer plant. *Environmental Pollution* 135 (2): 255-266.
- REYNOLDS PE, SIMPSON JA, THEVATHASAN NV & GORDON AM (2007) Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological Engineering* 29(4): 362-371.
- RHODES D & HANSON AD (1993) Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44: 357-384.
- RICE CP, PARK YB, ADAM F, ABDUL-BAKI AA & TEASDALE JR (2005) Hydroxamic acid content and toxicity of rye at selected growth stages. *Journal of Chemical Ecology* 31(8): 1887-1905.
- RICE EL (1987) Allelopathy – an overview. *ACS Symposium Series* 330: 8-22.
- RICE-EVANS CA, MILLER NJ & PAGANGA G (1996) Structure-antioxidant activity relationships of flavonoids and phenolic acids. *Free Radical Biology & Medicine* 20(3): 933-956.
- RICHTER G (1996) *Biochemie der Pflanzen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 512 S.
- RIOUX R (1984) Influence de la fumure azotée sur la compétition entre le chiendent et l'orge. *Phytoprotection* 65(2): 61-64.
- ROBINSON DS, DONNELLY JK, LAWLOR SM, FRAZIER PJ & DANIELS NWR (1996) Wheat superoxide dismutase isoenzymes. *Journal of Cereal Science* 23(1): 93-101.
- ROEMER T, SCHEIBE A, SCHMIDT J & WOERMANN E (1952) *Handbuch der Landwirtschaft*. Bd. 1 Ackerbau. Paul Parey Verlag für Landwirtschaft, Veterinärmedizin, Gartenbau und Forstwesen, Berlin, 634 S.
- RÖMHELD V (1987) Different strategies for iron acquisition in higher plants. *Physiologia Plantarum* 70(2): 231-234.
- ROTH D & BERGMANN H (1988) Water stress and its impact on crop yields and chances to improve resistance to drought - Review. *Archives of Agronomy and Soil Science* 32(7): 459-471.
- ROTH L, DAUNDERER M & KORMANN K (Hrsg.) (1994) *Giftpflanzen – Pflanzengifte*. Nicol Verlagsgesellschaft, Hamburg, 1090 S.
- ROTHE J (2003) Trophic interactions as indicators of ecosystem regeneration in disturbed grassland – a stable isotope approach (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ROTHER R (unveröff.) Untersuchungen zur Wirkung geochemischer Stressoren auf physiologische Stressreaktionen und Boden-Pflanze-Interaktionen bei Gräsern (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- ROTHMALER W, SCHUBERT R, JÄGER EJ & BÄßLER M (1996) *Exkursionsflora von Deutschland*. Bd. 2 Gefäßpflanzen. Grundband, Gustav Fischer Verlag, Jena, 640 S.
- ROUGHGARDEN J & DIAMOND J (1986) Overview: the role of species interactions in community ecology. In: J DIAMOND & TJ CASE (Hrsg.) *Community Ecology*. Verlag Harper & Row, New York, 333-343.
- SADRAS VO, BALDOCK JA, COX JW & BELLOTTI WD (2004) Crop rotation effect on wheat grain yield as mediated by changes in the degree of water and nitrogen co-limitation. *Australian Journal of Agricultural Research* 55(6): 599-607.
- SAIRAM RK & SRIVASTAVA GC (2002) Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. *Plant Science* 162: 897-904.
- SAMARAS Y, BRESSAN RA, CSONKA LN, GARCÍA-RÍOS MG, PAINO D'URZO M & RHODES D (1995) Proline accumulation during drought and salinity. In: *Environment and plant metabolism flexibility and acclimation*. BIOS Scientific Publishers Ltd, 161-187.
- SÁNCHEZ-MOREIRAS AM & REIGOSA MJ (2005) Whole plant response of lettuce after root exposure to BOA (2(3H)-Benzoxazolinone). *Journal of Chemical Ecology* 31(11): 2689-2703.
- SANTOS I, ALMEIDA J & SALEMA R (1999) The influence of UV-B radiation on the superoxide dismutase of maize, potato, sorghum, and wheat leaves. *Canadian Journal of Botany* 77(1): 70-76.
- SCEBBA F, CANACCINI F, CASTAGNA A, BENDER J, WEIGEL HJ & RANIERI A (2006) Physiological and biochemical stress responses in grassland species are influenced by both early-season ozone exposure and interspecific competition. *Environmental Pollution* 142(3): 540-548
- SCHÄLLER G (1985) Untersuchungen zur Struktur und Funktion von naturnahen und immissionsbelasteten Grasland-Ökosystemen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Naturwissenschaftliche Reihe* 34: 475-489.
- SCHÄLLER G (1987) Nutzungskonzeption für immissionsgeschädigte Grasland-Ökosysteme (Immissionsgebiet des Düngemittelwerkes Steudnitz). *Unveröffentlichter Forschungsbericht, Friedrich Schiller University, Jena*.

- SCHÄLLER G (1993) Reaktion terrestrischer Ökosysteme auf industrielle Emissionen. In: R ZWILLING & W FRITSCH (Hrsg.) *Ökologie und Umwelt. Ein interdisziplinärer Ansatz*. Heidelberg: Verlagsanstalt, S 47-57.
- SCHAEFFER F & SCHACHTSCHABEL P (2002) Lehrbuch der Bodenkunde. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 607 S.
- SCHLAG RN & ERSCHBAMER B (2000) Germination and establishment of seedlings on a glacier foreland in the central Alps, Austria. *Arctic Antarctic and Alpine Research* 32(3): 270-277.
- SCHLEE D (1992) Ökologische Biochemie. Gustav Fischer Verlag, Jena, 587 S.
- SCHLICHTING E, BLUME HP & STAHR K (1995) Bodenkundliches Praktikum. Blackwell Wissenschaftlicher Verlag, Berlin, 295 S.
- SCHOPFER P & BRENNICKE A (1999) Pflanzenphysiologie. Springer-Verlag, Berlin, 695 S.
- SCHOPFER P (1989) Experimentelle Pflanzenphysiologie. Bd 2. Einführung in die Anwendung. Springer-Verlag, Berlin, 458 S.
- SCHREIBER U, SCHLIWA U & BILGER W (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research* 10(1-2): 51-62.
- SCHROEDER MS & JANOS DP (2004) Phosphorus and intraspecific density alter plant responses to arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil* 264(1-2): 335-348.
- SCHULZ M & FRIEBE A (1999) Detoxification of allelochemicals in higher plants and enzymes involved. In: INDERJIT, KMM DAKSHINI, CL FOY (Hrsg.) *Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions*. CRC, Boca Raton, 383-400.
- SCHULZ M, FRIEBE A, KÜCK P, SEIPEL M & SCHNABL H (1994) Allelopathic effects of living quackgrass (*Agropyron repens* L.). Identification of inhibitory allelochemicals exuded from rhizome borne roots. *Journal of Applied Botany* 68(5-6): 195-200.
- SCHWARTZ C, GERARD E, PERRONNET K & MOREL JL (2001) Measurement of in situ phytoextraction of zinc by spontaneous metallophytes growing on a former smelter site. *Science of the Total Environment* 279(1-3): 215-221.
- SEAL AN, PRATLEY JE, HAIG T & AN M (2004) Identification and quantification of compounds in a series of allelopathic and non-allelopathic rice root exudates. *Journal of Chemical Ecology* 30(8): 1647-1662.
- SHAHANDEH H, LEE, JH, HOSSNER LR & LOEPPERT RH (2001) Bioavailability of uranium and plutonium to plants in soil-water systems and the potential of phytoremediation. In: GR GOBRAN, WW WENZEL & E LOMBI (Hrsg.) *Trace elements in the rhizosphere*. CRC Press, Boca Raton, 93-124.
- SHANN JR & BLUM U (1987). The uptake of ferulic acid and *p*-hydroxybenzoic acids by *Cucumis sativus*. *Phytochemistry* 26(11): 2959-2964.
- SHOWLER AT (2002) Effects of water deficit stress, shade, weed competition, and kaolin particle film on selected foliar free amino acid accumulations in cotton, *Gossypium hirsutum* (L.). *Journal of Chemical Ecology* 28(3): 631-651.
- SICILIANO SD & GERMIDA JJ (1999) Enhanced phytoremediation of chlorobenzoates in rhizosphere soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31(2): 299-305.
- SICKER D, SCHNEIDER B, HENNIG L, KNOP M & SCHULZ M (2001) Glycoside carbamates from benzoxazolin-2(3H)-one detoxification in extracts and exudates of corn roots. *Phytochemistry* 58(2): 819-825.
- SIELAFF K (2005) Quantitative Untersuchung und Bewertung der Belastung von Bodenprofilen mittels multivariater statistischer Methoden und Hasse-Diagramm-Technik. (Dissertation). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- SINGH HP, BATISH DR, KAUR S, SETIA N & KOHLI RK (2005) Effects of 2-benzoxazolinone on the germination, early growth and morphogenetic response of mung bean (*Phaseolus aureus*). *Annals of Applied Biology* 147(3): 267-274.
- SITTE P, ZIEGLER H, EHRENDORFER F & BRESINSKY A (1998) Strasburger – Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1007 S.
- SOANE BD (1990) The role of organic-matter in soil compactibility – a review of some practical aspects. *Soil & Tillage Research* 16(1-2): 179-201.
- SOSA L, LLANES A, REINOSO G, REGINATO M & LUNA V (2005) Osmotic and specific ion effects on the germination of *Prosopis strombulifera*. *Annals of Botany* 96(2): 261-267.
- SRIVALLI B & KHANNA-CHOPRA R (2001) Induction of new isoforms of superoxide dismutase and catalase enzymes

- in the flag leaf of wheat during monocarpic senescence. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 288(4): 1037-1042.
- STOREY R & WYN JONES RG (1977) Quaternary ammonium compounds in plants in relation to salt resistance. *Phytochemistry* 16(4): 447-453.
- STREIT B (1991) Lexikon der Ökotoxikologie. VCH Verlag, Weinheim, 731 S.
- STURZ AV, MATHESON BG, ARSENAULT W, KIMPINSKI J & CHRISTIE BR (2001) Weeds as a source of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural soils. *Canadian Journal of Microbiology* 47(11): 1013-1024.
- SUBRAHMANYAM D, SUBAH N, HARIS A & SIKKAH AK (2006) Influence of water stress of photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica* 44(1): 125-129.
- SUBRAMANIAN KS, SANTHANAKRISHNAN P & BALASUBRAMANIAN P (2006) Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress. *Scientia Horticulturae* 107(3): 245-253.
- TALWAR HS, TAKEDA H, YASHIMA S & SENBOKU T (1999) Growth and photosynthetic responses of groundnut genotypes to high temperature. *Crop Science* 39(2): 460-466.
- TEMPERTON VM & ZIRR K (2004) Order of arrival and availability of safe sites: an example of their importance for plant community assembly in stressed ecosystems. In: VM TEMPERTON, RJ HOBBS, T NUTTLE & S HALLE (Hrsg.) *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, London, 285-304.
- TILMAN D & WEDIN D (1991) Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology* 72(3): 1038-1049.
- TILMAN D (1986) Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* 67(2): 555-563.
- TUMA I, HOLUB P, FIALA K (2005) Competitive balance and nitrogen losses from three grass species (*Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigejos*, *Festuca ovina*). *Biologia* 60(4): 417-422.
- UNDERSTRUP AG, RANSKOV S, HANSEN HCB & FOMSGAARD IS (2005) Biotransformation of 2-Benzoxazolinone to 2-Amino-(3H)-phenoxazin-3-one and 2-Acetylamino-(3H)-phenoxazin-3-one in soil. *Journal of Chemical Ecology* 31(5): 1205-1222.
- VOGLER J & GEBAUER HJ (1981) Analyse der Auswirkungen der industriellen Produktion auf die Umwelt – dargestellt am Beispiel des VEB Chemiewerk Coswig/Betriebsteil Steudnitz. *Nachrichten Mensch – Umwelt* 9: 65-69.
- WAGNER M (2004a) Patterns and mechanisms of plant community assembly in an industrially degraded ecosystem (*Dissertation*). Friedrich-Schiller-Universität Jena.
- WAGNER M (2004b) The roles of seed dispersal ability and seedling salt tolerance in community assembly of a severely degraded site. In: VM TEMPERTON, RJ HOBBS, T NUTTLE & S HALLE (Hrsg.) *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, London, 266-284.
- WASEL Y (1972) Biology of halophytes. Academic Press, New York, 395 S.
- WALDREN RP & TEARE ID (1974) Free proline accumulation in drought-stressed plants under laboratory conditions *Plant and Soil* 40(3): 689-692 (1974).
- WANG LW, SHOWALTER AM & UNGAR IA (2005) Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquatic Botany* 83(3): 187-192.
- WANG XQ, THIBODEAUX IJ, VALSARAJ KT & REIBLE DD (1991) Efficiency of capping contaminated bed sediments in situ 1. Laboratory-scale experiments on diffusion-adsorption in the capping layer. *Environmental Science and Technology* 25(9): 1578-1584.
- WATZL B & RECHKEMMER G (2001) Phenolsäuren. *Ernährungsumschau* 48(10): 413-416.
- WEDIN D & TILMAN D (1993) Competition among grasses along a nitrogen gradient – initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* 63(2): 199-229
- WEIHER E & KEDDY PA (1995) The assembly of experimental wetland communities. *Oikos* 74(1): 323-335.
- WILKES MA, MARSHALL DR & COPELAND L (1999) Hydroxamic acids in cereal roots inhibit the growth of the take-all. *Soil Biology and Biochemistry* 31(13): 1831-1836.
- WILLIAMSON GB (1990) Allelopathy, Koch's postulate, and the Neck riddle. In: JB GRACE & D TILMAN (Hrsg.) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York, 143-162.
- WILSON SD & TILMAN D (1991) Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72(3): 1050-1065.
- WINKEL T, MÉTHY M & THÉNOT F (2002) Radiation-use efficiency, chlorophyll fluorescence and reflectance indices,

- associated with ontogenic changes in waterlimited *Chenopodium quinoa* leaves. *Photosynthetica* 40(2): 227-232.
- WU G, WILEN RW, ROBERTSON AJ & GUSTA LV (1999) Isolation, chromosomal localization, and differential expression of mitochondrial manganese superoxide dismutase and chloroplastic copper/zinc superoxide dismutase genes in wheat. *Plant Physiology* 120(2): 513-520.
- WU H, HAIG T, PRATLEY J, LEMERLE D & AN M (2000a) Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Variation of phenolic acids in root tissues. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48(11): 5321-5325.
- WU H, HAIG T, PRATLEY J, LEMERLE D & AN M (2000b) Distribution and exudation of allelochemicals in wheat *Triticum aestivum*. *Journal of Chemical Ecology* 26(9): 2141-2154.
- WU H, HAIG T, PRATLEY J, LEMERLE D & AN M (2001a) Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Variation of phenolic acids in shoot tissues. *Journal of Chemical Ecology* 27(1): 125-135.
- WU H, HAIG T, PRATLEY J, LEMERLE D & AN M (2001b) Allelochemicals in wheat (*Triticum aestivum* L.): Production and Exudation of 2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one. *Journal of Chemical Ecology* 27(8): 1691-1700.
- WU H, PRATLEY J, LEMERLE D & HAIG T (2001c) Allelopathy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Applied Biology* 139(1): 1-9.
- WU YX & VON TIEDEMANN A (2004) Light-dependent oxidative stress determines physiological leaf spot formation in barley. *Phytopathology* 94(6): 584-592.
- YAMANE J, RAHMAN MS, KAWASAKI M, TANIGUCHI M & MIYAKE H (2004a) Pretreatment with antioxidants decreases the effects of salt stress on chloroplast ultrastructure in rice leaf segments (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science* 7(3): 292-300.
- YAMANE J, RAHMAN MS, KAWASAKI M, TANIGUCHI M & MIYAKE H (2004b) Pretreatment with a low concentration of methyl viologen decreases the effects of salt stress on chloroplast ultrastructure in rice leaves (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science* 7(4): 435-441.
- YANG CM, CHANG IF, LIN SJ & CHOU CH (2004) Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: II. Stimulation of consumption – orientation. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 45(2): 119-125.
- YANG CM, LEE CN & CHOU CH (2002) Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: I. Inhibition of supply-orientation. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 43(2): 299-304.
- YE SF, YU JQ, PENG YH, ZHENG JH & ZOU LY (2004) Incidence of *Fusarium wilt* in *Cucumis sativus* L. is promoted by cinnamic acid, an autotoxin in root exudates. *Plant and Soil* 263(1-2): 143-150.
- YENISH JP, WORSHAM AD & CHILTON WS (1995) Disappearance of DIBOA-glycoside, DIBOA, and BOA from Rye (*Secale cereale* L.) Cover Crop residue. *Weed Science* 43(1): 18-20.
- YIN CY, BERNINGER & LI CY (2006) Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress. *Photosynthetica* 44(1): 62-68.
- YOUNIS ME, EI-SHAHABY OA, ABO-HAMED SA & IBRAHIM AH (2000) Effects of water stress on growth, pigments and ¹⁴CO₂ assimilation in three sorghum cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185(2): 73-82.
- YU JQ, YE SF, ZHANG MF & HU WH (2003) Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. *Biochemical Systematics and Ecology* 31(2): 129-139.
- ZEIEN H & BRÜMMER GW (1989) Chemische Extraktion zur Bestimmung von Schwermetallbindungsformen in Böden. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 59: 505-515
- ZHANG F, GUO JK, YANG YL, HEN WL & ZHANG LX (2004) Changes in the pattern of antioxidant enzymes in wheat exposed to water deficit and rewatering. *Acta Physiologiae Plantarum* 26(3): 345-352.
- ZOBEL M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness. An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12(7): 266-269.
- ZOBEL M, VAN DER MAAREL E & DUPRÉ C (1998) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science* 1(1): 55-66.
- ZORN W & KRAUSE O (1999) Untersuchungen zur Charakterisierung des pflanzenverfügbaren Phosphats in Thüringer Carbonatböden. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 162(5): 463-469.

GLOSSAR

Allelopathie wird jeder Prozess bezeichnet, mit dem Sekundärmetabolite (**Allelochemikalien**) verbunden sind, die durch Pflanzen, Mikroorganismen oder Pilze gebildet werden, und die das Wachstum und die Entwicklung von landwirtschaftlichen und biologischen Systemen beeinflussen (GENTS et al. 2005).

Allelopathika sind chemische Substanzen der interspezifischen Signalgebung (interspezifische Allelochemikalien) (SCHLEE 1992)

Autotoxine sind chemische Substanzen der intraspezifischen Signalgebung (intraspezifische Allelochemikalien). Sie wirken hemmend oder toxisch auf Individuen der eigenen Art ohne Vorteile für andere Arten (SCHLEE 1992).

Bio-Bio-Interaktionen sind eine spezielle Form der Geo-Bio-Interaktionen, die nur die Wechselwirkungen der belebten Natur untereinander umfassen.

Der **Elemententzug** ist, wie der *Transferfaktor*, eine Maßzahl für den von Pflanzen dem Boden entnommenen Elementanteil. Er stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzen und der Biomasseproduktion der Pflanzen je Zeit- und Flächeneinheit dar.

Geo-Bio-Interaktionen sind Wechselwirkungen zwischen unbelebter und belebter Natur. Sie umfassen Wechselwirkungen der unbelebten Natur untereinander und der belebten Natur untereinander ein.

Der Begriff **Interaktionen** wird in dieser Arbeit ausschließlich im Sinne von Wechselwirkungen zwischen unbelebter und belebter Natur verwendet und hat keinen statistischen Bezug (vgl. *Geo-Bio-Interaktionen*).

Als **Konkurrenz** wird die gegenseitige Beeinträchtigung von Pflanzen verstanden, die durch Raumbesatz, die Abschwächung der photosynthetisch aktiven Strahlung und die Auszehrung der verfügbaren Wassermoleküle und Nährstoffionen in der Rhizosphäre entsteht (GLAVAC 1998).

Die **Kulturform** beschreibt die Art, in der die Pflanzen nach der Aussaat aufwachsen. Dabei werden die **Reinkultur** (als Kulturform nach der Aussaat nur einer Pflanzenart) und die **Mischkultur** (als Kulturform nach der gemischten Aussaat beider Pflanzenarten) unterschieden.

Als **Nachfrucht** bzw. **Nachfrüchte** werden im Versuch mit Vorkultureinfluss jene Pflanzen (*A. elatius* und *E. repens*) bezeichnet, die auf einem zuvor vorkultiviertem Substrat aufwachsen (vgl. *Vorkultur*).

Als **Nachkultur** wird die Anzucht von *A. elatius* und *E. repens* (als *Nachfrüchte*) auf einem vorkultiviertem Substrat (vgl. *Vorkultur*) bezeichnet.

Phytoremediation wird als die Nutzung von grünen Pflanzen und verbundenen Mikroorganismen, Bodenzusätzen und landwirtschaftlichen Techniken, um Umweltschadstoffe zu beseitigen oder Bodensysteme zu entgiften, beschrieben (CUNNINGHAM et al. 1995).

Als **Störung** werden alle Einwirkungen betrachtet, welche die pflanzliche Biomasse teilweise oder gänzlich zerstören (z. B. Tierfraß, Tritt, anthropogene Eingriffe, Naturgewalten [Feuer, Wind, Bodenerosion]; vgl. GLAVAC 1996, SCHOPFER & BRENNICKE 1999).

Stress stellt eine Zwangslage eines Organismus dar. Er charakterisiert den Zustand, der unter Einwirkung ungünstiger Faktoren (**Stressfaktoren** oder **Stressoren**) ausgelöst wird und Beeinträchtigungen von Stoffwechsel, Entwicklung und Verhalten etc. zur Folge hat (LARCHER 2001).

Die Begriffe **sterilisieren** und **Sterilisation der Böden** beziehen sich auf die Dampfsterilisation des standorttypischen Bodensubstrats im Autoklaven (Dampfsterilisator HV-85, Fa. HMC, 120 °C).

Der **Transferfaktor** ist eine Maßzahl für den von Pflanzen dem Boden entnommenen Elementanteil. Er stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse und der Gesamtelementkonzentration im Substrat dar

Als **Vorfrucht** bzw. **Vorfrüchte** werden im Versuch mit Vorkultureinfluss jene Pflanzen (*A. elatius* und *E. repens*) bezeichnet, die den Bestandteil der *Vorkultur* bilden. Auf dem durch die Vorfrucht behandelten Substrat wurden anschließend die *Nachfrüchte* angezogen.

Als **Vorkultur** wird die Behandlung des Substrats durch a) einen Bewuchs mit *A. elatius* bzw. *E. repens* (vgl. *Vorfrucht*), b) die Zugabe von Pflanzenstücken von *A. elatius* bzw. *E. repens* zum Substrat oder c) eine Kombination von Vorbewuchs und Pflanzenstückzusatz vor der Aussaat der Versuchspflanzen (= *Nachfrüchte*; wieder *A. elatius* bzw. *E. repens*) bezeichnet.

Vorbewuchs ist eine Form der *Vorkultur*, bei der das Substrat mit *A. elatius* oder *E. repens* bewachsen wurde. Das Substrat kann Pflanzenstücke enthalten. Zum Vorbewuchs zählen die Varianten a und c) der *Vorkultur* (siehe oben).

ANHANG

A1 Daten des Vorversuchs zur Ermittlung der in den Keimungs- und Jungpflanzenversuchen eingesetzten Feuchtestufen des Substrats

Tabelle A1.1: Wurzel- und Sprosslängen [cm] von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) zum Pflanzzeitpunkt (L1) und zum Erntezeitpunkt (L2) sowie die daraus resultierende Längenzunahme (LZ)

| Substrat- typ | Art | WK | Wurzellängen [cm] | | | Sprosslängen [cm] | | | | |
|------------------|------------|-------|-------------------|------------|------------|-------------------|-------------|-------------|------------|------------|
| | | | L1 | L2 | LZ | L1 | L2 | LZ | | |
| Sand | A. e. | 15 | 1,8 ± 0,79 | 2,3 ± 1,23 | 0,5 ± 0,49 | 1,2 ± 1,07 | 5,4 ± 1,33 | 4,2 ± 0,59 | | |
| | | 30 | 1,7 ± 0,74 | 4,2 ± 2,42 | 2,5 ± 1,76 | 0,8 ± 0,93 | 6,2 ± 2,73 | 5,4 ± 2,08 | | |
| | | 45 | 1,5 ± 0,74 | 9,1 ± 2,47 | 7,6 ± 1,74 | 1,1 ± 0,89 | 9,4 ± 2,68 | 8,2 ± 1,95 | | |
| | | 60 | 1,5 ± 0,86 | 8,2 ± 2,73 | 6,7 ± 1,90 | 1,1 ± 0,72 | 10,5 ± 2,30 | 9,4 ± 1,65 | | |
| | | 75 | 1,4 ± 0,56 | 7,3 ± 2,25 | 5,8 ± 1,73 | 1,0 ± 0,73 | 10,3 ± 2,59 | 9,3 ± 1,96 | | |
| | | 90 | 1,5 ± 0,50 | 6,4 ± 2,38 | 4,9 ± 1,92 | 0,9 ± 0,54 | 9,8 ± 2,25 | 9,0 ± 1,78 | | |
| | E. r. | 15 | 2,1 ± 0,73 | 3,7 ± 1,20 | 1,6 ± 0,56 | 2,8 ± 1,62 | 7,8 ± 1,57 | 5,0 ± 0,38 | | |
| | | 30 | 1,6 ± 0,47 | 5,6 ± 1,93 | 4,1 ± 0,47 | 2,2 ± 1,18 | 7,8 ± 2,76 | 5,6 ± 1,18 | | |
| | | 45 | 1,9 ± 0,75 | 6,7 ± 2,68 | 4,8 ± 1,95 | 2,2 ± 1,30 | 8,2 ± 2,56 | 6,0 ± 1,39 | | |
| | | 60 | 2,0 ± 0,60 | 9,7 ± 2,75 | 7,7 ± 2,16 | 2,2 ± 1,14 | 10,1 ± 1,84 | 7,9 ± 0,97 | | |
| | | 75 | 1,9 ± 0,60 | 9,4 ± 3,28 | 7,5 ± 2,70 | 2,4 ± 1,20 | 10,0 ± 2,06 | 7,6 ± 0,94 | | |
| | | 90 | 1,9 ± 0,37 | 8,9 ± 2,73 | 7,0 ± 2,37 | 2,0 ± 1,19 | 9,3 ± 1,30 | 7,3 ± 0,48 | | |
| | | Boden | A. e. | 15 | 1,3 ± 0,99 | 1,4 ± 1,00 | 0,2 ± 0,31 | 0,9 ± 0,62 | 1,2 ± 0,69 | 0,3 ± 0,24 |
| | | | | 30 | 1,4 ± 0,89 | 2,7 ± 1,78 | 1,4 ± 1,08 | 1,0 ± 0,65 | 2,4 ± 1,24 | 1,4 ± 0,66 |
| 45 | 1,4 ± 0,68 | | | 7,3 ± 3,10 | 5,9 ± 2,47 | 0,9 ± 0,43 | 8,4 ± 2,71 | 7,5 ± 2,30 | | |
| 60 | 1,3 ± 0,84 | | | 6,6 ± 3,49 | 5,3 ± 2,69 | 0,8 ± 0,41 | 14,2 ± 3,06 | 13,5 ± 2,69 | | |
| 75 | 1,1 ± 0,80 | | | 1,6 ± 1,60 | 0,6 ± 0,87 | 0,9 ± 0,66 | 13,2 ± 2,70 | 12,4 ± 2,16 | | |
| 90 | 1,1 ± 0,74 | | | 1,5 ± 0,82 | 0,4 ± 0,27 | 0,9 ± 0,48 | 12,6 ± 3,29 | 11,7 ± 2,93 | | |
| E. r. | 15 | | 2,1 ± 0,90 | 2,3 ± 0,93 | 0,2 ± 0,15 | 2,2 ± 1,35 | 2,5 ± 1,42 | 0,2 ± 0,13 | | |
| | 30 | | 2,0 ± 0,74 | 5,5 ± 2,59 | 3,5 ± 1,89 | 2,5 ± 1,22 | 6,5 ± 2,80 | 4,0 ± 1,72 | | |
| | 45 | | 2,1 ± 0,67 | 9,0 ± 2,79 | 6,9 ± 2,16 | 2,4 ± 1,03 | 12,8 ± 2,78 | 10,4 ± 1,82 | | |
| | 60 | | 2,0 ± 0,67 | 8,4 ± 3,15 | 6,4 ± 2,50 | 2,6 ± 1,06 | 16,1 ± 3,43 | 13,5 ± 2,37 | | |
| | 75 | | 1,7 ± 0,66 | 1,8 ± 0,74 | 0,1 ± 0,15 | 2,3 ± 0,94 | 15,9 ± 3,26 | 13,6 ± 2,40 | | |
| | 90 | | 1,9 ± 0,71 | 2,3 ± 0,89 | 0,5 ± 0,44 | 2,3 ± 0,94 | 11,8 ± 4,21 | 9,5 ± 3,33 | | |

A2 Daten der Interaktionsstudien im Keimungsstadium

Tabelle A2.1: Keimraten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischaussaat **bei verschiedenen Natrium-Kalium-Verhältnissen** (35:1; 1:1 und 1:35 M:M) im Substrat.

| Tag ab | Keimraten [%] | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------|------------------|-------|-------------------|-------|------------------|-------|-------------------|-------|------------------|-------|-------------------|-------|------------------|-------|-------------------|--------|
| | Kontrolle | | | | K:Na = 35:1 | | | | K:Na = 1:1 | | | | K:Na = 1:35 | | | |
| | Rein- aussaat | | Misch- aussaat | | Rein- aussaat | | Misch- aussaat | | Rein- aussaat | | Misch- aussaat | | Rein- aussaat | | Misch- aussaat | |
| Aus- saat | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. |
| 3 | 3 ± | 25 ± | 6 ± | 28 ± | 3 ± | 8 ± | 2 ± | 8 ± | 3 ± | 7 ± | 2 ± | 7 ± | 2 ± | 5 ± | 2 ± | 6 ± |
| | 1,3 | 3,2 | 3,3 | 9,0 | 2,6 | 3,4 | 2,6 | 6,2 | 1,5 | 3,3 | 2,5 | 5,1 | 2,5 | 3,1 | 2,5 | 5,3 |
| 4 | 15 ± | 36 ± | 19 ± | 38 ± | 8 ± | 20 ± | 8 ± | 20 ± | 9 ± | 22 ± | 7 ± | 22 ± | 7 ± | 19 ± | 7 ± | 22,8 ± |
| | 2,9 | 4,2 | 4,9 | 8,7 | 2,3 | 5,2 | 4,4 | 5,0 | 2,1 | 3,1 | 4,3 | 7,9 | 2,4 | 7,9 | 3,6 | 8,0 |
| 5 | 22 ± | 42 ± | 27 ± | 44 ± | 14 ± | 29 ± | 11 ± | 34 ± | 16 ± | 31 ± | 18 ± | 32 ± | 15 ± | 27 ± | 14 ± | 29 ± |
| | 5,3 | 5,9 | 4,3 | 7,7 | 4,0 | 9,0 | 3,9 | 9,9 | 5,0 | 7,6 | 10,0 | 10,0 | 4,4 | 6,7 | 6,5 | 10,4 |
| 6 | 31 ± | 47 ± | 32 ± | 48 ± | 19 ± | 36 ± | 17 ± | 41 ± | 24 ± | 39 ± | 26 ± | 38 ± | 23 ± | 34 ± | 20 ± | 42 ± |
| | 6,7 | 4,7 | 4,4 | 5,7 | 4,2 | 9,6 | 5,1 | 14,3 | 8,2 | 9,5 | 11,3 | 11,8 | 6,1 | 5,7 | 6,1 | 6,2 |
| 7 | 36 ± | 49 ± | 36 ± | 53 ± | 25 ± | 41 ± | 21 ± | 45 ± | 29 ± | 43 ± | 28 ± | 40 ± | 28 ± | 39 ± | 22 ± | 47 ± |
| | 5,1 | 4,5 | 5,3 | 7,1 | 6,4 | 10,4 | 6,5 | 13,0 | 9,2 | 9,3 | 12,8 | 13,0 | 8,4 | 5,7 | 8,3 | 6,1 |
| 8 | 39 ± | 51 ± | 39 ± | 54 ± | 31 ± | 45 ± | 27 ± | 48 ± | 34 ± | 45 ± | 33 ± | 44 ± | 35 ± | 41 ± | 27 ± | 49 ± |
| | 4,0 | 4,7 | 6,0 | 8,1 | 8,1 | 10,4 | 8,3 | 13,0 | 11,3 | 8,6 | 13,5 | 11,1 | 8,1 | 8,1 | 8,7 | 6,0 |
| 9 | 41 ± | 52 ± | 40 ± | 56 ± | 35 ± | 46 ± | 30 ± | 49 ± | 36 ± | 47 ± | 36 ± | 46 ± | 38 ± | 42 ± | 29 ± | 49 ± |
| | 4,5 | 4,5 | 6,1 | 8,6 | 7,8 | 9,9 | 9,6 | 11,1 | 12,5 | 8,7 | 14,1 | 10,7 | 8,8 | 7,3 | 9,6 | 5,3 |
| 10 | 42 ± | 53 ± | 41 ± | 56 ± | 39 ± | 47 ± | 33 ± | 50 ± | 38 ± | 49 ± | 38 ± | 48 ± | 42 ± | 44 ± | 31 ± | 50 ± |
| | 4,5 | 4,5 | 7,0 | 8,6 | 7,5 | 9,7 | 9,6 | 11,2 | 12,1 | 10,1 | 14,1 | 10,6 | 9,1 | 8,1 | 8,8 | 5,6 |
| 11 | 42 ± | 53 ± | 42 ± | 57 ± | 41 ± | 48 ± | 33 ± | 51 ± | 39 ± | 49 ± | 39 ± | 50 ± | 43 ± | 46 ± | 33 ± | 51 ± |
| | 4,0 | 4,8 | 7,1 | 9,0 | 8,4 | 9,6 | 9,6 | 11,3 | 12,6 | 10,6 | 13,6 | 9,7 | 9,3 | 8,7 | 8,3 | 4,6 |

Tabelle A2.2: Keimraten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischaussaat **bei verschiedenen Feuchttestufen** (30, 45 und 60 % WK) im Substrat.

| Tag ab | Keimraten [%] | | | | | | | | | | | |
|--------------|---------------|----------|--------------|----------|-------------|----------|--------------|----------|--------------|----------|--------------|----------|
| | 30 % WK | | | | 45 % WK | | | | 60 % WK | | | |
| | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Rein-aussaat | | Mischaussaat | |
| Aus- saat | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. |
| 3 | 44 ± 3,1 | 12 ± 3,9 | 33 ± 6,4 | 10 ± 1,4 | 34 ± 3,4 | 14 ± 6,8 | 45 ± 6,2 | 9 ± 3,4 | 37 ± 5,9 | 9 ± 3,8 | 38 ± 1,4 | 9 ± 0,8 |
| 5 | 92 ± 1,0 | 36 ± 3,5 | 83 ± 9,1 | 31 ± 2,8 | 76 ± 10,7 | 38 ± 4,9 | 90 ± 5,7 | 32 ± 5,5 | 88 ± 0,7 | 31 ± 2,6 | 91 ± 1,6 | 28 ± 4,2 |
| 7 | 94 ± 0,7 | 40 ± 3,5 | 94 ± 0,8 | 37 ± 4,1 | 90 ± 3,4 | 44 ± 4,1 | 92 ± 4,1 | 37 ± 2,7 | 92 ± 2,1 | 33 ± 5,3 | 92 ± 1,4 | 32 ± 3,1 |
| 9 | 96 ± 0,4 | 42 ± 3,4 | 94 ± 0,8 | 37 ± 4,2 | 91 ± 2,2 | 45 ± 4,1 | 93 ± 2,4 | 39 ± 3,1 | 93 ± 0,7 | 37 ± 1,8 | 94 ± 0,8 | 33 ± 4,0 |
| 11 | 99 ± 0,0 | 43 ± 2,1 | 95 ± 1,4 | 41 ± 6,9 | 93 ± 2,0 | 46 ± 4,1 | 94 ± 2,1 | 41 ± 4,2 | 94 ± 0,4 | 38 ± 1,8 | 95 ± 1,4 | 35 ± 3,6 |

Tabelle A2.3: Keimraten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischaussaat **bei Ferulasäurezusatz** (0; 0,1 oder 10 mM Fer) zum Substrat.

| Tag ab | Keimraten [%] | | | | | | | | | | | |
|--------------|---------------|----------|--------------|-----------|-------------|----------|--------------|-----------|--------------|---------|--------------|---------|
| | 0 mM Fer | | | | 0,1 mM Fer | | | | 10 mM Fer | | | |
| | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Rein-aussaat | | Mischaussaat | |
| Aus- saat | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. |
| 3 | 4 ± 2,6 | 13 ± 5,0 | 4 ± 4,2 | 18 ± 5,1 | 5 ± 2,9 | 12 ± 1,5 | 7 ± 3,6 | 12 ± 3,5 | 3 ± 3,1 | 0 ± 0,8 | 0 ± 0,0 | 0 ± 0,0 |
| 4 | 18 ± 4,0 | 25 ± 6,3 | 14 ± 3,3 | 27 ± 6,6 | 15 ± 2,8 | 21 ± 3,3 | 19 ± 6,0 | 27 ± 9,4 | 8 ± 5,6 | 1 ± 1,8 | 1 ± 1,7 | 1 ± 1,7 |
| 5 | 25 ± 4,0 | 31 ± 7,3 | 22 ± 5,1 | 34 ± 6,8 | 25 ± 5,5 | 29 ± 6,3 | 25 ± 4,3 | 34 ± 12,9 | 12 ± 9,2 | 2 ± 2,7 | 1 ± 2,2 | 1 ± 2,2 |
| 6 | 30 ± 5,4 | 36 ± 9,1 | 27 ± 3,6 | 40 ± 10,0 | 31 ± 8,9 | 33 ± 7,7 | 27 ± 4,4 | 38 ± 11,8 | 15 ± 12,4 | 3 ± 3,5 | 1 ± 2,2 | 1 ± 2,2 |
| 7 | 33 ± 5,0 | 39 ± 8,9 | 30 ± 6,1 | 42 ± 10,9 | 33 ± 8,1 | 34 ± 8,4 | 29 ± 4,2 | 41 ± 11,6 | 17 ± 15,6 | 3 ± 4,2 | 2 ± 3,5 | 2 ± 3,5 |
| 8 | 33 ± 5,9 | 39 ± 9,2 | 33 ± 7,9 | 43 ± 9,7 | 34 ± 8,8 | 36 ± 9,3 | 31 ± 5,5 | 42 ± 12,0 | 18 ± 16,4 | 3 ± 4,5 | 2 ± 3,5 | 2 ± 3,5 |
| 9 | 35 ± 4,8 | 40 ± 8,9 | 34 ± 8,5 | 43 ± 10,3 | 35 ± 8,9 | 36 ± 9,1 | 31 ± 5,5 | 43 ± 12,0 | 20 ± 17,3 | 3 ± 4,5 | 2 ± 3,5 | 2 ± 3,5 |
| 10 | 36 ± 4,3 | 41 ± 8,9 | 37 ± 8,7 | 44 ± 9,9 | 36 ± 9,4 | 36 ± 9,2 | 33 ± 5,7 | 43 ± 12,0 | 21 ± 17,8 | 3 ± 4,5 | 2 ± 3,5 | 2 ± 3,5 |
| 11 | 36 ± 4,4 | 42 ± 9,1 | 38 ± 9,0 | 44 ± 9,9 | 37 ± 9,8 | 38 ± 8,4 | 33 ± 5,6 | 43 ± 12,0 | 23 ± 19,0 | 3 ± 4,8 | 3 ± 5,7 | 2 ± 3,6 |

Tabelle A2.4: Keimraten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischaussaat mit unterschiedlichen Dichten des Saatguts (0,3; 0,6 und 1,2 Stück/cm²)

| Tag ab | Keimraten [%] | | | | | | | | | | | |
|--------------|-------------------------------|----------|--------------|----------|-------------------------------|----------|--------------|----------|-------------------------------|-----------|--------------|-----------|
| | 1,2 Karyopsen/cm ² | | | | 0,6 Karyopsen/cm ² | | | | 0,3 Karyopsen/cm ² | | | |
| | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Rein-aussaat | | Mischaussaat | |
| Aus- saat | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. |
| 3 | 5 ± 3,3 | 28 ± 5,9 | 7 ± 2,5 | 27 ± 7,6 | 4 ± 1,3 | 25 ± 3,2 | 6 ± 3,3 | 28 ± 9,0 | 5 ± 2,5 | 21 ± 10,2 | 5 ± 2,5 | 24 ± 9,3 |
| 4 | 17 ± 4,2 | 44 ± 7,2 | 19 ± 4,9 | 40 ± 7,1 | 15 ± 2,9 | 36 ± 4,2 | 19 ± 4,9 | 38 ± 8,7 | 16 ± 3,0 | 36 ± 10,2 | 16 ± 5,8 | 34 ± 12,9 |
| 5 | 31 ± 7,1 | 50 ± 5,9 | 32 ± 5,6 | 46 ± 6,4 | 22 ± 5,3 | 42 ± 5,9 | 27 ± 4,3 | 44 ± 7,7 | 28 ± 8,5 | 44 ± 9,7 | 28 ± 9,4 | 42 ± 14,1 |
| 6 | 39 ± 4,5 | 53 ± 6,3 | 39 ± 5,3 | 48 ± 6,2 | 31 ± 6,7 | 47 ± 4,7 | 32 ± 4,4 | 48 ± 5,7 | 35 ± 10,2 | 49 ± 10,3 | 38 ± 11,8 | 45 ± 15,2 |
| 7 | 42 ± 5,0 | 55 ± 7,6 | 43 ± 6,1 | 52 ± 7,1 | 36 ± 5,2 | 49 ± 4,5 | 36 ± 5,3 | 53 ± 7,1 | 38 ± 10,2 | 52 ± 11,7 | 42 ± 13,0 | 48 ± 16,4 |
| 8 | 44 ± 4,9 | 56 ± 6,7 | 45 ± 5,6 | 56 ± 6,8 | 39 ± 4,0 | 51 ± 4,7 | 39 ± 6,0 | 54 ± 8,1 | 41 ± 11,3 | 53 ± 11,7 | 44 ± 14,1 | 50 ± 16,6 |
| 9 | 45 ± 4,8 | 58 ± 6,1 | 47 ± 4,3 | 58 ± 7,0 | 41 ± 4,5 | 52 ± 4,5 | 40 ± 6,1 | 56 ± 8,6 | 43 ± 11,6 | 54 ± 12,4 | 46 ± 14,9 | 51 ± 16,9 |
| 10 | 46 ± 4,3 | 58 ± 6,4 | 47 ± 3,6 | 61 ± 7,0 | 42 ± 4,5 | 53 ± 4,5 | 41 ± 7,0 | 56 ± 8,6 | 44 ± 11,4 | 56 ± 13,2 | 47 ± 16,0 | 52 ± 17,5 |
| 11 | 46 ± 4,4 | 59 ± 6,3 | 49 ± 4,2 | 61 ± 7,0 | 42 ± 4,0 | 53 ± 4,8 | 42 ± 7,1 | 57 ± 9,0 | 44 ± 11,5 | 57 ± 13,4 | 47 ± 15,8 | 53 ± 16,8 |

Tabelle A2.5: Keimraten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und in Mischkultur bei gleichzeitiger oder verzögerter Aussaat.

| Tag ab | Keimraten [%] | | | | | | | |
|--------------|---|----------|--|----------|--|----------|---|----------|
| | Gleichzeitige Aussaat | | | | Verzögerte Aussaat | | | |
| | Reinaussaat | | Mischaussaat | | Reinaussaat | | Mischaussaat | |
| | (gleichzeitig mit der selben Art ausgesät) | | (gleichzeitig mit der anderen Art ausgesät) | | (5 Tage nach der selben Art ausgesät) | | (5 Tage nach der anderen Art ausgesät) | |
| Aus- saat | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. | A. e. | E. r. |
| 3 | - | - | - | - | 7 ± 1,2 | 20 ± 2,1 | 10 ± 1,9 | 18 ± 2,2 |
| 4 | - | - | - | - | 25 ± 2,0 | 39 ± 3,2 | 22 ± 4,0 | 35 ± 3,2 |
| 5 | 28 ± 2,6 | 47 ± 2,6 | 30 ± 2,1 | 36 ± 4,4 | 29 ± 1,9 | 46 ± 4,1 | 30 ± 3,4 | 42 ± 3,0 |
| 6 | 37 ± 2,5 | 51 ± 2,7 | 36 ± 2,0 | 41 ± 3,2 | 34 ± 2,4 | 48 ± 4,0 | 36 ± 4,2 | 45 ± 2,9 |
| 7 | 42 ± 1,9 | 54 ± 1,9 | 41 ± 1,6 | 44 ± 2,8 | 38 ± 3,0 | 50 ± 3,6 | 38 ± 4,1 | 46 ± 2,8 |
| 8 | 46 ± 2,0 | 56 ± 1,4 | 42 ± 1,8 | 46 ± 2,2 | 41 ± 3,1 | 52 ± 2,8 | 41 ± 4,3 | 48 ± 3,0 |
| 9 | 48 ± 2,9 | 56 ± 1,4 | 44 ± 1,7 | 48 ± 2,0 | 43 ± 2,8 | 53 ± 2,8 | 42 ± 3,9 | 49 ± 3,0 |
| 10 | 48 ± 2,8 | 57 ± 1,4 | 45 ± 1,9 | 49 ± 1,8 | 44 ± 2,7 | 55 ± 2,9 | 43 ± 3,6 | 50 ± 2,8 |
| 11 | 48 ± 2,8 | 58 ± 1,7 | 45 ± 1,9 | 50 ± 1,8 | 45 ± 2,9 | 56 ± 3,0 | 44 ± 3,3 | 50 ± 2,6 |
| 12 | 49 ± 2,8 | 58 ± 1,7 | 46 ± 1,8 | 51 ± 1,7 | - | - | - | - |
| 13 | 50 ± 2,8 | 59 ± 1,7 | 46 ± 1,9 | 52 ± 1,5 | - | - | - | - |
| 14 | 50 ± 2,8 | 59 ± 1,7 | 47 ± 1,5 | 53 ± 1,4 | - | - | - | - |
| 15 | 50 ± 2,8 | 59 ± 1,7 | 48 ± 1,5 | 53 ± 1,4 | - | - | - | - |
| 16 | 51 ± 2,8 | 60 ± 1,8 | 48 ± 1,5 | 53 ± 1,4 | - | - | - | - |

Tabelle A2.6: Korrelationen (Korrelationskoeffizient nach PEARSON) der Keimgeschwindigkeiten mit den Keimfähigkeiten von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) bei den verschiedenen Keimungsversuchen.

| Keimungsversuch mit | Korrelationskoeffizienten nach PEARSON der Keimgeschwindigkeiten mit den Keimfähigkeiten | | |
|--|--|---------|---------|
| | A. e. | E. r. | Gesamt |
| - verschiedenen Natrium-Kalium-Verhältnissen | 0,045 | 0,409** | 0,473** |
| - unterschiedlichen Saatgutdichten | 0,087 | 0,678** | 0,664** |
| - verschiedenen Substratfeuchten | 0,133 | 0,475** | 0,875** |
| - Zusatz Ferulasäure | 0,527** | 0,657** | 0,609** |
| - verzögerter Aussaat | 0,597** | 0,788** | 0,750** |

* Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,05 (2-seitig) signifikant.

** Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant.

A3 Daten des Versuchs mit standorttypischem Substrat (V1a)

Tabelle A3.1: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Sub- strat- typ ¹ | Ele- ment | Elementgehalte [g/kg PflTS] | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------|-----------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | N ² | 6,0 ± 0,87 | 7,0 ± 2,60 | 5,3 ± 0,43 | 5,1 ± 1,33 | 8,0 ± 1,81 | 5,7 ± 0,80 | 6,5 ± 1,10 | 3,3 ± 0,14 |
| | Ca | 14,6 ± 0,1 | 4,5 ± 0,2 | 22,0 ± 1,0 | 5,1 ± 0,4 | 42,1 ± 4,0 | 10,0 ± 0,2 | 48,2 ± 4,3 | 17,2 ± 0,3 |
| | K | 5,6 ± 0,6 | 28,7 ± 0,8 | 7,1 ± 0,6 | 22,8 ± 1,3 | 6,4 ± 0,5 | 22,5 ± 0,8 | 6,7 ± 0,3 | 22,4 ± 1,0 |
| | Mg | 1,3 ± 0,1 | 2,5 ± 0,0 | 1,1 ± 0,2 | 2,3 ± 0,1 | 1,9 ± 0,1 | 2,4 ± 0,0 | 1,7 ± 0,0 | 2,4 ± 0,0 |
| | Na | 2,6 ± 0,3 | 1,5 ± 0,0 | 2,9 ± 0,1 | 1,0 ± 0,0 | 3,9 ± 0,4 | 1,4 ± 0,0 | 4,4 ± 0,3 | 1,3 ± 0,0 |
| | P | 4,4 ± 0,4 | 3,4 ± 0,1 | 7,7 ± 0,6 | 3,1 ± 0,1 | 13,7 ± 0,7 | 4,5 ± 0,1 | 16,6 ± 1,5 | 7,1 ± 0,1 |
| | Fe | 0,67 ± 0,14 | 0,12 ± 0,02 | 0,69 ± 0,07 | 0,17 ± 0,00 | 0,69 ± 0,15 | 0,32 ± 0,00 | 1,18 ± 0,03 | 0,40 ± 0,01 |
| | Cd | 0,000 ± 0,001 | 0,003 ± 0,001 | 0,000 ± 0,001 | 0,005 ± 0,002 | 0,003 ± 0,007 | 0,002 ± 0,003 | 0,003 ± 0,002 | 0,002 ± 0,004 |
| | Cu | 0,022 ± 0,005 | 0,001 ± 0,003 | 0,024 ± 0,008 | 0,000 ± 0,000 | 0,030 ± 0,005 | 0,003 ± 0,003 | 0,027 ± 0,008 | 0,002 ± 0,000 |
| | Mn | 0,058 ± 0,007 | 0,050 ± 0,003 | 0,066 ± 0,001 | 0,055 ± 0,003 | 0,098 ± 0,006 | 0,084 ± 0,003 | 0,103 ± 0,005 | 0,092 ± 0,003 |
| | Zn | 0,075 ± 0,000 | 0,041 ± 0,002 | 0,070 ± 0,008 | 0,047 ± 0,003 | 0,083 ± 0,007 | 0,056 ± 0,002 | 0,127 ± 0,006 | 0,057 ± 0,002 |
| UHs | N ² | 5,9 ± 1,22 | 10,1 ± 2,92 | 6,8 ± 0,93 | 7,5 ± 2,20 | 11,7 ± 1,05 | 8,6 ± 1,69 | 9,4 ± 4,34 | 7,5 ± 3,14 |
| | Ca | 22,7 ± 2,0 | 8,1 ± 1,1 | 14,7 ± 0,5 | 4,4 ± 0,5 | 29,1 ± 1,4 | 7,3 ± 0,6 | 36,4 ± 2,8 | 8,8 ± 0,5 |
| | K | 4,9 ± 0,3 | 28,2 ± 2,4 | 3,9 ± 0,1 | 20,6 ± 1,0 | 3,6 ± 0,5 | 19,7 ± 0,9 | 4,2 ± 0,0 | 22,2 ± 0,3 |
| | Mg | 1,5 ± 0,0 | 2,2 ± 0,2 | 1,3 ± 0,2 | 1,7 ± 0,1 | 1,6 ± 0,2 | 1,7 ± 0,1 | 1,8 ± 0,0 | 2,1 ± 0,1 |
| | Na | 7,4 ± 0,4 | 9,7 ± 0,9 | 9,5 ± 0,1 | 8,8 ± 0,4 | 5,3 ± 0,7 | 5,6 ± 0,3 | 6,7 ± 0,2 | 5,8 ± 0,0 |
| | P | 7,5 ± 0,5 | 3,5 ± 0,2 | 4,1 ± 0,3 | 3,4 ± 0,2 | 7,5 ± 0,5 | 3,2 ± 0,2 | 7,4 ± 0,6 | 4,6 ± 0,1 |
| | Fe | 1,01 ± 0,04 | 0,32 ± 0,04 | 0,83 ± 0,08 | 0,19 ± 0,01 | 0,94 ± 0,00 | 0,37 ± 0,01 | 0,89 ± 0,06 | 0,41 ± 0,01 |
| | Cd | 0,000 ± 0,001 | 0,002 ± 0,003 | 0,000 ± 0,004 | 0,001 ± 0,003 | 0,000 ± 0,005 | 0,003 ± 0,003 | 0,000 ± 0,001 | 0,004 ± 0,001 |
| | Cu | 0,027 ± 0,005 | 0,010 ± 0,001 | 0,024 ± 0,016 | 0,001 ± 0,001 | 0,024 ± 0,015 | 0,000 ± 0,000 | 0,027 ± 0,015 | 0,000 ± 0,005 |
| | Mn | 0,066 ± 0,003 | 0,087 ± 0,012 | 0,049 ± 0,003 | 0,059 ± 0,007 | 0,075 ± 0,003 | 0,071 ± 0,008 | 0,085 ± 0,002 | 0,087 ± 0,005 |
| | Zn | 0,124 ± 0,045 | 0,044 ± 0,007 | 0,093 ± 0,002 | 0,018 ± 0,003 | 0,087 ± 0,019 | 0,029 ± 0,003 | 0,121 ± 0,013 | 0,046 ± 0,003 |
| MH | N ² | 7,2 ± 1,11 | 9,1 ± 3,56 | 9,4 ± 1,12 | 7,6 ± 1,06 | 10,0 ± 0,95 | 6,5 ± 0,90 | 6,6 ± 0,77 | 5,1 ± 1,06 |
| | Ca | 29,9 ± 1,7 | 4,2 ± 0,6 | 20,3 ± 0,5 | 6,1 ± 0,5 | 40,9 ± 0,9 | 4,5 ± 0,3 | 18,8 ± 0,0 | 9,2 ± 0,4 |
| | K | 6,5 ± 0,6 | 30,0 ± 1,4 | 8,5 ± 0,7 | 27,6 ± 0,3 | 6,4 ± 0,0 | 31,7 ± 0,3 | 7,5 ± 0,2 | 27,0 ± 0,8 |
| | Mg | 2,0 ± 0,2 | 2,5 ± 0,2 | 1,8 ± 0,2 | 2,4 ± 0,1 | 2,0 ± 0,1 | 2,6 ± 0,1 | 1,9 ± 0,0 | 2,4 ± 0,1 |
| | Na | 3,0 ± 0,2 | 2,2 ± 0,1 | 3,4 ± 0,1 | 1,2 ± 0,0 | 2,9 ± 0,0 | 2,3 ± 0,0 | 3,7 ± 0,2 | 1,9 ± 0,0 |
| | P | 9,0 ± 0,3 | 3,0 ± 0,3 | 5,2 ± 0,0 | 4,2 ± 0,1 | 10,9 ± 0,3 | 3,2 ± 0,1 | 6,2 ± 0,0 | 4,1 ± 0,2 |
| | Fe | 1,33 ± 0,32 | 0,27 ± 0,03 | 4,62 ± 0,34 | 0,42 ± 0,03 | 2,02 ± 0,16 | 0,30 ± 0,01 | 3,99 ± 0,13 | 1,77 ± 0,14 |
| | Cd | 0,003 ± 0,001 | 0,000 ± 0,002 | 0,000 ± 0,004 | 0,003 ± 0,003 | 0,000 ± 0,005 | 0,001 ± 0,003 | 0,000 ± 0,004 | 0,002 ± 0,001 |
| | Cu | 0,025 ± 0,017 | 0,000 ± 0,003 | 0,024 ± 0,023 | 0,001 ± 0,003 | 0,020 ± 0,020 | 0,000 ± 0,004 | 0,018 ± 0,018 | 0,000 ± 0,003 |
| | Mn | 0,121 ± 0,019 | 0,068 ± 0,008 | 0,112 ± 0,012 | 0,073 ± 0,006 | 0,125 ± 0,006 | 0,066 ± 0,003 | 0,118 ± 0,002 | 0,109 ± 0,009 |
| | Zn | 0,131 ± 0,007 | 0,068 ± 0,008 | 0,157 ± 0,011 | 0,037 ± 0,003 | 0,139 ± 0,000 | 0,062 ± 0,005 | 0,104 ± 0,018 | 0,074 ± 0,007 |
| MHs | N ² | 9,7 ± 0,77 | 12,4 ± 1,24 | 9,7 ± 1,00 | 8,0 ± 2,97 | 12,2 ± 1,62 | 11,2 ± 1,71 | 7,8 ± 4,46 | 7,2 ± 2,18 |
| | Ca | 40,2 ± 0,3 | 4,0 ± 0,2 | 61,8 ± 1,9 | 4,5 ± 0,5 | 22,1 ± 2,4 | 2,8 ± 0,1 | 26,3 ± 2,2 | 3,7 ± 0,2 |
| | K | 5,4 ± 0,2 | 31,9 ± 0,9 | 6,1 ± 0,1 | 26,0 ± 1,9 | 6,0 ± 0,6 | 30,0 ± 2,3 | 5,8 ± 0,8 | 26,9 ± 2,1 |
| | Mg | 1,9 ± 0,1 | 2,4 ± 0,2 | 3,0 ± 0,1 | 2,2 ± 0,0 | 1,5 ± 0,1 | 2,1 ± 0,1 | 1,5 ± 0,2 | 2,1 ± 0,0 |
| | Na | 5,0 ± 0,3 | 4,1 ± 0,1 | 4,4 ± 0,2 | 3,9 ± 0,2 | 4,1 ± 0,4 | 3,3 ± 0,2 | 4,2 ± 0,5 | 3,5 ± 0,2 |
| | P | 14,7 ± 0,1 | 3,7 ± 0,1 | 11,9 ± 0,7 | 4,9 ± 0,2 | 8,2 ± 0,8 | 3,3 ± 0,1 | 9,1 ± 0,6 | 4,1 ± 0,1 |
| | Fe | 1,50 ± 0,04 | 0,58 ± 0,04 | 7,40 ± 0,19 | 0,23 ± 0,00 | 1,14 ± 0,02 | 0,19 ± 0,01 | 1,28 ± 0,13 | 0,24 ± 0,01 |
| | Cd | 0,004 ± 0,007 | 0,002 ± 0,001 | 0,000 ± 0,001 | 0,004 ± 0,001 | 0,001 ± 0,005 | 0,001 ± 0,002 | 0,000 ± 0,002 | 0,003 ± 0,001 |
| | Cu | 0,023 ± 0,005 | 0,005 ± 0,003 | 0,021 ± 0,014 | 0,001 ± 0,002 | 0,024 ± 0,015 | 0,002 ± 0,003 | 0,021 ± 0,017 | 0,001 ± 0,003 |
| | Mn | 0,146 ± 0,011 | 0,170 ± 0,008 | 0,245 ± 0,004 | 0,159 ± 0,010 | 0,143 ± 0,013 | 0,165 ± 0,000 | 0,137 ± 0,013 | 0,160 ± 0,002 |
| | Zn | 0,153 ± 0,023 | 0,053 ± 0,003 | 0,095 ± 0,010 | 0,025 ± 0,001 | 0,126 ± 0,055 | 0,047 ± 0,003 | 0,111 ± 0,031 | 0,041 ± 0,000 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden)

² N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.10; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A3.2: Elementgehalte der Wurzeln und Sprosse von *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Sub- strat- typ ¹ | Ele- ment | Elementgehalte [g/kg PflITS] | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------|------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | N ² | 2,4 ± 0,80 | 2,5 ± 0,39 | 2,6 ± 0,01 | 2,3 ± 0,28 | 4,7 ± 0,82 | 3,8 ± 0,44 | 4,0 ± 0,71 | 2,3 ± 0,58 |
| | Ca | 22,0 ± 0,6 | 7,7 ± 0,4 | 18,4 ± 2,1 | 5,5 ± 0,8 | 60,3 ± 14,4 | 7,4 ± 0,3 | 45,2 ± 2,2 | 6,0 ± 0,5 |
| | K | 6,2 ± 0,1 | 13,8 ± 0,3 | 6,7 ± 0,2 | 13,9 ± 1,8 | 6,2 ± 1,2 | 15,3 ± 0,4 | 7,4 ± 0,5 | 15,6 ± 0,8 |
| | Mg | 1,5 ± 0,1 | 1,6 ± 0,0 | 1,4 ± 0,1 | 1,7 ± 0,1 | 2,4 ± 0,2 | 1,7 ± 0,0 | 1,8 ± 0,1 | 1,6 ± 0,1 |
| | Na | 2,3 ± 0,0 | 1,1 ± 0,0 | 2,2 ± 0,0 | 0,8 ± 0,1 | 3,1 ± 0,1 | 1,1 ± 0,0 | 3,3 ± 0,3 | 0,8 ± 0,0 |
| | P | 6,7 ± 0,3 | 3,0 ± 0,0 | 6,6 ± 0,5 | 2,7 ± 0,2 | 16,3 ± 1,0 | 2,8 ± 0,1 | 16,2 ± 0,6 | 2,8 ± 0,1 |
| | Fe | 0,70 ± 0,09 | 0,31 ± 0,00 | 0,82 ± 0,10 | 0,15 ± 0,02 | 1,69 ± 0,29 | 0,24 ± 0,01 | 1,34 ± 0,03 | 0,21 ± 0,01 |
| | Cd | 0,000 ± 0,001 | 0,001 ± 0,001 | 0,000 ± 0,004 | 0,001 ± 0,001 | 0,000 ± 0,001 | 0,003 ± 0,002 | 0,000 ± 0,006 | 0,003 ± 0,002 |
| | Cu | 0,026 ± 0,012 | 0,001 ± 0,002 | 0,029 ± 0,010 | 0,000 ± 0,008 | 0,040 ± 0,012 | 0,003 ± 0,003 | 0,024 ± 0,007 | 0,000 ± 0,004 |
| | Mn | 0,065 ± 0,001 | 0,090 ± 0,003 | 0,057 ± 0,007 | 0,067 ± 0,009 | 0,121 ± 0,008 | 0,079 ± 0,004 | 0,113 ± 0,008 | 0,072 ± 0,006 |
| | Zn | 0,089 ± 0,020 | 0,073 ± 0,003 | 0,098 ± 0,018 | 0,029 ± 0,006 | 0,125 ± 0,007 | 0,054 ± 0,003 | 0,096 ± 0,005 | 0,045 ± 0,005 |
| UHs | N ² | 2,8 ± 0,38 | 4,4 ± 0,30 | 3,0 ± 0,34 | 2,8 ± 0,49 | 5,3 ± 1,25 | 4,2 ± 0,53 | 4,2 ± 0,86 | 3,2 ± 0,61 |
| | Ca | 42,5 ± 0,6 | 7,6 ± 0,9 | 38,9 ± 1,7 | 18,2 ± 1,5 | 57,0 ± 1,4 | 5,7 ± 0,9 | 82,5 ± 9,2 | 5,2 ± 0,8 |
| | K | 4,9 ± 0,1 | 21,8 ± 1,5 | 5,4 ± 0,4 | 17,4 ± 0,8 | 5,3 ± 0,3 | 18,3 ± 0,9 | 5,9 ± 0,5 | 17,0 ± 0,8 |
| | Mg | 1,8 ± 0,0 | 2,1 ± 0,1 | 1,7 ± 0,2 | 2,1 ± 0,1 | 2,2 ± 0,0 | 1,7 ± 0,1 | 2,7 ± 0,3 | 1,6 ± 0,1 |
| | Na | 4,3 ± 0,0 | 3,2 ± 0,2 | 5,2 ± 0,3 | 3,9 ± 0,1 | 5,6 ± 0,2 | 3,0 ± 0,1 | 5,5 ± 0,5 | 2,8 ± 0,2 |
| | P | 11,5 ± 0,2 | 3,2 ± 0,2 | 12,2 ± 0,3 | 3,8 ± 0,2 | 16,3 ± 0,4 | 2,7 ± 0,2 | 18,2 ± 2,0 | 3,2 ± 0,2 |
| | Fe | 0,77 ± 0,00 | 0,30 ± 0,01 | 1,29 ± 0,07 | 0,32 ± 0,02 | 1,52 ± 0,11 | 0,20 ± 0,02 | 1,30 ± 0,02 | 0,18 ± 0,02 |
| | Cd | 0,000 ± 0,000 | 0,001 ± 0,002 | 0,000 ± 0,000 | 0,003 ± 0,002 | 0,002 ± 0,004 | 0,002 ± 0,001 | 0,000 ± 0,001 | 0,002 ± 0,001 |
| | Cu | 0,025 ± 0,000 | 0,007 ± 0,003 | 0,034 ± 0,002 | 0,006 ± 0,005 | 0,023 ± 0,005 | 0,006 ± 0,010 | 0,028 ± 0,004 | 0,002 ± 0,000 |
| | Mn | 0,083 ± 0,001 | 0,137 ± 0,015 | 0,101 ± 0,008 | 0,128 ± 0,011 | 0,107 ± 0,000 | 0,118 ± 0,018 | 0,108 ± 0,009 | 0,138 ± 0,020 |
| | Zn | 0,144 ± 0,076 | 0,066 ± 0,007 | 0,145 ± 0,011 | 0,048 ± 0,003 | 0,167 ± 0,018 | 0,071 ± 0,007 | 0,084 ± 0,004 | 0,054 ± 0,003 |
| MH | N ² | 3,4 ± 0,57 | 4,2 ± 0,32 | 3,3 ± 0,32 | 2,8 ± 0,83 | 4,5 ± 0,83 | 3,8 ± 0,42 | 5,3 ± 0,51 | 3,3 ± 0,54 |
| | Ca | 66,2 ± 0,9 | 5,5 ± 0,3 | 43,9 ± 1,1 | 14,5 ± 1,1 | 51,7 ± 4,5 | 5,1 ± 0,5 | 33,6 ± 3,0 | 12,6 ± 0,5 |
| | K | 5,3 ± 0,2 | 19,7 ± 0,2 | 6,2 ± 0,1 | 15,4 ± 0,1 | 6,6 ± 0,2 | 21,6 ± 0,6 | 8,4 ± 0,7 | 20,6 ± 0,3 |
| | Mg | 2,6 ± 0,0 | 1,8 ± 0,1 | 2,3 ± 0,1 | 2,1 ± 0,1 | 2,6 ± 0,2 | 1,7 ± 0,1 | 2,2 ± 0,2 | 1,9 ± 0,1 |
| | Na | 2,8 ± 0,2 | 1,2 ± 0,0 | 2,9 ± 0,0 | 1,2 ± 0,0 | 2,7 ± 0,1 | 1,1 ± 0,0 | 3,5 ± 0,3 | 1,3 ± 0,0 |
| | P | 20,1 ± 1,9 | 2,7 ± 0,1 | 11,6 ± 0,0 | 4,4 ± 0,3 | 13,5 ± 1,1 | 2,4 ± 0,1 | 10,4 ± 1,0 | 4,1 ± 0,1 |
| | Fe | 2,84 ± 0,29 | 0,34 ± 0,01 | 3,44 ± 0,02 | 2,89 ± 0,19 | 2,54 ± 0,14 | 0,36 ± 0,02 | 2,21 ± 0,03 | 1,96 ± 0,08 |
| | Cd | 0,000 ± 0,004 | 0,001 ± 0,001 | 0,000 ± 0,002 | 0,004 ± 0,001 | 0,000 ± 0,002 | 0,003 ± 0,002 | 0,002 ± 0,004 | 0,004 ± 0,003 |
| | Cu | 0,026 ± 0,012 | 0,000 ± 0,015 | 0,019 ± 0,011 | 0,001 ± 0,004 | 0,022 ± 0,011 | 0,000 ± 0,006 | 0,023 ± 0,014 | 0,003 ± 0,002 |
| | Mn | 0,212 ± 0,008 | 0,079 ± 0,006 | 0,177 ± 0,013 | 0,146 ± 0,014 | 0,183 ± 0,007 | 0,080 ± 0,008 | 0,156 ± 0,014 | 0,125 ± 0,006 |
| | Zn | 0,102 ± 0,002 | 0,070 ± 0,004 | 0,102 ± 0,051 | 0,086 ± 0,006 | 0,099 ± 0,006 | 0,084 ± 0,007 | 0,119 ± 0,010 | 0,051 ± 0,003 |
| MHs | N ² | 4,0 ± 1,10 | 4,3 ± 0,97 | 4,4 ± 1,08 | 4,0 ± 0,42 | 6,0 ± 0,75 | 4,0 ± 0,24 | 6,1 ± 0,61 | 3,9 ± 0,42 |
| | Ca | 118,8 ± 0,7 | 11,0 ± 0,5 | 84,1 ± 7,6 | 6,7 ± 0,3 | 60,5 ± 2,9 | 8,1 ± 0,7 | 23,5 ± 2,5 | 3,1 ± 0,1 |
| | K | 4,4 ± 0,2 | 24,0 ± 1,8 | 5,3 ± 0,8 | 18,3 ± 1,1 | 5,2 ± 0,5 | 23,7 ± 1,2 | 4,7 ± 0,2 | 18,7 ± 0,1 |
| | Mg | 2,4 ± 0,1 | 2,0 ± 0,1 | 2,3 ± 0,3 | 1,5 ± 0,0 | 2,4 ± 0,2 | 1,6 ± 0,0 | 1,2 ± 0,1 | 1,3 ± 0,0 |
| | Na | 4,4 ± 0,3 | 1,7 ± 0,1 | 4,4 ± 0,6 | 1,3 ± 0,1 | 3,6 ± 0,4 | 1,9 ± 0,1 | 3,2 ± 0,1 | 1,3 ± 0,0 |
| | P | 32,3 ± 0,4 | 4,0 ± 0,1 | 26,7 ± 1,9 | 3,9 ± 0,1 | 17,5 ± 0,5 | 3,7 ± 0,1 | 9,1 ± 0,5 | 3,2 ± 0,0 |
| | Fe | 2,02 ± 0,58 | 1,25 ± 0,03 | 1,85 ± 0,59 | 1,15 ± 0,04 | 2,38 ± 0,12 | 0,97 ± 0,01 | 1,40 ± 0,03 | 0,25 ± 0,03 |
| | Cd | 0,006 ± 0,004 | 0,000 ± 0,001 | 0,006 ± 0,001 | 0,003 ± 0,001 | 0,003 ± 0,004 | 0,003 ± 0,003 | 0,000 ± 0,000 | 0,003 ± 0,001 |
| | Cu | 0,026 ± 0,003 | 0,003 ± 0,006 | 0,027 ± 0,000 | 0,004 ± 0,003 | 0,028 ± 0,004 | 0,002 ± 0,002 | 0,024 ± 0,015 | 0,003 ± 0,003 |
| | Mn | 0,210 ± 0,012 | 0,209 ± 0,003 | 0,235 ± 0,028 | 0,191 ± 0,006 | 0,228 ± 0,018 | 0,166 ± 0,006 | 0,136 ± 0,002 | 0,139 ± 0,000 |
| | Zn | 0,072 ± 0,005 | 0,075 ± 0,003 | 0,104 ± 0,027 | 0,049 ± 0,002 | 0,104 ± 0,001 | 0,057 ± 0,003 | 0,092 ± 0,001 | 0,066 ± 0,001 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden² N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.11; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A3.3: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen² und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Sub- strat- typ ² | Ele- ment | Boden-Pflanze-Transferfaktoren ¹ | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------|---|--------------|--------------|--------------|-------------------------|--------------|--------------|--------------|
| | | <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | <i>Elytrigia repens</i> | | | |
| | | Reinkultur | | Mischkultur | | Reinkultur | | Mischkultur | |
| | | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| UH | N ³ | 4,7 ± 1,73 | 3,4 ± 0,88 | 3,8 ± 0,53 | 2,2 ± 0,10 | 1,7 ± 0,26 | 1,5 ± 0,18 | 2,5 ± 0,29 | 1,5 ± 0,39 |
| | Ca | 0,02 ± 0,001 | 0,02 ± 0,002 | 0,04 ± 0,001 | 0,06 ± 0,001 | 0,03 ± 0,001 | 0,02 ± 0,003 | 0,03 ± 0,001 | 0,02 ± 0,002 |
| | K | 8,6 ± 0,23 | 6,9 ± 0,38 | 6,8 ± 0,23 | 6,7 ± 0,31 | 4,2 ± 0,10 | 4,2 ± 0,54 | 4,6 ± 0,13 | 4,7 ± 0,23 |
| | Mg | 0,95 ± 0,003 | 0,87 ± 0,032 | 0,90 ± 0,010 | 0,89 ± 0,006 | 0,61 ± 0,006 | 0,63 ± 0,055 | 0,65 ± 0,013 | 0,59 ± 0,029 |
| | Na | 0,09 ± 0,002 | 0,07 ± 0,003 | 0,09 ± 0,001 | 0,08 ± 0,002 | 0,07 ± 0,001 | 0,05 ± 0,007 | 0,07 ± 0,001 | 0,05 ± 0,002 |
| | P | 0,03 ± 0,001 | 0,03 ± 0,001 | 0,04 ± 0,001 | 0,06 ± 0,001 | 0,03 ± 0,000 | 0,02 ± 0,002 | 0,02 ± 0,000 | 0,03 ± 0,001 |
| | Fe | 0,02 ± 0,002 | 0,03 ± 0,001 | 0,05 ± 0,001 | 0,06 ± 0,001 | 0,05 ± 0,001 | 0,02 ± 0,003 | 0,04 ± 0,001 | 0,03 ± 0,002 |
| | Cd | 0,22 ± 0,058 | 0,34 ± 0,116 | 0,14 ± 0,174 | 0,17 ± 0,243 | 0,06 ± 0,058 | 0,06 ± 0,058 | 0,18 ± 0,116 | 0,18 ± 0,116 |
| | Mn | 0,48 ± 0,024 | 0,53 ± 0,024 | 0,80 ± 0,024 | 0,88 ± 0,032 | 0,86 ± 0,024 | 0,64 ± 0,089 | 0,76 ± 0,041 | 0,69 ± 0,057 |
| | Zn | 0,48 ± 0,020 | 0,56 ± 0,041 | 0,67 ± 0,020 | 0,68 ± 0,020 | 0,87 ± 0,041 | 0,35 ± 0,071 | 0,64 ± 0,041 | 0,54 ± 0,061 |
| UHs | N ³ | 6,7 ± 1,95 | 5,0 ± 1,47 | 5,7 ± 1,12 | 5,0 ± 2,09 | 2,9 ± 0,20 | 1,9 ± 0,33 | 2,8 ± 0,35 | 2,2 ± 0,41 |
| | Ca | 0,03 ± 0,004 | 0,02 ± 0,002 | 0,03 ± 0,002 | 0,03 ± 0,002 | 0,03 ± 0,003 | 0,07 ± 0,006 | 0,02 ± 0,003 | 0,02 ± 0,003 |
| | K | 8,5 ± 0,72 | 6,2 ± 0,31 | 5,9 ± 0,28 | 6,7 ± 0,10 | 6,6 ± 0,46 | 5,3 ± 0,26 | 5,5 ± 0,28 | 5,1 ± 0,26 |
| | Mg | 0,85 ± 0,080 | 0,63 ± 0,042 | 0,65 ± 0,035 | 0,81 ± 0,029 | 0,79 ± 0,051 | 0,80 ± 0,045 | 0,63 ± 0,048 | 0,62 ± 0,055 |
| | Na | 0,63 ± 0,058 | 0,56 ± 0,027 | 0,36 ± 0,017 | 0,37 ± 0,003 | 0,21 ± 0,011 | 0,25 ± 0,008 | 0,19 ± 0,008 | 0,18 ± 0,011 |
| | P | 0,03 ± 0,002 | 0,03 ± 0,002 | 0,03 ± 0,002 | 0,04 ± 0,001 | 0,03 ± 0,002 | 0,03 ± 0,001 | 0,02 ± 0,002 | 0,03 ± 0,002 |
| | Fe | 0,05 ± 0,007 | 0,03 ± 0,002 | 0,06 ± 0,002 | 0,07 ± 0,002 | 0,05 ± 0,002 | 0,05 ± 0,003 | 0,03 ± 0,003 | 0,03 ± 0,002 |
| | Cd | 0,14 ± 0,174 | 0,09 ± 0,127 | 0,22 ± 0,174 | 0,30 ± 0,058 | 0,10 ± 0,116 | 0,18 ± 0,116 | 0,14 ± 0,058 | 0,14 ± 0,058 |
| | Mn | 0,83 ± 0,113 | 0,57 ± 0,065 | 0,68 ± 0,081 | 0,83 ± 0,049 | 1,31 ± 0,146 | 1,23 ± 0,105 | 1,12 ± 0,170 | 1,32 ± 0,186 |
| | Zn | 0,53 ± 0,081 | 0,22 ± 0,030 | 0,35 ± 0,030 | 0,55 ± 0,030 | 0,79 ± 0,081 | 0,58 ± 0,030 | 0,84 ± 0,081 | 0,64 ± 0,041 |
| MH | N ³ | 4,8 ± 1,88 | 4,0 ± 0,56 | 3,4 ± 0,47 | 2,7 ± 0,56 | 2,2 ± 0,17 | 1,5 ± 0,44 | 2,0 ± 0,22 | 1,7 ± 0,28 |
| | Ca | 0,03 ± 0,005 | 0,05 ± 0,004 | 0,04 ± 0,003 | 0,07 ± 0,003 | 0,04 ± 0,003 | 0,12 ± 0,009 | 0,04 ± 0,004 | 0,10 ± 0,004 |
| | K | 5,3 ± 0,25 | 4,9 ± 0,06 | 5,6 ± 0,06 | 4,8 ± 0,15 | 3,5 ± 0,03 | 2,7 ± 0,02 | 3,8 ± 0,10 | 3,6 ± 0,04 |
| | Mg | 0,78 ± 0,067 | 0,74 ± 0,037 | 0,82 ± 0,043 | 0,76 ± 0,040 | 0,55 ± 0,021 | 0,66 ± 0,027 | 0,54 ± 0,037 | 0,60 ± 0,016 |
| | Na | 0,27 ± 0,015 | 0,15 ± 0,001 | 0,29 ± 0,002 | 0,24 ± 0,002 | 0,14 ± 0,001 | 0,15 ± 0,004 | 0,13 ± 0,005 | 0,16 ± 0,001 |
| | P | 0,04 ± 0,003 | 0,05 ± 0,002 | 0,04 ± 0,001 | 0,05 ± 0,002 | 0,03 ± 0,001 | 0,05 ± 0,003 | 0,03 ± 0,001 | 0,05 ± 0,001 |
| | Fe | 0,03 ± 0,003 | 0,04 ± 0,003 | 0,03 ± 0,001 | 0,17 ± 0,014 | 0,03 ± 0,001 | 0,28 ± 0,019 | 0,03 ± 0,002 | 0,19 ± 0,008 |
| | Cd | 0,06 ± 0,083 | 0,21 ± 0,275 | 0,11 ± 0,151 | 0,17 ± 0,069 | 0,07 ± 0,069 | 0,35 ± 0,086 | 0,21 ± 0,138 | 0,31 ± 0,275 |
| | Mn | 0,19 ± 0,024 | 0,21 ± 0,017 | 0,19 ± 0,007 | 0,31 ± 0,027 | 0,22 ± 0,017 | 0,41 ± 0,039 | 0,23 ± 0,022 | 0,35 ± 0,017 |
| | Zn | 0,90 ± 0,101 | 0,49 ± 0,045 | 0,82 ± 0,068 | 0,98 ± 0,090 | 0,93 ± 0,056 | 1,14 ± 0,084 | 1,11 ± 0,090 | 0,68 ± 0,045 |
| MHs | N ³ | 6,5 ± 0,65 | 4,2 ± 1,56 | 5,9 ± 0,90 | 3,8 ± 1,15 | 2,3 ± 0,51 | 2,1 ± 0,22 | 2,1 ± 0,13 | 2,0 ± 0,22 |
| | Ca | 0,03 ± 0,002 | 0,04 ± 0,004 | 0,02 ± 0,001 | 0,03 ± 0,001 | 0,09 ± 0,004 | 0,05 ± 0,003 | 0,07 ± 0,006 | 0,03 ± 0,001 |
| | K | 5,6 ± 0,16 | 4,6 ± 0,34 | 5,3 ± 0,40 | 4,7 ± 0,37 | 4,2 ± 0,31 | 3,2 ± 0,19 | 4,2 ± 0,21 | 3,3 ± 0,01 |
| | Mg | 0,76 ± 0,056 | 0,69 ± 0,013 | 0,67 ± 0,029 | 0,67 ± 0,008 | 0,62 ± 0,016 | 0,48 ± 0,003 | 0,51 ± 0,011 | 0,40 ± 0,011 |
| | Na | 0,50 ± 0,006 | 0,48 ± 0,030 | 0,40 ± 0,019 | 0,43 ± 0,021 | 0,21 ± 0,011 | 0,17 ± 0,007 | 0,24 ± 0,009 | 0,16 ± 0,003 |
| | P | 0,04 ± 0,001 | 0,06 ± 0,003 | 0,04 ± 0,001 | 0,05 ± 0,001 | 0,05 ± 0,002 | 0,05 ± 0,001 | 0,04 ± 0,002 | 0,04 ± 0,000 |
| | Fe | 0,06 ± 0,004 | 0,02 ± 0,000 | 0,02 ± 0,001 | 0,02 ± 0,001 | 0,12 ± 0,003 | 0,11 ± 0,004 | 0,10 ± 0,001 | 0,02 ± 0,002 |
| | Cd | 0,17 ± 0,069 | 0,35 ± 0,086 | 0,12 ± 0,138 | 0,26 ± 0,069 | 0,01 ± 0,014 | 0,26 ± 0,069 | 0,21 ± 0,275 | 0,26 ± 0,069 |
| | Mn | 0,48 ± 0,022 | 0,45 ± 0,027 | 0,47 ± 0,000 | 0,45 ± 0,005 | 0,59 ± 0,007 | 0,54 ± 0,017 | 0,47 ± 0,017 | 0,39 ± 0,000 |
| | Zn | 0,70 ± 0,034 | 0,33 ± 0,014 | 0,63 ± 0,034 | 0,54 ± 0,000 | 1,00 ± 0,045 | 0,65 ± 0,023 | 0,76 ± 0,045 | 0,88 ± 0,011 |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PflTS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruhte auf den Daten der Tabellen A3.1, A3.2 und 3.1.3. Aufgrund fehlender Bodendaten konnten für Kupfer keine Transferfaktoren bestimmt werden.

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabellen A3.10 und A3.11; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A3.4: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen² und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Substrattyp ² | Element | Elemententzug ¹ (C und N [g/m ²], übrige Elemente [mg/m ²]) | | | | | | | |
|--------------------------|----------------|--|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | | S | Ges | S | Ges | S | Ges | S | Ges |
| UH | C | 45 ± 17,4 | 129 ± 2,4 | 34 ± 13,8 | 126 ± 24,6 | 38 ± 9,0 | 149 ± 1,0 | 37 ± 13,8 | 167 ± 23,0 |
| | N ³ | 0,5 ± 0,17 | 1,1 ± 0,44 | 0,3 ± 0,08 | 0,8 ± 0,25 | 0,4 ± 0,06 | 1,2 ± 0,46 | 0,3 ± 0,01 | 0,9 ± 0,34 |
| | Ca | 289 ± 14,8 | 1.917 ± 24,3 | 321 ± 26,2 | 2.170 ± 109,9 | 747 ± 13,9 | 4.759 ± 398,0 | 1.435 ± 28,3 | 5.949 ± 379,2 |
| | K | 1.851 ± 49,3 | 2.480 ± 117 | 1.437 ± 80,3 | 2.029 ± 128 | 1.679 ± 56,9 | 2.291 ± 6,4 | 1.862 ± 84,8 | 2.492 ± 59,5 |
| | Mg | 162 ± 0,5 | 302 ± 16,9 | 145 ± 5,4 | 240 ± 18,3 | 177 ± 1,9 | 354 ± 8,8 | 196 ± 1,4 | 357 ± 2,4 |
| | Na | 94 ± 1,6 | 381 ± 38,4 | 64 ± 2,5 | 309 ± 14,4 | 103 ± 0,6 | 477 ± 37,9 | 109 ± 2,1 | 524 ± 22,7 |
| | P | 220 ± 4,9 | 712 ± 41,4 | 198 ± 9,1 | 847 ± 39,0 | 338 ± 7,0 | 1.646 ± 75,7 | 590 ± 12,0 | 2.148 ± 126 |
| | Fe | 7,9 ± 0,99 | 83,4 ± 14,7 | 10,9 ± 0,21 | 68,7 ± 6,00 | 24,0 ± 0,32 | 89,3 ± 14,4 | 33,1 ± 0,64 | 143,8 ± 3,57 |
| | Cd | 0,21 ± 0,055 | 0,23 ± 0,031 | 0,32 ± 0,107 | 0,33 ± 0,089 | 0,15 ± 0,190 | 0,52 ± 0,715 | 0,21 ± 0,297 | 0,52 ± 0,496 |
| | Cu | 0,10 ± 0,148 | 2,61 ± 0,386 | 0,00 ± 0,000 | 1,98 ± 0,712 | 0,20 ± 0,190 | 3,08 ± 0,316 | 0,17 ± 0,000 | 2,66 ± 0,795 |
| | Mn | 3,3 ± 0,16 | 9,8 ± 1,00 | 3,5 ± 0,16 | 9,0 ± 0,25 | 6,3 ± 0,19 | 15,6 ± 0,42 | 7,6 ± 0,28 | 17,3 ± 0,21 |
| | Zn | 2,6 ± 0,11 | 11,0 ± 0,11 | 2,9 ± 0,21 | 8,8 ± 0,93 | 4,2 ± 0,13 | 12,1 ± 0,83 | 4,8 ± 0,14 | 16,7 ± 0,45 |
| UHs | C | 34 ± 13,0 | 157 ± 20,4 | 25 ± 16,2 | 128 ± 6,6 | 20 ± 3,6 | 104 ± 2,2 | 32 ± 4,4 | 154 ± 18,2 |
| | N ³ | 0,8 ± 0,23 | 1,3 ± 0,35 | 0,5 ± 0,14 | 0,9 ± 0,30 | 0,4 ± 0,09 | 1,1 ± 0,46 | 0,6 ± 0,24 | 1,4 ± 0,52 |
| | Ca | 640 ± 84,0 | 2.573 ± 257 | 283 ± 34,3 | 1.219 ± 66,6 | 379 ± 29,6 | 1.862 ± 103 | 680 ± 35,9 | 3.591 ± 185 |
| | K | 2.219 ± 187 | 2.638 ± 161 | 1.318 ± 65,3 | 1.567 ± 68,6 | 1.024 ± 48,6 | 1.206 ± 73,2 | 1.710 ± 26,1 | 2.045 ± 22,7 |
| | Mg | 176 ± 16,7 | 307 ± 12,5 | 107 ± 7,1 | 189 ± 16,9 | 89 ± 4,9 | 169 ± 13,1 | 164 ± 5,9 | 308 ± 7,7 |
| | Na | 764 ± 70,7 | 1.398 ± 37,2 | 561 ± 26,7 | 1.162 ± 30,0 | 289 ± 13,7 | 560 ± 49,1 | 445 ± 3,3 | 979 ± 22,8 |
| | P | 278 ± 19,3 | 922 ± 62,8 | 216 ± 11,4 | 473 ± 8,1 | 168 ± 9,3 | 549 ± 33,6 | 351 ± 7,2 | 940 ± 42,9 |
| | Fe | 25,1 ± 3,40 | 111,4 ± 0,04 | 12,0 ± 0,65 | 64,6 ± 6,04 | 19,3 ± 0,75 | 67,3 ± 0,81 | 31,7 ± 0,98 | 103,2 ± 6,15 |
| | Cd | 0,16 ± 0,200 | 0,16 ± 0,200 | 0,08 ± 0,120 | 0,09 ± 0,106 | 0,17 ± 0,133 | 0,21 ± 0,198 | 0,34 ± 0,065 | 0,34 ± 0,065 |
| | Cu | 0,77 ± 0,067 | 3,10 ± 0,386 | 0,09 ± 0,054 | 1,64 ± 0,956 | 0,00 ± 0,000 | 1,20 ± 0,757 | 0,12 ± 0,176 | 2,25 ± 1,012 |
| | Mn | 6,8 ± 0,93 | 12,5 ± 0,66 | 3,8 ± 0,44 | 6,9 ± 0,64 | 3,7 ± 0,44 | 7,5 ± 0,28 | 6,7 ± 0,39 | 13,5 ± 0,56 |
| | Zn | 3,5 ± 0,53 | 14,1 ± 3,27 | 1,2 ± 0,16 | 7,1 ± 0,03 | 1,5 ± 0,13 | 5,9 ± 0,84 | 3,5 ± 0,20 | 13,2 ± 0,82 |
| MH | C | 46 ± 22,4 | 177 ± 5,0 | 67 ± 26,8 | 288 ± 10,0 | 32 ± 24,0 | 219 ± 20,8 | 26 ± 8,2 | 329 ± 39,2 |
| | N ³ | 0,8 ± 0,32 | 1,7 ± 0,68 | 1,1 ± 0,15 | 2,7 ± 0,78 | 0,7 ± 0,10 | 1,5 ± 0,52 | 0,8 ± 0,18 | 1,2 ± 0,38 |
| | Ca | 375 ± 52,6 | 3.812 ± 247 | 884 ± 71,0 | 4.260 ± 17,4 | 495 ± 35,3 | 3.780 ± 108 | 1.508 ± 68,4 | 2.712 ± 68,4 |
| | K | 2.653 ± 128 | 3.404 ± 196 | 3.985 ± 48,9 | 5.398 ± 168 | 3.470 ± 37,1 | 3.984 ± 40,1 | 4.450 ± 140 | 4.928 ± 153 |
| | Mg | 219 ± 18,8 | 443 ± 40,4 | 341 ± 17,1 | 637 ± 43,6 | 286 ± 14,9 | 445 ± 24,4 | 398 ± 21,0 | 517 ± 22,7 |
| | Na | 190 ± 10,5 | 536 ± 29,4 | 176 ± 1,7 | 735 ± 18,6 | 255 ± 1,9 | 487 ± 1,4 | 316 ± 2,8 | 551 ± 14,3 |
| | P | 269 ± 22,5 | 1.303 ± 58,4 | 603 ± 19,6 | 1.472 ± 12,5 | 354 ± 13,0 | 1.228 ± 9,6 | 669 ± 33,5 | 1.067 ± 35,4 |
| | Fe | 24,1 ± 2,63 | 177,1 ± 39,89 | 60,3 ± 3,92 | 830,0 ± 60,9 | 33,1 ± 1,30 | 195,3 ± 14,4 | 291,6 ± 23,7 | 546,7 ± 31,9 |
| | Cd | 0,06 ± 0,090 | 0,36 ± 0,032 | 0,38 ± 0,489 | 0,41 ± 0,454 | 0,14 ± 0,204 | 0,22 ± 0,102 | 0,34 ± 0,140 | 0,35 ± 0,126 |
| | Cu | 0,09 ± 0,128 | 2,97 ± 1,821 | 0,23 ± 0,330 | 4,16 ± 3,557 | 0,18 ± 0,251 | 1,77 ± 1,370 | 0,17 ± 0,237 | 1,34 ± 0,915 |
| | Mn | 6,0 ± 0,75 | 19,8 ± 2,94 | 10,5 ± 0,86 | 29,3 ± 2,80 | 7,2 ± 0,28 | 17,3 ± 0,79 | 18,0 ± 1,54 | 25,5 ± 1,67 |
| | Zn | 6,0 ± 0,68 | 21,0 ± 0,18 | 5,3 ± 0,49 | 31,5 ± 2,26 | 6,8 ± 0,56 | 18,0 ± 0,56 | 12,2 ± 1,12 | 18,8 ± 0,03 |
| MHs | C | 57 ± 28,4 | 310 ± 1,8 | 111 ± 41,0 | 440 ± 11,6 | 49 ± 35,0 | 354 ± 25,2 | 26 ± 41,0 | 264 ± 27,4 |
| | N ³ | 1,9 ± 0,19 | 3,4 ± 0,19 | 1,8 ± 0,65 | 4,3 ± 1,94 | 2,0 ± 0,30 | 3,5 ± 0,30 | 1,0 ± 0,29 | 1,5 ± 0,22 |
| | Ca | 620 ± 34,2 | 6.338 ± 11,0 | 998 ± 107 | 18.197 ± 430 | 503 ± 15,0 | 3.228 ± 286 | 484 ± 20,1 | 2.205 ± 166 |
| | K | 4.947 ± 145 | 5.713 ± 169 | 5.712 ± 420 | 7.415 ± 399 | 5.306 ± 406 | 6.046 ± 328 | 3.542 ± 280 | 3.922 ± 331 |
| | Mg | 375 ± 27,6 | 638 ± 11,1 | 485 ± 9,3 | 1.324 ± 27,0 | 379 ± 16,5 | 570 ± 25,4 | 281 ± 3,4 | 380 ± 12,1 |
| | Na | 629 ± 7,9 | 1.339 ± 29,8 | 855 ± 53,6 | 2.067 ± 106,8 | 576 ± 27,0 | 1.084 ± 22,7 | 461 ± 22,4 | 736 ± 57,8 |
| | P | 581 ± 17,1 | 2.666 ± 32,2 | 1.083 ± 53,6 | 4.384 ± 151 | 576 ± 13,5 | 1.586 ± 79,5 | 534 ± 6,7 | 1.132 ± 48,4 |
| | Fe | 89,7 ± 5,66 | 303,3 ± 0,37 | 51,6 ± 0,70 | 2.111 ± 54,5 | 33,1 ± 1,95 | 173,7 ± 0,60 | 31,2 ± 1,57 | 115,1 ± 6,80 |
| | Cd | 0,32 ± 0,132 | 0,98 ± 0,804 | 0,94 ± 0,233 | 0,98 ± 0,174 | 0,25 ± 0,300 | 0,55 ± 0,119 | 0,43 ± 0,112 | 0,49 ± 0,195 |
| | Cu | 0,78 ± 0,395 | 4,02 ± 0,359 | 0,22 ± 0,317 | 6,16 ± 3,523 | 0,39 ± 0,556 | 3,30 ± 1,278 | 0,21 ± 0,302 | 1,56 ± 0,809 |
| | Mn | 26,4 ± 1,18 | 47,2 ± 0,32 | 35,0 ± 2,10 | 103,2 ± 3,28 | 29,2 ± 0,00 | 46,9 ± 1,57 | 21,1 ± 0,22 | 30,1 ± 1,09 |
| | Zn | 8,2 ± 0,39 | 29,9 ± 3,71 | 5,5 ± 0,23 | 31,9 ± 2,43 | 8,3 ± 0,45 | 23,9 ± 7,26 | 5,3 ± 0,00 | 12,6 ± 2,01 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A3.1 und A3.6.

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.10; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A3.5: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen² und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Substrattyp ² | Element | Elemententzug ¹ (C und N [g/m ²], übrige Elemente [mg/m ²]) | | | | | | | |
|--------------------------|----------------|--|---------------|--------------|----------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | S | Ges | S | Ges | S | Ges | S | Ges | |
| UH | C | 34 ± 8,2 | 163 ± 30,6 | 35 ± 3,6 | 154 ± 4,2 | 30 ± 22,8 | 151 ± 3,6 | 36 ± 15,2 | 181 ± 16,8 |
| | N ³ | 0,2 ± 0,03 | 0,4 ± 0,14 | 0,2 ± 0,02 | 0,4 ± 0,13 | 0,1 ± 0,16 | 0,5 ± 0,27 | 0,2 ± 0,05 | 0,6 ± 0,18 |
| | Ca | 629 ± 29,0 | 2.492 ± 24,9 | 421 ± 65,3 | 2.027 ± 247 | 556 ± 26,3 | 5.125 ± 1.116 | 545 ± 42,3 | 4.583 ± 241 |
| | K | 1.125 ± 27,6 | 1.654 ± 21,3 | 1.069 ± 137 | 1.650 ± 158 | 1.160 ± 32,1 | 1.626 ± 121 | 1.411 ± 69,2 | 2.073 ± 27,5 |
| | Mg | 131 ± 1,4 | 259 ± 8,1 | 129 ± 11,1 | 249 ± 20,1 | 130 ± 2,6 | 312 ± 9,7 | 141 ± 6,9 | 302 ± 2,6 |
| | Na | 92 ± 1,0 | 288 ± 1,5 | 62 ± 8,4 | 251 ± 4,3 | 80 ± 1,4 | 314 ± 7,4 | 72 ± 2,2 | 369 ± 22,5 |
| | P | 247 ± 2,1 | 817 ± 22,6 | 206 ± 17,6 | 781 ± 63,9 | 208 ± 3,8 | 1.446 ± 79,2 | 256 ± 7,7 | 1.705 ± 61,7 |
| | Fe | 25,5 ± 0,28 | 84,4 ± 7,72 | 11,2 ± 1,24 | 82,3 ± 9,61 | 18,2 ± 0,51 | 146,3 ± 22,1 | 18,7 ± 0,92 | 138,6 ± 2,11 |
| | Cd | 0,07 ± 0,069 | 0,07 ± 0,069 | 0,06 ± 0,065 | 0,14 ± 0,046 | 0,20 ± 0,128 | 0,20 ± 0,128 | 0,24 ± 0,154 | 0,39 ± 0,055 |
| | Cu | 0,08 ± 0,117 | 2,27 ± 0,871 | 0,17 ± 0,241 | 2,68 ± 0,591 | 0,20 ± 0,192 | 3,22 ± 0,712 | 0,04 ± 0,054 | 2,21 ± 0,610 |
| | Mn | 7,3 ± 0,21 | 12,8 ± 0,25 | 5,2 ± 0,72 | 10,1 ± 1,37 | 6,0 ± 0,32 | 15,2 ± 0,28 | 6,5 ± 0,54 | 16,6 ± 0,22 |
| | Zn | 5,9 ± 0,28 | 13,5 ± 1,43 | 2,2 ± 0,46 | 10,8 ± 1,12 | 4,1 ± 0,26 | 13,5 ± 0,25 | 4,1 ± 0,46 | 12,7 ± 0,94 |
| UHs | C | 61 ± 92,0 | 156 ± 14,4 | 45 ± 18,4 | 178 ± 1,2 | 48 ± 3,8 | 210 ± 2,4 | 46 ± 7,0 | 299 ± 8,0 |
| | N ³ | 0,3 ± 0,02 | 0,8 ± 0,27 | 0,3 ± 0,04 | 0,6 ± 0,18 | 0,4 ± 0,06 | 1,1 ± 0,36 | 0,5 ± 0,09 | 1,0 ± 0,29 |
| | Ca | 596 ± 69,0 | 7.082 ± 20,0 | 1.615 ± 136 | 5.953 ± 325 | 600 ± 90,0 | 7.391 ± 74,2 | 775 ± 113 | 10.174 ± 938 |
| | K | 1.701 ± 119 | 2.455 ± 107 | 1.548 ± 75,3 | 2.155 ± 118 | 1.925 ± 98,0 | 2.553 ± 136 | 2.533 ± 127 | 3.209 ± 70,6 |
| | Mg | 162 ± 10,6 | 442 ± 10,7 | 188 ± 10,5 | 374 ± 35,1 | 174 ± 13,4 | 434 ± 12,7 | 246 ± 21,6 | 549 ± 10,5 |
| | Na | 253 ± 13,3 | 905 ± 20,6 | 347 ± 10,5 | 930 ± 41,3 | 313 ± 12,5 | 980 ± 41,5 | 414 ± 26,6 | 1.045 ± 24,7 |
| | P | 249 ± 13,3 | 2.001 ± 20,7 | 339 ± 13,6 | 1.702 ± 20,7 | 281 ± 21,4 | 2.226 ± 29,1 | 484 ± 35,5 | 2.558 ± 195 |
| | Fe | 23,2 ± 0,86 | 140,6 ± 1,35 | 28,8 ± 1,81 | 172,1 ± 9,78 | 20,7 ± 1,69 | 201,3 ± 14,5 | 26,2 ± 2,28 | 174,1 ± 5,00 |
| | Cd | 0,11 ± 0,133 | 0,11 ± 0,133 | 0,23 ± 0,151 | 0,23 ± 0,151 | 0,21 ± 0,089 | 0,50 ± 0,315 | 0,30 ± 0,127 | 0,30 ± 0,127 |
| | Cu | 0,53 ± 0,265 | 4,36 ± 0,265 | 0,50 ± 0,452 | 4,29 ± 0,688 | 0,67 ± 0,953 | 3,39 ± 1,585 | 0,30 ± 0,000 | 3,46 ± 0,423 |
| | Mn | 10,7 ± 1,19 | 23,4 ± 1,28 | 11,4 ± 0,98 | 22,7 ± 1,92 | 12,3 ± 1,87 | 25,1 ± 1,87 | 20,6 ± 2,92 | 32,9 ± 1,89 |
| | Zn | 5,1 ± 0,53 | 27,1 ± 11,12 | 4,3 ± 0,23 | 20,5 ± 0,96 | 7,4 ± 0,71 | 27,3 ± 2,86 | 8,0 ± 0,51 | 17,5 ± 0,02 |
| MH | C | 60 ± 52,2 | 209 ± 26,7 | 60 ± 14,4 | 325 ± 5,4 | 54 ± 8,0 | 280 ± 24,4 | 44 ± 36,4 | 358 ± 66,4 |
| | N ³ | 0,4 ± 0,03 | 1,0 ± 0,30 | 0,5 ± 0,14 | 1,0 ± 0,38 | 0,5 ± 0,06 | 1,1 ± 0,39 | 0,6 ± 0,10 | 1,2 ± 0,38 |
| | Ca | 577 ± 34,6 | 10.500 ± 171 | 2.357 ± 176 | 8.888 ± 334 | 715 ± 71,2 | 7.641 ± 526 | 2.244 ± 91,0 | 5.931 ± 241 |
| | K | 2.064 ± 17,8 | 2.863 ± 44,8 | 2.508 ± 17,3 | 3.432 ± 32,3 | 3.017 ± 83,0 | 3.904 ± 62,4 | 3.686 ± 45,5 | 4.610 ± 35,4 |
| | Mg | 185 ± 7,1 | 573 ± 5,2 | 339 ± 13,8 | 680 ± 21,7 | 240 ± 16,6 | 584 ± 9,0 | 341 ± 9,1 | 580 ± 12,4 |
| | Na | 121 ± 0,9 | 548 ± 25,4 | 195 ± 5,3 | 621 ± 0,2 | 150 ± 5,7 | 518 ± 5,0 | 233 ± 1,5 | 621 ± 28,8 |
| | P | 285 ± 10,7 | 3.297 ± 279 | 713 ± 41,4 | 2.446 ± 39,0 | 338 ± 15,4 | 2.147 ± 125 | 725 ± 12,1 | 1.872 ± 99,1 |
| | Fe | 35,9 ± 1,51 | 461,6 ± 45,4 | 470,8 ± 31,1 | 982,2 ± 34,2 | 49,6 ± 3,44 | 390,6 ± 15,0 | 350,0 ± 15,2 | 593,2 ± 18,7 |
| | Cd | 0,09 ± 0,089 | 0,34 ± 0,439 | 0,70 ± 0,173 | 0,70 ± 0,173 | 0,37 ± 0,237 | 0,39 ± 0,266 | 0,69 ± 0,607 | 0,95 ± 0,234 |
| | Cu | 0,23 ± 0,329 | 4,10 ± 2,078 | 0,32 ± 0,456 | 3,16 ± 1,123 | 0,31 ± 0,439 | 3,27 ± 0,982 | 0,58 ± 0,303 | 3,08 ± 1,211 |
| | Mn | 8,3 ± 0,62 | 40,1 ± 0,65 | 23,7 ± 2,24 | 50,1 ± 4,22 | 11,2 ± 1,07 | 35,7 ± 0,07 | 22,3 ± 1,06 | 39,4 ± 0,45 |
| | Zn | 7,3 ± 0,44 | 22,5 ± 0,76 | 14,0 ± 1,04 | 29,1 ± 6,54 | 11,7 ± 0,95 | 24,9 ± 0,10 | 9,2 ± 0,61 | 22,2 ± 0,44 |
| MHs | C | 102 ± 54,0 | 381 ± 23,4 | 121 ± 37,6 | 381 ± 71,2 | 59 ± 26,2 | 216 ± 61,6 | 63 ± 4,4 | 710 ± 46,4 |
| | N ³ | 0,8 ± 0,18 | 1,8 ± 0,18 | 0,8 ± 0,08 | 2,1 ± 0,57 | 0,4 ± 0,03 | 1,3 ± 0,03 | 1,4 ± 0,15 | 2,3 ± 0,47 |
| | Ca | 2.101 ± 93,7 | 32.399 ± 283 | 1.284 ± 64,6 | 26.747 ± 2.377 | 878 ± 76,2 | 9.761 ± 497 | 1.113 ± 30,1 | 4.827 ± 421 |
| | K | 4.563 ± 339 | 5.695 ± 389 | 3.491 ± 210 | 5.108 ± 462 | 2.562 ± 129 | 3.330 ± 205 | 6.641 ± 30,1 | 7.379 ± 2,0 |
| | Mg | 372 ± 9,7 | 995 ± 18,7 | 291 ± 1,6 | 983 ± 96,7 | 175 ± 3,7 | 532 ± 28,3 | 456 ± 12,1 | 647 ± 3,2 |
| | Na | 325 ± 16,1 | 1.441 ± 89,2 | 255 ± 11,3 | 1.586 ± 192,8 | 210 ± 8,3 | 740 ± 69,0 | 472 ± 9,0 | 983 ± 22,1 |
| | P | 752 ± 27,5 | 8.999 ± 67,2 | 736 ± 14,5 | 8.826 ± 576,6 | 396 ± 13,8 | 2.965 ± 84,7 | 1.152 ± 3,0 | 2.580 ± 74,1 |
| | Fe | 237,8 ± 6,46 | 753,1 ± 154,8 | 219,2 ± 7,11 | 779,5 ± 185,5 | 105,2 ± 0,73 | 454,8 ± 17,87 | 88,0 ± 9,04 | 308,8 ± 4,52 |
| | Cd | 0,02 ± 0,032 | 1,63 ± 1,050 | 0,62 ± 0,162 | 2,30 ± 0,160 | 0,29 ± 0,367 | 0,77 ± 0,256 | 1,15 ± 0,301 | 1,15 ± 0,301 |
| | Cu | 0,65 ± 0,920 | 7,23 ± 0,109 | 0,85 ± 0,646 | 8,88 ± 0,646 | 0,22 ± 0,184 | 4,34 ± 0,440 | 0,94 ± 0,904 | 4,65 ± 1,439 |
| | Mn | 39,7 ± 0,48 | 93,2 ± 3,46 | 36,3 ± 1,13 | 107,4 ± 9,48 | 17,9 ± 0,64 | 51,4 ± 3,29 | 49,2 ± 0,00 | 70,6 ± 0,30 |
| | Zn | 14,3 ± 0,65 | 32,8 ± 0,71 | 9,3 ± 0,32 | 40,8 ± 7,71 | 6,2 ± 0,37 | 21,5 ± 0,21 | 23,5 ± 0,30 | 38,0 ± 0,13 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A3.2 und A3.7.

² UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A3.11; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A3.6: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt [% PflFS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| <i>Arrhenatherum elatius</i> in Reinkultur | | | | | | | | | | | | |
|---|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------------------------|-------------|--------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| Sub-strattyp | Länge [cm] | | | | Frischmasse [g/m ²] | | | | | | | |
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | 28,0 ± 1,41 | 18,5 ± 0,71 | 23,5 ± 2,12 | 18,0 ± 0,00 | 23,0 ± 1,41 | 20,0 ± 0,00 | 1.120 ± 198 | 330 ± 14,1 | 1.020 ± 311 | 360 ± 56,6 | 1.060 ± 367 | 380 ± 141,4 |
| UHs | 14,5 ± 2,12 | 17,5 ± 6,36 | 18,0 ± 2,83 | 19,0 ± 1,41 | 11,5 ± 0,71 | 21,0 ± 0,00 | 660 ± 0,0 | 450 ± 42,4 | 450 ± 14,1 | 330 ± 42,4 | 640 ± 84,9 | 400 ± 0,0 |
| MH | 16,0 ± 0,00 | 26,0 ± 1,41 | 16,5 ± 0,71 | 28,0 ± 1,41 | 17,5 ± 0,71 | 26,5 ± 0,71 | 730 ± 70,7 | 490 ± 14,1 | 1.140 ± 226 | 720 ± 113,1 | 1.770 ± 127 | 850 ± 70,7 |
| MHs | 17,5 ± 0,71 | 33,5 ± 0,71 | 14,5 ± 2,12 | 38,5 ± 0,71 | 14,5 ± 0,71 | 39,5 ± 0,71 | 1.580 ± 28,3 | 890 ± 70,7 | 1.600 ± 226 | 1.070 ± 127 | 1.970 ± 14,1 | 1.130 ± 99,0 |
| Trockenmasse [g/m ²] | | | | | | | | | | | | |
| Sub-strattyp | Länge [cm] | | | | Wassergehalt [% PflFS] | | | | | | | |
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | 112 ± 12,3 | 65 ± 1,7 | 97 ± 13,7 | 63 ± 10,5 | 84 ± 9,8 | 63 ± 17,4 | 89,9 ± 0,68 | 80,4 ± 0,32 | 90,3 ± 1,63 | 82,5 ± 0,16 | 91,7 ± 1,94 | 83,1 ± 1,72 |
| UHs | 85 ± 9,2 | 79 ± 14,4 | 45 ± 0,1 | 55 ± 1,4 | 64 ± 11,5 | 64 ± 4,7 | 87,1 ± 1,39 | 82,6 ± 1,57 | 90,1 ± 0,34 | 83,3 ± 1,71 | 90,1 ± 0,48 | 84,0 ± 1,17 |
| MH | 115 ± 15,8 | 89 ± 3,5 | 137 ± 16,1 | 130 ± 13,6 | 167 ± 19,0 | 144 ± 7,1 | 84,3 ± 0,65 | 81,9 ± 1,24 | 87,9 ± 0,98 | 81,8 ± 0,97 | 90,6 ± 0,39 | 83,0 ± 0,58 |
| MHs | 142 ± 20,1 | 155 ± 1,3 | 169 ± 16,3 | 200 ± 20,4 | 279 ± 29,0 | 220 ± 8,2 | 91,0 ± 1,11 | 82,5 ± 1,25 | 89,4 ± 0,48 | 81,3 ± 0,32 | 85,9 ± 1,37 | 80,4 ± 2,44 |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> in Mischkultur | | | | | | | | | | | | |
| Sub-strattyp | Länge [cm] | | | | Frischmasse [g/m ²] | | | | | | | |
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | 18,0 ± 0,00 | 15,5 ± 2,12 | 20,0 ± 0,00 | 16,0 ± 1,41 | 16,5 ± 0,71 | 17,0 ± 2,83 | 960 ± 141,4 | 400 ± 28,3 | 1.140 ± 141 | 520 ± 56,6 | 1.190 ± 127 | 470 ± 99,0 |
| UHs | 14,0 ± 0,00 | 17,0 ± 1,41 | 14,5 ± 2,12 | 21,0 ± 0,00 | 14,0 ± 0,00 | 19,5 ± 0,71 | 360 ± 28,3 | 260 ± 0,0 | 430 ± 70,7 | 270 ± 70,7 | 750 ± 70,7 | 430 ± 99,0 |
| MH | 14,5 ± 0,71 | 26,0 ± 0,00 | 15,0 ± 1,41 | 28,5 ± 0,71 | 12,5 ± 0,71 | 36,5 ± 0,71 | 520 ± 141,4 | 520 ± 113,1 | 820 ± 282,8 | 810 ± 14,1 | 520 ± 56,6 | 920 ± 198,0 |
| MHs | 14,0 ± 1,41 | 30,0 ± 2,83 | 13,5 ± 2,12 | 35,5 ± 2,12 | 11,0 ± 1,41 | 36,0 ± 0,00 | 960 ± 254,6 | 910 ± 127,3 | 550 ± 183,8 | 790 ± 14,1 | 440 ± 141,4 | 690 ± 70,7 |
| Trockenmasse [g/m ²] | | | | | | | | | | | | |
| Sub-strattyp | Länge [cm] | | | | Wassergehalt [% PflFS] | | | | | | | |
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| UH | 95 ± 6,4 | 75 ± 0,7 | 111 ± 7,4 | 96 ± 11,5 | 94 ± 9,8 | 83 ± 16,3 | 90,0 ± 0,81 | 81,3 ± 1,50 | 90,2 ± 0,57 | 81,5 ± 0,19 | 89,3 ± 0,59 | 82,0 ± 1,15 |
| UHs | 51 ± 2,5 | 52 ± 1,6 | 58 ± 5,8 | 55 ± 7,9 | 80 ± 3,1 | 77 ± 12,9 | 85,8 ± 0,41 | 80,0 ± 0,60 | 86,6 ± 0,86 | 79,2 ± 2,51 | 87,7 ± 0,22 | 82,0 ± 0,86 |
| MH | 80 ± 17,0 | 109 ± 14,7 | 99 ± 17,4 | 159 ± 7,1 | 64 ± 5,8 | 165 ± 27,7 | 84,4 ± 0,98 | 78,8 ± 1,79 | 87,5 ± 2,19 | 80,4 ± 0,53 | 85,4 ± 1,90 | 80,9 ± 0,85 |
| MHs | 124 ± 24,7 | 177 ± 17,8 | 67 ± 30,8 | 149 ± 4,0 | 66 ± 29,0 | 132 ± 19,4 | 87,0 ± 0,86 | 80,5 ± 0,77 | 88,1 ± 1,64 | 81,1 ± 0,84 | 81,8 ± 11,10 | 74,1 ± 10,13 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

Tabelle A3.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt [% PfIFS] der Wurzeln und Sprosse von *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Substrattyp | | Länge [cm] | | | | | | | | | | | | Frischmasse [g/m ²] | | | | | | | | | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------------------------|-------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--|
| | | 40 % WK | | | 50 % WK | | | 60 % WK | | | 40 % WK | | | 50 % WK | | | 60 % WK | | | | | | | | |
| Substrattyp | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | | |
| UH | 22,0 ± 4,24 | 14,3 ± 0,35 | 15,0 ± 0,00 | 14,0 ± 0,00 | 20,0 ± 8,49 | 17,0 ± 1,41 | 930 ± 42,4 | 420 ± 113,1 | 800 ± 254 | 340 ± 0,0 | 940 ± 56,6 | 370 ± 14,1 | 12,5 ± 0,71 | 23,0 ± 0,00 | 17,5 ± 2,12 | 23,5 ± 0,71 | 14,0 ± 1,41 | 1.340 ± 169 | 430 ± 14,1 | 520 ± 84,9 | 1.050 ± 70,7 | 460 ± 28,3 | | | |
| MH | 13,5 ± 0,71 | 21,5 ± 0,71 | 14,0 ± 0,00 | 24,0 ± 2,83 | 11,5 ± 0,71 | 23,5 ± 0,71 | 950 ± 99,0 | 490 ± 127,3 | 1.640 ± 594 | 690 ± 155,6 | 1.450 ± 212 | 840 ± 0,0 | 10,0 ± 0,00 | 29,5 ± 2,12 | 12,5 ± 0,71 | 31,0 ± 1,41 | 13,5 ± 0,71 | 1.950 ± 268 | 860 ± 56,6 | 2.440 ± 763 | 1.070 ± 212 | 2.890 ± 42,4 | 1.290 ± 42,4 | | |
| Trockenmasse [g/m²] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Wassergehalt [% PfIFS] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Substrattyp | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | | |
| UH | 85 ± 5,8 | 81 ± 21,6 | 74 ± 14,4 | 64 ± 7,2 | 87 ± 2,5 | 77 ± 3,0 | 90,9 ± 1,04 | 80,6 ± 0,06 | 90,6 ± 1,20 | 81,1 ± 2,12 | 90,7 ± 0,83 | 79,2 ± 0,01 | 153 ± 65,1 | 78 ± 10,2 | 109 ± 1,6 | 98 ± 6,9 | 111 ± 13,0 | 88,8 ± 3,44 | 81,8 ± 1,77 | 91,0 ± 0,71 | 81,0 ± 1,78 | 89,4 ± 0,53 | 80,7 ± 1,00 | | |
| MH | 150 ± 36,9 | 105 ± 18,9 | 200 ± 87,4 | 142 ± 25,6 | 149 ± 10,2 | 163 ± 3,8 | 84,3 ± 2,25 | 78,4 ± 1,76 | 88,0 ± 0,97 | 79,3 ± 0,95 | 89,7 ± 0,81 | 80,6 ± 0,45 | 255 ± 38,2 | 190 ± 16,5 | 277 ± 113,8 | 221 ± 29,3 | 303 ± 26,6 | 190 ± 50,3 | 86,7 ± 3,80 | 77,9 ± 0,47 | 79,2 ± 1,39 | 89,5 ± 0,77 | 85,2 ± 4,39 | | |
| Elytrigia repens in Mischkultur | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Substrattyp | | Länge [cm] | | | | | | | | | | | | Frischmasse [g/m ²] | | | | | | | | | | | |
| | | 40 % WK | | | 50 % WK | | | 60 % WK | | | 40 % WK | | | 50 % WK | | | 60 % WK | | | | | | | | |
| Substrattyp | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | | |
| UH | 13,0 ± 0,00 | 17,5 ± 2,12 | 10,5 ± 2,12 | 18,0 ± 2,83 | 15,0 ± 2,83 | 18,5 ± 0,71 | 670 ± 99,0 | 330 ± 14,1 | 690 ± 127,3 | 330 ± 70,7 | 830 ± 240,4 | 370 ± 42,4 | 15,0 ± 4,24 | 24,0 ± 1,41 | 15,5 ± 0,71 | 26,5 ± 3,54 | 16,0 ± 5,66 | 27,5 ± 0,71 | 1.040 ± 56,6 | 470 ± 14,1 | 1.070 ± 325 | 600 ± 226,3 | 1.330 ± 14,1 | | |
| MH | 15,5 ± 0,71 | 28,5 ± 0,71 | 13,5 ± 0,71 | 30,5 ± 0,71 | 11,0 ± 0,71 | 31,5 ± 3,54 | 930 ± 127,3 | 610 ± 70,7 | 800 ± 311,1 | 570 ± 70,7 | 930 ± 155,6 | 930 ± 212,1 | 13,0 ± 1,41 | 33,5 ± 0,71 | 15,0 ± 1,41 | 37,0 ± 1,41 | 22,0 ± 11,31 | 38,0 ± 0,00 | 940 ± 28,3 | 760 ± 113,1 | 1.410 ± 551 | 1.110 ± 127 | 1.660 ± 650 | 1.450 ± 14,1 | |
| Trockenmasse [g/m²] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Wassergehalt [% PfIFS] | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Substrattyp | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | | |
| UH | 76 ± 16,1 | 76 ± 2,5 | 73 ± 10,0 | 80 ± 16,8 | 89 ± 10,7 | 91 ± 11,9 | 88,4 ± 4,12 | 77,1 ± 1,75 | 89,4 ± 0,49 | 75,8 ± 0,09 | 89,0 ± 1,90 | 75,5 ± 0,41 | 119 ± 2,7 | 105 ± 1,7 | 117 ± 19,4 | 126 ± 47,5 | 114 ± 4,9 | 149 ± 5,7 | 88,5 ± 0,88 | 77,6 ± 1,03 | 79,0 ± 0,01 | 91,4 ± 0,28 | 78,9 ± 1,22 | | |
| MH | 134 ± 5,7 | 140 ± 17,3 | 92 ± 19,2 | 120 ± 11,6 | 110 ± 25,7 | 179 ± 47,0 | 85,5 ± 1,38 | 77,1 ± 0,17 | 88,0 ± 2,26 | 78,9 ± 0,58 | 88,3 ± 0,80 | 80,9 ± 0,68 | 147 ± 18,5 | 108 ± 43,6 | 188 ± 90,1 | 253 ± 18,5 | 158 ± 3,1 | 355 ± 32,8 | 84,4 ± 1,50 | 86,0 ± 3,65 | 77,2 ± 0,95 | 89,7 ± 3,83 | 75,5 ± 2,02 | | |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

Tabelle A3.8: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Arrhenatherum elatius* in Rein- oder in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen^{1,2}.

| Substrat- typ ¹ | Para- meter | Reinkultur | | | Mischkultur | | |
|-------------------------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | 40% WK | 50% WK | 60% WK | 40% WK | 50% WK | 60% WK |
| UH | Yield | 0,673 ± 0,048 | 0,703 ± 0,034 | 0,715 ± 0,050 | 0,728 ± 0,023 | 0,747 ± 0,019 | 0,732 ± 0,008 |
| | Fv/Fm | 0,778 ± 0,048 | 0,777 ± 0,030 | 0,793 ± 0,033 | 0,780 ± 0,021 | 0,762 ± 0,049 | 0,773 ± 0,016 |
| UHs | Yield | 0,724 ± 0,043 | 0,720 ± 0,030 | 0,748 ± 0,028 | 0,715 ± 0,023 | 0,749 ± 0,012 | 0,755 ± 0,014 |
| | Fv/Fm | 0,777 ± 0,028 | 0,782 ± 0,030 | 0,790 ± 0,026 | 0,774 ± 0,012 | 0,783 ± 0,016 | 0,783 ± 0,021 |
| MH | Yield | 0,709 ± 0,056 | 0,719 ± 0,033 | 0,716 ± 0,035 | 0,702 ± 0,009 | 0,719 ± 0,020 | 0,739 ± 0,014 |
| | Fv/Fm | 0,778 ± 0,035 | 0,783 ± 0,042 | 0,787 ± 0,040 | 0,762 ± 0,024 | 0,760 ± 0,021 | 0,780 ± 0,017 |
| MHs | Yield | 0,706 ± 0,072 | 0,703 ± 0,045 | 0,717 ± 0,050 | 0,719 ± 0,014 | 0,735 ± 0,010 | 0,735 ± 0,015 |
| | Fv/Fm | 0,783 ± 0,021 | 0,789 ± 0,024 | 0,793 ± 0,038 | 0,768 ± 0,022 | 0,764 ± 0,015 | 0,786 ± 0,010 |

¹ Unterhangboden (UH), sterilisierter Unterhangboden (UHs), Mittelhangboden (MH), sterilisierter Mittelhangboden (MHs)

² Die einzelnen Werte unterschieden sich mit $p > 0,050$ (einfaktorielle ANOVA) nicht signifikant voneinander.

Tabelle A3.9: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen^{1,2}.

| Substrat- typ ¹ | Para- meter | Reinkultur | | | Mischkultur | | |
|-------------------------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | 40% WK | 50% WK | 60% WK | 40% WK | 50% WK | 60% WK |
| UH | Yield | 0,729 ± 0,027 | 0,722 ± 0,024 | 0,706 ± 0,067 | 0,712 ± 0,048 | 0,731 ± 0,053 | 0,749 ± 0,055 |
| | Fv/Fm | 0,763 ± 0,020 | 0,752 ± 0,027 | 0,768 ± 0,017 | 0,750 ± 0,016 | 0,768 ± 0,033 | 0,766 ± 0,031 |
| UHs | Yield | 0,687 ± 0,045 | 0,703 ± 0,029 | 0,704 ± 0,051 | 0,688 ± 0,050 | 0,734 ± 0,041 | 0,715 ± 0,038 |
| | Fv/Fm | 0,758 ± 0,022 | 0,737 ± 0,051 | 0,758 ± 0,021 | 0,742 ± 0,032 | 0,759 ± 0,014 | 0,765 ± 0,019 |
| MH | Yield | 0,662 ± 0,054 | 0,730 ± 0,041 | 0,683 ± 0,098 | 0,703 ± 0,055 | 0,737 ± 0,037 | 0,717 ± 0,045 |
| | Fv/Fm | 0,753 ± 0,045 | 0,767 ± 0,012 | 0,755 ± 0,018 | 0,745 ± 0,041 | 0,758 ± 0,018 | 0,771 ± 0,017 |
| MHs | Yield | 0,688 ± 0,040 | 0,690 ± 0,043 | 0,677 ± 0,063 | 0,706 ± 0,043 | 0,704 ± 0,053 | 0,689 ± 0,105 |
| | Fv/Fm | 0,749 ± 0,024 | 0,768 ± 0,021 | 0,759 ± 0,018 | 0,748 ± 0,036 | 0,757 ± 0,022 | 0,759 ± 0,023 |

¹ Unterhangboden (UH), sterilisierter Unterhangboden (UHs), Mittelhangboden (MH), sterilisierter Mittelhangboden (MHs)

² Die einzelnen Werte unterschieden sich mit $p > 0,050$ (einfaktorielle ANOVA) nicht signifikant voneinander.

Tabelle A3.10: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) [mg/g PfITS] und freiem Prolin [µmol/g PfITS] der Wurzeln und Sprosse sowie Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden von *Arrhenatherum elatius* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| <i>Arrhenatherum elatius</i> in Reinkultur | | | | | | | | | | | | |
|---|----------------------------|--------------|--------------|---------------|-----------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------------------------|--------------|--------------|--------------|
| Substrattyp | Proteingehalt [mg/g PfITS] | | | | Prolingehalt [µmol/g PfITS] | | | | Proteingehalt [mg/g PfITS] | | | |
| | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | |
| Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | |
| UH | 37,8 ± 5,44 | 43,6 ± 16,23 | 40,9 ± 4,09 | 68,3 ± 10,55 | 33,2 ± 2,70 | 31,6 ± 8,29 | 0,9 ± 0,06 | 1,5 ± 0,11 | 0,6 ± 0,11 | 1,1 ± 0,11 | 0,9 ± 0,12 | |
| UHs | 36,7 ± 7,62 | 63,0 ± 18,25 | 75,1 ± 10,23 | 89,0 ± 10,16 | 42,8 ± 5,79 | 47,1 ± 13,75 | 4,5 ± 0,19 | 4,8 ± 0,16 | 2,3 ± 0,24 | 3,1 ± 0,12 | 1,5 ± 0,46 | |
| MH | 45,0 ± 6,96 | 57,2 ± 22,28 | 52,2 ± 8,86 | 70,0 ± 9,37 | 58,8 ± 7,02 | 47,5 ± 6,66 | 4,7 ± 0,40 | 14,7 ± 5,62 | 2,6 ± 0,12 | 8,6 ± 3,58 | 1,3 ± 0,19 | |
| MHs | 60,6 ± 4,81 | 77,3 ± 7,72 | 38,7 ± 8,15 | 91,6 ± 13,02 | 60,9 ± 6,25 | 50,1 ± 18,55 | 12,0 ± 4,79 | 7,6 ± 2,35 | 4,9 ± 0,21 | 4,4 ± 0,08 | 1,5 ± 0,35 | |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> in Mischkultur | | | | | | | | | | | | |
| Substrattyp | Chlorophyll a [mg/g PfITS] | | | | Chlorophyll b [mg/g PfITS] | | | | Gesamtchlorophyll [mg/g PfITS] | | | |
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| UH | 1,3 ± 0,44 | 1,3 ± 0,23 | 0,50 ± 0,140 | 0,45 ± 0,088 | 1,8 ± 0,58 | 1,7 ± 0,32 | 2,6 ± 0,15 | 2,9 ± 0,05 | 0,05 ± 0,011 | 0,05 ± 0,012 | 0,05 ± 0,018 | 0,06 ± 0,018 |
| UHs | 1,7 ± 0,44 | 1,3 ± 0,09 | 0,73 ± 0,059 | 0,53 ± 0,043 | 2,4 ± 0,50 | 1,8 ± 0,08 | 2,3 ± 0,43 | 2,4 ± 0,30 | 0,05 ± 0,003 | 0,06 ± 0,016 | 0,06 ± 0,016 | 0,06 ± 0,016 |
| MH | 2,0 ± 0,50 | 1,9 ± 0,27 | 0,82 ± 0,135 | 0,79 ± 0,035 | 2,8 ± 0,63 | 2,7 ± 0,24 | 2,4 ± 0,22 | 2,4 ± 0,44 | 0,06 ± 0,012 | 0,06 ± 0,016 | 0,06 ± 0,016 | 0,06 ± 0,016 |
| MHs | 2,9 ± 0,08 | 2,1 ± 0,03 | 1,18 ± 0,050 | 0,88 ± 0,093 | 4,0 ± 0,13 | 3,0 ± 0,11 | 2,4 ± 0,04 | 2,5 ± 0,24 | 0,06 ± 0,001 | 0,07 ± 0,006 | 0,07 ± 0,006 | 0,07 ± 0,006 |
| Substrattyp | Chlorophyll a:b | | | | Verhältnis Chlorophyll a:b | | | | Carotinoide [mg/g PfITS] | | | |
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| UH | 50,2 ± 11,29 | 35,9 ± 5,00 | 49,3 ± 8,91 | 67,8 ± 15,35 | 40,3 ± 6,89 | 20,4 ± 0,89 | 0,6 ± 0,08 | 1,1 ± 0,03 | 0,7 ± 0,06 | 1,3 ± 0,06 | 0,6 ± 0,02 | 0,3 ± 0,08 |
| UHs | 73,1 ± 6,58 | 53,9 ± 10,55 | 45,0 ± 3,70 | 76,3 ± 8,98 | 59,1 ± 27,11 | 46,6 ± 19,62 | 2,7 ± 0,11 | 3,6 ± 0,24 | 2,0 ± 0,36 | 2,5 ± 0,81 | 1,8 ± 0,08 | 2,8 ± 0,05 |
| MH | 62,2 ± 5,97 | 40,3 ± 5,60 | 37,1 ± 4,90 | 72,6 ± 13,58 | 41,2 ± 4,83 | 32,1 ± 6,65 | 2,9 ± 0,47 | 4,5 ± 0,38 | 1,7 ± 0,32 | 2,2 ± 0,28 | 1,5 ± 0,65 | 1,6 ± 0,03 |
| MHs | 76,3 ± 10,12 | 69,9 ± 10,67 | 51,4 ± 5,32 | 106,1 ± 12,45 | 48,9 ± 27,87 | 45,3 ± 13,65 | 14,7 ± 3,58 | 16,1 ± 2,70 | 5,8 ± 0,25 | 6,4 ± 1,33 | 2,6 ± 0,35 | 2,6 ± 0,51 |
| Substrattyp | Chlorophyll b | | | | Gesamtchlorophyll | | | | Verhältnis Chlorophyll a:b | | | |
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| UH | 1,1 ± 0,08 | 1,1 ± 0,37 | 0,45 ± 0,023 | 0,41 ± 0,112 | 1,6 ± 0,10 | 1,5 ± 0,48 | 2,5 ± 0,05 | 2,6 ± 0,19 | 0,04 ± 0,000 | 0,04 ± 0,010 | 0,04 ± 0,010 | 0,04 ± 0,010 |
| UHs | 1,0 ± 0,05 | 1,3 ± 0,10 | 0,45 ± 0,031 | 0,51 ± 0,028 | 1,5 ± 0,02 | 1,8 ± 0,13 | 2,3 ± 0,28 | 2,5 ± 0,08 | 0,04 ± 0,002 | 0,05 ± 0,005 | 0,05 ± 0,005 | 0,05 ± 0,005 |
| MH | 2,1 ± 0,55 | 1,8 ± 0,25 | 0,84 ± 0,207 | 0,74 ± 0,085 | 2,9 ± 0,76 | 2,6 ± 0,34 | 2,5 ± 0,04 | 2,5 ± 0,06 | 0,06 ± 0,011 | 0,05 ± 0,006 | 0,05 ± 0,006 | 0,05 ± 0,006 |
| MHs | 2,7 ± 0,10 | 2,2 ± 0,05 | 1,06 ± 0,074 | 0,88 ± 0,065 | 3,7 ± 0,18 | 3,0 ± 0,11 | 2,6 ± 0,09 | 2,5 ± 0,15 | 0,07 ± 0,004 | 0,06 ± 0,003 | 0,06 ± 0,003 | 0,06 ± 0,003 |

¹ UH – Unterhangboden, UHs – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHs – sterilisierter Mittelhangboden

Tabelle A3.11: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) [mg/g PfITS] und freiem Prolin [µmol/g PfITS] der Wurzeln und Sprosse sowie Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoide von *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf verschiedenen Substrattypen¹ und mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Substrattyp | | Proteingehalt [mg/g PfITS] | | | | Prolingehalt [µmol/g PfITS] | | | | | | |
|--|-------------|----------------------------|--------------|--------------|-------------|-----------------------------|------------|------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | | | |
| <i>Elytrigia repens</i> in Reinkultur | | | | | | | | | | | | |
| UH | 15,1 ± 5,03 | 15,5 ± 2,42 | 18,6 ± 3,08 | 22,0 ± 4,70 | 16,3 ± 0,04 | 14,4 ± 1,73 | 0,6 ± 0,14 | 0,6 ± 0,12 | 0,5 ± 0,06 | 0,8 ± 0,06 | 0,6 ± 0,11 | 0,7 ± 0,08 |
| UHS | 17,3 ± 2,34 | 27,4 ± 1,90 | 18,0 ± 2,58 | 20,5 ± 2,60 | 18,5 ± 2,15 | 17,6 ± 3,07 | 1,2 ± 0,03 | 1,8 ± 0,06 | 1,3 ± 0,12 | 1,4 ± 0,12 | 1,1 ± 0,04 | 1,4 ± 0,05 |
| MH | 21,5 ± 3,59 | 26,3 ± 2,00 | 18,9 ± 3,14 | 27,9 ± 3,23 | 20,6 ± 2,01 | 17,6 ± 5,19 | 1,1 ± 0,07 | 1,8 ± 0,52 | 0,6 ± 0,01 | 1,7 ± 0,51 | 0,6 ± 0,17 | 1,6 ± 0,95 |
| MHS | 24,9 ± 6,89 | 26,7 ± 6,07 | 20,1 ± 5,73 | 25,6 ± 6,83 | 27,8 ± 6,77 | 24,7 ± 2,64 | 7,3 ± 1,66 | 7,2 ± 0,87 | 3,5 ± 2,17 | 2,2 ± 0,37 | 0,6 ± 0,06 | 1,6 ± 0,13 |
| <i>Elytrigia repens</i> in Mischkultur | | | | | | | | | | | | |
| UH | 0,6 ± 0,09 | 0,7 ± 0,10 | 0,27 ± 0,034 | 0,31 ± 0,031 | 0,9 ± 0,12 | 1,0 ± 0,13 | 2,2 ± 0,05 | 2,3 ± 0,08 | 0,02 ± 0,003 | 0,03 ± 0,000 | 0,03 ± 0,000 | 0,03 ± 0,000 |
| UHS | 1,4 ± 0,02 | 1,1 ± 0,03 | 0,63 ± 0,059 | 0,49 ± 0,066 | 2,1 ± 0,05 | 1,6 ± 0,09 | 2,3 ± 0,23 | 2,3 ± 0,24 | 0,04 ± 0,001 | 0,04 ± 0,000 | 0,04 ± 0,000 | 0,04 ± 0,000 |
| MH | 1,6 ± 0,20 | 1,3 ± 0,07 | 0,67 ± 0,013 | 0,56 ± 0,054 | 2,3 ± 0,21 | 1,8 ± 0,12 | 2,4 ± 0,25 | 2,3 ± 0,11 | 0,05 ± 0,008 | 0,04 ± 0,002 | 0,05 ± 0,008 | 0,04 ± 0,002 |
| MHS | 1,6 ± 0,09 | 1,6 ± 0,31 | 0,62 ± 0,120 | 0,63 ± 0,181 | 2,3 ± 0,21 | 2,3 ± 0,49 | 2,7 ± 0,39 | 2,6 ± 0,26 | 0,05 ± 0,006 | 0,05 ± 0,012 | 0,05 ± 0,006 | 0,05 ± 0,012 |
| <i>Elytrigia repens</i> in Mischkultur | | | | | | | | | | | | |
| Substrattyp | | Proteingehalt [mg/g PfITS] | | | | Prolingehalt [µmol/g PfITS] | | | | | | |
| | | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | | |
| UH | 29,2 ± 5,09 | 23,6 ± 2,75 | 21,8 ± 6,39 | 23,6 ± 4,59 | 24,8 ± 4,41 | 14,4 ± 3,61 | 0,5 ± 0,14 | 0,7 ± 0,05 | 0,5 ± 0,03 | 0,7 ± 0,06 | 0,6 ± 0,09 | 0,1 ± 0,02 |
| UHS | 33,1 ± 7,83 | 26,4 ± 3,32 | 24,6 ± 4,84 | 25,4 ± 1,28 | 26,4 ± 5,36 | 20,3 ± 3,82 | 2,6 ± 0,16 | 1,6 ± 0,04 | 1,7 ± 0,02 | 1,8 ± 0,10 | 1,6 ± 0,04 | 1,5 ± 0,21 |
| MH | 28,3 ± 5,18 | 23,6 ± 2,64 | 16,9 ± 3,49 | 19,5 ± 2,63 | 32,8 ± 3,16 | 20,5 ± 3,36 | 1,4 ± 0,37 | 3,3 ± 2,27 | 1,2 ± 0,08 | 1,6 ± 0,38 | 0,9 ± 0,09 | 1,8 ± 0,38 |
| MHS | 37,2 ± 4,68 | 24,8 ± 1,50 | 20,6 ± 4,58 | 25,2 ± 8,86 | 37,9 ± 3,80 | 24,3 ± 2,62 | 4,3 ± 0,31 | 7,8 ± 0,69 | 2,5 ± 0,26 | 2,0 ± 0,12 | 1,8 ± 0,12 | 1,5 ± 0,37 |
| <i>Elytrigia repens</i> in Mischkultur | | | | | | | | | | | | |
| UH | 0,6 ± 0,06 | 0,7 ± 0,14 | 0,27 ± 0,030 | 0,32 ± 0,045 | 0,9 ± 0,09 | 1,1 ± 0,19 | 2,3 ± 0,02 | 2,3 ± 0,12 | 0,03 ± 0,001 | 0,04 ± 0,019 | 0,03 ± 0,001 | 0,04 ± 0,019 |
| UHS | 1,4 ± 0,04 | 1,3 ± 0,20 | 0,60 ± 0,078 | 0,56 ± 0,115 | 2,0 ± 0,11 | 1,8 ± 0,31 | 2,4 ± 0,25 | 2,3 ± 0,12 | 0,04 ± 0,001 | 0,04 ± 0,006 | 0,04 ± 0,001 | 0,04 ± 0,006 |
| MH | 1,3 ± 0,52 | 1,7 ± 0,06 | 0,55 ± 0,219 | 0,70 ± 0,043 | 1,9 ± 0,73 | 2,4 ± 0,10 | 2,4 ± 0,24 | 2,4 ± 0,07 | 0,04 ± 0,016 | 0,05 ± 0,003 | 0,04 ± 0,016 | 0,05 ± 0,003 |
| MHS | 2,4 ± 0,40 | 1,7 ± 0,21 | 0,90 ± 0,170 | 0,66 ± 0,080 | 3,3 ± 0,57 | 2,3 ± 0,29 | 2,7 ± 0,06 | 2,5 ± 0,08 | 0,07 ± 0,014 | 0,05 ± 0,004 | 0,07 ± 0,014 | 0,05 ± 0,004 |

¹ UH – Unterhangboden, UHS – sterilisierter Unterhangboden, MH – Mittelhangboden, MHS – sterilisierter Mittelhangboden

Tabelle A3.12: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Arrhenatherum elatius* in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen².

| Substrat- typ ² | Kultur- form | WK [%] | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt- SOD ³ |
|-------------------------------|-----------------|-----------|---|------|------|---------|------|------|-----------------------------|
| | | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| UH | rein | 40 | 0,36 | 0,58 | 0,53 | 0,46 | 0,61 | 2,12 | 4,67 |
| | | 60 | 0,10 | 0,78 | 0,43 | 0,40 | 0,87 | 1,84 | 4,43 |
| | gemischt | 40 | 0,40 | 0,83 | 0,69 | 0,79 | 0,60 | 0,74 | 4,04 |
| | | 60 | 0,28 | 0,35 | 0,40 | 0,41 | 0,83 | 0,76 | 3,04 |
| UHs | rein | 40 | 0,80 | 0,82 | 0,67 | 0,32 | 0,67 | 1,83 | 5,11 |
| | | 60 | 0,44 | 1,03 | 0,75 | 0,31 | 0,58 | 2,04 | 5,15 |
| | gemischt | 40 | 0,57 | 0,64 | 0,30 | 0,58 | 0,50 | 2,14 | 4,72 |
| | | 60 | 0,52 | 0,61 | 0,42 | 0,15 | 0,44 | 1,78 | 3,92 |
| MH | rein | 40 | 0,55 | 2,19 | 1,08 | 0,70 | 1,14 | 2,44 | 8,11 |
| | | 60 | 0,66 | 1,92 | 0,96 | 0,66 | 0,47 | 1,01 | 5,67 |
| | gemischt | 40 | 0,77 | 1,12 | 0,56 | 0,72 | 1,16 | 2,33 | 6,67 |
| | | 60 | 0,93 | 1,27 | 0,71 | 0,39 | 0,52 | 1,16 | 4,98 |
| MHs | rein | 40 | 0,56 | 1,56 | 0,77 | 0,49 | 1,05 | 1,74 | 6,16 |
| | | 60 | 0,22 | 0,77 | 0,60 | 0,19 | 0,64 | 1,51 | 3,93 |
| | gemischt | 40 | 1,07 | 1,48 | 0,72 | 0,33 | 0,62 | 0,61 | 4,83 |
| | | 60 | 0,68 | 0,61 | 0,55 | 0,36 | 0,62 | 0,59 | 3,41 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A3.1).

² Unterhangboden (UH), sterilisierter Unterhangboden (UHs), Mittelhangboden (MH), sterilisierter Mittelhangboden (MHs)

Tabelle A3.13: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Elytrigia repens* in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf verschiedenen Substrattypen².

| Substrat- typen ² | Kultur- form | WK [%] | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt- SOD ³ |
|---------------------------------|-----------------|-----------|---|------|------|---------|------|------|-----------------------------|
| | | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| UH | rein | 40 | 0,91 | 1,73 | 2,23 | 1,37 | 1,42 | 3,32 | 10,98 |
| | | 60 | 1,07 | 1,13 | 0,59 | 0,73 | 1,61 | 2,01 | 7,15 |
| | gemischt | 40 | 0,55 | 1,02 | 0,69 | 1,65 | 1,45 | 2,75 | 8,10 |
| | | 60 | 0,49 | 0,70 | 0,77 | 0,60 | 1,57 | 2,52 | 6,65 |
| UHs | rein | 40 | 0,66 | 1,86 | 1,00 | 1,55 | 1,94 | 2,61 | 9,61 |
| | | 60 | 0,81 | 2,13 | 0,60 | 0,81 | 1,79 | 3,01 | 9,14 |
| | gemischt | 40 | 0,43 | 0,88 | 0,68 | 1,53 | 2,21 | 2,08 | 7,82 |
| | | 60 | 0,43 | 0,85 | 0,58 | 0,57 | 1,72 | 2,90 | 7,05 |
| MH | rein | 40 | 2,15 | 3,64 | 2,22 | 0,83 | 1,73 | 3,02 | 13,58 |
| | | 60 | 2,31 | 2,70 | 0,83 | 0,74 | 1,31 | 3,44 | 11,34 |
| | gemischt | 40 | 1,33 | 1,08 | 0,77 | 0,97 | 2,97 | 5,46 | 12,58 |
| | | 60 | 0,64 | 0,67 | 0,50 | 1,10 | 2,69 | 5,40 | 11,00 |
| MHs | rein | 40 | 1,52 | 1,85 | 1,29 | 0,76 | 1,35 | 3,03 | 9,81 |
| | | 60 | 0,52 | 0,59 | 1,17 | 0,24 | 0,93 | 3,39 | 6,84 |
| | gemischt | 40 | 0,41 | 1,04 | 1,10 | 1,82 | 3,27 | 6,63 | 14,25 |
| | | 60 | 0,40 | 1,07 | 0,59 | 0,68 | 1,23 | 5,32 | 9,28 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A3.1).

² Unterhangboden (UH), sterilisierter Unterhangboden (UHs), Mittelhangboden (MH), sterilisierter Mittelhangboden (MHs)

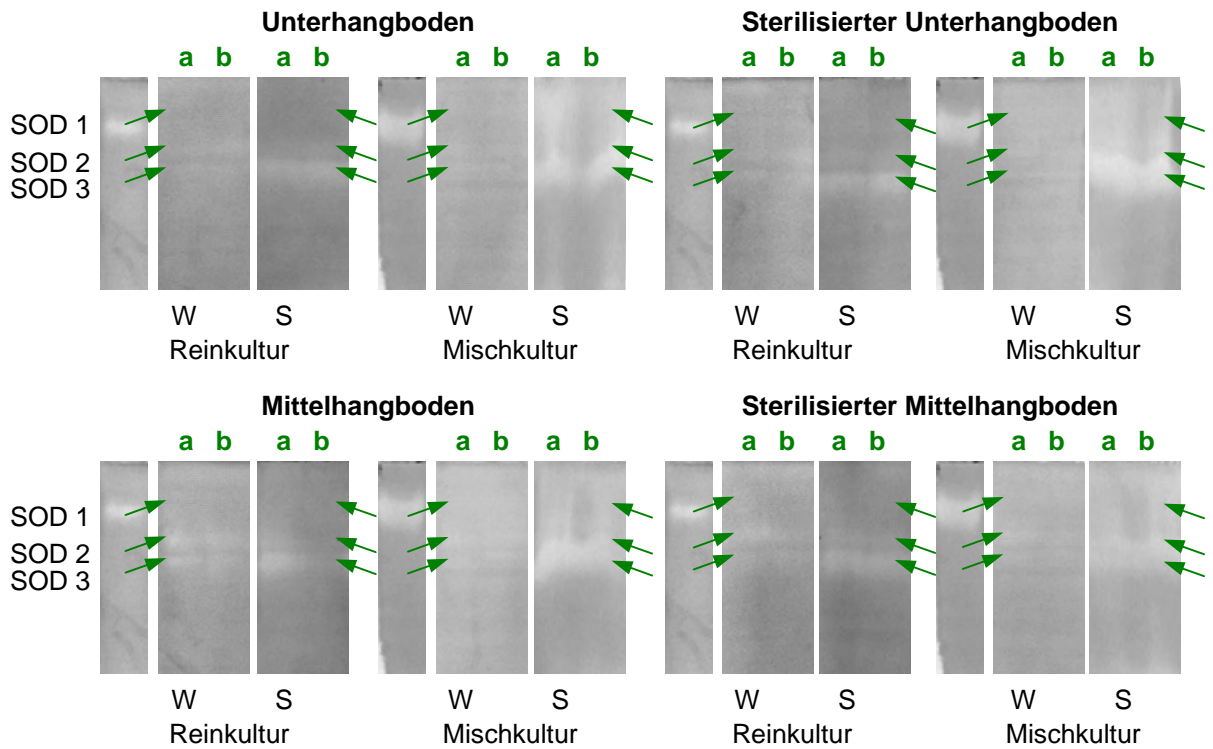
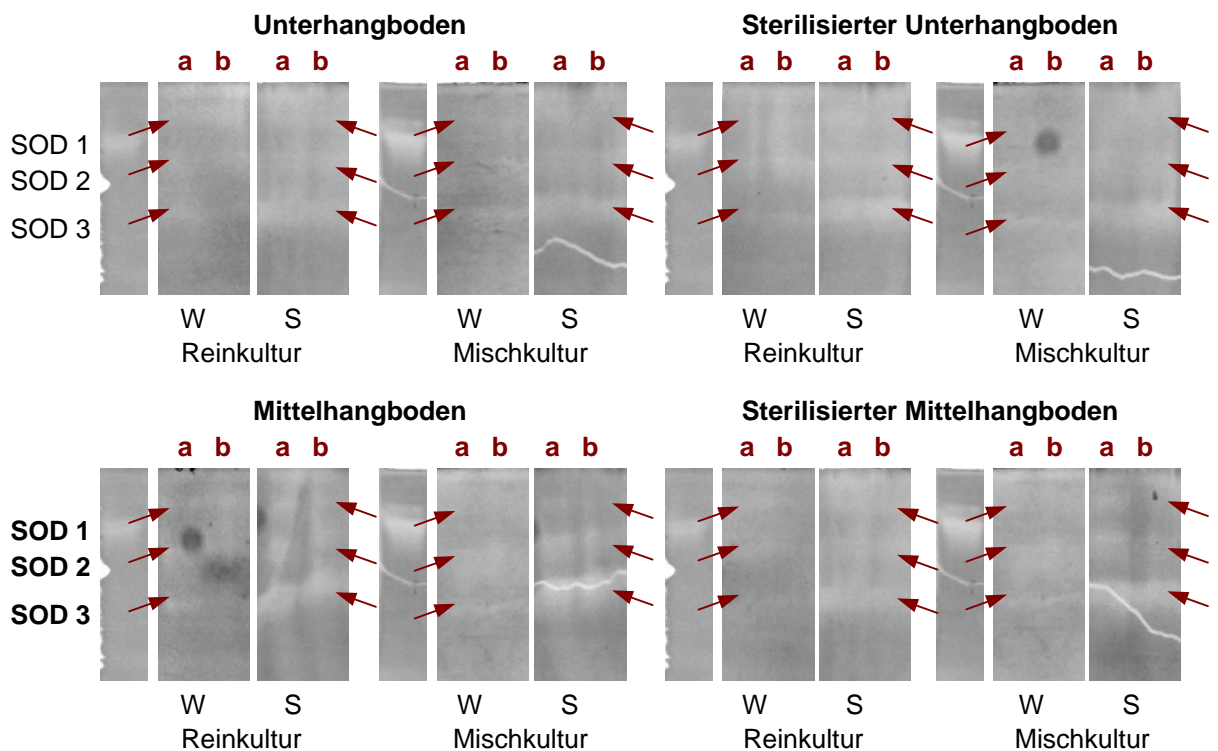
A. elatius**E. repens**

Abbildung A3.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- oder Mischkultur auf verschiedenen Böden mit einem Feuchtegehalt des Substrats von 40 % (a) oder 60 % WK (b). Die weißen Flecken zeigen die SOD an. Die Pfeile weisen auf die entsprechenden SOD-Isoenzyme hin.

A4 Daten des Versuchs mit Referenzsubstrat (V1b)**Tabelle A4.1: Elementgehalte** der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) bei Anzucht in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Art | Ele- ment | Elementgehalte [g/kg PflITS] | | | | | | | |
|-------|----------------|------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | |
| A. e. | N ¹ | 10,9 ± 2,21 | 21,3 ± 2,75 | 7,8 ± 1,08 | 23,4 ± 5,83 | 20,5 ± 1,28 | 20,9 ± 0,98 | 9,5 ± 1,29 | 20,2 ± 2,45 |
| | Ca | 4,3 ± 0,0 | 2,1 ± 0,1 | 4,9 ± 0,1 | 2,2 ± 0,0 | 4,2 ± 0,1 | 1,9 ± 0,3 | 4,7 ± 0,2 | 2,2 ± 0,1 |
| | K | 7,4 ± 0,6 | 43,6 ± 3,9 | 14,2 ± 1,7 | 36,0 ± 0,8 | 9,2 ± 0,1 | 45,4 ± 4,6 | 7,0 ± 0,8 | 33,8 ± 0,0 |
| | Mg | 4,4 ± 0,1 | 7,9 ± 0,1 | 3,1 ± 0,3 | 6,4 ± 0,0 | 4,3 ± 0,2 | 5,9 ± 0,2 | 2,5 ± 0,0 | 5,0 ± 0,0 |
| | P | 5,9 ± 0,2 | 10,4 ± 0,0 | 7,1 ± 0,2 | 9,1 ± 0,1 | 5,1 ± 0,3 | 10,3 ± 0,5 | 4,7 ± 0,3 | 8,5 ± 0,1 |
| | Fe | 5,30 ± 0,36 | 0,42 ± 0,02 | 4,07 ± 0,16 | 0,70 ± 0,01 | 3,87 ± 0,02 | 0,12 ± 0,00 | 2,69 ± 0,01 | 0,42 ± 0,00 |
| | Cu | 0,027 ± 0,010 | 0,006 ± 0,001 | 0,044 ± 0,037 | 0,014 ± 0,003 | 0,032 ± 0,022 | 0,006 ± 0,001 | 0,028 ± 0,017 | 0,013 ± 0,003 |
| | Mn | 0,137 ± 0,006 | 0,139 ± 0,003 | 0,180 ± 0,011 | 0,135 ± 0,003 | 0,116 ± 0,002 | 0,130 ± 0,008 | 0,091 ± 0,000 | 0,138 ± 0,003 |
| | Zn | 0,077 ± 0,001 | 0,064 ± 0,003 | 0,185 ± 0,027 | 0,050 ± 0,000 | 0,079 ± 0,013 | 0,048 ± 0,003 | 0,068 ± 0,010 | 0,071 ± 0,003 |
| | E. r. | N ¹ | 10,2 ± 1,51 | 10,1 ± 0,85 | 9,3 ± 0,95 | 8,9 ± 0,93 | 9,3 ± 0,71 | 9,8 ± 1,27 | 9,5 ± 0,37 |
| Ca | | 4,7 ± 0,1 | 2,6 ± 0,4 | 5,5 ± 0,2 | 2,1 ± 0,0 | 2,8 ± 0,1 | 1,5 ± 0,1 | 9,0 ± 0,0 | 2,1 ± 0,1 |
| K | | 6,5 ± 0,1 | 29,4 ± 4,4 | 5,9 ± 0,0 | 29,4 ± 0,0 | 5,4 ± 0,4 | 29,1 ± 0,8 | 7,9 ± 0,2 | 26,2 ± 0,2 |
| Mg | | 3,5 ± 0,0 | 6,4 ± 0,6 | 2,5 ± 0,2 | 4,1 ± 0,0 | 2,6 ± 0,0 | 4,2 ± 0,1 | 2,9 ± 0,0 | 4,5 ± 0,0 |
| P | | 5,6 ± 0,4 | 9,4 ± 1,0 | 4,2 ± 0,1 | 10,2 ± 0,2 | 3,5 ± 0,1 | 8,7 ± 0,0 | 5,2 ± 0,0 | 7,7 ± 0,1 |
| Fe | | 4,05 ± 0,33 | 1,47 ± 0,20 | 4,57 ± 0,18 | 0,29 ± 0,00 | 9,62 ± 0,19 | 0,23 ± 0,01 | 6,17 ± 0,01 | 0,21 ± 0,00 |
| Cu | | 0,029 ± 0,012 | 0,011 ± 0,003 | 0,028 ± 0,008 | 0,006 ± 0,003 | 0,029 ± 0,003 | 0,005 ± 0,004 | 0,042 ± 0,030 | 0,009 ± 0,001 |
| Mn | | 0,096 ± 0,006 | 0,092 ± 0,010 | 0,113 ± 0,008 | 0,085 ± 0,004 | 0,109 ± 0,007 | 0,069 ± 0,000 | 0,103 ± 0,004 | 0,067 ± 0,001 |
| Zn | | 0,111 ± 0,028 | 0,065 ± 0,011 | 0,098 ± 0,016 | 0,063 ± 0,001 | 0,150 ± 0,040 | 0,123 ± 0,001 | 0,137 ± 0,033 | 0,075 ± 0,001 |

¹ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A4.2: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Ele- ment | Boden-Pflanze Transferfaktoren ¹ | | | | | | | |
|----------------|---|-------------|-------------|-------------|-------------------------|-------------|--------------|-------------|
| | <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | <i>Elytrigia repens</i> | | | |
| | Reinkultur | | Mischkultur | | Reinkultur | | Mischkultur | |
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| N ² | 111 ± 14,3 | 122 ± 30,3 | 109 ± 5,1 | 105 ± 12,7 | 53 ± 4,4 | 47 ± 4,8 | 51 ± 6,6 | 53 ± 14,7 |
| Ca | 13,8 ± 0,83 | 14,6 ± 0,22 | 12,3 ± 1,93 | 14,3 ± 0,55 | 16,8 ± 2,81 | 13,6 ± 0,28 | 9,6 ± 0,83 | 13,9 ± 0,39 |
| K | 130 ± 11,6 | 107 ± 2,5 | 135 ± 13,6 | 100 ± 0,0 | 87 ± 13,1 | 87 ± 0,0 | 86 ± 2,5 | 78 ± 0,5 |
| Mg | 51,6 ± 0,72 | 41,8 ± 0,17 | 38,3 ± 1,54 | 32,4 ± 0,17 | 41,8 ± 3,59 | 26,8 ± 0,11 | 27,0 ± 0,55 | 29,1 ± 0,28 |
| P | 77,6 ± 0,13 | 67,5 ± 0,82 | 76,5 ± 4,03 | 63,1 ± 0,88 | 70,2 ± 7,12 | 75,9 ± 1,70 | 64,8 ± 0,32 | 57,4 ± 0,95 |
| Fe | 184 ± 10,7 | 305 ± 4,0 | 50 ± 1,1 | 180 ± 1,8 | 638 ± 84,6 | 126 ± 1,5 | 101 ± 5,9 | 90 ± 0,0 |
| Cu | 10,8 ± 1,47 | 24,3 ± 5,88 | 10,8 ± 1,47 | 22,3 ± 5,88 | 19,1 ± 4,41 | 10,8 ± 4,41 | 8,7 ± 7,35 | 15,0 ± 1,47 |
| Mn | 240 ± 5,9 | 234 ± 5,9 | 225 ± 13,2 | 239 ± 4,4 | 159 ± 17,6 | 148 ± 7,4 | 119 ± 0,0 | 116 ± 1,5 |
| Zn | 66,5 ± 2,65 | 52,1 ± 0,00 | 49,6 ± 3,53 | 73,9 ± 2,65 | 67,7 ± 11,47 | 65,2 ± 0,88 | 127,6 ± 0,88 | 77,7 ± 0,88 |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PflITS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruhte auf den Daten der Tabellen A4.1 und 3.1.3.

² N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A4.3: Elemententzug¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- oder in Mischkultur auf Quarzsand mit verschiedenen Feuchtegehalten des Substrats.

| Art | Ele- ment | Elemententzug ¹ (C und N [g/m ²], übrige Elemente [mg/m ²]) | | | | | | | |
|----------------|----------------|--|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | Reinkultur | | | | Mischkultur | | | |
| | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | S | Ges | S | Ges | S | Ges | S | Ges | |
| A. e. | C ² | 33 ± 6,4 | 83 ± 3,5 | 64 ± 7,2 | 97 ± 0,0 | 46 ± 3,4 | 97 ± 10,2 | 55 ± 11,3 | 120 ± 0,0 |
| | N ³ | 1,8 ± 0,23 | 3,2 ± 1,07 | 3,7 ± 0,93 | 4,6 ± 0,83 | 2,4 ± 0,11 | 5,0 ± 1,53 | 2,8 ± 0,34 | 4,4 ± 0,50 |
| | Ca | 178 ± 10,6 | 712 ± 15,9 | 357 ± 5,4 | 771 ± 4,7 | 215 ± 33,8 | 753 ± 45,4 | 301 ± 11,6 | 1.067 ± 46,7 |
| | K | 3.645 ± 326 | 4.556 ± 406 | 5.734 ± 135 | 6.922 ± 274 | 5.166 ± 521 | 6.350 ± 533 | 4.628 ± 0,0 | 5.754 ± 122 |
| | Mg | 664 ± 9,2 | 1.211 ± 9,1 | 1.022 ± 4,1 | 1.278 ± 26,4 | 670 ± 27,0 | 1.230 ± 1,3 | 684 ± 3,5 | 1.090 ± 4,2 |
| | P | 873 ± 1,4 | 1.599 ± 31,6 | 1.446 ± 17,6 | 2.037 ± 37,3 | 1.173 ± 61,8 | 1.835 ± 98,7 | 1.164 ± 16,3 | 1.927 ± 26,0 |
| | Fe | 35,5 ± 2,06 | 690 ± 42,5 | 112 ± 1,49 | 453 ± 14,82 | 13,1 ± 0,29 | 513 ± 2,45 | 57,1 ± 0,58 | 493 ± 0,45 |
| | Cu | 0,52 ± 0,07 | 3,90 ± 1,25 | 2,23 ± 0,54 | 5,90 ± 3,65 | 0,71 ± 0,10 | 4,81 ± 2,97 | 1,76 ± 0,47 | 6,30 ± 3,21 |
| | Mn | 11,6 ± 0,28 | 28,5 ± 0,50 | 21,5 ± 0,54 | 36,6 ± 0,42 | 14,7 ± 0,87 | 29,8 ± 1,09 | 18,9 ± 0,35 | 33,6 ± 0,38 |
| | Zn | 5,3 ± 0,21 | 14,8 ± 0,34 | 8,0 ± 0,00 | 23,5 ± 2,22 | 5,4 ± 0,39 | 15,6 ± 1,26 | 9,7 ± 0,35 | 20,7 ± 1,89 |
| | E. r. | C ² | 93 ± 0,6 | 170 ± 6,1 | 96 ± 5,4 | 204 ± 0,0 | 63 ± 29,6 | 194 ± 101,7 | 103 ± 6,2 |
| N ³ | | 2,4 ± 0,20 | 4,3 ± 1,23 | 2,1 ± 0,22 | 4,8 ± 1,47 | 1,5 ± 0,20 | 4,6 ± 1,84 | 2,6 ± 0,73 | 4,3 ± 1,73 |
| Ca | | 601 ± 101 | 1.503 ± 86,1 | 503 ± 10,2 | 1.976 ± 50,3 | 231 ± 20,0 | 1.163 ± 42,5 | 549 ± 15,2 | 2.181 ± 12,3 |
| K | | 6.835 ± 1.025 | 8.094 ± 1.046 | 7.071 ± 0,0 | 8.649 ± 1,4 | 4.559 ± 133 | 6.317 ± 248 | 6.714 ± 43,5 | 8.151 ± 6,7 |
| Mg | | 1.495 ± 128 | 2.171 ± 134 | 992 ± 4,1 | 1.663 ± 38,7 | 651 ± 13,3 | 1.487 ± 7,7 | 1.149 ± 10,9 | 1.671 ± 12,8 |
| P | | 2.193 ± 223 | 3.271 ± 309 | 2.453 ± 55,0 | 3.578 ± 36,5 | 1.368 ± 6,7 | 2.515 ± 10,0 | 1.981 ± 32,6 | 2.919 ± 36,8 |
| Fe | | 341,7 ± 45,3 | 1.126 ± 108 | 69,6 ± 0,82 | 1.298 ± 47,7 | 36,6 ± 2,13 | 3.187 ± 60,4 | 53,3 ± 0,00 | 1.170 ± 1,00 |
| Cu | | 2,56 ± 0,59 | 8,14 ± 2,85 | 1,50 ± 0,61 | 9,04 ± 1,68 | 0,79 ± 0,67 | 10,23 ± 0,38 | 2,21 ± 0,22 | 9,73 ± 5,16 |
| Mn | | 21,3 ± 2,36 | 39,8 ± 3,49 | 20,4 ± 1,02 | 50,8 ± 3,16 | 10,8 ± 0,00 | 46,6 ± 2,43 | 17,2 ± 0,22 | 35,8 ± 0,45 |
| Zn | | 15,1 ± 2,56 | 36,6 ± 2,78 | 15,1 ± 0,20 | 41,4 ± 4,07 | 19,2 ± 0,13 | 68,3 ± 13,1 | 19,1 ± 0,22 | 43,9 ± 5,73 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PflITS] und der Biomasseproduktion [g PflITS] je Flächen- [m²] und Zeiteinheit [Vegetationsperiode von 5 Wochen] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A4.1 und A4.4.

² Der Kohlenstoff wurde aus den Biomassen kalkuliert, in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PflITS enthalten sind.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A4.5; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A4.4: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt [% PfIFS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand.

| Parameter | <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
| | Reinkultur | | | Mischkultur | | | | | | | | |
| | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | | | | | | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | |
| Länge [cm] | 7,5 ± 0,71 | 23,0 ± 0,00 | 7,5 ± 0,71 | 27,5 ± 3,54 | 7,3 ± 0,35 | 29,0 ± 1,41 | 7,5 ± 0,71 | 29,5 ± 0,71 | 7,3 ± 0,35 | 23,5 ± 0,71 | 6,8 ± 0,35 | 21,0 ± 1,41 |
| Frischmasse [g/m ²] | 700 ± 28,3 | 370 ± 42,4 | 990 ± 297,0 | 550 ± 70,7 | 820 ± 0,0 | 780 ± 84,9 | 1.140 ± 707 | 670 ± 240,4 | 1.150 ± 70,7 | 670 ± 99,0 | 940 ± 169,7 | 540 ± 56,6 |
| Trockenmasse [g/m ²] | 124 ± 35,1 | 84 ± 22,6 | 140 ± 34,1 | 113 ± 4,1 | 84 ± 6,5 | 159 ± 25,3 | 129 ± 23,8 | 114 ± 12,2 | 183 ± 10,5 | 142 ± 14,8 | 162 ± 73,4 | 137 ± 40,0 |
| Wassergehalt [% PfIFS] | 82,4 ± 4,30 | 77,6 ± 3,55 | 85,7 ± 0,83 | 79,3 ± 1,92 | 89,8 ± 0,79 | 79,7 ± 1,03 | 85,2 ± 11,27 | 81,5 ± 8,45 | 84,1 ± 0,07 | 78,8 ± 0,91 | 81,8 ± 11,10 | 74,1 ± 10,13 |

| Parameter | <i>Elytrigia repens</i> | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|-------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| | Reinkultur | | | Mischkultur | | | | | | | | |
| | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 50 % WK | 60 % WK | | | | | | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | | | | | | |
| Länge [cm] | 6,3 ± 0,35 | 26,0 ± 0,00 | 6,5 ± 0,71 | 27,5 ± 0,71 | 7,0 ± 0,00 | 28,5 ± 2,12 | 9,0 ± 1,41 | 31,5 ± 2,12 | 6,5 ± 0,71 | 27,5 ± 2,12 | 7,3 ± 0,35 | 24,0 ± 0,00 |
| Frischmasse [g/m ²] | 1.340 ± 56,6 | 840 ± 141,4 | 1.480 ± 198 | 790 ± 70,7 | 1.930 ± 268 | 970 ± 70,7 | 1.290 ± 70,7 | 1.020 ± 113 | 1.130 ± 466 | 670 ± 183,8 | 790 ± 99,0 | 960 ± 311,1 |
| Trockenmasse [g/m ²] | 194 ± 23,5 | 232 ± 2,0 | 197 ± 23,1 | 219 ± 20,5 | 269 ± 43,8 | 240 ± 19,0 | 328 ± 254,8 | 157 ± 104,7 | 199 ± 101,8 | 190 ± 55,6 | 181 ± 9,5 | 256 ± 21,9 |
| Wassergehalt [% PfIFS] | 85,5 ± 2,36 | 72,0 ± 4,48 | 86,7 ± 0,22 | 72,3 ± 0,12 | 86,1 ± 0,34 | 75,2 ± 0,15 | 75,1 ± 18,39 | 84,0 ± 12,04 | 82,8 ± 1,92 | 71,8 ± 0,56 | 76,8 ± 4,10 | 71,4 ± 11,54 |

Tabelle A4.5: Gehalte an **löslichem Protein** (nach BRADFORD) [mg/g PfITS] und **freiem Prolin** [$\mu\text{mol/g}$ PfITS] der Wurzeln und Sprosse von Arrhenatherum elatius und Elytrigia repens in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand.

| Parameter | Reinkultur | | | | | | Mischkultur | | | | | |
|---|-------------|--------------|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|-------------|------------|-------------|
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Proteingehalt [mg/g PfITS] | 68 ± 13,8 | 133 ± 17,2 | 133 ± 15,7 | 214 ± 39,7 | 49 ± 6,7 | 146 ± 36,5 | 128 ± 8,0 | 131 ± 6,1 | 60 ± 11,8 | 130 ± 7,4 | 59 ± 8,1 | 126 ± 15,3 |
| Prolingehalt [$\mu\text{mol/g}$ PfITS] | 20,3 ± 5,80 | 53,6 ± 10,16 | 6,9 ± 0,60 | 27,4 ± 2,61 | 11,3 ± 1,30 | 27,2 ± 1,63 | 9,1 ± 0,85 | 61,2 ± 1,91 | 6,1 ± 0,07 | 24,1 ± 0,73 | 4,1 ± 1,38 | 10,9 ± 4,49 |
| <i>Elytrigia repens</i> | | | | | | | | | | | | |
| Parameter | Reinkultur | | | | | | Mischkultur | | | | | |
| | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 50 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Proteingehalt [mg/g PfITS] | 64 ± 9,4 | 63 ± 5,3 | 133 ± 13,1 | 144 ± 13,5 | 58 ± 6,0 | 56 ± 5,8 | 58 ± 4,4 | 62 ± 8,0 | 82 ± 7,8 | 122 ± 4,7 | 60 ± 2,3 | 64 ± 17,7 |
| Prolingehalt [$\mu\text{mol/g}$ PfITS] | 5,1 ± 1,53 | 19,8 ± 4,69 | 4,3 ± 0,67 | 15,4 ± 5,32 | 3,4 ± 1,40 | 6,6 ± 0,70 | 4,4 ± 1,26 | 24,1 ± 0,60 | 3,5 ± 0,76 | 12,8 ± 1,74 | 3,1 ± 1,55 | 4,7 ± 2,12 |

Tabelle A4.6: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand.

| Art | Parameter | Reinkultur | | | Mischkultur | | |
|-------|-----------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | 40% WK | 50% WK | 60% WK | 40% WK | 50% WK | 60% WK |
| A. e. | Yield | 0,713 ± 0,066 | 0,694 ± 0,041 | 0,754 ± 0,032 | 0,765 ± 0,029 | 0,776 ± 0,009 | 0,753 ± 0,005 |
| | Fv/Fm | 0,785 ± 0,050 | 0,781 ± 0,045 | 0,797 ± 0,039 | 0,789 ± 0,009 | 0,782 ± 0,015 | 0,789 ± 0,006 |
| E. r. | Yield | 0,694 ± 0,051 | 0,650 ± 0,070 | 0,711 ± 0,035 | 0,740 ± 0,063 | 0,747 ± 0,027 | 0,746 ± 0,044 |
| | Fv/Fm | 0,739 ± 0,072 | 0,747 ± 0,044 | 0,766 ± 0,033 | 0,781 ± 0,009 | 0,776 ± 0,023 | 0,800 ± 0,015 |

Tabelle A4.7: Gehalte an Chlorophyll a, Chlorophyll b und Carotinoiden von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) in Rein- und Mischkultur bei 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand.

| Art | Parameter | Reinkultur | | Mischkultur | |
|-------|--------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | 40% WK | 60% WK | 40% WK | 60% WK |
| A. e. | Chlorophyll a [mg/g PfITS] | 4,0 ± 0,37 | 3,3 ± 0,14 | 2,9 ± 0,10 | 3,6 ± 0,24 |
| | Chlorophyll b [mg/g PfITS] | 1,46 ± 0,110 | 1,16 ± 0,024 | 1,09 ± 0,055 | 1,27 ± 0,069 |
| | Gesamtchlorophyll [mg/g PfITS] | 5,4 ± 0,48 | 4,4 ± 0,16 | 4,0 ± 0,16 | 4,9 ± 0,31 |
| | Chl a/Chl b | 2,7 ± 0,05 | 2,8 ± 0,07 | 2,7 ± 0,05 | 2,9 ± 0,03 |
| | Carotinoide [mg/g PfITS] | 0,13 ± 0,025 | 0,12 ± 0,016 | 0,10 ± 0,008 | 0,13 ± 0,003 |
| E. r. | Chlorophyll a [mg/g PfITS] | 2,6 ± 0,06 | 2,4 ± 0,16 | 2,7 ± 0,03 | 2,8 ± 0,05 |
| | Chlorophyll b [mg/g PfITS] | 0,96 ± 0,039 | 0,89 ± 0,065 | 1,02 ± 0,014 | 1,00 ± 0,021 |
| | Gesamtchlorophyll [mg/g PfITS] | 3,6 ± 0,10 | 3,3 ± 0,23 | 3,7 ± 0,03 | 3,8 ± 0,07 |
| | Chl a/Chl b | 2,7 ± 0,05 | 2,7 ± 0,02 | 2,6 ± 0,04 | 2,8 ± 0,01 |
| | Carotinoide [mg/g PfITS] | 0,10 ± 0,003 | 0,10 ± 0,012 | 0,09 ± 0,004 | 0,10 ± 0,007 |

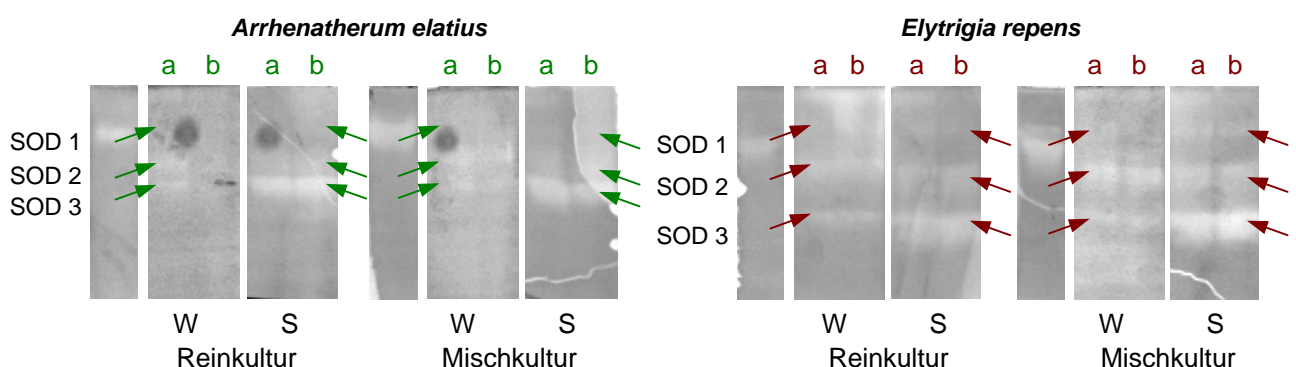


Abbildung A4.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) in Rein- oder Mischkultur bei einem Feuchtegehalt des Substrats von 40 % (a) oder 60 % WK (b).

Die weißen Flecken zeigen die SOD an. Die Pfeile weisen auf die entsprechenden SOD-Isoenzyme hin, die grünen auf diejenigen von *A. elatius*, die roten zum Vergleich auf diejenigen von *E. repens*.

Tabelle A4.8: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* in Rein- und Mischkultur bei Substratfeuchtegehalten 40, 50 und 60 % WK auf Quarzsand².

| Art | Kulturform | WK [%] | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt SOD ¹ |
|-------|------------|--------|---|------|------|---------|------|-------|-------------------------|
| | | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| A. e. | rein | 40 | 0,36 | 2,33 | 1,84 | 0,72 | 1,73 | 5,35 | 12,34 |
| | | 60 | 0,47 | 1,04 | 0,97 | 0,13 | 1,45 | 5,32 | 9,39 |
| | gemischt | 40 | 0,48 | 1,90 | 1,37 | 0,19 | 0,80 | 2,37 | 7,13 |
| | | 60 | 0,34 | 0,88 | 0,60 | 0,33 | 1,00 | 2,09 | 5,24 |
| E. r. | rein | 40 | 1,03 | 5,29 | 3,01 | 0,70 | 2,21 | 4,76 | 17,00 |
| | | 60 | 1,25 | 2,89 | 2,53 | 0,39 | 2,05 | 4,99 | 14,11 |
| | gemischt | 40 | 0,99 | 4,90 | 2,46 | 1,73 | 4,82 | 10,19 | 25,09 |
| | | 60 | 0,28 | 4,71 | 2,00 | 1,06 | 2,62 | 12,33 | 22,99 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A4.1).

A5 Daten des Versuchs mit Vorkultureinfluss (V2)

Tabelle A5.1: Elementmengen [mg], die 5 g Pflanzenstücke von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) als Vorrüchte zusätzlich in den Boden eintrugen, sowie der prozentuale Anteil dieser Elementmengen an der Grunddüngung (%).

| Vorfrucht | N ¹ | Elementmengen [mg] | | | | | | | |
|----------------|----------------|--------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn |
| A. e. | 14,24 | 1,416 | 15,38 | 3,025 | 6,371 | 0,676 | 0,065 | 0,124 | 0,066 |
| % ² | 14,2 | 1,8 | 8,8 | 3,8 | 9,1 | 56,3 | 21,7 | 41,2 | 13,3 |
| E. r. | 11,33 | 1,612 | 18,1 | 2,931 | 6,448 | 0,799 | 0,103 | 0,102 | 0,056 |
| % ² | 11,3 | 2,0 | 10,3 | 3,7 | 9,2 | 66,6 | 34,4 | 33,9 | 11,1 |

¹ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

² % steht für die prozentualen Anteile der über die Pflanzenstücke zusätzlich eingetragenen Elementmengen an den Elementmengen der Grunddüngung.

Tabelle A5.2: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ von *Arrhenatherum elatius* (A. e.) und *Elytrigia repens* (E. r.) als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Art | Variante ² | Protein-N ³ | Boden-Pflanze-Transferfaktoren ¹ | | | | | | | |
|-------|-----------------------|------------------------|---|-----------|-----------|-----------|-------------|------------|------------|------------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn |
| A. e. | A | 162 ± 9,0 | 15 ± 0,9 | 98 ± 3,2 | 45 ± 3,9 | 76 ± 2,8 | 133 ± 32,2 | 32 ± 5,5 | 215 ± 9,2 | 64 ± 14,3 |
| | B | 133 ± 21,3 | 23 ± 1,4 | 85 ± 5,4 | 52 ± 6,8 | 64 ± 5,0 | 839 ± 357,6 | 49 ± 14,7 | 209 ± 25,7 | 74 ± 16,5 |
| | C | 150 ± 11,7 | 14 ± 1,4 | 112 ± 5,4 | 45 ± 3,0 | 79 ± 3,2 | 190 ± 9,7 | 34 ± 20,2 | 261 ± 7,4 | 72 ± 29,8 |
| | D | 145 ± 11,0 | 18 ± 1,6 | 92 ± 4,7 | 58 ± 6,8 | 91 ± 2,1 | 373 ± 179,7 | 38 ± 3,7 | 272 ± 16,5 | 103 ± 27,6 |
| | E | 157 ± 15,7 | 21 ± 2,4 | 90 ± 16,4 | 45 ± 0,3 | 57 ± 2,4 | 186 ± 43,2 | 30 ± 7,4 | 157 ± 3,7 | 53 ± 17,6 |
| | F | 156 ± 4,3 | 14 ± 2,8 | 110 ± 6,6 | 43 ± 10,5 | 72 ± 8,2 | 139 ± 19,3 | 39 ± 20,2 | 248 ± 29,4 | 59 ± 13,2 |
| | G | 141 ± 9,6 | 12 ± 5,7 | 92 ± 0,3 | 43 ± 10,6 | 75 ± 11,2 | 258 ± 111,2 | 30 ± 11,0 | 213 ± 38,6 | 91 ± 49,6 |
| E. r. | A | 112 ± 12,0 | 13 ± 0,7 | 96 ± 2,8 | 33 ± 3,1 | 73 ± 6,4 | 392 ± 29,4 | 107 ± 49,6 | 188 ± 22,1 | 60 ± 3,3 |
| | B | 94 ± 11,0 | 12 ± 4,8 | 93 ± 32,5 | 24 ± 8,5 | 66 ± 16,5 | 207 ± 62,5 | 33 ± 11,0 | 110 ± 36,8 | 60 ± 1,1 |
| | C | 121 ± 8,3 | 14 ± 1,2 | 103 ± 4,7 | 29 ± 0,6 | 71 ± 5,8 | 442 ± 42,7 | 32 ± 9,2 | 254 ± 5,5 | 70 ± 14,3 |
| | D | 85 ± 2,9 | 10 ± 3,6 | 67 ± 2,2 | 20 ± 3,2 | 63 ± 3,3 | 452 ± 86,9 | 15 ± 7,4 | 120 ± 18,4 | 62 ± 2,2 |
| | E | 97 ± 10,0 | 14 ± 1,0 | 87 ± 4,7 | 34 ± 0,5 | 87 ± 4,1 | 501 ± 146,2 | 64 ± 51,5 | 193 ± 7,4 | 69 ± 14,3 |
| | F | 103 ± 7,0 | 13 ± 0,0 | 72 ± 3,8 | 27 ± 3,9 | 66 ± 1,7 | 362 ± 28,5 | 26 ± 5,5 | 144 ± 18,4 | 73 ± 30,9 |
| | G | 124 ± 10,4 | 12 ± 1,7 | 106 ± 1,6 | 30 ± 1,1 | 70 ± 2,4 | 290 ± 101,1 | 28 ± 3,7 | 215 ± 16,5 | 68 ± 6,6 |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PflTS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruhte auf den Daten der Tabellen A5.1, A5.2 und 3.1.3.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (A. e.) vorbewachsener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von A. e., (D) mit A. e. vorbewachsener Sand mit Stücken von A. e.; (E) mit *Elytrigia repens* (E. r.) vorbewachsener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von E. r., (G) mit E. r. vorbewachsener Sand mit Stücken von E. r.

³ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A5.3: Elementgehalte der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten¹.

| Vari- ante ¹ | Protein-N ² | Elementgehalte [g/kg PflITS] | | | | | | | | |
|----------------------------|------------------------|------------------------------|------------|----------|------------|-------------|------------|--------------|--------------|--------------|
| | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| W | A | 13,5 ± 0,99 | 2,2 ± 0,07 | 15 ± 0,0 | 2,4 ± 0,23 | 9,6 ± 1,03 | 1,8 ± 1,20 | 0,18 ± 0,014 | 0,26 ± 0,003 | 0,14 ± 0,059 |
| | B | 10,5 ± 1,79 | 1,3 ± 0,30 | 8 ± 3,0 | 2,3 ± 0,47 | 6,1 ± 0,21 | 3,1 ± 0,51 | 0,08 ± 0,003 | 0,09 ± 0,016 | 0,06 ± 0,016 |
| | C | 11,0 ± 1,13 | 1,6 ± 0,29 | 15 ± 0,1 | 2,6 ± 0,04 | 7,3 ± 0,08 | 1,4 ± 0,27 | 0,15 ± 0,011 | 0,27 ± 0,024 | 0,04 ± 0,018 |
| | D | 10,8 ± 1,15 | 0,9 ± 0,21 | 6 ± 0,6 | 1,2 ± 0,51 | 4,9 ± 0,61 | 1,4 ± 0,43 | 0,02 ± 0,028 | 0,05 ± 0,006 | 0,06 ± 0,041 |
| | E | 14,9 ± 0,96 | 1,2 ± 1,04 | 12 ± 5,4 | 2,2 ± 1,18 | 6,0 ± 1,10 | 2,7 ± 0,82 | 0,07 ± 0,008 | 0,10 ± 0,035 | 0,06 ± 0,034 |
| | F | 11,8 ± 0,71 | 2,0 ± 0,03 | 16 ± 2,1 | 2,8 ± 0,00 | 6,9 ± 0,99 | 0,9 ± 0,03 | 0,19 ± 0,030 | 0,16 ± 0,008 | 0,11 ± 0,004 |
| | G | 12,0 ± 3,18 | 0,9 ± 0,21 | 6 ± 0,7 | 1,2 ± 0,17 | 5,0 ± 0,24 | 1,9 ± 0,11 | 0,07 ± 0,018 | 0,05 ± 0,016 | 0,05 ± 0,021 |
| S | A | 31,2 ± 1,73 | 2,3 ± 0,14 | 33 ± 1,1 | 6,9 ± 0,60 | 10,3 ± 0,37 | 0,3 ± 0,07 | 0,02 ± 0,003 | 0,12 ± 0,005 | 0,06 ± 0,014 |
| | B | 25,5 ± 4,10 | 3,6 ± 0,21 | 29 ± 1,8 | 8,1 ± 1,04 | 8,7 ± 0,67 | 1,9 ± 0,83 | 0,03 ± 0,008 | 0,12 ± 0,015 | 0,07 ± 0,016 |
| | C | 28,8 ± 2,25 | 2,2 ± 0,22 | 38 ± 1,8 | 7,0 ± 0,46 | 10,7 ± 0,43 | 0,4 ± 0,02 | 0,02 ± 0,012 | 0,15 ± 0,004 | 0,07 ± 0,029 |
| | D | 27,8 ± 2,12 | 2,8 ± 0,24 | 31 ± 1,6 | 9,0 ± 1,05 | 12,2 ± 0,29 | 0,9 ± 0,41 | 0,02 ± 0,002 | 0,16 ± 0,010 | 0,10 ± 0,027 |
| | E | 30,3 ± 3,02 | 3,2 ± 0,37 | 30 ± 5,5 | 6,9 ± 0,05 | 7,7 ± 0,33 | 0,4 ± 0,10 | 0,02 ± 0,004 | 0,09 ± 0,002 | 0,05 ± 0,017 |
| | F | 30,0 ± 0,82 | 2,2 ± 0,42 | 38 ± 2,2 | 6,7 ± 1,62 | 9,7 ± 1,10 | 0,3 ± 0,04 | 0,02 ± 0,012 | 0,14 ± 0,017 | 0,06 ± 0,013 |
| | G | 27,1 ± 1,84 | 1,8 ± 0,87 | 31 ± 0,1 | 6,6 ± 1,63 | 10,1 ± 1,51 | 0,6 ± 0,26 | 0,02 ± 0,006 | 0,12 ± 0,022 | 0,09 ± 0,048 |

¹ (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (A. e.) vorbewachsener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von A. e., (D) mit A. e. vorbewachsener Sand mit Stücken von A. e.; (E) mit *Elytrigia repens* (E. r.) vorbewachsener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von E. r., (G) mit E. r. vorbewachsener Sand mit Stücken von E. r.

² N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A5.4: Elementgehalte der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Elytrigia repens* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten¹.

| Vari- ante ¹ | Protein-N ² | Elementgehalte [g/kg PflITS] | | | | | | | | |
|----------------------------|------------------------|------------------------------|------------|-----------|------------|-------------|------------|--------------|--------------|--------------|
| | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| W | A | 9,2 ± 0,68 | 2,3 ± 0,42 | 17 ± 2,8 | 2,9 ± 0,48 | 7,7 ± 2,14 | 1,3 ± 0,06 | 0,22 ± 0,083 | 0,17 ± 0,065 | 0,09 ± 0,052 |
| | B | 9,8 ± 1,30 | 0,6 ± 0,07 | 6 ± 0,8 | 1,0 ± 0,17 | 5,2 ± 0,20 | 1,8 ± 0,82 | 0,04 ± 0,008 | 0,05 ± 0,001 | 0,03 ± 0,010 |
| | C | 11,1 ± 0,99 | 1,5 ± 0,61 | 11 ± 2,3 | 1,7 ± 0,41 | 6,5 ± 1,95 | 3,0 ± 0,27 | 0,14 ± 0,052 | 0,16 ± 0,061 | 0,07 ± 0,023 |
| | D | 10,3 ± 0,67 | 0,9 ± 0,02 | 5 ± 0,2 | 1,3 ± 0,07 | 4,2 ± 0,31 | 1,7 ± 0,64 | 0,04 ± 0,006 | 0,05 ± 0,006 | 0,05 ± 0,013 |
| | E | 8,9 ± 0,54 | 0,8 ± 0,16 | 10 ± 4,8 | 1,1 ± 0,34 | 5,3 ± 2,01 | 0,9 ± 0,25 | 0,08 ± 0,066 | 0,04 ± 0,003 | 0,05 ± 0,049 |
| | F | 9,7 ± 1,04 | 1,0 ± 0,19 | 7 ± 2,5 | 1,7 ± 0,01 | 5,2 ± 1,37 | 1,4 ± 0,20 | 0,05 ± 0,000 | 0,07 ± 0,006 | 0,04 ± 0,008 |
| | G | 9,8 ± 1,78 | 2,0 ± 0,34 | 12 ± 0,4 | 2,9 ± 0,20 | 6,8 ± 0,00 | 1,4 ± 0,38 | 0,13 ± 0,006 | 0,24 ± 0,004 | 0,06 ± 0,034 |
| S | A | 21,5 ± 2,30 | 2,1 ± 0,11 | 32 ± 1,0 | 5,0 ± 0,48 | 9,8 ± 0,86 | 0,9 ± 0,07 | 0,06 ± 0,029 | 0,11 ± 0,013 | 0,06 ± 0,003 |
| | B | 18,0 ± 2,11 | 1,8 ± 0,74 | 31 ± 10,9 | 3,7 ± 1,30 | 8,8 ± 2,23 | 0,5 ± 0,14 | 0,02 ± 0,006 | 0,06 ± 0,021 | 0,06 ± 0,001 |
| | C | 23,3 ± 1,59 | 2,2 ± 0,19 | 35 ± 1,6 | 4,4 ± 0,10 | 9,6 ± 0,77 | 1,0 ± 0,10 | 0,02 ± 0,005 | 0,15 ± 0,003 | 0,07 ± 0,014 |
| | D | 16,3 ± 0,56 | 1,5 ± 0,55 | 23 ± 0,7 | 3,1 ± 0,50 | 8,5 ± 0,45 | 1,0 ± 0,20 | 0,01 ± 0,004 | 0,07 ± 0,011 | 0,06 ± 0,002 |
| | E | 18,6 ± 1,92 | 2,1 ± 0,16 | 30 ± 1,6 | 5,2 ± 0,07 | 11,7 ± 0,55 | 1,2 ± 0,34 | 0,04 ± 0,030 | 0,11 ± 0,004 | 0,07 ± 0,014 |
| | F | 19,9 ± 1,34 | 2,1 ± 0,00 | 24 ± 1,3 | 4,2 ± 0,59 | 8,8 ± 0,22 | 0,8 ± 0,07 | 0,02 ± 0,003 | 0,08 ± 0,011 | 0,07 ± 0,030 |
| | G | 23,9 ± 1,99 | 1,8 ± 0,25 | 36 ± 0,5 | 4,6 ± 0,17 | 9,5 ± 0,33 | 0,7 ± 0,23 | 0,02 ± 0,002 | 0,12 ± 0,010 | 0,07 ± 0,006 |

¹ (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (A. e.) vorbewachsener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von A. e., (D) mit A. e. vorbewachsener Sand mit Stücken von A. e.; (E) mit *Elytrigia repens* (E. r.) vorbewachsener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von E. r., (G) mit E. r. vorbewachsener Sand mit Stücken von E. r.

² N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A5.5: Elemententzug¹ [mg/m²] der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Vari- ante ² | C ³ | Protein-N ⁴ | Elemententzug [mg/m ²] ¹ | | | | | | | | |
|----------------------------|----------------|------------------------|---|------------|--------------|--------------|--------------|------------|----------|----------|----------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| S | A | 99 ± 3,9 | 7,7 ± 0,50 | 567 ± 34,2 | 8.183 ± 263 | 1.708 ± 150 | 2.545 ± 92,0 | 76 ± 18,4 | 5 ± 0,8 | 31 ± 1,3 | 15 ± 3,4 |
| | B | 32 ± 14,4 | 2,1 ± 0,38 | 290 ± 17,2 | 2.314 ± 146 | 652 ± 84,1 | 702 ± 54,1 | 157 ± 66,8 | 2 ± 0,7 | 10 ± 1,2 | 6 ± 1,3 |
| | C | 81 ± 3,3 | 3,8 ± 0,35 | 440 ± 44,9 | 7.587 ± 363 | 1.409 ± 92,0 | 2.157 ± 87,7 | 89 ± 4,5 | 4 ± 2,4 | 30 ± 0,9 | 14 ± 5,8 |
| | D | 54 ± 28,4 | 5,3 ± 0,47 | 374 ± 32,6 | 4.129 ± 213 | 1.203 ± 141 | 1.633 ± 38,3 | 115 ± 55,5 | 3 ± 0,3 | 21 ± 1,3 | 13 ± 3,5 |
| | E | 44 ± 12,2 | 6,1 ± 0,70 | 350 ± 40,5 | 3.310 ± 602 | 751 ± 5,8 | 843 ± 35,9 | 47 ± 10,9 | 2 ± 0,5 | 10 ± 0,2 | 6 ± 1,9 |
| | F | 76 ± 2,5 | 3,3 ± 0,10 | 413 ± 81,0 | 7.066 ± 425 | 1.276 ± 310 | 1.854 ± 211 | 61 ± 8,5 | 4 ± 2,2 | 27 ± 3,2 | 11 ± 2,4 |
| | G | 67 ± 7,7 | 4,5 ± 0,35 | 300 ± 145 | 5.141 ± 17,7 | 1.095 ± 272 | 1.690 ± 251 | 99 ± 42,8 | 3 ± 1,1 | 20 ± 3,7 | 15 ± 8,0 |
| Ges | A | 132 ± 3,3 | 8,8 ± 0,54 | 742 ± 39,9 | 9.384 ± 261 | 1.905 ± 131 | 3.326 ± 7,8 | 222 ± 79,4 | 19 ± 0,4 | 52 ± 1,1 | 27 ± 1,4 |
| | B | 48 ± 19,4 | 2,5 ± 0,44 | 353 ± 28,4 | 2.627 ± 262 | 741 ± 102,3 | 937 ± 62,3 | 276 ± 47,0 | 5 ± 0,6 | 13 ± 1,8 | 8 ± 0,7 |
| | C | 115 ± 6,6 | 4,5 ± 0,41 | 554 ± 19,1 | 8.860 ± 359 | 1.632 ± 95,6 | 2.777 ± 95,0 | 211 ± 27,7 | 17 ± 1,4 | 54 ± 1,2 | 18 ± 4,2 |
| | D | 76 ± 40,4 | 6,2 ± 0,51 | 423 ± 20,7 | 4.474 ± 247 | 1.273 ± 170 | 1.910 ± 72,7 | 195 ± 79,9 | 4 ± 1,9 | 24 ± 1,6 | 17 ± 1,2 |
| | E | 64 ± 17,1 | 7,4 ± 0,76 | 411 ± 92,4 | 3.887 ± 872 | 859 ± 65,1 | 1.143 ± 19,3 | 181 ± 30,2 | 5 ± 0,9 | 15 ± 1,5 | 8 ± 3,6 |
| | F | 109 ± 3,6 | 3,9 ± 0,14 | 579 ± 83,3 | 8.383 ± 250 | 1.505 ± 310 | 2.423 ± 129 | 138 ± 10,7 | 20 ± 0,2 | 40 ± 2,5 | 20 ± 2,8 |
| | G | 94 ± 12,7 | 5,3 ± 0,57 | 359 ± 130 | 5.543 ± 65,7 | 1.176 ± 261 | 2.038 ± 234 | 227 ± 35,2 | 8 ± 0,2 | 24 ± 2,6 | 18 ± 6,5 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A5.1 und A5.6.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) vorbewachsener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von *A. e.*, (D) mit *A. e.* vorbewachsener Sand mit Stücken von *A. e.*; (E) mit *Elytrigia repens* (*E. r.*) vorbewachsener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von *E. r.*, (G) mit *E. r.* vorbewachsener Sand mit Stücken von *E. r.*

³ Der Kohlenstoff C wurde aus den Biomassen kalkuliert, in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PfITS enthalten sind.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A5.6: Elemententzug¹ [mg/m²] der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Elytrigia repens* als Nachfrucht mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Vari- ante ² | C ³ | Protein-N ⁴ | Elemententzug [mg/m ²] ¹ | | | | | | | | |
|----------------------------|----------------|------------------------|---|------------|--------------|--------------|--------------|------------|----------|----------|----------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| S | A | 102 ± 4,6 | 5,5 ± 0,68 | 527 ± 27,0 | 8.202 ± 243 | 1.282 ± 122 | 2.501 ± 219 | 231 ± 17,3 | 16 ± 7,3 | 28 ± 3,2 | 15 ± 0,8 |
| | B | 33 ± 8,9 | 1,5 ± 0,20 | 149 ± 61,3 | 2.583 ± 901 | 303 ± 107 | 728 ± 184 | 39 ± 11,9 | 2 ± 0,5 | 5 ± 1,8 | 5 ± 0,1 |
| | C | 66 ± 4,8 | 4,0 ± 0,32 | 363 ± 31,6 | 5.761 ± 264 | 730 ± 15,8 | 1.588 ± 128 | 169 ± 16,3 | 3 ± 0,9 | 24 ± 0,5 | 11 ± 2,3 |
| | D | 69 ± 7,8 | 2,1 ± 0,08 | 257 ± 95,5 | 3.916 ± 129 | 544 ± 86,3 | 1.466 ± 77,2 | 181 ± 34,7 | 1 ± 0,7 | 12 ± 1,8 | 10 ± 0,4 |
| | E | 69 ± 8,9 | 3,1 ± 0,37 | 365 ± 27,3 | 5.043 ± 273 | 893 ± 12,8 | 2.011 ± 94,7 | 199 ± 57,9 | 6 ± 5,1 | 19 ± 0,7 | 11 ± 2,4 |
| | F | 53 ± 2,3 | 3,4 ± 0,27 | 271 ± 0,0 | 3.203 ± 168 | 557 ± 78,2 | 1.165 ± 29,3 | 110 ± 8,7 | 2 ± 0,4 | 11 ± 1,4 | 9 ± 3,9 |
| | G | 77 ± 9,8 | 4,6 ± 0,44 | 353 ± 48,7 | 6.794 ± 102 | 875 ± 32,5 | 1.813 ± 62,9 | 128 ± 44,6 | 3 ± 0,4 | 24 ± 1,8 | 13 ± 1,2 |
| Ges | A | 135 ± 8,6 | 6,3 ± 0,67 | 722 ± 62,6 | 9.643 ± 481 | 1.524 ± 162 | 3.149 ± 398 | 337 ± 21,9 | 34 ± 14 | 42 ± 8,7 | 22 ± 5,2 |
| | B | 49 ± 13,7 | 1,9 ± 0,25 | 173 ± 63,9 | 2.858 ± 867 | 343 ± 115 | 944 ± 176 | 113 ± 45,6 | 3 ± 0,2 | 7 ± 1,8 | 6 ± 0,3 |
| | C | 89 ± 1,8 | 4,7 ± 0,36 | 447 ± 66,3 | 6.396 ± 133 | 826 ± 7,4 | 1.963 ± 16,6 | 339 ± 1,0 | 11 ± 2,1 | 34 ± 3,0 | 15 ± 1,0 |
| | D | 93 ± 8,7 | 2,7 ± 0,08 | 309 ± 96,9 | 4.199 ± 143 | 620 ± 82,4 | 1.716 ± 95,5 | 281 ± 72,7 | 4 ± 1,1 | 15 ± 1,5 | 14 ± 0,4 |
| | E | 94 ± 12,3 | 3,6 ± 0,33 | 414 ± 17,1 | 5.657 ± 38,2 | 962 ± 34,7 | 2.351 ± 34,6 | 258 ± 41,8 | 12 ± 9,4 | 22 ± 0,5 | 14 ± 5,6 |
| | F | 76 ± 0,2 | 4,0 ± 0,30 | 326 ± 11,1 | 3.604 ± 21,8 | 654 ± 78,8 | 1.468 ± 109 | 190 ± 20,4 | 5 ± 0,4 | 15 ± 1,7 | 11 ± 3,4 |
| | G | 105 ± 11,1 | 5,3 ± 0,30 | 495 ± 24,1 | 7.686 ± 70,8 | 1.083 ± 46,8 | 2.308 ± 62,9 | 232 ± 72,1 | 13 ± 0,0 | 41 ± 1,5 | 17 ± 3,7 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PfITS] und der Biomasseproduktion [g PfITS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A5.2 und A5.6.

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) vorbewachsener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von *A. e.*, (D) mit *A. e.* vorbewachsener Sand mit Stücken von *A. e.*; (E) mit *Elytrigia repens* (*E. r.*) vorbewachsener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von *E. r.*, (G) mit *E. r.* vorbewachsener Sand mit Stücken von *E. r.*

³ Der Kohlenstoff C wurde aus den Biomassen kalkuliert, in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PfITS enthalten sind.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A5.9; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A5.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen sowie der Wassergehalt der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei verschiedenen Vorkulturvarianten.

| Behandlungsform | Länge [cm] | | Frischmasse [kg/m ²] | | Trockenmasse [g/m ²] | | Wassergehalt [% PfIFS] | |
|---|------------|-------------|----------------------------------|--------------|----------------------------------|------------|------------------------|-------------|
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | | | | | |
| (A) Kontrolle (ohne Vorkultur) | 6,3 ± 0,47 | 27,0 ± 0,82 | 0,91 ± 0,046 | 1,65 ± 0,022 | 82 ± 3,6 | 248 ± 9,7 | 91,0 ± 0,13 | 85,0 ± 0,59 |
| (B) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 5,3 ± 0,47 | 17,7 ± 0,47 | 0,30 ± 0,114 | 0,49 ± 0,196 | 39 ± 12,8 | 81 ± 35,9 | 86,8 ± 1,03 | 83,7 ± 1,33 |
| (C) Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 7,0 ± 0,00 | 22,7 ± 1,25 | 0,87 ± 0,092 | 1,36 ± 0,121 | 85 ± 8,8 | 202 ± 8,3 | 90,2 ± 0,10 | 85,1 ± 1,00 |
| (D) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 9,0 ± 0,82 | 22,7 ± 0,94 | 0,43 ± 0,197 | 0,75 ± 0,370 | 57 ± 29,8 | 134 ± 71,1 | 87,6 ± 1,94 | 83,1 ± 2,07 |
| (E) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 6,0 ± 0,82 | 18,7 ± 0,47 | 0,39 ± 0,068 | 0,61 ± 0,133 | 50 ± 12,5 | 109 ± 30,6 | 87,3 ± 0,96 | 82,5 ± 1,25 |
| (F) Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 7,3 ± 0,47 | 23,3 ± 0,47 | 0,81 ± 0,012 | 1,26 ± 0,066 | 82 ± 3,6 | 191 ± 6,4 | 89,8 ± 0,30 | 84,9 ± 0,45 |
| (G) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 6,0 ± 0,82 | 24,7 ± 1,25 | 0,59 ± 0,104 | 0,99 ± 0,151 | 69 ± 14,1 | 167 ± 19,2 | 88,2 ± 0,89 | 83,1 ± 0,94 |
| <i>Elytrigia repens</i> | | | | | | | | |
| Behandlungsform | Länge [cm] | | Frischmasse [kg/m ²] | | Trockenmasse [g/m ²] | | Wassergehalt [% PfIFS] | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| (A) Kontrolle (ohne Vorkultur) | 6,3 ± 0,47 | 34,0 ± 1,41 | 0,71 ± 0,051 | 1,60 ± 0,143 | 84 ± 12,4 | 255 ± 11,4 | 88,3 ± 0,91 | 84,0 ± 0,94 |
| (B) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 4,7 ± 0,47 | 26,3 ± 1,25 | 0,31 ± 0,087 | 0,53 ± 0,114 | 41 ± 12,1 | 83 ± 22,1 | 87,0 ± 0,84 | 84,7 ± 1,04 |
| (C) Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 7,0 ± 0,82 | 32,7 ± 1,25 | 0,57 ± 0,047 | 1,03 ± 0,090 | 57 ± 8,4 | 166 ± 11,9 | 89,8 ± 1,93 | 83,9 ± 0,37 |
| (D) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 7,7 ± 0,47 | 31,7 ± 2,49 | 0,45 ± 0,088 | 1,01 ± 0,091 | 59 ± 13,1 | 173 ± 19,5 | 87,0 ± 0,43 | 82,7 ± 2,56 |
| (E) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 7,3 ± 0,47 | 30,0 ± 1,41 | 0,47 ± 0,059 | 0,98 ± 0,046 | 64 ± 8,5 | 172 ± 22,3 | 86,4 ± 0,72 | 82,5 ± 1,48 |
| (F) Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 6,0 ± 0,82 | 26,3 ± 2,62 | 0,43 ± 0,056 | 0,77 ± 0,034 | 58 ± 6,2 | 132 ± 5,7 | 86,5 ± 1,20 | 82,8 ± 0,48 |
| (G) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 6,7 ± 0,47 | 30,7 ± 0,94 | 0,62 ± 0,095 | 1,05 ± 0,087 | 72 ± 15,3 | 191 ± 24,5 | 88,5 ± 0,80 | 81,5 ± 3,26 |

Tabelle A5.8: Effektive Quantenausbeute (Yield), maximale Quantenausbeute (Fv/Fm), maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) sowie Gehalte an Chlorophyll a (Chl a), Chlorophyll b (Chl b), Carotinoiden (Car), Chlorophyllgesamtgehalte (Chl a + b) und Verhältnis von Chlorophyll a zu Chlorophyll b (Chl a/b) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei verschiedenen Vorkulturrvarianen.

| <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | | | | |
|---|--------------|--------------|-----------------------|-----------------------|---------------------|---------------------------|------------|
| | Yield | Fv/Fm | Chl a [mg/g PfITS] | Chl b [mg/g PfITS] | Car [mg/g PfITS] | Chl a + b [mg/g PfITS] | Chl a/b |
| (A) Kontrolle (ohne Vorkultur) | 0,74 ± 0,029 | 0,79 ± 0,017 | 7,1 ± 0,42 | 2,5 ± 0,20 | 0,33 ± 0,016 | 9,7 ± 0,61 | 2,8 ± 0,07 |
| (B) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 0,74 ± 0,035 | 0,79 ± 0,015 | 6,6 ± 1,05 | 2,3 ± 0,46 | 0,29 ± 0,041 | 8,9 ± 1,52 | 2,9 ± 0,11 |
| (C) Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 0,73 ± 0,038 | 0,80 ± 0,012 | 7,1 ± 0,31 | 2,5 ± 0,12 | 0,32 ± 0,014 | 9,6 ± 0,43 | 2,8 ± 0,04 |
| (D) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 0,73 ± 0,035 | 0,80 ± 0,017 | 6,3 ± 1,46 | 2,2 ± 0,49 | 0,29 ± 0,041 | 8,5 ± 1,95 | 2,9 ± 0,03 |
| (E) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 0,73 ± 0,027 | 0,79 ± 0,009 | 6,5 ± 0,94 | 2,2 ± 0,35 | 0,31 ± 0,037 | 8,7 ± 1,29 | 3,0 ± 0,05 |
| (F) Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 0,74 ± 0,028 | 0,80 ± 0,007 | 7,0 ± 0,35 | 2,5 ± 0,13 | 0,33 ± 0,013 | 9,5 ± 0,48 | 2,8 ± 0,01 |
| (G) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 0,71 ± 0,048 | 0,79 ± 0,012 | 6,2 ± 0,40 | 2,2 ± 0,14 | 0,29 ± 0,020 | 8,4 ± 0,53 | 2,8 ± 0,03 |
| <i>Elytrigia repens</i> | | | | | | | |
| | Yield | Fv/Fm | Chl a [mg/g PfITS] | Chl b [mg/g PfITS] | Car [mg/g PfITS] | Chl a + b [mg/g PfITS] | Chl a/b |
| (A) Kontrolle (ohne Vorkultur) | 0,69 ± 0,032 | 0,76 ± 0,053 | 6,9 ± 0,50 | 2,5 ± 0,20 | 0,30 ± 0,025 | 9,4 ± 0,70 | 2,8 ± 0,07 |
| (B) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 0,69 ± 0,019 | 0,79 ± 0,008 | 7,0 ± 0,76 | 2,4 ± 0,28 | 0,31 ± 0,026 | 9,4 ± 1,04 | 2,9 ± 0,03 |
| (C) Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 0,69 ± 0,040 | 0,78 ± 0,017 | 7,2 ± 0,31 | 2,6 ± 0,17 | 0,32 ± 0,009 | 9,8 ± 0,48 | 2,8 ± 0,08 |
| (D) Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 0,72 ± 0,049 | 0,77 ± 0,046 | 4,4 ± 0,78 | 1,5 ± 0,26 | 0,21 ± 0,028 | 5,9 ± 1,04 | 2,8 ± 0,08 |
| (E) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 0,71 ± 0,055 | 0,78 ± 0,012 | 5,5 ± 0,98 | 1,9 ± 0,34 | 0,27 ± 0,039 | 7,4 ± 1,32 | 2,8 ± 0,02 |
| (F) Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 0,72 ± 0,024 | 0,79 ± 0,013 | 5,6 ± 0,63 | 2,0 ± 0,21 | 0,27 ± 0,027 | 7,5 ± 0,84 | 2,8 ± 0,02 |
| (G) Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 0,70 ± 0,060 | 0,78 ± 0,022 | 7,1 ± 0,19 | 2,6 ± 0,11 | 0,31 ± 0,003 | 9,7 ± 0,30 | 2,8 ± 0,05 |

Tabelle A5.9: Gehalte an löslichem Protein (nach BRADFORD) [mg/g PfITS] und freiem Prolin [$\mu\text{mol/g PfITS}$] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei verschiedenen Vorkulturvarianten.

| <i>Arrhenatherum elatius</i> | | Protein [mg/g PfITS] | | Prolin [$\mu\text{mol/g PfITS}$] | |
|------------------------------|---|----------------------|----------------|------------------------------------|------------------|
| | | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| (A) | Kontrolle (ohne Vorkultur) | 84 \pm 7,1 | 195 \pm 12,5 | 26,6 \pm 3,93 | 56,6 \pm 8,25 |
| (B) | Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 66 \pm 12,9 | 159 \pm 29,6 | 5,5 \pm 1,42 | 50,4 \pm 19,74 |
| (C) | Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 69 \pm 8,2 | 180 \pm 16,3 | 44,6 \pm 4,72 | 77,6 \pm 7,87 |
| (D) | Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 68 \pm 8,3 | 174 \pm 15,3 | 12,2 \pm 2,34 | 48,2 \pm 28,49 |
| (E) | Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 93 \pm 6,9 | 189 \pm 21,8 | 7,4 \pm 1,16 | 67,3 \pm 7,60 |
| (F) | Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 74 \pm 5,1 | 188 \pm 5,9 | 35,5 \pm 5,36 | 75,9 \pm 2,42 |
| (G) | Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 75 \pm 23,0 | 169 \pm 13,3 | 8,4 \pm 2,37 | 48,9 \pm 6,83 |

| <i>Elytrigia repens</i> | | Protein [mg/g PfITS] | | Prolin [$\mu\text{mol/g PfITS}$] | |
|-------------------------|---|----------------------|----------------|------------------------------------|-----------------|
| | | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| (A) | Kontrolle (ohne Vorkultur) | 57 \pm 4,9 | 135 \pm 16,6 | 6,4 \pm 2,18 | 24,3 \pm 2,25 |
| (B) | Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> | 61 \pm 9,3 | 113 \pm 15,2 | 3,4 \pm 0,46 | 9,0 \pm 0,66 |
| (C) | Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 70 \pm 7,2 | 146 \pm 11,5 | 21,8 \pm 1,98 | 34,8 \pm 6,40 |
| (D) | Vorbewuchs durch <i>A. elatius</i> und Zusatz von Stücken von <i>A. elatius</i> | 64 \pm 4,8 | 102 \pm 4,0 | 3,5 \pm 1,00 | 11,4 \pm 4,44 |
| (E) | Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> | 55 \pm 3,9 | 116 \pm 13,8 | 5,0 \pm 3,20 | 16,9 \pm 6,70 |
| (F) | Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 61 \pm 7,5 | 124 \pm 9,6 | 4,1 \pm 0,41 | 12,7 \pm 3,42 |
| (G) | Vorbewuchs durch <i>E. repens</i> und Zusatz von Stücken von <i>E. repens</i> | 61 \pm 12,9 | 149 \pm 14,4 | 19,7 \pm 3,88 | 35,4 \pm 0,94 |

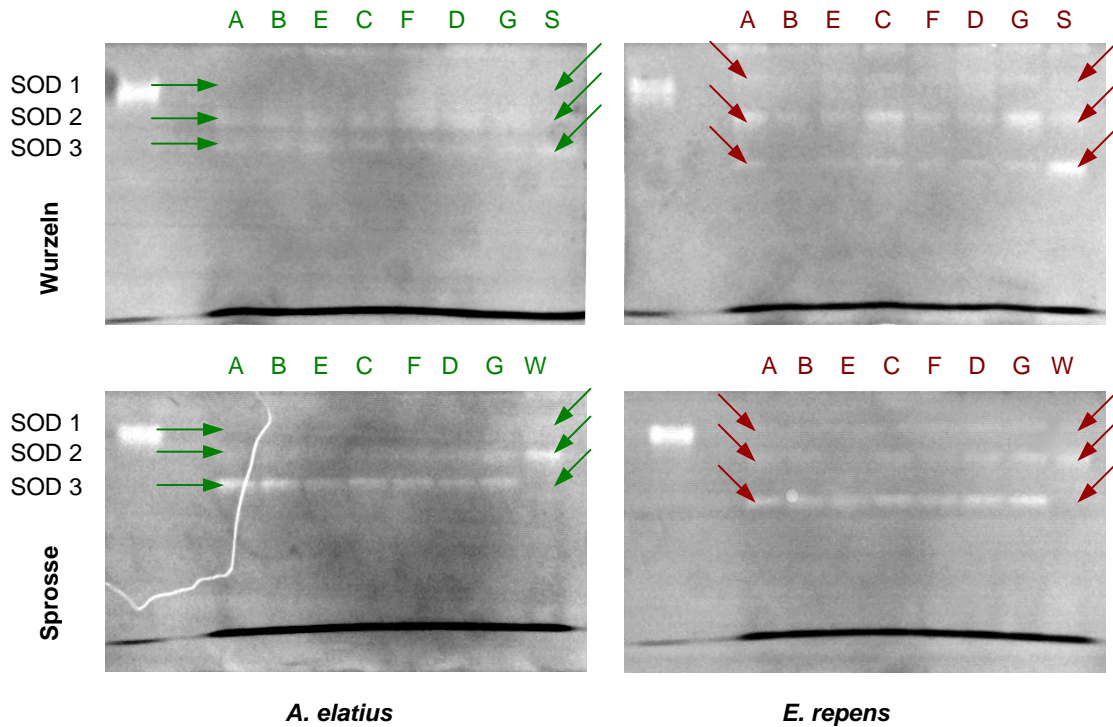


Abbildung A5.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (oben) und Sprosse (unten) von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) bei verschiedenem Substrat: (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *A. elatius* (*A. e.*) vorbewachener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von *A. e.*, (D) mit *A. e.* vorbewachener Sand mit Stücken von *A. e.*; (E) mit *E. repens* (*E. r.*) vorbewachener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von *E. r.*, (G) mit *E. r.* vorbewachener Sand mit Stücken von *E. r.* Die Pfeile weisen auf die entsprechenden SOD-Isoenzyme von *A. elatius* (grün) und *E. repens* (rot) hin. Einzelne Wurzel- (W) und Sprossproben (S) dienten zum Vergleich.

Tabelle A5.10: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) und *Elytrigia repens* (*E. r.*) als Nachfrüchte mit verschiedenen Vorkulturvarianten².

| Art | Variante ² | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt SOD ¹ |
|--------------|-----------------------|---|------|------|---------|------|------|-------------------------|
| | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| <i>A. e.</i> | A | 0,25 | 1,25 | 1,18 | 0,64 | 1,20 | 2,91 | 7,43 |
| | B | 0,14 | 1,72 | 1,33 | 0,59 | 1,02 | 1,99 | 6,79 |
| | C | 0,13 | 1,67 | 0,97 | 0,27 | 0,87 | 1,79 | 5,69 |
| | D | 0,71 | 2,15 | 0,72 | 0,24 | 1,09 | 1,61 | 6,51 |
| | E | 1,08 | 2,32 | 0,68 | 0,12 | 1,08 | 1,80 | 7,08 |
| | F | 1,08 | 1,54 | 1,50 | 0,29 | 0,40 | 1,14 | 5,95 |
| | G | 0,07 | 1,87 | 1,25 | 0,82 | 1,15 | 1,69 | 6,84 |
| <i>E. r.</i> | A | 1,14 | 3,58 | 1,10 | 1,04 | 1,50 | 1,71 | 10,06 |
| | B | 1,10 | 1,20 | 0,52 | 0,53 | 0,80 | 1,40 | 5,55 |
| | C | 1,41 | 4,42 | 1,47 | 0,58 | 0,85 | 1,76 | 10,48 |
| | D | 0,94 | 1,12 | 0,93 | 1,26 | 1,44 | 2,18 | 7,86 |
| | E | 0,95 | 1,21 | 1,01 | 0,71 | 0,48 | 1,52 | 5,88 |
| | F | 0,64 | 1,41 | 1,10 | 1,10 | 0,63 | 1,32 | 6,20 |
| | G | 1,16 | 5,61 | 1,55 | 1,43 | 2,24 | 3,35 | 15,34 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A5.1)

² (A) Kontrolle (ohne Vorkultur); (B) mit *Arrhenatherum elatius* (*A. e.*) vorbewachener Sand, (C) unbehandelter Sand mit Stücken von *A. e.*, (D) mit *A. e.* vorbewachener Sand mit Stücken von *A. e.*; (E) mit *Elytrigia repens* (*E. r.*) vorbewachener Sand, (F) unbehandelter Sand mit Stücken von *E. r.*, (G) mit *E. r.* vorbewachener Sand mit Stücken von *E. r.*

A6 Daten des Versuchs mit Wirkstoffeinfluss (V3)**Tabelle A6.1: Elementgehalte** der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Arrhenatherum elatius* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat¹.

| WK [%] | Vari- ante ¹ | Protein-N ² | Elemente [g/kg PflITS] | | | | | | | | | |
|-----------|----------------------------|------------------------|------------------------|--------------|------------|------------|------------|-------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | | |
| 40 | W | A | 13,4 ± 2,91 | 3,4 ± 0,4 | 9,2 ± 1,2 | 1,0 ± 0,2 | 5,4 ± 0,6 | 0,54 ± 0,04 | 0,079 ± 0,017 | 0,106 ± 0,018 | 0,040 ± 0,022 | |
| | | B | 13,0 ± 5,33 | 1,0 ± 0,2 | 8,8 ± 0,3 | 1,1 ± 0,2 | 5,3 ± 0,6 | 2,06 ± 0,27 | 0,044 ± 0,004 | 0,106 ± 0,003 | 0,056 ± 0,007 | |
| | | C | 10,9 ± 4,70 | 2,2 ± 0,3 | 11,2 ± 0,5 | 1,1 ± 0,2 | 5,3 ± 0,7 | 1,17 ± 0,56 | 0,081 ± 0,003 | 0,157 ± 0,018 | 0,021 ± 0,008 | |
| | | D | 12,3 ± 2,14 | 2,9 ± 0,3 | 8,1 ± 1,1 | 0,9 ± 0,1 | 3,3 ± 0,6 | 0,77 ± 0,29 | 0,066 ± 0,024 | 0,086 ± 0,023 | 0,016 ± 0,018 | |
| | | E | 13,8 ± 4,11 | 1,0 ± 0,1 | 5,8 ± 0,9 | 0,3 ± 0,1 | 3,8 ± 0,0 | 0,92 ± 0,53 | 0,021 ± 0,003 | 0,053 ± 0,010 | 0,025 ± 0,008 | |
| | | F | 12,1 ± 4,60 | 1,7 ± 0,5 | 7,9 ± 0,3 | 0,8 ± 0,3 | 4,2 ± 0,3 | 1,28 ± 0,58 | 0,062 ± 0,016 | 0,115 ± 0,035 | 0,022 ± 0,013 | |
| | | G | 13,3 ± 1,13 | 1,9 ± 0,8 | 10,2 ± 0,4 | 1,1 ± 0,1 | 4,5 ± 0,2 | 1,21 ± 0,42 | 0,119 ± 0,006 | 0,119 ± 0,021 | 0,039 ± 0,003 | |
| | | H | 12,6 ± 2,57 | 2,4 ± 0,2 | 10,2 ± 0,6 | 1,3 ± 0,1 | 5,2 ± 0,8 | 1,42 ± 0,88 | 0,081 ± 0,023 | 0,152 ± 0,003 | 0,054 ± 0,024 | |
| S | A | A | 35,8 ± 3,38 | 0,9 ± 0,3 | 45,6 ± 11 | 7,1 ± 1,4 | 10,3 ± 0,8 | 0,46 ± 0,06 | 0,011 ± 0,008 | 0,159 ± 0,038 | 0,049 ± 0,010 | |
| | | B | 19,3 ± 11,31 | 0,4 ± 0,3 | 24,9 ± 0,6 | 4,0 ± 0,1 | 6,3 ± 0,3 | 0,26 ± 0,05 | 0,002 ± 0,000 | 0,081 ± 0,002 | 0,024 ± 0,018 | |
| | | C | 32,4 ± 2,74 | 1,0 ± 0,4 | 28,4 ± 0,7 | 4,7 ± 0,4 | 7,6 ± 0,2 | 0,73 ± 0,42 | 0,017 ± 0,019 | 0,117 ± 0,007 | 0,027 ± 0,012 | |
| | | D | 31,9 ± 1,61 | 1,1 ± 0,5 | 30,5 ± 6,2 | 4,2 ± 0,9 | 7,5 ± 1,2 | 1,35 ± 0,51 | 0,016 ± 0,004 | 0,136 ± 0,032 | 0,029 ± 0,004 | |
| | | E | 31,3 ± 2,92 | 0,3 ± 0,2 | 21,8 ± 0,3 | 3,8 ± 0,0 | 6,0 ± 0,2 | 0,52 ± 0,03 | 0,001 ± 0,001 | 0,081 ± 0,002 | 0,034 ± 0,010 | |
| | | F | 27,4 ± 4,71 | 0,6 ± 0,4 | 28,4 ± 3,1 | 4,2 ± 0,1 | 7,2 ± 0,6 | 0,53 ± 0,06 | 0,007 ± 0,003 | 0,096 ± 0,002 | 0,021 ± 0,012 | |
| | | G | 27,0 ± 2,04 | 0,9 ± 0,1 | 29,3 ± 2,0 | 4,7 ± 2,0 | 7,7 ± 1,4 | 0,45 ± 0,00 | 0,003 ± 0,005 | 0,141 ± 0,059 | 0,039 ± 0,035 | |
| | | H | 31,9 ± 2,76 | 1,1 ± 0,4 | 33,9 ± 2,1 | 6,7 ± 0,0 | 9,6 ± 0,1 | 1,16 ± 0,69 | 0,010 ± 0,000 | 0,155 ± 0,001 | 0,039 ± 0,007 | |
| 60 | W | A | 13,5 ± 1,86 | 1,0 ± 0,3 | 12,1 ± 0,9 | 0,8 ± 0,1 | 5,6 ± 0,5 | 0,76 ± 0,45 | 0,103 ± 0,020 | 0,157 ± 0,027 | 0,037 ± 0,008 | |
| | | B | 11,6 ± 4,92 | 0,8 ± 0,2 | 6,5 ± 1,8 | 0,5 ± 0,3 | 4,3 ± 1,5 | 1,19 ± 0,36 | 0,019 ± 0,020 | 0,062 ± 0,017 | 0,036 ± 0,004 | |
| | | C | 12,2 ± 5,69 | 1,0 ± 0,0 | 10,2 ± 1,4 | 0,4 ± 0,2 | 4,6 ± 1,1 | 1,12 ± 0,67 | 0,122 ± 0,047 | 0,122 ± 0,037 | 0,032 ± 0,007 | |
| | | D | 9,8 ± 2,99 | 1,9 ± 0,2 | 10,2 ± 0,8 | 0,6 ± 0,2 | 3,9 ± 0,3 | 0,93 ± 0,77 | 0,133 ± 0,025 | 0,155 ± 0,033 | 0,035 ± 0,011 | |
| | | E | 13,1 ± 3,91 | 0,8 ± 0,6 | 6,9 ± 0,6 | 0,5 ± 0,2 | 4,3 ± 0,0 | 0,96 ± 0,06 | 0,023 ± 0,003 | 0,064 ± 0,014 | 0,024 ± 0,027 | |
| | | F | 11,8 ± 3,85 | 0,8 ± 0,0 | 8,5 ± 0,7 | 0,7 ± 0,1 | 4,5 ± 0,3 | 0,51 ± 0,00 | 0,108 ± 0,078 | 0,092 ± 0,017 | 0,046 ± 0,001 | |
| | | G | 13,0 ± 3,80 | 1,1 ± 0,0 | 9,5 ± 0,6 | 0,6 ± 0,2 | 4,4 ± 0,5 | 0,90 ± 0,59 | 0,065 ± 0,006 | 0,101 ± 0,001 | 0,042 ± 0,007 | |
| | | H | 12,9 ± 5,41 | 1,3 ± 0,1 | 10,3 ± 1,3 | 0,7 ± 0,0 | 4,6 ± 0,3 | 1,01 ± 0,18 | 0,062 ± 0,013 | 0,123 ± 0,018 | 0,063 ± 0,006 | |
| | S | A | A | 37,1 ± 5,60 | 0,5 ± 0,0 | 26,8 ± 3,3 | 3,1 ± 1,4 | 6,8 ± 1,7 | 0,49 ± 0,28 | 0,009 ± 0,007 | 0,119 ± 0,041 | 0,024 ± 0,010 |
| | | | B | 16,5 ± 10,97 | 0,2 ± 0,2 | 20,3 ± 1,5 | 3,4 ± 1,1 | 6,3 ± 0,2 | 0,59 ± 0,18 | 0,001 ± 0,001 | 0,077 ± 0,020 | 0,018 ± 0,000 |
| | | | C | 27,9 ± 9,16 | 0,3 ± 0,0 | 28,1 ± 0,4 | 2,6 ± 0,7 | 6,5 ± 0,4 | 0,53 ± 0,16 | 0,008 ± 0,000 | 0,112 ± 0,019 | 0,019 ± 0,007 |
| | | | D | 40,2 ± 2,73 | 0,7 ± 0,0 | 24,5 ± 2,9 | 2,5 ± 0,0 | 5,8 ± 0,9 | 1,33 ± 0,97 | 0,006 ± 0,001 | 0,129 ± 0,004 | 0,034 ± 0,014 |
| | | | E | 24,1 ± 12,82 | 0,4 ± 0,1 | 21,8 ± 0,8 | 3,8 ± 0,1 | 6,2 ± 0,1 | 0,60 ± 0,16 | 0,000 ± 0,000 | 0,087 ± 0,000 | 0,018 ± 0,002 |
| | | | F | 19,4 ± 10,96 | 0,2 ± 0,1 | 25,4 ± 1,1 | 3,4 ± 0,2 | 6,4 ± 0,1 | 0,54 ± 0,13 | 0,004 ± 0,002 | 0,113 ± 0,007 | 0,017 ± 0,002 |
| | | | G | 32,0 ± 13,21 | 0,4 ± 0,3 | 24,7 ± 0,7 | 2,2 ± 0,3 | 5,7 ± 0,1 | 0,46 ± 0,13 | 0,000 ± 0,000 | 0,096 ± 0,010 | 0,015 ± 0,006 |
| | | | H | 37,6 ± 6,12 | 0,5 ± 0,1 | 25,4 ± 2,4 | 2,7 ± 0,5 | 6,2 ± 0,6 | 0,77 ± 0,11 | 0,006 ± 0,003 | 0,102 ± 0,023 | 0,028 ± 0,001 |

¹ (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

² Der Protein-Stickstoff wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zur Berechnung siehe Anhang 2.2.2.8).

Tabelle A6.2: Elementgehalte der Wurzeln (W) und Sprosse (S) von *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat¹.

| WK [%] | Vari- ante ¹ | Elemente [g/kg PflITS] | | | | | | | | | |
|-----------|----------------------------|------------------------|-------------|-----------|------------|-----------|------------|-------------|---------------|---------------|---------------|
| | | Protein-N ² | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| 40 | W | A | 14,3 ± 1,80 | 4,0 ± 0,6 | 10,6 ± 0,7 | 1,2 ± 0,1 | 5,0 ± 0,2 | 1,18 ± 0,23 | 0,107 ± 0,006 | 0,111 ± 0,024 | 0,059 ± 0,006 |
| | | B | 9,9 ± 0,69 | 2,5 ± 0,9 | 4,8 ± 1,4 | 0,8 ± 0,1 | 3,0 ± 1,5 | 2,48 ± 0,78 | 0,025 ± 0,011 | 0,084 ± 0,017 | 0,027 ± 0,011 |
| | | C | 12,5 ± 1,68 | 3,0 ± 0,2 | 14,0 ± 0,3 | 1,3 ± 0,1 | 6,4 ± 0,3 | 1,76 ± 0,89 | 0,164 ± 0,001 | 0,173 ± 0,004 | 0,086 ± 0,007 |
| | | D | 12,4 ± 0,62 | 3,9 ± 0,6 | 12,4 ± 1,8 | 1,4 ± 0,3 | 5,0 ± 0,8 | 1,29 ± 0,58 | 0,134 ± 0,021 | 0,139 ± 0,035 | 0,055 ± 0,000 |
| | | E | 10,6 ± 1,05 | 1,5 ± 0,2 | 5,7 ± 0,4 | 0,5 ± 0,1 | 3,5 ± 1,3 | 2,41 ± 0,59 | 0,037 ± 0,020 | 0,082 ± 0,008 | 0,025 ± 0,011 |
| | | F | 12,0 ± 1,42 | 1,9 ± 0,2 | 8,0 ± 1,2 | 0,9 ± 0,2 | 3,7 ± 1,5 | 1,48 ± 1,06 | 0,096 ± 0,021 | 0,129 ± 0,038 | 0,039 ± 0,011 |
| | | G | 13,9 ± 0,94 | 2,3 ± 0,2 | 11,0 ± 1,3 | 1,9 ± 0,3 | 4,7 ± 0,8 | 2,00 ± 1,71 | 0,129 ± 0,037 | 0,160 ± 0,025 | 0,067 ± 0,011 |
| | | H | 11,0 ± 1,67 | 2,0 ± 0,1 | 7,6 ± 0,4 | 0,7 ± 0,0 | 2,6 ± 0,6 | 1,74 ± 0,94 | 0,074 ± 0,030 | 0,121 ± 0,010 | 0,058 ± 0,027 |
| | S | A | 20,9 ± 1,97 | 1,0 ± 0,1 | 39,2 ± 2,4 | 9,9 ± 1,5 | 11,5 ± 0,1 | 0,83 ± 0,06 | 0,023 ± 0,004 | 0,207 ± 0,036 | 0,064 ± 0,001 |
| | | B | 16,5 ± 2,87 | 0,7 ± 0,5 | 22,4 ± 1,2 | 3,9 ± 0,5 | 6,6 ± 0,3 | 0,81 ± 0,23 | 0,001 ± 0,000 | 0,072 ± 0,002 | 0,018 ± 0,013 |
| | | C | 23,5 ± 4,69 | 1,5 ± 0,2 | 31,9 ± 1,8 | 6,1 ± 0,3 | 8,5 ± 0,5 | 1,45 ± 0,46 | 0,016 ± 0,006 | 0,159 ± 0,016 | 0,050 ± 0,004 |
| | | D | 13,4 ± 2,61 | 1,9 ± 0,4 | 33,0 ± 0,6 | 5,6 ± 0,8 | 8,4 ± 0,1 | 1,31 ± 0,81 | 0,019 ± 0,000 | 0,156 ± 0,049 | 0,044 ± 0,006 |
| | | E | 16,2 ± 3,22 | 1,0 ± 0,1 | 25,4 ± 3,3 | 4,0 ± 0,4 | 7,0 ± 0,7 | 1,05 ± 0,03 | 0,010 ± 0,004 | 0,083 ± 0,003 | 0,024 ± 0,013 |
| | | F | 17,2 ± 2,02 | 0,6 ± 0,1 | 30,2 ± 3,0 | 5,6 ± 0,6 | 8,1 ± 0,2 | 1,06 ± 0,04 | 0,014 ± 0,004 | 0,124 ± 0,008 | 0,027 ± 0,004 |
| | | G | 23,7 ± 3,97 | 1,9 ± 0,0 | 35,5 ± 0,5 | 4,1 ± 0,2 | 7,6 ± 0,8 | 1,13 ± 0,00 | 0,014 ± 0,008 | 0,132 ± 0,015 | 0,037 ± 0,003 |
| | | H | 23,1 ± 1,24 | 0,8 ± 0,1 | 28,8 ± 1,5 | 4,0 ± 0,6 | 7,1 ± 0,6 | 1,11 ± 0,39 | 0,010 ± 0,004 | 0,112 ± 0,034 | 0,026 ± 0,006 |
| 60 | W | A | 11,9 ± 2,33 | 1,3 ± 0,2 | 11,8 ± 0,1 | 0,6 ± 0,1 | 6,2 ± 0,3 | 0,69 ± 0,44 | 0,146 ± 0,066 | 0,076 ± 0,020 | 0,045 ± 0,014 |
| | | B | 12,8 ± 3,83 | 1,3 ± 0,1 | 6,1 ± 0,2 | 0,5 ± 0,1 | 4,0 ± 0,5 | 1,39 ± 0,47 | 0,018 ± 0,010 | 0,067 ± 0,016 | 0,030 ± 0,010 |
| | | C | 11,5 ± 0,60 | 2,1 ± 0,6 | 9,3 ± 0,3 | 0,9 ± 0,0 | 5,9 ± 0,5 | 1,15 ± 0,12 | 0,079 ± 0,003 | 0,086 ± 0,008 | 0,084 ± 0,004 |
| | | D | 10,7 ± 2,12 | 3,4 ± 0,7 | 9,8 ± 2,2 | 0,5 ± 0,2 | 5,1 ± 0,8 | 0,95 ± 0,49 | 0,102 ± 0,001 | 0,095 ± 0,004 | 0,045 ± 0,003 |
| | | E | 11,5 ± 0,45 | 1,7 ± 0,1 | 7,3 ± 1,1 | 0,6 ± 0,0 | 4,8 ± 1,0 | 2,20 ± 1,76 | 0,037 ± 0,006 | 0,087 ± 0,018 | 0,043 ± 0,000 |
| | | F | 11,7 ± 1,34 | 1,8 ± 0,3 | 10,0 ± 3,1 | 0,7 ± 0,4 | 5,0 ± 2,1 | 0,80 ± 0,00 | 0,086 ± 0,049 | 0,104 ± 0,028 | 0,064 ± 0,021 |
| | | G | 13,1 ± 2,05 | 1,9 ± 0,2 | 14,2 ± 3,5 | 1,1 ± 0,0 | 7,1 ± 0,3 | 1,48 ± 1,20 | 0,191 ± 0,051 | 0,134 ± 0,008 | 0,103 ± 0,017 |
| | | H | 10,2 ± 0,68 | 2,3 ± 0,3 | 7,9 ± 0,2 | 0,5 ± 0,1 | 3,6 ± 0,1 | 0,65 ± 0,06 | 0,061 ± 0,000 | 0,075 ± 0,001 | 0,056 ± 0,004 |
| | S | A | 25,2 ± 1,46 | 0,6 ± 0,3 | 27,8 ± 0,8 | 2,4 ± 0,1 | 7,0 ± 0,2 | 0,36 ± 0,04 | 0,005 ± 0,006 | 0,075 ± 0,003 | 0,018 ± 0,010 |
| | | B | 15,3 ± 2,34 | 0,6 ± 0,1 | 20,5 ± 1,2 | 3,2 ± 0,1 | 6,6 ± 0,4 | 0,90 ± 0,23 | 0,004 ± 0,001 | 0,072 ± 0,004 | 0,041 ± 0,036 |
| | | C | 22,1 ± 4,62 | 1,0 ± 0,1 | 28,8 ± 2,1 | 4,4 ± 1,8 | 7,8 ± 0,4 | 0,67 ± 0,22 | 0,008 ± 0,000 | 0,103 ± 0,028 | 0,027 ± 0,014 |
| | | D | 14,6 ± 3,56 | 0,8 ± 0,2 | 28,8 ± 2,5 | 3,9 ± 0,8 | 7,2 ± 0,7 | 0,67 ± 0,08 | 0,012 ± 0,003 | 0,138 ± 0,003 | 0,040 ± 0,001 |
| | | E | 19,0 ± 0,38 | 0,7 ± 0,3 | 20,2 ± 1,0 | 3,6 ± 1,4 | 6,3 ± 0,4 | 0,77 ± 0,40 | 0,000 ± 0,000 | 0,080 ± 0,027 | 0,021 ± 0,014 |
| | | F | 21,3 ± 1,93 | 0,8 ± 0,2 | 25,5 ± 4,2 | 3,0 ± 0,4 | 6,3 ± 1,5 | 0,94 ± 0,29 | 0,004 ± 0,000 | 0,084 ± 0,003 | 0,018 ± 0,004 |
| | | G | 23,1 ± 1,33 | 1,2 ± 0,2 | 31,3 ± 0,5 | 3,4 ± 0,4 | 8,1 ± 0,8 | 0,98 ± 0,21 | 0,011 ± 0,004 | 0,121 ± 0,023 | 0,045 ± 0,012 |
| | | H | 24,9 ± 2,60 | 0,6 ± 0,0 | 30,5 ± 3,4 | 3,9 ± 0,4 | 8,2 ± 0,4 | 1,00 ± 0,34 | 0,002 ± 0,002 | 0,144 ± 0,045 | 0,040 ± 0,010 |

¹ (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

² Der Protein-Stickstoff wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zur Berechnung siehe Anhang 2.2.2.8).

Tabelle A6.3: Boden-Pflanze-Transferfaktoren¹ von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat².

| Art | WK Vari- [%] ante ² | Protein-N ³ | Boden-Pflanze-Transferfaktoren ¹ | | | | | | | | |
|-------|-----------------------------------|------------------------|---|-------------|------------|-----------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|
| | | | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| A. e. | 40 | A | 186 ± 18 | 5,7 ± 1,89 | 136 ± 31,5 | 46 ± 8,9 | 76 ± 5,6 | 201 ± 25,7 | 19 ± 14,7 | 275 ± 66,2 | 51 ± 9,9 |
| | | B | 100 ± 59 | 2,9 ± 2,08 | 74 ± 1,9 | 26 ± 0,9 | 47 ± 2,1 | 111 ± 20,7 | 3 ± 0,0 | 140 ± 3,7 | 25 ± 18,8 |
| | | C | 169 ± 14 | 6,2 ± 2,58 | 85 ± 2,2 | 30 ± 2,6 | 57 ± 1,7 | 315 ± 183 | 29 ± 33,1 | 203 ± 12,9 | 28 ± 12,1 |
| | | D | 166 ± 8 | 7,2 ± 3,12 | 91 ± 18,3 | 27 ± 6,1 | 56 ± 9,2 | 587 ± 223 | 27 ± 7,4 | 236 ± 55,2 | 30 ± 4,4 |
| | | E | 163 ± 15 | 1,9 ± 1,45 | 65 ± 0,9 | 25 ± 0,2 | 45 ± 1,6 | 225 ± 12,0 | 2 ± 1,8 | 140 ± 3,7 | 35 ± 9,9 |
| | | F | 143 ± 24 | 3,7 ± 2,34 | 85 ± 9,1 | 28 ± 0,8 | 54 ± 4,7 | 229 ± 25,3 | 13 ± 5,5 | 166 ± 3,7 | 21 ± 12,1 |
| | | G | 140 ± 11 | 5,6 ± 0,50 | 87 ± 6,0 | 31 ± 12,8 | 57 ± 10,6 | 804 ± 862 | 6 ± 8,0 | 244 ± 103 | 40 ± 36,4 |
| | | H | 166 ± 14 | 7,2 ± 2,66 | 101 ± 6,3 | 44 ± 0,1 | 71 ± 0,5 | 501 ± 298 | 16 ± 0,0 | 268 ± 1,8 | 40 ± 7,7 |
| | 60 | A | 193 ± 29 | 3,1 ± 0,08 | 80 ± 9,8 | 20 ± 9,3 | 50 ± 12,8 | 211 ± 120 | 15 ± 12,9 | 206 ± 71,7 | 25 ± 9,9 |
| | | B | 86 ± 57 | 1,1 ± 1,25 | 60 ± 4,4 | 22 ± 7,0 | 47 ± 1,7 | 254 ± 78,1 | 2 ± 2,5 | 133 ± 34,9 | 19 ± 0,0 |
| | | C | 145 ± 48 | 1,9 ± 0,07 | 83 ± 1,3 | 17 ± 4,6 | 48 ± 3,2 | 232 ± 68,0 | 14 ± 0,0 | 194 ± 33,1 | 20 ± 7,7 |
| | | D | 209 ± 14 | 4,5 ± 0,26 | 73 ± 8,5 | 16 ± 0,2 | 43 ± 6,7 | 577 ± 420 | 10 ± 1,8 | 223 ± 7,4 | 35 ± 14,3 |
| | | E | 125 ± 67 | 2,4 ± 0,68 | 65 ± 2,5 | 24 ± 0,7 | 46 ± 0,9 | 259 ± 69,9 | 0 ± 0,0 | 150 ± 0,0 | 19 ± 2,2 |
| | | F | 101 ± 57 | 1,6 ± 0,81 | 75 ± 3,2 | 22 ± 1,4 | 48 ± 1,1 | 234 ± 57,0 | 6 ± 3,7 | 196 ± 12,9 | 18 ± 2,2 |
| | | G | 166 ± 69 | 2,8 ± 1,76 | 73 ± 2,2 | 14 ± 1,7 | 42 ± 0,4 | 200 ± 54,7 | 0 ± 0,0 | 167 ± 16,5 | 16 ± 6,6 |
| | | H | 196 ± 32 | 3,2 ± 0,63 | 76 ± 7,2 | 17 ± 3,0 | 46 ± 4,6 | 336 ± 47,8 | 10 ± 5,5 | 176 ± 40,4 | 29 ± 1,1 |
| E. r. | 40 | A | 109 ± 10 | 6,5 ± 0,55 | 117 ± 7,2 | 64 ± 9,7 | 86 ± 0,7 | 361 ± 25,3 | 40 ± 7,4 | 358 ± 62,5 | 67 ± 1,1 |
| | | B | 86 ± 15 | 4,3 ± 3,05 | 67 ± 3,5 | 25 ± 3,2 | 49 ± 2,4 | 350 ± 102 | 408 ± 575 | 124 ± 3,7 | 19 ± 13,2 |
| | | C | 122 ± 24 | 9,8 ± 1,45 | 95 ± 5,4 | 39 ± 2,1 | 63 ± 3,9 | 629 ± 200 | 27 ± 11,0 | 276 ± 27,6 | 52 ± 4,4 |
| | | D | 70 ± 14 | 12,3 ± 2,69 | 98 ± 1,9 | 36 ± 5,4 | 62 ± 0,8 | 569 ± 349 | 32 ± 0,0 | 270 ± 84,6 | 46 ± 6,6 |
| | | E | 84 ± 17 | 6,3 ± 0,43 | 76 ± 9,8 | 26 ± 2,6 | 52 ± 5,4 | 453 ± 11,5 | 16 ± 7,4 | 144 ± 5,5 | 25 ± 13,2 |
| | | F | 89 ± 11 | 4,0 ± 0,49 | 90 ± 8,8 | 37 ± 4,1 | 60 ± 1,5 | 457 ± 16,5 | 24 ± 7,4 | 215 ± 14,7 | 28 ± 4,4 |
| | | G | 123 ± 21 | 12,1 ± 0,07 | 105 ± 1,6 | 26 ± 1,4 | 56 ± 6,1 | 491 ± 0,5 | 24 ± 14,7 | 228 ± 25,7 | 39 ± 3,3 |
| | | H | 120 ± 6 | 5,2 ± 0,71 | 86 ± 4,4 | 26 ± 4,1 | 53 ± 4,3 | 483 ± 169 | 16 ± 7,4 | 194 ± 58,8 | 27 ± 6,6 |
| | 60 | A | 131 ± 8 | 3,6 ± 1,65 | 82 ± 2,5 | 16 ± 0,7 | 52 ± 1,7 | 158 ± 17,5 | 9 ± 11,0 | 131 ± 5,5 | 18 ± 9,9 |
| | | B | 79 ± 12 | 3,8 ± 0,83 | 61 ± 3,5 | 21 ± 0,5 | 49 ± 3,1 | 392 ± 101 | 7 ± 1,8 | 124 ± 7,4 | 43 ± 37,5 |
| | | C | 115 ± 24 | 6,4 ± 0,90 | 86 ± 6,3 | 29 ± 12,0 | 58 ± 2,9 | 291 ± 96,1 | 14 ± 0,0 | 179 ± 47,8 | 28 ± 14,3 |
| | | D | 76 ± 18 | 5,4 ± 1,14 | 86 ± 7,6 | 25 ± 5,2 | 54 ± 5,3 | 290 ± 36,3 | 20 ± 5,5 | 240 ± 5,5 | 42 ± 1,1 |
| | | E | 99 ± 2 | 4,3 ± 1,87 | 60 ± 2,8 | 23 ± 8,9 | 47 ± 3,3 | 332 ± 175 | 0 ± 0,0 | 138 ± 46,0 | 21 ± 14,3 |
| | | F | 111 ± 10 | 5,3 ± 1,57 | 76 ± 12,6 | 20 ± 2,3 | 47 ± 10,9 | 405 ± 126 | 6 ± 0,0 | 146 ± 5,5 | 19 ± 4,4 |
| | | G | 120 ± 7 | 7,6 ± 1,38 | 93 ± 1,6 | 22 ± 2,8 | 60 ± 5,9 | 425 ± 91,9 | 19 ± 7,4 | 210 ± 40,4 | 46 ± 12,1 |
| | | H | 130 ± 14 | 4,0 ± 0,05 | 91 ± 10,1 | 26 ± 2,7 | 61 ± 2,7 | 432 ± 148 | 3 ± 3,7 | 249 ± 77,2 | 42 ± 9,9 |

¹ Der Boden-Pflanze-Transferfaktor stellt den Quotienten aus der Elementkonzentration in der Pflanzensprossmasse [mg/kg PfITS] und der Gesamtelementkonzentration im Sandsubstrat [mg/kg BoTS] dar. Die Berechnung der Transferfaktoren beruhte auf den Daten der Tabellen A6.1, A6.2 und 3.1.3.

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

³ Der Protein-Stickstoff wurde aus den Proteingehalten der Pflanzen kalkuliert (zur Berechnung siehe Anhang 2.2.2.8).

Tabelle A6.4: Elemententzug [mg/m²]¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Arrhenatherum elatius* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat².

| WK [%] | Vari- ante ² | Elemententzug [mg/m ²] ¹ | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------------------|---|------------------------|------------|-------------|---------------|--------------|--------------|------------|------------|----------|----------|
| | | C ³ | Protein-N ⁴ | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| 40 | S | A | 80 ± 2,7 | 7,1 ± 0,67 | 174 ± 57,8 | 9.070 ± 2.109 | 1.416 ± 272 | 2.044 ± 150 | 92 ± 11,8 | 2,2 ± 1,69 | 32 ± 7,6 | 10 ± 1,9 |
| | | B | 101 ± 1,2 | 4,9 ± 2,84 | 112 ± 80,6 | 6.267 ± 160 | 1.003 ± 34,7 | 1.578 ± 72,0 | 65 ± 12,0 | 0,5 ± 0,00 | 20 ± 0,5 | 6 ± 4,5 |
| | | C | 77 ± 2,8 | 6,2 ± 0,53 | 183 ± 76,2 | 5.459 ± 143 | 897 ± 77,4 | 1.464 ± 42,8 | 140 ± 81,2 | 3,3 ± 3,67 | 23 ± 1,4 | 5 ± 2,2 |
| | | D | 64 ± 3,5 | 5,1 ± 0,26 | 176 ± 76,3 | 4.851 ± 980 | 666 ± 150 | 1.193 ± 198 | 216 ± 81,7 | 2,5 ± 0,68 | 22 ± 5,1 | 5 ± 0,7 |
| | | E | 103 ± 5,6 | 8,0 ± 0,75 | 76 ± 57,1 | 5.602 ± 82 | 969 ± 8,2 | 1.546 ± 54,4 | 133 ± 7,1 | 0,3 ± 0,27 | 21 ± 0,5 | 9 ± 2,4 |
| | | F | 80 ± 3,6 | 5,5 ± 0,95 | 113 ± 72,4 | 5.710 ± 618 | 850 ± 25,6 | 1.448 ± 128 | 106 ± 11,7 | 1,5 ± 0,64 | 19 ± 0,4 | 4 ± 2,3 |
| | | G | 72 ± 10,6 | 4,8 ± 0,37 | 154 ± 13,9 | 5.250 ± 361 | 840 ± 351 | 1.372 ± 256 | 80 ± 0,0 | 0,6 ± 0,82 | 25 ± 11 | 7 ± 6,3 |
| | | H | 79 ± 10,9 | 6,3 ± 0,55 | 219 ± 80,9 | 6.698 ± 419 | 1.324 ± 2,1 | 1.893 ± 12,6 | 228 ± 136 | 1,9 ± 0,00 | 31 ± 0,2 | 8 ± 1,5 |
| | Ges | A | 104 ± 2,5 | 7,9 ± 0,76 | 381 ± 80,9 | 9.628 ± 1.441 | 1.476 ± 283 | 2.369 ± 189 | 125 ± 9,4 | 6,9 ± 0,66 | 38 ± 8,7 | 12 ± 3,3 |
| | | B | 145 ± 5,8 | 6,3 ± 2,28 | 227 ± 100,6 | 7.246 ± 188 | 1.131 ± 55,1 | 2.169 ± 133 | 294 ± 17,7 | 5,4 ± 0,47 | 32 ± 0,2 | 12 ± 3,7 |
| | | C | 99 ± 1,9 | 6,8 ± 0,32 | 308 ± 92,0 | 6.087 ± 113 | 959 ± 64,9 | 1.761 ± 6,3 | 205 ± 49,8 | 7,8 ± 3,51 | 31 ± 2,5 | 6 ± 1,8 |
| | | D | 85 ± 3,2 | 5,7 ± 0,23 | 328 ± 89,7 | 5.276 ± 734 | 712 ± 156 | 1.365 ± 229 | 256 ± 66,3 | 5,9 ± 0,59 | 26 ± 6,3 | 5 ± 1,6 |
| | | E | 142 ± 2,4 | 9,4 ± 0,91 | 176 ± 64,7 | 6.171 ± 166 | 1.002 ± 0,7 | 1.923 ± 53,0 | 224 ± 45,1 | 2,3 ± 0,55 | 26 ± 0,4 | 11 ± 3,3 |
| | | F | 107 ± 6,8 | 6,3 ± 0,65 | 225 ± 104,3 | 6.234 ± 640 | 906 ± 5,3 | 1.724 ± 107 | 191 ± 50,2 | 5,6 ± 1,67 | 27 ± 1,9 | 6 ± 1,5 |
| | | G | 96 ± 13,5 | 5,6 ± 0,38 | 271 ± 37,3 | 5.863 ± 386 | 904 ± 345 | 1.646 ± 271 | 153 ± 25,3 | 7,7 ± 0,48 | 32 ± 9,4 | 9 ± 6,4 |
| | | H | 103 ± 13,3 | 7,1 ± 0,67 | 364 ± 90,9 | 7.306 ± 386 | 1.403 ± 7,6 | 2.201 ± 59,6 | 312 ± 188 | 6,7 ± 1,34 | 40 ± 0,4 | 11 ± 0,0 |
| 60 | S | A | 93 ± 2,0 | 8,6 ± 1,30 | 111 ± 2,7 | 6.232 ± 765 | 711 ± 333 | 1.580 ± 400 | 113 ± 64,6 | 2,0 ± 1,73 | 28 ± 9,6 | 5 ± 2,2 |
| | | B | 123 ± 3,4 | 5,1 ± 3,37 | 50 ± 59,1 | 6.233 ± 457 | 1.061 ± 330 | 1.951 ± 71,8 | 181 ± 55,5 | 0,3 ± 0,44 | 24 ± 6,2 | 6 ± 0,0 |
| | | C | 95 ± 0,6 | 6,6 ± 2,17 | 69 ± 2,5 | 6.645 ± 100 | 610 ± 168 | 1.539 ± 103 | 127 ± 37,2 | 1,9 ± 0,00 | 27 ± 4,5 | 5 ± 1,8 |
| | | D | 72 ± 4,7 | 7,2 ± 0,49 | 125 ± 7,3 | 4.420 ± 516 | 448 ± 5,7 | 1.049 ± 162 | 240 ± 175 | 1,0 ± 0,19 | 23 ± 0,8 | 6 ± 2,5 |
| | | E | 128 ± 8,1 | 7,7 ± 4,11 | 118 ± 33,6 | 6.970 ± 272 | 1.203 ± 34,0 | 1.988 ± 40,8 | 191 ± 51,6 | 0,0 ± 0,00 | 28 ± 0,0 | 6 ± 0,7 |
| | | F | 103 ± 1,0 | 5,0 ± 2,81 | 63 ± 31,9 | 6.514 ± 272 | 872 ± 54,5 | 1.656 ± 38,1 | 139 ± 33,8 | 0,9 ± 0,54 | 29 ± 1,9 | 4 ± 0,5 |
| | | G | 88 ± 2,0 | 7,0 ± 2,89 | 93 ± 59,4 | 5.404 ± 163 | 482 ± 58,0 | 1.245 ± 11,6 | 101 ± 27,6 | 0,0 ± 0,00 | 21 ± 2,1 | 3 ± 1,4 |
| | | H | 92 ± 8,1 | 8,7 ± 1,41 | 114 ± 22,5 | 5.856 ± 562 | 612 ± 107 | 1.429 ± 142 | 178 ± 25,4 | 1,3 ± 0,73 | 23 ± 5,4 | 6 ± 0,2 |
| | Ges | A | 116 ± 2,6 | 9,4 ± 1,33 | 169 ± 19,8 | 6.919 ± 715 | 756 ± 328 | 1.895 ± 373 | 156 ± 39,2 | 7,8 ± 0,61 | 37 ± 8,1 | 8 ± 2,7 |
| | | B | 163 ± 4,7 | 6,2 ± 2,91 | 130 ± 75,1 | 6.895 ± 638 | 1.113 ± 355 | 2.390 ± 219 | 300 ± 19,5 | 2,2 ± 1,57 | 30 ± 7,9 | 9 ± 0,4 |
| | | C | 119 ± 1,0 | 7,3 ± 1,83 | 133 ± 4,4 | 7.274 ± 13 | 638 ± 183 | 1.824 ± 172 | 196 ± 4,2 | 9,4 ± 2,87 | 34 ± 6,8 | 6 ± 2,2 |
| | | D | 90 ± 6,0 | 7,7 ± 0,55 | 210 ± 0,2 | 4.885 ± 553 | 475 ± 13,1 | 1.227 ± 151 | 282 ± 210 | 7,1 ± 1,35 | 30 ± 0,7 | 8 ± 2,0 |
| | | E | 170 ± 12,2 | 9,1 ± 3,73 | 208 ± 101,7 | 7.704 ± 332 | 1.260 ± 13,3 | 2.438 ± 43,8 | 292 ± 58,2 | 0,0 ± 0,00 | 34 ± 1,5 | 8 ± 3,5 |
| | | F | 128 ± 0,6 | 5,7 ± 2,57 | 117 ± 33,2 | 7.056 ± 316 | 916 ± 49,0 | 1.947 ± 58,5 | 171 ± 33,5 | 7,8 ± 4,45 | 35 ± 3,0 | 7 ± 0,5 |
| | | G | 112 ± 1,2 | 7,8 ± 2,75 | 163 ± 57,0 | 5.991 ± 123 | 519 ± 48,0 | 1.521 ± 44,0 | 157 ± 64,1 | 0,0 ± 0,00 | 27 ± 2,2 | 6 ± 1,8 |
| | | H | 119 ± 9,2 | 9,5 ± 1,09 | 204 ± 31,1 | 6.557 ± 652 | 657 ± 105 | 1.744 ± 164 | 247 ± 13,3 | 5,5 ± 0,13 | 32 ± 6,6 | 11 ± 0,1 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PflITS] und der Biomasseproduktion [g PflITS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A6.1 und A6.6.

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

³ Der Kohlenstoff C wurde aus den Biomassen kalkuliert, in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PflITS enthalten sind.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A6.11; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A6.5: Elemententzug [mg/m²]¹ der Sprosse (S) und der Gesamtpflanzen (Ges) von *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat².

| WK [%] | Vari- ante ² | Elemententzug [mg/m ²] ¹ | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------------------|---|------------------------|------------|-------------|-------------|-------------|--------------|------------|-------------|-----------|----------|
| | | C ³ | Protein-N ⁴ | Ca | K | Mg | P | Fe | Cu | Mn | Zn | |
| 40 | S | A | 65 ± 3,2 | 3,4 ± 0,32 | 164 ± 13,8 | 6.382 ± 397 | 1.604 ± 242 | 1.874 ± 15,5 | 136 ± 9,5 | 3,7 ± 0,69 | 34 ± 5,9 | 10 ± 0,2 |
| | | B | 102 ± 2,2 | 4,2 ± 0,73 | 168 ± 119,3 | 5.711 ± 297 | 982 ± 124 | 1.677 ± 83,7 | 205 ± 59,7 | 0,1 ± 0,00 | 18 ± 0,5 | 5 ± 3,2 |
| | | C | 76 ± 4,2 | 4,5 ± 0,89 | 285 ± 42,1 | 6.028 ± 341 | 1.145 ± 62 | 1.603 ± 98,2 | 274 ± 87,2 | 2,9 ± 1,20 | 30 ± 3,0 | 9 ± 0,8 |
| | | D | 63 ± 9,5 | 2,1 ± 0,41 | 296 ± 64,9 | 5.178 ± 100 | 879 ± 131 | 1.319 ± 16,6 | 206 ± 126 | 2,9 ± 0,00 | 24 ± 7,7 | 7 ± 1,0 |
| | | E | 113 ± 3,6 | 4,6 ± 0,91 | 275 ± 18,9 | 7.176 ± 928 | 1.129 ± 111 | 1.986 ± 207 | 295 ± 7,5 | 2,7 ± 1,20 | 23 ± 0,9 | 7 ± 3,6 |
| | | F | 69 ± 1,2 | 3,0 ± 0,35 | 107 ± 13,1 | 5.241 ± 516 | 978 ± 111 | 1.405 ± 35,0 | 183 ± 6,6 | 2,4 ± 0,74 | 22 ± 1,5 | 5 ± 0,7 |
| | | G | 56 ± 3,1 | 3,3 ± 0,56 | 259 ± 1,5 | 4.960 ± 74 | 569 ± 29,6 | 1.062 ± 114 | 158 ± 0,1 | 2,0 ± 1,19 | 18 ± 2,1 | 5 ± 0,4 |
| | | H | 87 ± 13,3 | 5,0 ± 0,27 | 175 ± 23,8 | 6.290 ± 324 | 866 ± 139 | 1.543 ± 127 | 243 ± 85,0 | 2,1 ± 0,93 | 24 ± 7,4 | 6 ± 1,4 |
| | Ges | A | 90 ± 4,0 | 4,1 ± 0,17 | 411 ± 50,0 | 7.045 ± 437 | 1.678 ± 232 | 2.188 ± 2,3 | 209 ± 4,9 | 10,4 ± 0,34 | 40 ± 4,4 | 14 ± 0,2 |
| | | B | 152 ± 11,6 | 6,0 ± 0,18 | 487 ± 5,1 | 6.316 ± 479 | 1.078 ± 132 | 2.059 ± 268 | 518 ± 38,5 | 3,2 ± 1,43 | 29 ± 2,7 | 8 ± 4,7 |
| | | C | 97 ± 5,9 | 4,3 ± 0,28 | 445 ± 51,2 | 6.782 ± 356 | 1.217 ± 65 | 1.949 ± 81,5 | 369 ± 39,3 | 11,7 ± 1,13 | 39 ± 2,8 | 14 ± 0,4 |
| | | D | 83 ± 9,1 | 2,6 ± 0,51 | 490 ± 33,6 | 5.798 ± 8 | 952 ± 115 | 1.573 ± 57,1 | 271 ± 156 | 9,6 ± 1,06 | 31 ± 5,9 | 10 ± 1,0 |
| | | E | 152 ± 5,9 | 4,8 ± 0,05 | 427 ± 38,3 | 7.735 ± 885 | 1.181 ± 99 | 2.330 ± 80,1 | 532 ± 50,3 | 6,3 ± 0,75 | 31 ± 1,7 | 9 ± 4,7 |
| | | F | 96 ± 1,3 | 3,8 ± 0,14 | 231 ± 2,6 | 5.765 ± 438 | 1.035 ± 124 | 1.648 ± 63,5 | 280 ± 62,2 | 8,7 ± 0,64 | 30 ± 4,0 | 7 ± 0,0 |
| | | G | 76 ± 4,3 | 3,5 ± 0,13 | 371 ± 13,3 | 5.500 ± 8 | 664 ± 44,9 | 1.291 ± 154 | 257 ± 83,9 | 8,3 ± 0,62 | 26 ± 0,8 | 8 ± 0,1 |
| | | H | 119 ± 10,7 | 5,8 ± 0,03 | 336 ± 19,4 | 6.893 ± 295 | 923 ± 139,1 | 1.746 ± 178 | 381 ± 10,6 | 7,9 ± 1,42 | 34 ± 8,2 | 10 ± 3,5 |
| 60 | S | A | 74 ± 19,5 | 4,7 ± 0,27 | 104 ± 47,0 | 5.144 ± 157 | 443 ± 19,7 | 1.290 ± 41,3 | 67 ± 7,5 | 0,9 ± 1,18 | 14 ± 0,6 | 3 ± 1,8 |
| | | B | 122 ± 3,9 | 4,7 ± 0,72 | 181 ± 38,9 | 6.261 ± 357 | 989 ± 22,7 | 2.023 ± 126 | 276 ± 71,3 | 1,3 ± 0,32 | 22 ± 1,3 | 12 ± 11 |
| | | C | 90 ± 1,0 | 5,0 ± 1,04 | 222 ± 31,1 | 6.491 ± 478 | 995 ± 415,7 | 1.762 ± 88,4 | 151 ± 49,9 | 1,8 ± 0,00 | 23 ± 6,2 | 6 ± 3,1 |
| | | D | 73 ± 11,8 | 2,7 ± 0,65 | 150 ± 32,1 | 5.257 ± 464 | 708 ± 145 | 1.320 ± 130 | 122 ± 15,3 | 2,1 ± 0,58 | 25 ± 0,6 | 7 ± 0,2 |
| | | E | 129 ± 4,2 | 6,1 ± 0,12 | 212 ± 93,0 | 6.529 ± 309 | 1.159 ± 446 | 2.027 ± 144 | 247 ± 131 | 0,0 ± 0,00 | 26 ± 8,6 | 7 ± 4,5 |
| | | F | 85 ± 5,2 | 4,5 ± 0,41 | 175 ± 51,5 | 5.433 ± 903 | 646 ± 76,8 | 1.335 ± 312 | 199 ± 61,9 | 0,7 ± 0,00 | 18 ± 0,7 | 4 ± 0,9 |
| | | G | 83 ± 5,3 | 4,8 ± 0,28 | 243 ± 44,0 | 6.486 ± 110 | 699 ± 90,1 | 1.683 ± 165 | 203 ± 44,0 | 2,3 ± 0,88 | 25 ± 4,8 | 9 ± 2,4 |
| | | H | 90 ± 4,1 | 5,6 ± 0,58 | 138 ± 1,7 | 6.821 ± 760 | 879 ± 92,6 | 1.843 ± 80,7 | 223 ± 76,2 | 0,4 ± 0,47 | 32 ± 10,0 | 9 ± 2,1 |
| | Ges | A | 91 ± 22,1 | 5,0 ± 0,01 | 158 ± 53,9 | 5.645 ± 155 | 467 ± 23,6 | 1.553 ± 29,3 | 97 ± 11,0 | 7,1 ± 4,00 | 17 ± 1,4 | 5 ± 2,4 |
| | | B | 157 ± 3,8 | 4,9 ± 0,07 | 295 ± 31,6 | 6.786 ± 340 | 1.035 ± 9,9 | 2.368 ± 168 | 395 ± 112 | 2,8 ± 0,53 | 28 ± 0,0 | 15 ± 10 |
| | | C | 111 ± 2,0 | 6,3 ± 0,97 | 333 ± 64,3 | 6.989 ± 461 | 1.042 ± 417 | 2.078 ± 117 | 213 ± 56,3 | 6,0 ± 0,15 | 28 ± 6,7 | 10 ± 3,3 |
| | | D | 93 ± 15,1 | 2,7 ± 0,04 | 316 ± 69,3 | 5.743 ± 576 | 734 ± 153 | 1.571 ± 166 | 169 ± 9,2 | 7,2 ± 0,51 | 30 ± 0,4 | 10 ± 0,1 |
| | | E | 168 ± 3,7 | 7,2 ± 0,16 | 372 ± 103,8 | 7.227 ± 413 | 1.220 ± 446 | 2.484 ± 238 | 459 ± 300 | 0,0 ± 0,00 | 34 ± 6,8 | 11 ± 4,5 |
| | | F | 113 ± 8,4 | 5,0 ± 0,08 | 305 ± 73,4 | 6.135 ± 795 | 698 ± 103 | 1.685 ± 459 | 255 ± 61,9 | 6,8 ± 3,49 | 25 ± 2,7 | 8 ± 2,4 |
| | | G | 102 ± 6,0 | 5,4 ± 0,00 | 331 ± 34,7 | 7.152 ± 54 | 752 ± 89,8 | 2.014 ± 178 | 272 ± 100 | 11,2 ± 1,50 | 31 ± 5,2 | 14 ± 3,2 |
| | | H | 113 ± 3,9 | 6,4 ± 0,11 | 276 ± 13,5 | 7.289 ± 769 | 910 ± 86,2 | 2.057 ± 88,3 | 262 ± 72,5 | 4,1 ± 0,47 | 37 ± 10,1 | 12 ± 1,9 |

¹ Der Elemententzug stellt das Produkt aus der Elementkonzentration in den Pflanzensprossen bzw. in den Gesamtpflanzen [mg/g PflTS] und der Biomasseproduktion [g PflTS] je Zeit- (Vegetationsperiode von 5 Wochen) und Flächeneinheit [m²] dar. Die Berechnung des Elemententzugs beruhte auf den Daten der Tabellen A6.2 und A6.7.

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

³ Der Kohlenstoff C wurde aus den Biomassen kalkuliert, in der Annahme, dass 40 % Kohlenstoff in der PflTS enthalten sind.

⁴ N steht hier für den Protein-Stickstoff. Dieser wurde aus den Gehalten der Pflanzen an löslichem Protein nach BRADFORD kalkuliert (zum Proteingehalt siehe Tabelle A6.11; zur Berechnung siehe Abschnitt 2.2.2.8).

Tabelle A6.6: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt [% PflFS] der Wurzeln und Sprosse von *Arrhenatherum elatius* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat.

| Zusatz | Länge [cm] | | | | | | Frischmasse [kg/m ²] | | | | | |
|-------------------------------|------------|-------------|------------|-------------|--------------|--------------|----------------------------------|--------------|---------|---------|---------|---------|
| | 40 % WK | | 60 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 8,7 ± 0,94 | 22,3 ± 1,25 | 7,3 ± 0,47 | 29,3 ± 0,47 | 0,67 ± 0,038 | 1,18 ± 0,119 | 0,65 ± 0,014 | 1,69 ± 0,086 | | | | |
| 0,1 mM Ferulasäure | 8,0 ± 0,00 | 23,3 ± 0,47 | 7,3 ± 0,47 | 30,3 ± 0,47 | 0,79 ± 0,115 | 1,25 ± 0,114 | 0,71 ± 0,026 | 1,62 ± 0,137 | | | | |
| 1 mM Ferulasäure | 7,7 ± 0,47 | 20,3 ± 2,05 | 8,3 ± 0,47 | 29,7 ± 0,94 | 0,58 ± 0,032 | 1,10 ± 0,051 | 0,64 ± 0,030 | 1,58 ± 0,067 | | | | |
| 10 mM Ferulasäure | 7,3 ± 0,47 | 17,0 ± 1,41 | 8,0 ± 0,00 | 25,0 ± 0,82 | 0,48 ± 0,036 | 0,84 ± 0,011 | 0,49 ± 0,043 | 1,35 ± 0,086 | | | | |
| 0,01 mM BOA | 7,7 ± 0,47 | 22,0 ± 0,82 | 8,0 ± 0,82 | 30,0 ± 1,63 | 0,73 ± 0,053 | 1,38 ± 0,045 | 0,84 ± 0,090 | 1,73 ± 0,080 | | | | |
| 0,1 mM BOA | 8,0 ± 0,00 | 21,0 ± 1,63 | 8,3 ± 0,47 | 28,3 ± 0,94 | 0,61 ± 0,038 | 1,21 ± 0,056 | 0,60 ± 0,060 | 1,74 ± 0,101 | | | | |
| 1 mM BOA s | 8,0 ± 0,00 | 18,3 ± 0,94 | 9,0 ± 0,00 | 25,7 ± 0,94 | 0,56 ± 0,050 | 1,16 ± 0,131 | 0,60 ± 0,020 | 1,57 ± 0,079 | | | | |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 7,7 ± 0,47 | 20,7 ± 0,47 | 8,0 ± 0,82 | 26,3 ± 1,25 | 0,57 ± 0,067 | 1,17 ± 0,235 | 0,66 ± 0,032 | 1,51 ± 0,184 | | | | |

| Zusatz | Trockenmasse [g/m ²] | | | | | | Wassergehalt [% PflFS] | | | | | |
|-------------------------------|----------------------------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|------------------------|-------------|---------|---------|---------|---------|
| | 40 % WK | | 60 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 61 ± 3,6 | 199 ± 6,8 | 57 ± 2,6 | 233 ± 5,1 | 90,9 ± 0,62 | 83,1 ± 1,20 | 91,2 ± 0,37 | 86,2 ± 0,98 | | | | |
| 0,1 mM Ferulasäure | 111 ± 16,4 | 252 ± 2,9 | 101 ± 5,3 | 308 ± 8,4 | 85,9 ± 0,19 | 79,6 ± 2,09 | 85,7 ± 0,31 | 80,9 ± 1,30 | | | | |
| 1 mM Ferulasäure | 56 ± 2,9 | 192 ± 7,0 | 62 ± 2,8 | 237 ± 1,4 | 90,4 ± 0,30 | 82,5 ± 0,28 | 90,3 ± 0,08 | 85,0 ± 0,59 | | | | |
| 10 mM Ferulasäure | 53 ± 4,4 | 159 ± 8,8 | 46 ± 3,8 | 180 ± 11,9 | 89,0 ± 0,09 | 81,1 ± 1,16 | 90,7 ± 0,25 | 86,6 ± 0,54 | | | | |
| 0,01 mM BOA | 98 ± 8,0 | 257 ± 13,9 | 106 ± 10,3 | 320 ± 20,3 | 86,5 ± 0,11 | 81,4 ± 0,41 | 87,4 ± 0,18 | 81,5 ± 0,42 | | | | |
| 0,1 mM BOA | 66 ± 8,2 | 201 ± 9,1 | 64 ± 3,6 | 257 ± 2,6 | 89,2 ± 0,69 | 83,3 ± 1,09 | 89,2 ± 0,53 | 85,2 ± 0,83 | | | | |
| 1 mM BOA s | 60 ± 7,2 | 179 ± 26,6 | 62 ± 2,1 | 219 ± 5,0 | 89,1 ± 1,05 | 84,6 ± 0,61 | 89,7 ± 0,13 | 86,1 ± 0,42 | | | | |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 59 ± 6,2 | 198 ± 27,3 | 68 ± 3,3 | 230 ± 20,3 | 89,5 ± 0,56 | 82,8 ± 1,26 | 89,7 ± 0,59 | 84,7 ± 0,77 | | | | |

Tabelle A6.7: Längen, Frisch- und Trockenmassen, sowie der Wassergehalt [% PfIFS] der Wurzeln und Sprosse von *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat.

| Zusatz | Länge [cm] | | | | | | Frischmasse [kg/m ²] | | | | | |
|-------------------------------|------------|-------------|------------|-------------|--------------|--------------|----------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 8,7 ± 0,47 | 29,3 ± 0,47 | 9,0 ± 0,82 | 38,3 ± 2,87 | 0,52 ± 0,039 | 0,98 ± 0,007 | 0,41 ± 0,076 | 1,28 ± 0,274 | 0,52 ± 0,039 | 0,98 ± 0,007 | 0,41 ± 0,076 | 1,28 ± 0,274 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 7,3 ± 0,47 | 31,0 ± 0,00 | 6,7 ± 0,47 | 37,7 ± 1,25 | 0,56 ± 0,087 | 1,23 ± 0,040 | 0,53 ± 0,025 | 1,59 ± 0,063 | 0,56 ± 0,087 | 1,23 ± 0,040 | 0,53 ± 0,025 | 1,59 ± 0,063 |
| 1 mM Ferulasäure | 7,0 ± 0,00 | 29,0 ± 0,82 | 8,0 ± 0,00 | 35,0 ± 0,82 | 0,54 ± 0,057 | 1,13 ± 0,042 | 0,47 ± 0,027 | 1,39 ± 0,073 | 0,54 ± 0,057 | 1,13 ± 0,042 | 0,47 ± 0,027 | 1,39 ± 0,073 |
| 10 mM Ferulasäure | 7,7 ± 0,47 | 25,7 ± 1,70 | 7,7 ± 0,47 | 33,0 ± 0,82 | 0,59 ± 0,224 | 0,93 ± 0,174 | 0,50 ± 0,107 | 1,26 ± 0,174 | 0,59 ± 0,224 | 0,93 ± 0,174 | 0,50 ± 0,107 | 1,26 ± 0,174 |
| 0,01 mM BOA | 7,7 ± 0,47 | 34,0 ± 0,82 | 6,3 ± 0,47 | 38,3 ± 0,47 | 0,53 ± 0,037 | 1,36 ± 0,041 | 0,60 ± 0,041 | 1,67 ± 0,041 | 0,53 ± 0,037 | 1,36 ± 0,041 | 0,60 ± 0,041 | 1,67 ± 0,041 |
| 0,1 mM BOA | 7,0 ± 0,82 | 27,3 ± 1,70 | 7,7 ± 0,47 | 35,0 ± 1,41 | 0,48 ± 0,021 | 1,01 ± 0,010 | 0,52 ± 0,013 | 1,39 ± 0,066 | 0,48 ± 0,021 | 1,01 ± 0,010 | 0,52 ± 0,013 | 1,39 ± 0,066 |
| 1 mM BOA s | 7,0 ± 0,00 | 23,0 ± 1,41 | 8,0 ± 0,00 | 32,3 ± 2,05 | 0,40 ± 0,029 | 0,93 ± 0,095 | 0,43 ± 0,008 | 1,49 ± 0,065 | 0,40 ± 0,029 | 0,93 ± 0,095 | 0,43 ± 0,008 | 1,49 ± 0,065 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 6,7 ± 0,47 | 29,3 ± 0,94 | 8,0 ± 0,00 | 35,0 ± 1,41 | 0,54 ± 0,033 | 1,13 ± 0,053 | 0,51 ± 0,051 | 1,38 ± 0,022 | 0,54 ± 0,033 | 1,13 ± 0,053 | 0,51 ± 0,051 | 1,38 ± 0,022 |

| Zusatz | Trockenmasse [g/m ²] | | | | | | Wassergehalt [% PfIFS] | | | | | |
|-------------------------------|----------------------------------|------------|-----------|------------|-------------|-------------|------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | | 40 % WK | | 60 % WK | |
| | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse | Wurzeln | Sprosse |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 62 ± 3,5 | 163 ± 7,9 | 42 ± 7,3 | 185 ± 48,8 | 88,1 ± 0,27 | 83,3 ± 0,74 | 89,6 ± 0,44 | 85,7 ± 0,85 | 88,1 ± 0,27 | 83,3 ± 0,74 | 89,6 ± 0,44 | 85,7 ± 0,85 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 126 ± 26,3 | 255 ± 5,5 | 86 ± 3,5 | 306 ± 9,9 | 77,5 ± 2,74 | 79,3 ± 1,07 | 83,7 ± 0,16 | 80,8 ± 0,47 | 77,5 ± 2,74 | 79,3 ± 1,07 | 83,7 ± 0,16 | 80,8 ± 0,47 |
| 1 mM Ferulasäure | 54 ± 5,7 | 189 ± 10,6 | 53 ± 7,2 | 225 ± 2,6 | 89,9 ± 1,20 | 83,3 ± 0,65 | 88,7 ± 0,89 | 83,8 ± 0,66 | 89,9 ± 1,20 | 83,3 ± 0,65 | 88,7 ± 0,89 | 83,8 ± 0,66 |
| 10 mM Ferulasäure | 50 ± 2,8 | 157 ± 23,7 | 50 ± 8,1 | 182 ± 29,6 | 90,6 ± 2,47 | 83,1 ± 0,55 | 89,9 ± 1,10 | 85,6 ± 0,89 | 90,6 ± 2,47 | 83,1 ± 0,55 | 89,9 ± 1,10 | 85,6 ± 0,89 |
| 0,01 mM BOA | 98 ± 7,5 | 282 ± 9,1 | 96 ± 12,8 | 323 ± 10,6 | 81,5 ± 0,27 | 79,2 ± 0,06 | 84,0 ± 1,57 | 80,6 ± 0,18 | 81,5 ± 0,27 | 79,2 ± 0,06 | 84,0 ± 1,57 | 80,6 ± 0,18 |
| 0,1 mM BOA | 65 ± 1,8 | 174 ± 3,1 | 71 ± 9,3 | 213 ± 12,9 | 86,5 ± 0,20 | 82,8 ± 0,43 | 86,5 ± 1,43 | 84,7 ± 0,23 | 86,5 ± 0,20 | 82,8 ± 0,43 | 86,5 ± 1,43 | 84,7 ± 0,23 |
| 1 mM BOA s | 49 ± 3,2 | 140 ± 7,9 | 47 ± 2,3 | 207 ± 13,2 | 87,7 ± 0,34 | 84,8 ± 0,83 | 89,2 ± 0,39 | 86,1 ± 0,41 | 87,7 ± 0,34 | 84,8 ± 0,83 | 89,2 ± 0,39 | 86,1 ± 0,41 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 79 ± 8,1 | 218 ± 33,1 | 59 ± 6,9 | 224 ± 10,1 | 85,5 ± 0,74 | 80,8 ± 2,27 | 88,3 ± 0,62 | 83,7 ± 0,98 | 85,5 ± 0,74 | 80,8 ± 2,27 | 88,3 ± 0,62 | 83,7 ± 0,98 |

Tabelle A6.8: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Arrhenatherum elatius* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat.

| Wirkstoffzusatz | Yield | | Fv/Fm | |
|-------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | 40% WK | 60% WK | 40% WK | 60% WK |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 0,710 ± 0,060 | 0,740 ± 0,085 | 0,769 ± 0,045 | 0,777 ± 0,026 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 0,709 ± 0,074 | 0,733 ± 0,029 | 0,752 ± 0,059 | 0,753 ± 0,040 |
| 1 mM Ferulasäure | 0,694 ± 0,063 | 0,684 ± 0,077 | 0,783 ± 0,013 | 0,779 ± 0,014 |
| 10 mM Ferulasäure | 0,722 ± 0,029 | 0,709 ± 0,028 | 0,778 ± 0,015 | 0,783 ± 0,008 |
| 0,01 mM BOA | 0,709 ± 0,052 | 0,708 ± 0,052 | 0,773 ± 0,047 | 0,769 ± 0,092 |
| 0,1 mM BOA | 0,718 ± 0,048 | 0,777 ± 0,042 | 0,771 ± 0,035 | 0,787 ± 0,018 |
| 1 mM BOA s | 0,708 ± 0,053 | 0,734 ± 0,046 | 0,787 ± 0,014 | 0,794 ± 0,006 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 0,715 ± 0,037 | 0,719 ± 0,059 | 0,786 ± 0,013 | 0,760 ± 0,042 |

Tabelle A6.9: Effektive Quantenausbeute (Yield) und maximale Quantenausbeute (Fv/Fm) von *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat.

| Wirkstoffzusatz | Yield | | Fv/Fm | |
|-------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | 40% WK | 60% WK | 40% WK | 60% WK |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 0,682 ± 0,096 | 0,756 ± 0,092 | 0,760 ± 0,025 | 0,773 ± 0,033 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 0,672 ± 0,038 | 0,716 ± 0,049 | 0,754 ± 0,025 | 0,768 ± 0,016 |
| 1 mM Ferulasäure | 0,677 ± 0,081 | 0,681 ± 0,079 | 0,737 ± 0,071 | 0,744 ± 0,079 |
| 10 mM Ferulasäure | 0,677 ± 0,081 | 0,697 ± 0,077 | 0,775 ± 0,010 | 0,781 ± 0,015 |
| 0,01 mM BOA | 0,677 ± 0,064 | 0,703 ± 0,058 | 0,734 ± 0,019 | 0,759 ± 0,028 |
| 0,1 mM BOA | 0,684 ± 0,049 | 0,701 ± 0,040 | 0,741 ± 0,038 | 0,755 ± 0,042 |
| 1 mM BOA s | 0,638 ± 0,041 | 0,686 ± 0,040 | 0,761 ± 0,027 | 0,772 ± 0,016 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 0,689 ± 0,068 | 0,695 ± 0,067 | 0,759 ± 0,029 | 0,776 ± 0,017 |

Tabelle A6.10: Gehalte an **Chlorophyll a** (Chl a), **Chlorophyll b** (Chl b), **Carotinoiden** (Car), Chlorophyllgesamtgehalte (Chl a + b) und Verhältnis von Chlorophyll a zu Chlorophyll b (Chl a/b) von *Arrhenatherum elatius* und *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat.

| Zusatz | Chl a [mg/g PfITS] | | Chl b [mg/g PfITS] | | Chl a+b [mg/g PfITS] | | Chl a/b [mg/g PfITS] | | Car [mg/g PfITS] | |
|-------------------------------|--------------------|-------------|--------------------|------------|----------------------|------------|----------------------|------------|------------------|------------|
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> | | | | | | | | | | |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 5,7 ± 0,16 | 6,0 ± 0,46 | 2,0 ± 0,05 | 2,1 ± 0,16 | 7,7 ± 0,20 | 8,0 ± 0,63 | 2,8 ± 0,06 | 2,9 ± 0,01 | 0,2 ± 0,01 | 0,3 ± 0,02 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 6,1 ± 0,41 | 6,3 ± 0,38 | 2,2 ± 0,13 | 2,2 ± 0,16 | 8,3 ± 0,55 | 8,5 ± 0,54 | 2,8 ± 0,03 | 2,8 ± 0,03 | 0,3 ± 0,02 | 0,3 ± 0,01 |
| 1 mM Ferulasäure | 5,6 ± 0,62 | 5,4 ± 0,28 | 2,0 ± 0,18 | 1,9 ± 0,06 | 7,7 ± 0,80 | 7,2 ± 0,33 | 2,8 ± 0,08 | 2,8 ± 0,07 | 0,3 ± 0,03 | 0,3 ± 0,01 |
| 10 mM Ferulasäure | 4,8 ± 0,23 | 6,1 ± 0,22 | 1,7 ± 0,05 | 2,1 ± 0,08 | 6,4 ± 0,28 | 8,2 ± 0,29 | 2,9 ± 0,06 | 2,9 ± 0,05 | 0,2 ± 0,01 | 0,3 ± 0,01 |
| 0,01 mM BOA | 5,9 ± 0,41 | 5,9 ± 0,25 | 2,0 ± 0,14 | 2,0 ± 0,09 | 7,9 ± 0,55 | 7,9 ± 0,33 | 2,9 ± 0,01 | 2,9 ± 0,03 | 0,3 ± 0,01 | 0,3 ± 0,01 |
| 0,1 mM BOA | 5,5 ± 0,48 | 6,1 ± 0,25 | 1,9 ± 0,13 | 2,1 ± 0,11 | 7,4 ± 0,61 | 8,2 ± 0,36 | 2,9 ± 0,08 | 2,9 ± 0,03 | 0,2 ± 0,01 | 0,3 ± 0,01 |
| 1 mM BOA s | 5,5 ± 0,19 | 5,7 ± 0,36 | 2,0 ± 0,05 | 1,9 ± 0,12 | 7,4 ± 0,24 | 7,6 ± 0,46 | 2,8 ± 0,04 | 2,9 ± 0,12 | 0,2 ± 0,01 | 0,2 ± 0,01 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 5,6 ± 0,58 | 6,4 ± 0,27 | 2,0 ± 0,22 | 2,3 ± 0,09 | 7,6 ± 0,79 | 8,7 ± 0,36 | 2,7 ± 0,06 | 2,8 ± 0,01 | 0,2 ± 0,02 | 0,3 ± 0,01 |
| <i>Elytrigia repens</i> | | | | | | | | | | |
| Zusatz | Chl a [mg/g PfITS] | | Chl b [mg/g PfITS] | | Chl a+b [mg/g PfITS] | | Chl a/b [mg/g PfITS] | | Car [mg/g PfITS] | |
| | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK | 40 % WK | 60 % WK |
| Kontrolle (ohne Zusatz) | 18,0 ± 0,00 | 15,5 ± 2,12 | 20,0 ± 0,00 | 2,4 ± 0,21 | 9,0 ± 0,39 | 8,9 ± 0,79 | 2,7 ± 0,01 | 2,7 ± 0,02 | 0,3 ± 0,01 | 0,3 ± 0,01 |
| 0,1 mM Ferulasäure | 14,0 ± 0,00 | 17,0 ± 1,41 | 14,5 ± 2,12 | 2,2 ± 0,07 | 8,7 ± 0,42 | 8,1 ± 0,28 | 2,7 ± 0,02 | 2,7 ± 0,02 | 0,3 ± 0,01 | 0,2 ± 0,01 |
| 1 mM Ferulasäure | 14,5 ± 0,71 | 26,0 ± 0,00 | 15,0 ± 1,41 | 2,0 ± 0,06 | 7,3 ± 0,69 | 7,7 ± 0,20 | 2,8 ± 0,03 | 2,8 ± 0,03 | 0,2 ± 0,02 | 0,2 ± 0,00 |
| 10 mM Ferulasäure | 14,0 ± 1,41 | 30,0 ± 2,83 | 13,5 ± 2,12 | 1,9 ± 0,05 | 6,9 ± 0,58 | 7,3 ± 0,20 | 2,8 ± 0,01 | 2,8 ± 0,05 | 0,3 ± 0,01 | 0,3 ± 0,00 |
| 0,01 mM BOA | 0,5 ± 0,03 | 0,4 ± 0,00 | 0,6 ± 0,04 | 2,2 ± 0,15 | 9,1 ± 0,78 | 8,2 ± 0,51 | 2,8 ± 0,08 | 2,8 ± 0,04 | 0,3 ± 0,02 | 0,3 ± 0,02 |
| 0,1 mM BOA | 0,3 ± 0,01 | 0,3 ± 0,01 | 0,3 ± 0,03 | 2,1 ± 0,10 | 8,2 ± 0,80 | 7,9 ± 0,40 | 2,7 ± 0,04 | 2,8 ± 0,03 | 0,3 ± 0,02 | 0,3 ± 0,01 |
| 1 mM BOA s | 0,4 ± 0,08 | 0,5 ± 0,07 | 0,5 ± 0,09 | 1,7 ± 0,09 | 6,6 ± 0,40 | 6,4 ± 0,37 | 2,8 ± 0,02 | 2,8 ± 0,02 | 0,2 ± 0,01 | 0,2 ± 0,01 |
| 1 mM Ferulasäure + 0,1 mM BOA | 0,6 ± 0,12 | 0,9 ± 0,09 | 0,3 ± 0,15 | 2,2 ± 0,19 | 8,4 ± 0,60 | 8,1 ± 0,56 | 2,7 ± 0,02 | 2,7 ± 0,07 | 0,2 ± 0,02 | 0,2 ± 0,01 |

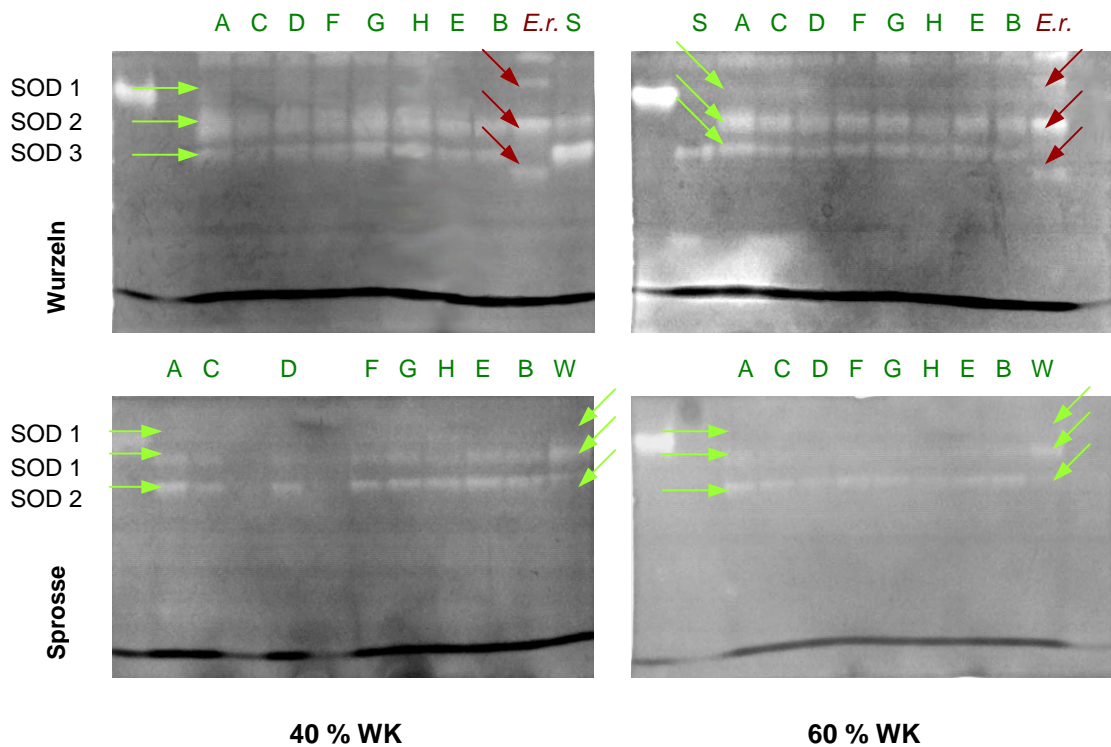
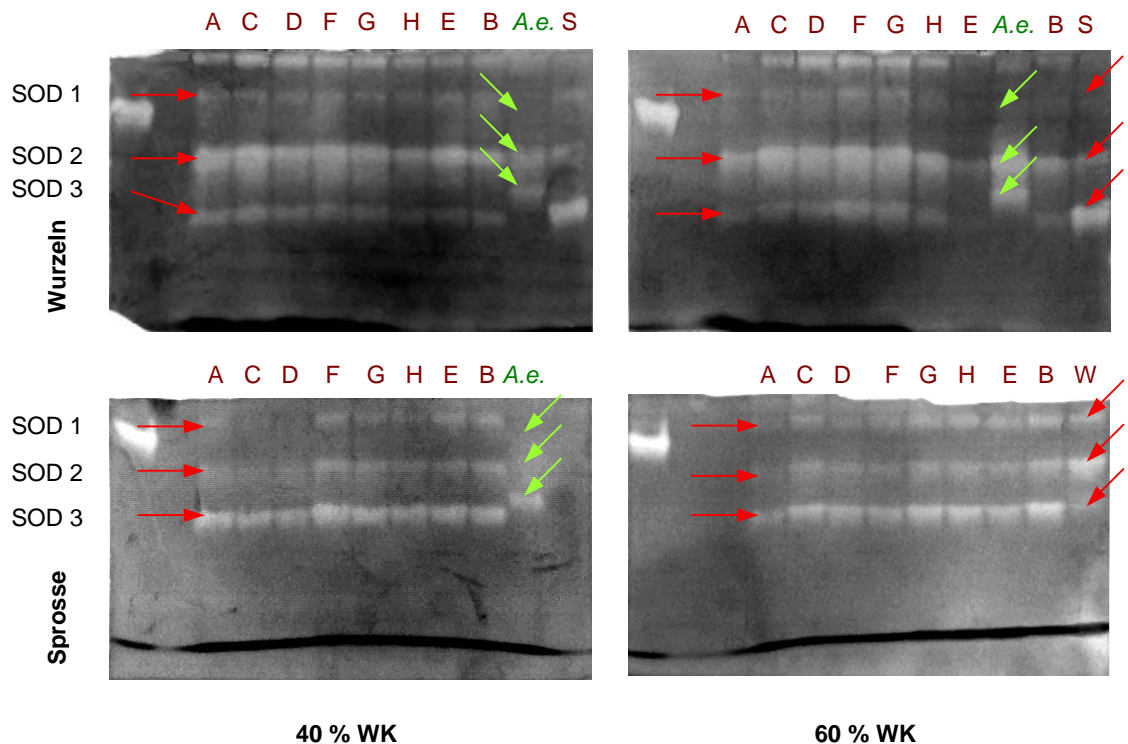
Arrhenatherum elatius***Elytrigia repens***

Abbildung A6.1: NATIVE-Gele zur Identifizierung der SOD-Isoenzyme der Wurzeln (oben) und Sprosse (unten) von *Arrhenatherum elatius* (links) und *Elytrigia repens* (rechts) bei Substratfeuchtegehalten von 40 % (links) und 60 % (rechts) WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat: (A) ohne Zusatz; (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA. Die Pfeile weisen auf die entsprechenden SOD-Isoenzyme von *A. elatius* (*A. e.* – grün) und *E. repens* (*E. r.* – rot) hin. Einzelne Wurzel- (W) und Sprossproben (S) dienen zum Vergleich.

Tabelle A6.12: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Arrhenatherum elatius* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat².

| WK [%] | Vari- ante ² | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt SOD ¹ |
|-----------|----------------------------|---|------|------|---------|------|------|----------------------------|
| | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| 40 | A | 0,49 | 4,23 | 1,49 | 1,70 | 2,64 | 4,02 | 14,57 |
| | B | 0,19 | 2,53 | 1,71 | 0,71 | 1,81 | 2,85 | 9,80 |
| | C | 0,25 | 1,73 | 0,82 | 0,97 | 1,22 | 1,68 | 6,68 |
| | D | 0,18 | 1,46 | 0,82 | 0,57 | 1,29 | 2,50 | 6,83 |
| | E | 0,26 | 2,35 | 1,12 | 1,09 | 2,58 | 3,54 | 10,96 |
| | F | 0,26 | 1,67 | 0,98 | 1,09 | 1,03 | 1,94 | 6,97 |
| | G | 0,20 | 3,40 | 2,19 | 0,50 | 1,76 | 2,27 | 10,31 |
| | H | 0,40 | 3,73 | 2,18 | 0,89 | 1,49 | 2,88 | 11,58 |
| 60 | A | 0,39 | 2,65 | 1,49 | 0,15 | 1,31 | 1,66 | 7,66 |
| | B | 0,46 | 1,24 | 0,40 | 0,32 | 0,65 | 1,07 | 4,14 |
| | C | 0,36 | 1,45 | 0,73 | 0,23 | 0,64 | 1,04 | 4,45 |
| | D | 0,43 | 1,29 | 0,56 | 0,23 | 0,57 | 0,93 | 4,01 |
| | E | 0,33 | 1,36 | 0,81 | 0,23 | 0,55 | 0,95 | 4,25 |
| | F | 0,27 | 1,33 | 0,78 | 0,29 | 0,75 | 1,33 | 4,75 |
| | G | 0,15 | 1,20 | 0,88 | 0,22 | 0,56 | 1,08 | 4,09 |
| | H | 0,25 | 0,84 | 0,96 | 0,18 | 0,51 | 0,84 | 3,57 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A6.1).

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

Tabelle A6.13: Aktivitäten¹ der Superoxiddismutasen (SOD) von *Elytrigia repens* bei Substratfeuchtegehalten von 40 und 60 % WK sowie bei verschiedenen Wirkstoffzusätzen zum Substrat².

| WK [%] | Vari- ante ² | SOD-Aktivitäten ¹ [OD/40 µg Protein] | | | | | | Gesamt SOD ¹ |
|-----------|----------------------------|---|------|------|---------|------|------|----------------------------|
| | | Wurzeln | | | Sprosse | | | |
| | | SOD1 | SOD2 | SOD3 | SOD1 | SOD2 | SOD3 | |
| 40 | A | 1,35 | 5,54 | 2,11 | 0,41 | 0,99 | 2,66 | 13,07 |
| | B | 0,91 | 3,66 | 0,82 | 0,73 | 1,46 | 2,58 | 10,15 |
| | C | 0,98 | 6,16 | 1,90 | 0,16 | 0,87 | 1,79 | 11,85 |
| | D | 0,80 | 5,08 | 1,50 | 0,21 | 1,17 | 1,98 | 10,75 |
| | E | 1,08 | 4,70 | 0,80 | 0,63 | 0,98 | 2,55 | 10,75 |
| | F | 0,86 | 5,16 | 1,39 | 0,72 | 1,63 | 3,91 | 13,67 |
| | G | 0,51 | 4,06 | 1,28 | 0,55 | 1,34 | 3,16 | 10,91 |
| | H | 0,55 | 2,76 | 0,70 | 0,34 | 0,85 | 2,15 | 7,34 |
| 60 | A | 0,61 | 4,00 | 1,08 | 0,25 | 0,51 | 1,74 | 8,19 |
| | B | 0,43 | 3,75 | 1,15 | 1,40 | 1,94 | 4,04 | 12,71 |
| | C | 0,86 | 7,27 | 1,43 | 0,57 | 1,40 | 2,74 | 14,26 |
| | D | 0,90 | 6,46 | 1,95 | 0,25 | 0,93 | 2,29 | 12,78 |
| | E | 0,08 | 1,65 | 0,35 | 0,86 | 0,84 | 2,23 | 6,03 |
| | F | 1,25 | 6,94 | 3,04 | 0,32 | 0,71 | 1,94 | 14,19 |
| | G | 1,03 | 6,49 | 2,21 | 0,81 | 1,35 | 2,94 | 14,84 |
| | H | 0,57 | 5,00 | 1,58 | 0,93 | 1,21 | 2,86 | 12,15 |

¹ Die Daten zu den Aktivitäten der Superoxiddismutasen beruhen auf der densitometrischen Auswertung der NATIVE-Gele (Abbildung A6.1).

² (A) Kontrolle (ohne Zusatz); (B) 0,1 mM, (C) 1 mM, (D) 10 mM Ferulasäure; (E) 0,01 mM, (F) 0,1 mM, (G) 1 mM BOA; (H) 1 mM Ferulasäure und 0,1 mM BOA

A7 Bodendaten

Tabelle A7.1: Bodenprofilardarstellung am Steilhang (Unterhang). Bodentyp: Rendzina über Muschelkalk (siehe FRIEDRICH 2002; Abkürzungen nach AGBODEN 2005)¹

| Tiefe | Horizont | Beschreibung |
|----------|----------------|---|
| + 0.5 cm | O _L | Litter-Lage, kein O _H und O _F ; L-Mull (typischer Mull) |
| 0-4 cm | A _h | Humoser, von Bodentieren durchwühlter und durchmischter Mineralboden; 2-5 % Humusgehalt; uS – schwach schluffiger Sand, Sandanteil 20-40 %; schwach steiniges, kiesiges Bodenskelett; Einzelkorngefüge; LD2, W5; nutzbare Wasserkapazität: 9,4 mm |
| 4-30 cm | C _v | Schwach verwitterter Übergangsbereich zum Ausgangsgestein; 1-2 % Humusgehalt; Lu-sL; sehr steiniges, kiesiges Bodenskelett; Polyedergefüge; LD3-LD4; W3 nutzbare Wasserkapazität: 14,95 mm |

¹ O_L = Bodenauflage auf dem 1. Bodenhorizont A_h

Tabelle A7.2: Bodenprofilardarstellung am Prallhang (Mittel- und Oberhang). Bodentyp: Braunerde, Ausgangsgestein: Lößlehm über Muschelkalkschutt auf Unterem Muschelkalk (siehe FRIEDRICH 2002; Abkürzungen nach AGBODEN 2005)¹

| Tiefe | Horizont | Beschreibung |
|----------|----------------|--|
| +1 cm | O _L | Litter-Lage: fast unzersetzte Pflanzenteile (Streu), locker, nicht zerkleinert, nicht verklebt |
| +2 cm | O _F | Fermentationslage, Blattfragmente und -rudimente zerkleinert, verklebt und verpilzt; Feinsubstanzanteil nach unten steigend |
| +1 cm | O _H | Humus-Lage: dunkelbraune bis schwarze, feinsubstanzreiche Lage mit nur geringem Anteil strukturierter Gewebereste; Humusform: typischer Moder |
| 0-6 cm | A _h | Humoser, von Bodentieren durchwühlter und durchmischter Mineralboden; 2-5 % Humusgehalt; Su2 – dunkelbraun, schwach schluffiger Sand, Kohärentgefüge; LD2, W6; nutzbare Wasserkapazität: 3,6 mm |
| 6-24 cm | B _v | Durch Verwitterung verbraunter Horizont; 1-2 % Humusgehalt; Lu – graubrauner Lößlehm, Kohärentgefüge; LD2-LD3, W2-W3 nutzbare Wasserkapazität: 46,8 mm |
| 24-50 cm | C _v | Schwach verwitterter Übergangsbereich zum Ausgangsgestein mit Torfhorizont; >30 % organische Substanz, Lockergestein; uL – hellbrauner, faserig-knaueriger Muschelhangschutt, stark steiniges, kiesiges Bodenskelett; Subpolyedergefüge; LD4; nutzbare Wasserkapazität: 14,95 mm |

¹ O_L, O_F, O_H = Bodenauflagen auf dem 1. Bodenhorizont A_h

A8 Ergänzende Daten zu weiteren Versuchen der Arbeitsgruppe

In diesem Teil des Anhangs sollen kurz einige Resultate langjähriger Untersuchungen der Arbeitsgruppe BERGMANN dargestellt werden, die für die vorliegende Arbeit teilweise bedeutsam waren. Da diese Untersuchungen nicht im Rahmen dieser Arbeit liefen und nur entfernten Bezug zu ihr haben, wurden sie in den Anhang gestellt.

A8.1 Phenolische Säuren

Die Arbeitsgruppe BERGMANN beschäftigt sich seit 25 Jahren mit dem Einfluss verschiedener Stressoren (z. B. Trockenheit) auf den Gehalt an phenolischen Verbindungen, wie Ferulasäure, in Pflanzen (vgl. LEINHOS & BERGMANN 1995b, 1996). So wurde unter Trockenstress ein Anstieg der Phenolgehalte in *Hordeum vulgare*, *Lactuca sativa* und *Glycine max* nachgewiesen, wobei diese Zunahme der Phenolgehalte unter Trockenstress als Marker für alterndes, lignifizierendes Gewebe galten (LEINHOS & BERGMANN 1995b, 1996, vgl. Tabelle A8.1). Somit stellen die vorliegenden Untersuchungen (bes. Versuch V3) die Fortsetzung der langjährigen Arbeit der Arbeitsgruppe BERGMANN dar.

Tabelle A8.1: Einfluss von Trockenstress (TS), Schwermetallbelastung (Cd, 3 ppm/Gefäß) und Cholinchlorid (CC) auf den Gehalt an Phenylpropanen in Gerste, Soja und Salat (nach LEINHOS & BERGMANN 1996)

| Pflanzen- spezies | Pflanzen- organ | Behand- lung | Gehalte [mg/g PfITS] | | | | | Phenyl- propane | Phenylpropane relativ (Kontrolle ⁴ = 100 %) |
|----------------------|---------------------|------------------------|----------------------|----------------------|---------------------|----------------------------|-----------------------|----------------------|---|
| | | | Kaffee- säure | Cumar- säure | Zimt- säure | Ferula- säure | | | |
| Gerste | Spross ¹ | Kontrolle ⁴ | 8,7 | 190,0 | 29,9 | 685,5 | 945,6 | 100 | |
| | | TS | 16,8 ^(*) | 275,5 ^(*) | 31,5 | 763,3 | 1087,1 ^(*) | 114,4 ^(*) | |
| | | TS + CC | 14,6 | 242,7 | 40,4 | 706,2 | 1003,9 | 106,2 | |
| | Korn ² | Kontrolle ⁴ | 6,1 | 1,1 | 0,5 | 9,5 | 17,2 | 100 | |
| | | TS | 4,9 | 1,3 | 0,6 | 9,6 | 16,4 | 95,3 | |
| | | TS + CC | 5,9 | 1,4 | 0,7 | 9,7 | 17,7 | 100,2 | |
| Salat | Blatt ³ | Kontrolle ⁴ | 35,1 | 18,2 | 33,3 | 19,4 | 106,0 | 100 | |
| | | TS | 57,3 ^(*) | 12,4 | 26,2 | 26,4 | 122,4 | 115,5 ^(*) | |
| | | TS + CC | 55,7 | 8,3 | 31,8 | 15,0 | 110,8 | 104,5 | |
| | | K + Cd | 66,4 ^(*) | 50,6 ^(*) | 74,5* | 25,5 | 217,0* | 204,7* | |
| | | K + Cd + CC | 89,5 | 62,7* | 71,2 ^(*) | 8,3^(*) | 231,7* | 218,5* | |
| Soja | Spross ⁵ | Kontrolle ⁴ | 16,8 | n.n. | n.n. | 19,8 | 36,6 | 100 | |
| | | TS | 13,2* | 20,2* | n.n. | 67,9^(*) | 101,1* | 276,2* | |
| | Bohne ⁶ | Kontrolle ⁴ | 20,9 | n.n. | 23,1 | 167,9 | 211,9 | 100 | |
| | | TS | 18,4 | n.n. | 28,9 | 238,1^(*) | 285,4 ^(*) | 134,7 ^(*) | |

¹ Ernte von Blatt und Stängel vor der Anthese (DC 49), ² Ernte zur Totreife (DC 92), ³ Ernte der vollentwickelten Blätter

⁴ Kontrolle: Pflanzen optimal mit Wasser versorgt

⁵ Ernte von Blatt und Stängel vier Wochen vor der Vollreife der Bohnen; ⁶ Ernte der vollreifen Bohnen

⁷ Summe (Kaffeesäure + Cumarsäure + Zimtsäure + Ferulasäure), Gehalte in den Pflanzenorganen

* signifikanter Unterschied bei $\alpha \leq 0,05$; ^(*) signifikanter Unterschied bei $\alpha \leq 0,1$, n.n. nicht nachweisbar

A8.2 Aminoalkohole

Die Arbeitsgruppe BERGMANN untersucht seit vielen Jahren in Gefäß- und in Freilandversuchen den Einfluss einer Applikation von Aminoalkoholen, wie 2-Aminoethanol (2-AE, Ethanolamin) oder Cholin, auf die Ertragsbildung verschiedener Nutzpflanzenarten (besonders auf *Hordeum vulgare*).

Aminoalkohole zählen zu den wesentlichen Phospholipidbestandteilen mikrobieller, pflanzlicher und tierischer Biomembranen (BERGMANN 1996, MASCHER 2005a, b). Die Biosynthese von 2-AE und Cholin erfolgt in Pflanzen über die Decarboxylierung von Serin (vgl. Abbildung A8.1, vgl. auch Abb. 1.2.1). Zudem liegen in Pflanzenzellen wasserlösliche Phosphorylverbindungen von 2-AE und Cholin vor. Freies 2-AE und Cholin kommen jedoch nur in sehr geringen Mengen in Pflanzen vor, da sie ständig metabolisiert werden (BERGMANN 1996). Alkanolamine spielen bei der Embryogenese und der Organentwicklung eine entscheidende Rolle (MASCHER 2005a, b). Unter Stress (z. B. Trockenheit) werden Aminoalkohole freigesetzt, da stressbedingt Membranen zerfallen und ihre Phospholipide abgebaut werden (MASCHER 2005a, b). Die somit unter

Stress erhöhten Aminoalkoholkonzentrationen aktivieren zelluläre Resistenz- und Toleranzmechanismen (BERGMANN 1994, LEINHOS & BERGMANN 1995b).

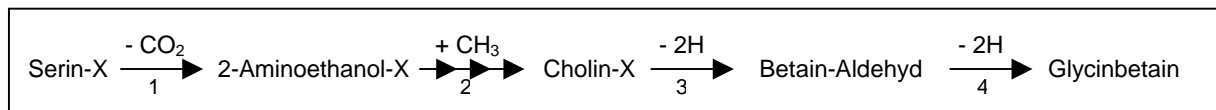


Abbildung A8.1: Biosynthese von 2-Aminoethanol, Cholin und Glycinbetain in *Hordeum vulgare* (nach BERGMANN 1996 und BERGMANN et al. 2002). X kennzeichnet verschiedene Derivate, darunter sowohl membrangebundene Phosphatester als auch wasserlösliche Phosphatsalze. (1) Serindecaboxylase, (2) N-Methyltransferase, (3) Cholin-Monooxygenase, (4) Betainaldehyd-Dehydrogenase.

Da natürliche Aminoalkohole in den Pflanzen für die Stressresistenz eine entscheidende Rolle spielen, wurde in der Arbeitsgruppe BERGMANN der Einfluss exogener Aminoalkohole auf das Stressverhalten von Nutzpflanzen untersucht. Tatsächlich wirken auch externe Aminoalkohole, ähnlich wie Stressoren, als Alarmsignal und regen infolgedessen in den Pflanzen eine Stressresistenz an (BERGMANN et al. 1994, LEINHOS & BERGMANN 1995b, LEINHOS et al. 1998, BERGMANN et al. 1999, MASCHER 2002, MASCHER et al. 2005a, b, zur Stressresistenz vgl. Abschnitt 1.2.1).

Unter Trockenheit lösen exogene Aminoalkohole einen wachstumsstimulatorischen Effekt auf die untersuchten Getreidearten aus. So stimulierten Aminoalkohole einerseits das Wurzelwachstum (Feinwurzelanteil, Wurzeloberflächen, Wurzelmasse) und führten andererseits zu einer Vitalitätsstabilisierung der Haupttriebe und der ährentragenden Bestockungstriebe (ECKERT 1988, BERGMANN et al. 1998). Auf der zellulären Ebene wirken Aminoalkohole zudem als Membranstabilisatoren (LEINHOS et al. 1998, MASCHER et al. 2005a). Die Steigerung der Vitalität war der Haupteffekt für die ertragssteigernde Wirkung der Aminoalkoholapplikation unter solch ungünstigen Umweltbedingungen wie Trockenheit (BERGMANN et al. 1999, 2002). So stiegen durch eine Aminoalkoholapplikation die Erträge von *Hordeum vulgare*, *Secale cereale* oder *Triticum aestivum* um 5-20 % unter geringer bis mäßiger Trockenheit (BERGMANN et al. 1989, BERGMANN et al. 1990, LEINHOS et al. 1998, BERGMANN et al. 1999, BERGMANN et al. 2002, MASCHER et al. 2005a, b).

Die verbesserten Erträge unter einer Aminoalkoholapplikation waren mit einer rationelleren Wasserausnutzung verbunden (BERGMANN et al. 1989). Zudem verbesserten Aminoalkohole unter Trockenheit die Ausnutzung von Assimilaten, indem sie die Verlagerung von Assimilaten und auch von Stickstoffverbindungen in die Ähren und Wurzeln von *Hordeum vulgare* verstärkten. Damit wurde gleichzeitig eine verbesserte Ausnutzung von Stickstoff aus Mineraldüngergaben erzielt (ECKERT 1988, BERGMANN et al. 1998, BERGMANN et al. 1999).

Auf der biochemischen Ebene lag die Ursache für eine Vitalitätssteigerung der Pflanzen durch applizierte Aminoalkohole nicht in einer erhöhten Bereitstellung der Vorstufen für den Stressmetaboliten Glycinbetain (ECKERT 1988, BERGMANN et al. 2002). Im Gegenteil nahm die stressbedingte Akkumulation der Metaboliten Glycinbetain und freies Prolin durch die Applikation von Aminoalkoholen ab (BERGMANN et al. 2002). Dagegen veränderten Aminoalkohole die Proteinmuster und den Gehalt an phenolischen Säuren (vgl. Tabelle A8.1). 2-AE steigerte die Bildung der Enzyme Superoxiddismutase sowie Katalase und stimulierte den Glutathionstoffwechsel (MASCHER et al. 2005a, b). Somit wurde die Kapazität zur Entgiftung von ROS erhöht. Stabilisiert. Dies hatte die bessere Anpassung der mit 2-AE vorbehandelten Pflanzen an die Trockenheit zur Folge. Auch Zellmembranen wurden so bei Trockenheit vor der Zerstörung geschützt.

Auch auf der molekularbiologischen Ebene bestätigte sich, dass Aminoalkohole ähnliche Signale in den Pflanzen auslösen wie Trockenstress (PUHL 2007). So übte 2-AE einerseits einen positiv regulierenden und andererseits einen negativ regulierenden Effekt auf bestimmte Genexpressionen aus. Einige dieser Gene codierten Proteine, die an der Stressresponse in den Pflanzen beteiligt waren, andere codierten Proteine, die dem normalen Zellstoffwechsel zuzuordnen sind (PUHL 2007).

Folglich wiesen die Untersuchungen der Arbeitsgruppe BERGMANN anhand der beschriebenen morphologischen, physiologisch-biochemischen und molekularbiologischen Veränderungen nach, dass Aminoalkohole die Trockenstresstoleranz von Pflanzen erhöhen.

DANKSAGUNG

An dieser Stelle möchte ich mich bei all denen bedanken, die zum Gelingen der vorgelegten Arbeit beigetragen haben.

Ich danke:

- Herrn Prof. Hans Bergmann für die Bereitstellung des Themas, für die umfangreiche wissenschaftliche Betreuung der Dissertation, und für moralischen Rückhalt während des gesamten Bearbeitungszeitraums;
- Herrn Prof. Georg Büchel für die freundliche Begutachtung der Arbeit und wichtige Anregungen;
- den Mitarbeitern der Arbeitsgruppe von Prof. Bergmann für freundliche Zusammenarbeit und stete Diskussionsbereitschaft, speziell Frau Dr. Bärbel Lippmann für kritisches Korrekturlesen und für offene Diskussion, Herrn Dr. Bernd Machelett für die Unterstützung bei statistischen Problemen, Nadin Hahn für die Einführung in die enzymatischen Bestimmungsmethoden, Remo Rothe für die Einführung in die Olsenphosphatbestimmung, Aurora Neagoe für die Bestimmung des Substratstickstoffs, allen dreien zudem für freundschaftliche Diskussionen, Annett Ruppe für erste Einführungen ins Thema, Rainer Spaude und Beate Makowski für die Hilfe bei der Probennahme;
- den Mitgliedern des Graduiertenkollegs, bes. Dr. Victoria Temperton, für anregende Diskussionen und die wissenschaftliche Zusammenarbeit, zudem Birgit Klein für erste Anleitungen zur Fluoreszenzmesstechnik und Dr. Jan Rothe für die N_{\min} -Bestimmung;
- der DFG und der FSU Jena für die finanzielle Unterstützung;
- meinen Eltern und Heiko für kritisches Korrekturlesen, für ihre umfangreiche Unterstützung und für ihre Geduld.

SELBSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Quellen angefertigt habe.

Jena, 10.12.2007